



REVISIONS

Module IBAR

Chapitre 2: LUTTE BIOLOGIQUE, INTRODUCTION-ACCLIMATATION D'INSECTES AUXILIAIRES



14/01/15

Version 2

SOMMAIRE

A. Bref historique et définitions de la lutte biologique	3
B. Insectes prédateurs et parasitoïdes utilisés en lutte biologique	6
C. Exemples de lutte biologique contre des insectes invasifs	7
D. Cas d'études: utilisation de parasitoïdes contre <i>Bemisia tabaci</i> et <i>Dacus ciliatus</i> (et d'autres mouches des fruits) à l'île de La Réunion.....	11
<i>D1. Cas d'étude: utilisation de parasitoïdes contre Bemisia tabaci à l'île de La Réunion.....</i>	<i>11</i>
<i>D2. Cas d'étude: utilisation de parasitoïdes contre Dacus ciliatus (et d'autres mouches des fruits) à l'île de La Réunion</i>	<i>13</i>
E. De l'introduction à l'établissement d'une espèce	18
F. Succès et échecs en lutte biologique : introduction-acclimatation, et contrôle des populations-cibles	20
G. Aux frontières de la lutte biologique – techniques de l'insecte stérile et incompatible	22
<i>G1. Aux frontières de la lutte biologique: TIS - Interview</i>	<i>22</i>
<i>G2. Aux frontières de la lutte biologique: TIS - Quizz</i>	<i>23</i>
<i>G3. Perspectives actuelles concernant la technique de l'insecte stérile: TIS, et alternative de la technique de l'insecte incompatible: TII</i>	<i>24</i>
H. Perceptions de la lutte biologique	26
<i>H1. Perceptions de la lutte biologique : aspects négatifs.....</i>	<i>26</i>
<i>H2. Perceptions de la lutte biologique : une image positive face aux pesticides</i>	<i>29</i>
Bibliographie - WEBOGRAPHIE	30
Glossaire et Abréviations :	35
Références bibliographiques ayant servi à l'élaboration du glossaire :	37

AUTEURS

Nathalie BECKER, Maître de conférences, Museum National d'Histoire Naturelle

CONTACT

Nathalie BECKER, UMR 7205, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité,

Museum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris (becker@mnhn.fr)



RESUME: Ce chapitre 2, intitulé **LUTTE BIOLOGIQUE, INTRODUCTION-ACCLIMATATION D'INSECTES AUXILIAIRES**, n'est pas une présentation exhaustive de la lutte biologique. Il aborde la lutte biologique sous l'angle particulier des insectes utilisés, le plus souvent par introduction-acclimatation, pour lutter contre des organismes considérés comme nuisibles, notamment en milieu insulaire (La Réunion). Après un bref historique de la lutte biologique, qui se développe comme une alternative à l'utilisation des pesticides, les insectes prédateurs et parasitoïdes utilisés en lutte biologique sont décrits. La question de l'utilisation possible (ou non) de parasitoïdes est abordée pour six différents insectes invasifs déjà vus chapitre 1. Deux cas d'études sont détaillés dans le contexte de l'île de La Réunion: l'aleurode *Bemisia tabaci* et la mouche des fruits *Dacus ciliatus*. Un rappel du chapitre 1 (introduction-établissement d'espèces exotiques) permettra, soit de découvrir, soit de revoir cette étape importante. Les taux d'acclimatation des parasitoïdes ou prédateurs introduits en territoire non-natif sont discutés, des succès et échecs de lutte biologique sont illustrés par quelques exemples. Des techniques d'insectes stériles ou incompatibles, consistant à utiliser des mâles de la population nuisible elle-même, modifiés pour être non-fertiles et entrant en compétition lors de l'accouplement avec des mâles sauvages, seront présentées. Enfin, la perception de la lutte biologique est abordée; l'intégration de la lutte biologique à un projet impliquant différentes parties prenantes plus en amont, et faisant appel à un ensemble de méthodes de lutte ou de gestion, est proposée et développée chapitre 3, GESTION AGROECOLOGIQUE DES MOUCHES DES LEGUMES A LA REUNION.

A. BREF HISTORIQUE ET DÉFINITIONS DE LA LUTTE BIOLOGIQUE

Dans l'Egypte antique, les stocks de grains étaient préservés des rongeurs par des chats domestiqués. En 324 av J.C., en Chine, les nids de la fourmi *Oecophylla smaragdina* étaient collectés et vendus aux paysans afin de protéger les plantations d'agrumes contre les Lépidoptères et les Coléoptères. En 1762, le Martin triste *Acridotheres tristis* (oiseau voisin du Mainate), est introduit dans l'île de France (Maurice), puis à l'île Bourbon (La Réunion), pour contrôler le criquet *Nomadacris septemfasciata*. Dès 1889, l'entomologiste américain Riley introduit avec succès des coccinelles australiennes et néo-zélandaises dans des orangeries californiennes pour y limiter les pullulations de cochenilles, elles-mêmes introduites accidentellement: c'est le premier succès majeur de la lutte biologique, considéré aujourd'hui comme l'acte de naissance de la lutte biologique moderne.

On considère aujourd'hui que la lutte biologique est dirigée contre un organisme ravageur ou invasif, d'impact économique ou écologique négatif, à l'aide d'un organisme antagoniste (ou de l'une de ses

productions), dit auxiliaire. Il peut s'agir d'un parasitoïde, d'un prédateur, d'un agent pathogène ou d'un compétiteur.

Développée au cours de l'intensification de l'agriculture au vingtième siècle, la lutte biologique (ou biocontrôle) a pour but de contrôler les populations d'organismes indésirables. Son objectif n'est donc pas d'éradiquer totalement une espèce nuisible, mais plutôt d'en réduire durablement et suffisamment les effectifs pour l'amener à un seuil de nuisibilité acceptable. Nous allons surtout développer des exemples d'insectes nuisibles comme cibles de lutte biologique; les végétaux et micro-organismes peuvent en être les cibles également.

On utilise principalement: des micro-organismes ou nématodes entomopathogènes, des insectes parasitoïdes, ou encore des insectes prédateurs/phytophages. Vous ne verrez, tout au long de ce chapitre, que des exemples d'insectes, parasitoïdes, prédateurs ou phytophages.

De la même manière que pour les espèces invasives, considérées comme telles si leur arrivée dans un territoire non-natif est dûe à l'homme, nous considérerons la lutte biologique comme issue d'une action volontaire de l'homme.

On distinguera :

- la lutte biologique classique, par acclimatation: c'est une stratégie dite d'introduction-acclimatation d'un antagoniste (ou encore, auxiliaire) exotique, généralement de même origine que le ravageur à contrôler, dans le but de développer et établir de façon durable une population suffisante pour contrôler le ravageur.

- la lutte biologique sans acclimatation, augmentative, consiste en des lâchers qui peuvent être : inoculatifs (en petites quantités), ou encore, inondatifs si la population du ravageur à combattre s'accroît trop. Nous verrons quelques exemples concrets plus loin. La fréquence et la masse des lâchers dépendent des besoins spécifiques à chaque culture, et reposent sur une bonne maîtrise de la production, du stockage et de l'épandage.

- la lutte biologique de conservation: ensemble des mesures prises pour la préservation des ennemis naturels des ravageurs des cultures, en empêchant leur destruction par d'autres pratiques. Il s'agira de modifier les agroécosystèmes, le paysage, les pratiques culturales ... nous en citerons un exemple chapitre 3 (projet BIOPHYTO).

- la lutte microbiologique: concerne l'utilisation de micro-organismes, souvent conditionnés comme des insecticides (cas des préparations à base de la bactérie *Bacillus thuringiensis*), et prend ainsi la forme d'une lutte inondative. Nous ne l'aborderons pas par la suite, en dépit du succès qu'elle a rencontré à La Réunion avec la gestion des populations du ver blanc de la canne à sucre, *Hoplochelus*

marginalis, par le champignon entomopathogène *Beauveria brongiarthii* (Vercambre et al., 2008; <http://www.fgdon974.fr/IMG/pdf/vb.pdf>).

Aux frontières de la lutte biologique se trouve l'utilisation des techniques de l'insecte stérile ou incompatible (TIS et TII), que vous verrez plus loin également.

Références:

- [Bale, 2008](#) ; Rousse, 2007; [Deguine et al, 2008](#)
- <http://www7.inra.fr/hyppz/pa.htm>
- <http://www.agriculture-biodiversite-oi.org/Biophyto>
- Suty, 2010.
- AGROPOLIS, 2007. Lutte biologique, biodiversité et écologie en protection des plantes. <https://www.agropolis.fr/pdf/dossier-lutte-biologique.pdf>

B. INSECTES PRÉDATEURS ET PARASITOÏDES UTILISÉS EN LUTTE BIOLOGIQUE

Les insectes parasitoïdes se rencontrent au sein de différents ordres, mais la plupart appartiennent aux Hyménoptères, dont une grande majorité sont des guêpes parasitoïdes. Celles-ci se développent aux dépens de leur insectes hôtes, sur (ou dans) ces derniers à l'état larvaire, et les tuent obligatoirement pour terminer leur développement. Le film "Alien" (Ridley Scott, 1979) donne une illustration de ce type de développement. **La diversité spécifique des parasitoïdes reflète celle de leurs interactions avec leurs hôtes, souvent issues d'une co-évolution parasitoïde-hôte. S'attaquant à un stade de développement particulier de l'hôte (oeuf, larve, puppe ou nymphe, adulte), les parasitoïdes entraînent immédiatement (idioboontes), ou de manière différée (koinobiontes), la mort de leur hôte, en le paralysant et/ou en se développant en son sein.** Contrôlant de manière naturelle les populations d'insectes phytophages, leur spécificité est un atout pour leur utilisation en lutte biologique (pour revue, [Pennacchio et Strand, 2006](#)).

Les prédateurs d'insectes phytophages sont spécialisés (sténophages) ou généralistes. On peut citer diverses familles de Coléoptères (les Coccinellidés (5000 espèces) ou Staphylinidés (60000 espèces), polyphages, ou les Carabidés, (40000 espèces), carnivores). Les prédateurs généralistes peuvent ainsi également être des pestes végétales, nous en verrons un exemple plus loin (*Harmonia axyridis*).

Les prédateurs répertoriés utilisés en lutte biologique dans les cultures de riz et de canne à sucre sont les fourmis et araignées. Pour les autres types de cultures, la plupart des "lâchers massifs" de prédateurs sont des chrysopidés (famille d'hyménoptères de 1500 espèces), coccinellidés, ou pentatomidés (famille d'hémiptères, aux antennes "divisées" en 5 parties; pour exemple, punaises des bois; environ 5500 espèces). Les insectes prédateurs sont élevés en masse, ou parfois collectés en périodes estivales pour les coccinellidés. Les succès de "lâchers inondatifs" s'accompagnent parfois de coûts excessifs. Les échecs, quand à eux, peuvent être dûs à une émigration, à du cannibalisme ou à une prédation (soit [intragilde](#), soit vers tout autre hôte non ciblé). Ce dernier point souligne l'importance de la spécificité de l'auxiliaire, permettant de limiter certains effets non-intentionnels.

La lutte biologique peut être comprise dans des programmes de lutte intégrée (IPM, ou Integrated Pest Management): les lâchers sont parfois accompagnés de manipulations comportementales par des additifs nutritionnels/substances sémiocchimiques (substances à l'aide desquelles les insectes peuvent communiquer: phéromones, kairomones ...). On peut y ajouter des insecticides sélectifs, mettre des barrières physiques, adapter les techniques culturales La manipulation de l'habitat

permet un recrutement de parasitoïdes et de prédateurs naturels ou introduits, au sein de des programmes de lutte intégrée, moins coûteux (pour revue, [Symondson et al., 2002](#)). Un exemple concret vous sera présenté chapitre 3.

Un modèle tri-trophique fut proposé dès les années 1960: des plantes, consommées pas des herbivores, eux-mêmes cibles de pathogènes, prédateurs ou parasitoïdes (parfois utilisés intentionnellement comme agents de lutte biologique). Des niveaux trophiques supérieurs ont été décrits depuis (hyper-parasitoïdes, hyper-prédateurs), parfois non pris en compte dans certains modèles de lutte biologique, et pourtant susceptibles d'interférer avec le succès des agents de lutte biologique utilisés (pour revue, [Rosenheim 1998](#)).

Des inventaires actuels visent à caractériser ces interactions tri-trophiques: pour exemple, depuis 2012, le réseau de collecte thématique TCN (Thematic Collection Network) sur le continent Nord-Américain, cible les plantes hôtes (Asteracées, Fabacées, Poacées, et Rosacées: > 8 000 espèces ciblées) d'Hémiptères phytophages (11 150 espèces décrites en Amérique du Nord; certains sont des ravageurs des cultures), et leurs parasitoïdes Hyménoptères (2 879 espèces décrites aux Etats-Unis). Pour ces espèces, les collections botaniques et entomologiques de 34 Museums (Etats-Unis principalement, ainsi que Mexique et Canada) sont en cours de digitalisation et de mise à disposition, pour une meilleure caractérisation et compréhension de ces réseaux tri-trophiques. Pour des informations plus détaillées: voir <http://tcn.amnh.org/>.

C. EXEMPLES DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE DES INSECTES INVASIFS

Le chapitre 1 vous a présenté plusieurs exemples d'insectes invasifs, à des degrés divers; vous les (re)découvrez ci-dessous. Deux bases de données (disponibles sur <http://www.issg.org/database/welcome/>, GISD (Global Invasive Species Database) et <http://www.europe-aliens.org/>, DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe)) présentent un classement "top 100" des "pires" espèces invasives. GISD a considéré une seule espèce par genre pour plus de représentativité. DAISIE restreint sa liste à l'Europe. Leurs critères de sélection se basent notamment sur l'impact sur la biodiversité et/ou l'impact sur les activités humaines. Vous pourrez aussi consulter : Invasive Species Compendium (Recueil d'Espèces Invasives): base de données et ressources documentaires, espèces invasives et pathogènes dans le monde, hébergée par CABI (Commonwealth Agricultural Bureaux International), organisation inter-gouvernementale créée sous l'égide des Nations Unies. <http://www.cabi.org/isc/>.



Dacus ciliatus |

Dacus ciliatus : probablement originaire d'Afrique de l'Est, la mouche *D. ciliatus* est aujourd'hui présente en Afrique, Asie et Moyen-Orient, est agent de quarantaine pour l'Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes (OEPP) ainsi que pour la CPPC (Caribbean Plant Protection Commission; Commission pour la protection des plantes dans les Caraïbes). L'adulte mesure de 6 à 7 mm. Elle s'attaque aux Cucurbitacées, mais n'est pas parmi les 100 espèces plus invasives. Un autre *Tephritidae* fait partie des "top 100" (DAISIE): *Ceratitis capitata*, avec une répartition étendue (Amérique, Méditerranée, Australie, Afrique du Nord et Sub-Saharienne), plus de 300 fruits-hôtes et une meilleure adaptation aux climats tempérés.



Bemisia tabasi |

Bemisia tabaci : considéré comme l'une des "top 100" des espèces invasives (DAISIE, ISSG), cet aleurode (mouche blanche) de 1 mm de long environ est l'un des insectes les plus dommageables aux cultures de par le monde; les rendements des cultures affectées peuvent chuter de 20 à 100% (manioc, cotonnier, patate douce, tabac, tomate, plantes ornementales), par leur effet direct, mais aussi par la transmission d'une soixantaine de virus du genre des *Geminiviridae*. Leur contrôle par les insecticides est difficile, car ils développent des résistances.



Harmonia axyridis |

Harmonia axyridis : considérée comme l'une des "top 100" des espèces invasives (DAISIE), cette coccinelle mesurant 5 à 8 mm réduit la biodiversité d'autres aphidophages, de par une compétition pour les ressources et une prédation intragilde (type d'interaction biologique à mi-chemin entre la compétition et la prédation dans lequel une espèce tue ou dévore une autre espèce qui consomme des ressources similaires aux siennes et souvent limitées). En automne, les *Harmonia* se nourrissent de pommes/poires dont elles dévaluent la production, et s'agrègent sur les grappes de raisin, dépréciant la qualité du vin produit. Elles pullulent dans les habitations en automne (allergies chez certains habitants) (DAISIE).



Aedes albopictus |

Aedes albopictus : considérée comme l'une des "top 100" des espèces invasives ([DAISIE](#), [ISSG](#)), la femelle de ce moustique de 1,7 mm environ est capable de transmettre plus de 22 virus à ARNs à l'homme, telles que le virus de la Dengue, du West Nile, du Chikungunya, de l'encéphalite Japonaise. Le plus souvent, il n'y a pas de vaccins contre ces maladies, qui peuvent être mortelles chez certains sujets.



Adelges tsugae |

Adelges tsugae : identifié comme le plus dommageable des piqueurs-suceurs des forêts des Etats-Unis, c'est une menace pour le conifère *Tsuga canadensis* et *Tsuga caroliniana* de l'Amérique du Nord, qui perd prématurément son feuillage et meurt s'il n'est pas traité. La photo représente des nymphes (qui peuvent atteindre 3mm de diamètre) recouvertes de sécrétions cireuses: elles protègent *A. tsugae* des pesticides, ce qui le rend difficile à contrôler. Bien que la totalité des 1,3 millions d'hectares de forêts de *Tsuga* soit menacée au cours de ces 20 à 30 prochaines années en Amérique du Nord, entraînant des répercussions sur d'autres espèces natives (oiseaux), il n'est pas répertorié parmi les "top 100" des espèces invasives ([ISSG](#); [Aukema et al., 2010](#)).



Dendroctonus ponderosae |

Dendroctonus ponderosae : pas même répertorié dans l'ISSG, originaire d'Amérique du Nord, ce coléoptère nuisible (dont l'adulte mesure en moyenne 5.5 mm) n'a pas encore été détecté en dehors de son aire de répartition d'origine et est considéré comme potentiellement invasif (CABI, Juillet 2013). Responsable de la mort d'arbres par centaines (il creuse des galeries dans leur tronc), considéré comme la cause de la plus importante épidémie forestière au Canada, sa gestion est difficile dans les zones inaccessibles ou protégées (parcs naturels).

QUESTION POSEE : Contre quels insectes a-t-on volontairement utilisé des parasitoïdes ? Vous pourrez par exemple trouver la réponse sur CABI, Invasive Species Compendium, <http://www.cabi.org/isc/>, en recherchant et lisant la "datasheet" (feuille de données) établie pour chacune des espèces. REPONSES :

D. ciliatus : **OUI**

Nous verrons la lutte biologique contre cet insecte en détail plus loin; parmi les ennemis naturels de *D. ciliatus*, on compte une majorité de parasitoïdes, utilisés en lutte biologique. Nous reverrons également, plus loin, le cas de *C. capitata*, dans un chapitre consacré à la Technique de l'Insecte Stérile (TIS) et de l'Insecte Incompatible (TII).

B. tabaci : **OUI**

Nous verrons la lutte biologique contre cet insecte en détail plus loin; parmi les ennemis naturels de *B. tabaci*, on compte quelques parasitoïdes et prédateurs, qui sont utilisés couramment en lutte biologique.

H. axyridis : **NON**

Ayant elle-même été initialement sélectionnée comme agent de lutte biologique, la coccinelle *Harmonia axyridis* a peu d'ennemis naturels qui se révèlent être efficaces contre elle. Dans les régions d'introduction, deux parasitoïdes polyphages ont été isolés sur *H. axyridis*, mais leur taux de survie est très faible. Les ennemis de sa zone native (Asie) sont difficiles à caractériser, jusqu'à présent 4 espèces ont été identifiées. L'entomopathogène du sol *Beauveria bassiana* semble efficace, mais *H. axyridis* ne fréquente que les milieux élevés lors de l'hibernation (CABI).

A. albopictus : **NON**

En lutte biologique, des recherches sont menées sur l'utilisation possible d'un champignon entomopathogène, *Metarhizium anisoplia*, qui réduit la longévité d'*A. albopictus* (CABI). Aux frontières de la lutte biologique, on citera la Technique de l'Insecte Stérile (TIS), ainsi que la Technique de l'Insecte Incompatible (TII), en cours de développement pour *A. albopictus*. Nous en reparlerons donc plus tard !

A. tsugae : **NON**

Une coccinelle prédatrice (*Pseudoscymnus tsugae*) de ce puceron a été identifiée au Japon en 1992, dans l'aire d'origine d'*Adelges tsugae*, et introduite peu après aux Etats-Unis ; ses effets restent à être évalués. De petite taille (2 mm), cette coccinelle est considérée comme peu menaçante pour le reste de l'entomofaune native, bien que le natif *Adelges cooleyi*, considéré comme nuisible également, soit consommé par elle (CABI).

D. ponderosae : **NON**

Des oiseaux (pics-bois, pies, piouis) s'attaquent naturellement à *Dendroctonus ponderosae*. D'autres prédateurs (coléoptères) ont été testés, mais se sont révélés inefficaces (*Rhizophagus grandis*) ou trop peu spécifiques (*Thanasimus formicarius*) (CABI). Un entomopathogène fongique courant, *Beauveria bassiana*, a été testé en 2007 et s'est révélé prometteur

D. CAS D'ÉTUDES: UTILISATION DE PARASITOÏDES CONTRE *BEMISIA TABACI* ET *DACUS CILIATUS* (ET D'AUTRES MOUCHES DES FRUITS) À L'ÎLE DE LA RÉUNION

Parmi les six espèces d'insectes vues précédemment, des parasitoïdes ont été utilisés sur deux seules espèces: *Bemisia tabaci* et *Dacus ciliatus*. Pour chacune de ces espèces, vous allez parcourir un cas d'étude. Bonne lecture !

D1. Cas d'étude: utilisation de parasitoïdes contre *Bemisia tabaci* à l'île de La Réunion

D1a: Lutte biologique contre l'aleurode *Bemisia tabaci* - généralités et particularités à l'île de La Réunion

L'aleurode *Bemisia tabaci* est une espèce généraliste, qui peut se nourrir de 500 espèces de plantes différentes. Vecteur de nombreux phytovirus, il est en particulier le vecteur exclusif du genre des begomovirus (famille des *Geminiviridae*: virus à ADN, dont les particules ont l'apparence de deux icosaèdres assemblés). Cette large valence écologique, sa capacité à transmettre des virus, ainsi que sa faculté à développer des résistances aux insecticides font de cette espèce l'un des plus importants nuisibles des cultures maraîchères dans de nombreuses régions du monde. A l'île de La Réunion, *B. tabaci* affecte principalement les Solanacées en tant que vecteur de begomovirus, et en moindre mesure les Cucurbitacées, par dégâts directs.

Bemisia tabaci est considéré depuis 2011 comme un complexe d'une vingtaine d'espèces, indifférenciables morphologiquement mais ayant des caractéristiques particulières, notamment en termes d'efficacité de transmission virale, de choix de plantes hôtes, de fertilité, ou encore de résistance aux insecticides. *Bemisia tabaci* héberge, dans un organe spécialisé appelé bactériome, une combinaison de bactéries endosymbiotiques non obligatoires (parmi sept endosymbiotes connus à ce jour, Juin 2014), qui contribuent à ses traits de vie. L'île de La Réunion abrite une espèce indigène de *B. tabaci*, *Indian Ocean (IO)*, ainsi que les deux espèces les plus invasives, *Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1)* et *Mediterranean (MED)*, différenciables génétiquement en Eastern et Western), arrivées à La Réunion en 1997 et 2010 respectivement. Les différentes prévalences des endosymbiotes pour les espèces de *B. tabaci* présentes à La Réunion sont respectivement : 64% *Arsenophonus* et 74% *Cardinium* pour *IO*, 78% *Hamiltonella* et 91% *Rickettsia* pour *MEAM1*, 98,5% *Cardinium* et 92% *Hamiltonella* pour *Western MED*, 100% *Rickettsia*, *Wolbachia* et 71% *Hamiltonella* pour *Eastern MED* (Thierry et al., 2011; Thierry et al., 2014; pour revue, Péréfarres et

al., 2012).

A ce jour (consultation de <http://www.cabi.org/isc/datasheet/8927>, mise à jour datée d'Avril 2014), 22 espèces du genre *Encarsia*, ainsi que d'autres espèces du genre *Eretmocer*, ont été identifiées parmi les parasitoïdes naturels de *B. tabaci* dans le monde. Dans chaque région où *B. tabaci* est présent, une à plusieurs espèces de chacun des deux genres entraînent une importante mortalité de l'aleurode. Il existe également des prédateurs généralistes homoptères, connus pour attaquer *B. tabaci*. Des épandages massifs d'insecticides ont probablement causé la perte de ces ennemis, notamment au Soudan dans les années 1970, exacerbant ainsi une résurgence dévastatrice de *B. tabaci* sur des plants de cotonnier. La présence combinée de ces ennemis, permettant de limiter les impacts directs de *B. tabaci*, n'est cependant pas suffisante pour limiter la transmission virale. 7 utilisations de parasitoïdes et 8 utilisations de prédateurs sont répertoriées sur la fiche descriptive de *B. tabaci* de CABI, (<http://www.cabi.org/isc/datasheet/8927>, mise à jour en Avril 2014) : Etats-Unis, Paraguay, Soudan, Maroc, Nicaragua, Egypte, Mali, Israël, Nouvelle Zélande, Norvège ... cette liste n'est pas exhaustive: la France et l'Australie, par exemple, ne sont pas mentionnées.

En Australie, l'utilisation d'*Encarsia formosa* et *Eretmocer* *eremicus* sur des cultures de *Poinsettia* (plante ornementale "Etoile de Noël") contaminées par l'espèce *MEAM1* sous serre, a été évaluée: seule *Eretmocer* *eremicus* a été considérée comme efficace, avec des coûts d'utilisation évalués à plus de 40 fois celle de l'utilisation d'insecticides. Les préconisations actuelles présentées sur le site de CABI sont d'utiliser un programme de lutte intégrée, conciliant insectes auxiliaires (lutte biologique) et insecticides ciblés.

A La Réunion, la lutte biologique utilise les hyménoptères parasitoïdes, *Encarsia formosa* et *Eretmocer* *eremicus* produits localement par une SARL. Bien qu'utilisée depuis plus de 10 ans, cette méthode manque d'évaluation quantitative, notamment suite à l'arrivée de l'espèce *MED* en 2010.

D1b: Lutte biologique contre l'aleurode *Bemisia tabaci* - des parasites et des bactéries endosymbiotiques: figure à commenter (quizz)

N'est pas redétaillé ici – vous l'avez vu dans le module interactif

La figure que vous venez de voir illustre une perspective de recherche actuelle de grand intérêt: la prise en compte des virus et des endosymbiotes dans l'étude des interactions tri-trophiques plantes - herbivores - prédateurs, parasitoïdes. Virus et endosymbiotes sont présents dans ces trois acteurs, peuvent interagir et manipuler le comportement de leurs hôtes, notamment afin d'optimiser leur transmission (pour exemple, l'article accessible en ligne de Martinez et al. 2012;

<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0035081#pone-0035081-g004>). Vous verrez plus loin que l'une des voies de recherche utilisées dans la lutte contre les insectes nuisibles est l'utilisation de l'endosymbiote *Wolbachia*.

D2. Cas d'étude: utilisation de parasitoïdes contre *Dacus ciliatus* (et d'autres mouches des fruits) à l'île de La Réunion

D2a: Mouche des légumes, mouche des fruits ?? Présentation de 3 mouches des fruits à l'île de La Réunion

L'appellation "mouches des légumes" désigne à La Réunion les espèces qui attaquent les cultures maraîchères (tomates et cucurbitacées diverses principalement). Le terme est inexact puisque ces cultures sont en fait des fruits, c'est à dire l'organe de la plante qui porte les graines. Ces "mouches des légumes", comme celles qui provoquent des dégâts en arboriculture, appartiennent à la grande famille des mouches des fruits, les *Tephritidae*.

La famille des *Tephritidae* compte environ 3000 espèces différentes dont une centaine causent des problèmes économiques pour l'Homme. Les *Tephritidae* pondent leurs oeufs dans les fruits; leur développement rend rapidement le fruit inconsommable. Parmi les espèces économiquement nuisibles, huit d'entre elles sont présentes à La Réunion : quatre s'attaquent à l'arboriculture (les "mouches des fruits") et quatre au maraîchage (les "mouches des légumes"). Les dégâts annuels (pertes et coût de la lutte) s'élèveraient à plus d'un million d'euros (Bunge-Vivier, 1993). Les mouches posant des problèmes en maraîchage sont la mouche de la tomate *Neoceratitis cyanescens* et les trois mouches des cucurbitacées (dont on reparlera au chapitre 3): la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae*, la mouche éthiopienne des Cucurbitacées *Dacus ciliatus* et la mouche des Cucurbitacées de l'Océan Indien *Dacus demmerezi* (http://gamour.cirad.fr/site/index.php?option=com_content&view=article&id=76&Itemid=80)

Un « livre » feuilletable imagé présente ces trois espèces :

Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae (Coquillett), dite mouche du melon, est présente en Inde, son aire probable d'origine. Elle a une large distribution au niveau mondial, on la rencontre en Asie du Sud-Est, en Afrique de l'Est et de l'Ouest (Cameroun, Tanzanie, Kenya, Egypte), à Hawaï, mais aussi dans les îles d'Océanie et celles de l'Océan Indien. En ce qui concerne les Mascareignes, *B. cucurbitae* a été pour la première fois identifiée à l'île Maurice en 1960 puis a colonisé l'île de La Réunion en

1972 probablement à partir de l'île Maurice. Sur l'île de La Réunion, cette espèce thermophile est abondante du littoral jusqu'à 600 mètres d'altitude et n'est pas commune au-delà de 800 mètres d'altitude. Source image : *Bactrocera cucurbitae* femelle sur *Coccinia grandis* (courge écarlate). Antoine Franck, Cirad.

Dacus (Didacus) ciliatus (Loew), dite mouche éthiopienne des cucurbitacées probablement originaire d'Ethiopie, est présente à travers le continent africain, excepté au Maghreb, de l'Egypte à l'Afrique du Sud. On la rencontre également en Asie Orientale (Bangladesh, Inde, Pakistan, Sri Lanka) et au Moyen-Orient (Iran, Arabie-Saoudite, Yemen...). Plus récemment, *D. ciliatus* a été aussi identifiée en Israël (1997) et à Oman (2004). La mouche éthiopienne des *Cucurbitaceae* a été signalée pour la première fois à La Réunion en 1964. Dans l'Océan Indien, elle est également présente à l'île Maurice, à Madagascar et aux Comores. A La Réunion, cette espèce peut être présente jusqu'à 1200 mètres. Source image : Dominique Martiré.

Dacus (Dacus) demmerezi (Bezzi), dite mouche des cucurbitacées de l'océan Indien, est une espèce endémique de la sous région et possède donc une aire de distribution plus limitée. Décrite de l'île Maurice en 1923, elle fut ensuite signalée à Madagascar en 1953, puis à l'île de La Réunion en 1972. Sur l'île, cette espèce se rencontre des premiers contreforts de l'île jusqu'à 1500 mètres d'altitude. Source image : Antoine Franck, CIRAD. Remarque : les trois espèces présentées dans ce livre ont à peu près la même taille, ce sont les photos qui ont des échelles différentes ! Taille d'un adulte : 6 – 7 mm.

Texte modifié d'après la thèse de C. Jacquard (2012);

Références: CABI, (2003) ; Vayssières et al. (2007) ; Etienne J., (1982) ; Ryckewaert et al. (2010) ; Maher A. (1957) ; Hancock, D. L. (1985) ; White & Elson-Harris (1992) ; Yarom, I. et al. (1997) ; Azam, K.M. et al. (2004) ; Pointel, J. (1964) ; Etienne, J. (1974) ; De Meyer et al. (2012) ; Orian & Moutia, (1960) ; Paulian, R. (1953)

D2b. Lutte biologique contre *D. ciliatus*, *B. cucurbitae* et *D. demmerezi*: historique

Un extrait modifié de la thèse de P. Rousse (Rousse, 2007) vous présente cet historique; par ailleurs, vous rencontrerez Pascal dans une vidéo du chapitre 3; après sa thèse à l'UMR PVBMT (CIRAD- Université de La Réunion), il a en effet été coordonateur du projet GAMOUR à la Chambre d'Agriculture de La Réunion.

"La lutte biologique contre les mouches des fruits a un siècle. A l'image de la lutte biologique en général, elle a connu de nombreux déboires, et des succès. Tout commence en 1902, lorsque le gouvernement australien décide d'entreprendre une campagne de lutte contre *Ceratitis capitata*

(aujourd'hui l'une des "top 100" des espèces invasives; DAISIE). Peu après, des programmes similaires sont lancés en Italie et à Hawaii. Des résultats encourageants sont obtenus à Hawaii, notamment avec l'introduction de *Psytalia fletcheri* contre *B. cucurbitae* (Wharton, 1989). L'arrivée, en 1945, de la mouche orientale *Bactrocera dorsalis* à Hawaii déclenche une intense dynamique de prospection, dont les fruits profiteront à plus long terme à l'ensemble des pays concernés par ces invasions. Pas moins de 14 prospecteurs sillonnent le monde et ramènent 24 espèces de parasitoïdes. Cinq d'entre elles s'établissent, dont trois (parmi eux, *F. arisanus*) entraînent une diminution notable des populations de *B.dorsalis* et *C.capitata*. Un an après l'introduction de ce dernier, on estime à 60% la diminution des populations de *B. dorsalis* (Newell & Haramoto, 1968). Ce succès motive par la suite l'exportation de ces parasitoïdes à travers le monde. Des introductions sont tentées principalement en Floride, au Costa Rica, à Fidji, en Australie, à l'île Maurice ... mais la plupart n'ont fait l'objet ni de suivis ultérieurs ni de publication des résultats. Certaines de ces introductions engendrent des réductions notables des populations de mouches, sans qu'aucune ne permette d'égaliser les résultats obtenus à Hawaii. Parallèlement, les prospections pour la recherche de nouvelles espèces de parasitoïdes continuent, principalement en vue du contrôle biologique de *B.cucurbitae* (Wharton, 1989). Au moins 82 espèces de parasitoïdes ont été récoltées à partir de *Tephritidae* lors de ces différentes missions de prospection. Seules 44 ont été relâchées, et 22 se sont établies. Au final, il est malaisé de juger de l'efficacité de ces programmes, du fait du manque de données économiques et d'études précises antérieures aux lâchers. L'efficacité est souvent jugée aux seuls taux de parasitisme observés sur le terrain après lâcher, ce qui manque parfois de pertinence dans une optique d'analyse coût/bénéfice (Wharton, 1989)."

D2c. Ennemis naturels et introduits contre les mouches des fruits *D. ciliatus*, *B. cucurbitae* et *D. demmerezi*

20 ennemis naturels (pour la plupart des parasitoïdes) sont répertoriés dans CABI (consultation du site en Juin 2014; <http://www.cabi.org/isc/datasheet/17682>) pour *D. ciliatus*, dont *Fopius arisanus*. Cependant, il y est noté que dans des fruits épais tels la pastèque, le melon et la courgette, les larves de *D. Ciliatus* sont inaccessibles au parasitisme. De même, les ennemis naturels de *B. cucurbitae* (17 parasitoïdes, 1 prédateur) sont listés non exhaustivement dans CABI (consultation du site en Juin 2014; <http://www.cabi.org/isc/datasheet/17683>), et répertoriés comme peu efficaces. Pour l'espèce indigène des Mascareignes, *D. demmerezi*, CABI ne répertorie pas d'informations.

Un extrait de la thèse de P. Rousse (2007) nous éclaire à nouveau sur les parasitoïdes présents à La Réunion : on y compte à La Réunion trois espèces natives, ou introduites involontairement par

l'homme, de parasitoïdes de *Tephritidae*. A ces espèces s'ajoutent les introductions volontaires menées par l'IRAT puis le CIRAD depuis 1962. Nous nous concentrerons dans la suite de cette partie sur *P. fletcheri* et *F. arisanus*, deux parasitoïdes exotiques désormais installés sur l'île de La Réunion. Lors d'une première phase, de 1962 à 1982, deux premières tentatives d'introduction de *F. arisanus* sont effectuées, sans succès (Vercambre, 1982). Ces conclusions décourageantes provoquent une interruption momentanée des programmes, qui ne reprennent qu'en 1995, avec notamment l'introduction de *P. fletcheri* à partir de Hawaii (Hurtrel, 2000, Quilici et al., 2004). Dans le même temps, une troisième tentative d'introduction est faite avec *F. arisanus*, mais les difficultés de l'élevage ne permettent de relâcher qu'un faible nombre d'insectes (S. Quilici et al. données non publiées). Quelques temps après, une enquête est menée afin de mesurer la distribution géographique et l'efficacité des parasitoïdes (Malvolti, 1998 ; Simon, 1998). Six espèces sont répertoriées au cours de ce travail, mais les taux de parasitisme relevés restent faibles. C'est à la suite de ce succès en demi-teinte que le CIRAD décide de s'intéresser une nouvelle fois à *F. arisanus*, car les travaux menés précédemment à Hawaii (Harris & Okamoto, 1991, Bautista et al., 1999) ont finalement permis de développer une souche d'élevage plus stable.

L'exemple de test expérimental que nous allons voir maintenant concerne une comparaison du taux de parasitisme de *P. fletcheri* et *F. arisanus* chez *B. cucurbitae*, par deux équipes Hawaïennes (Bautista et al., 2004).

D2d. EXERCISEUR : comparaison des parasitoïdes *P. fletcheri* et *F. arisanus*

N'est pas redétaillé ici – vous l'avez vu dans le module interactif

D2e. Lutte biologique utilisant *F. arisanus* et *P. fletcheri* à l'île de La Réunion: perspectives

L'article précédemment cité [Bautista et al. \(2004\)](#) illustre une meilleure efficacité de *P. fletcheri* sur *B. cucurbitae*, comparé à *F. arisanus*. *Psytalia fletcheri* est en effet le principal parasitoïde auxiliaire utilisé contre *B. cucurbitae*, dans la lutte biologique classique ou inondative. L'une des raisons de ce succès est que c'est probablement la seule espèce capable de contourner la réponse immune de *B. cucurbitae* (Rousse et Quilici, 2009).

Originaire d'Inde, *P. fletcheri* a fait l'objet de plusieurs programmes de lutte biologique, dont le principal a été mené à Hawaii à partir de 1916 pour lutter contre la mouche du melon *B. cucurbitae* (Vargas et al., 2004). En 1995, le Cirad a lancé un programme pour introduire *P. fletcheri* à La Réunion afin de lutter contre cette même espèce. Le parasitoïde, dont la souche provenait d'Hawaii, s'est acclimaté avec succès à la fin des années 1990. Il a toutefois été principalement retrouvé sur des margoses sauvages (*Momordica charantia* L.) (Quilici et al., 2002). De la même façon, à Hawaii le parasitoïde a été peu retrouvé sur les cultures maraîchères (Vargas et al., 1990). En effet, dans un contexte de lutte chimique intensive, le parasitoïde se développe peu sur les parcelles cultivées. La lutte biologique par acclimatation ne s'est donc pas avérée efficace pour gérer les populations de la mouche du melon sur les cultures de cucurbitacées à La Réunion. Dans une logique coût/efficacité, les lâchers de *P. fletcheri* ne permettent pas généralement d'obtenir un parasitisme suffisant pour

réduire de manière significative les populations de mouches des légumes. En revanche, à La Réunion, dans une approche agroécologique, des lâchers inoculatifs ont récemment permis de restaurer ou de renforcer la population de parasitoïdes sur des parcelles maraîchères longtemps perturbées par l'emploi de pesticides (Marquier et al., 2014).

La thèse de P. Rousse (2007), qui portait sur les spécificités d'hôte de *F. arisanus*, a montré une grande variabilité des différentes espèces de *Tephritidae* de La Réunion pour le développement de ce dernier. *Bactrocera cucurbitae*, non hôte, empêche quasi systématiquement le développement du parasitoïde, comme cela avait déjà été constaté par Harris & Bautista (1996) et dans l'article dont nous avons vu une figure, Bautista et al. (2004) malgré un taux initial de parasitisme élevé (revoir la figure étudiée précédemment). Cependant, même si *F. arisanus* ne peut se développer, il induit une mortalité significative chez son hôte; cela peut s'expliquer notamment par les blessures causées à l'embryon hôte, même sans dépôt d'oeuf par le parasitoïde (Moretti & Calvitti, 2003). Chez *D. ciliatus* et *D. demmerezi*, la survie de *F. arisanus* est faible, inférieure à 25% dans le meilleur des cas. L'apparente polyphagie de *F. arisanus*, déterminée à partir d'expérimentations en laboratoire et de données de terrain parfois ponctuelles, ne traduit sans doute que très imparfaitement sa spécificité réelle sur le terrain. De plus, ses coûts d'élevage élevés (estimés à plus de 2000 dollars pour un million de parasitoïdes) font de *F. arisanus* un mauvais candidat pour la lutte inondative (Harris & Bautista, 2001), mais toujours excellent pour de la lutte biologique classique par introduction-acclimataion. En effet, le fait qu'il soit aujourd'hui considéré comme établi à Hawaï, Tahiti et La Réunion ((Purcell, 1998); Vargas et Quilici, communications personnelles), associé aux risques limités d'effets non intentionnels (Wang et al., 2004), permettent de le considérer, de concert avec *P. fletcheri* (Bautista et al., 2004), comme l'un des éléments d'une régulation des mouches des fruits de La Réunion (avec d'excellents résultats sur *Bactrocera zonata*), ainsi qu'un excellent auxiliaire contre *Bactrocera invadens* dans toute l'Afrique équatoriale. D'autres éléments, au sein d'un programme de lutte intégrée, seront vus chapitre 3.

E. DE L'INTRODUCTION À L'ÉTABLISSEMENT D'UNE ESPÈCE

Nous venons de voir différents exemples d'interactions entre les parasitoïdes et leurs cibles-hôtes. Le fait qu'un parasitoïde introduit puisse trouver des hôtes au sein desquels il peut se développer, fait partie intégrante des étapes qu'une espèce doit franchir pour s'établir, une fois introduite.

Ces étapes ont été décrites dans le chapitre 1, qui concernait les invasions biologiques. En effet, avant de devenir invasive, une espèce doit s'être établie en dehors de son aire de répartition d'origine, tout comme les espèces utilisées en lutte biologique et introduites volontairement. Si vous avez suivi le chapitre 1, considérez ce paragraphe comme une révision. Sinon, retenez que ce qui suit s'applique également, du moins pour les premières étapes, aux espèces invasives.

Quelle que soit l'origine, anthropique ou non, de l'arrivée d'une espèce en dehors de son aire de répartition initiale, elle ne s'accompagne pas toujours de son introduction dans le milieu naturel, de son établissement, et enfin de son caractère envahissant. Williamson fut l'un des premiers à modéliser les transitions entre ces 4 étapes, qu'il nomma : importation/introduction/établissement/peste.

Notons qu'il parle ici de peste, alors que d'autres termes auraient pu être utilisés. Nous lui préférons le terme d'invasion. Ses premiers travaux en Grande Bretagne ont concerné des espèces cultivées génétiquement modifiées, puis une flore détaillée des îles britanniques (Ecological Flora Database (Fitter et Peat, 1994)). Ces travaux ont donné naissance à la fameuse règle, dite des 10% (Williamson et Fitter, 1996a et 1996b). Cette règle peut s'énoncer ainsi : parmi les espèces qui sont transportées dans un territoire non-natif, seules 10% s'y introduisent; les autres ne survivent pas à leur nouvel habitat. Parmi ces dernières, 10% s'y établissent: leur population reste à l'équilibre et localisée, et enfin 10% des espèces établies envahissent une vaste superficie, avec un impact plus ou moins important. Donc, pour 1000 espèces transportées, il est prédit qu'une seule espèce devienne nuisible. Williamson précise qu'à chaque étape, les pourcentages ne sont pas strictement égaux à 10%, et se situent entre 5 et 20%.

Question: si l'on admet que la "règle des 10%" s'applique à l'ensemble des espèces présentes sur ce bateau, qui les transporte en dehors de leur aire de répartition initiale, quelle est l'ordre de grandeur de la probabilité qu'une des espèces devienne envahissante une fois arrivée à destination ?

Réponses possibles :

- a) de 0,125 à 16%
- b) de 0,03 à 1,6%
- c) moins de 0,16%

Explication obligatoire : La bonne réponse est de 0,125 à 16%. Avec une vingtaine d'espèces différentes sur ce bateau, s'il y a à chaque barrière (voir les 3 barrières ci-dessous) entre 5 et 20% d'espèces qui passent :

importation/introduction

introduction/établissement

établissement/invasion

la probabilité pour chacune des espèces transportées de devenir invasive varie entre :

$$(5\%)^3 = 125/100^3$$

et

$$(20\%)^3 = 8000/100^3$$

la probabilité que l'une des 20 espèces transportées par le bateau devienne envahissante varie donc de :

$$20 * 125/100^3 = 2,5/10^3$$

à

$$20 * 8000/100^3 = 1,6/10$$

Nous venons de voir la règle de Williamson. Si, pour certaines espèces, cette règle s'est confirmée (exemples de vertébrés, insectes, pathogènes...), il y a aussi des exceptions, dont les insectes introduits volontairement pour la lutte biologique.

F. SUCCÈS ET ÉCHECS EN LUTTE BIOLOGIQUE : INTRODUCTION-ACCLIMATATION, ET CONTRÔLE DES POPULATIONS-CIBLES

Si une espèce nuisible provient d'une autre aire géographique, et a été transportée sans son ennemi naturel, **l'une des solutions envisagées est de rechercher, dans l'aire native de l'espèce introduite, ses ennemis naturels** ! Une fois sélectionnés et testés, ces ennemis naturels peuvent alors être introduits à leur tour, volontairement cette fois. Cette stratégie est l'essence-même de la lutte biologique classique, dite d'introduction-acclimatation.

Récemment, pour limiter la ronce envahissante *Rubus alceifolius* présente à La Réunion, la guêpe *Cibdela janthina*, originaire de la même zone géographique (Sumatra) que la ronce (qui est une plante-hôte dont la larve de guêpe se nourrit), a été introduite à La Réunion. Cependant, cette stratégie repose sur une sélection rigoureuse de l'agent de lutte biologique à introduire, et sur des tests à long terme, afin d'évaluer les risques potentiels associés; en particulier, d'autres espèces indigènes seraient-elles menacées dans l'aire d'introduction ? Ce sujet est particulièrement sensible en milieu insulaire, riche en espèces endémiques.

Egalement, **dans l'aire où se trouve l'espèce nuisible à contrôler, un agent de lutte biologique potentiel méconnu (natif, ou récemment introduit) peut être présent**: si de tels agents sont identifiés, nul besoin alors d'en importer d'autres. Par exemple, face au foreur ponctué de la canne à sucre, *Chilo sacchariphagus* (Lepidoptera, Crambidae), responsable d'importantes pertes de productivité, un inventaire de parasitoïdes indigènes associés a été mené à La Réunion. Une seule espèce de parasitoïde a été identifiée dans les champs de canne : *Trichogramma chilonis*. Les caractéristiques biologiques de trois populations réunionnaises de cet auxiliaire ont été comparées au laboratoire, permettant de choisir la mieux adaptée pour l'élevage de masse et les premiers essais au champ (2002-2004). Les essais ont montré des réductions de pertes de rendement, et la production de *T. chilonis* est aujourd'hui réalisée au stade industriel, pour la mise en place d'une lutte biologique. (Goebel et al., 2005 ; AGROPOLIS, 2007 ; Clain et al., 2011)

En lutte biologique, l'introduction est volontaire et l'acclimatation (terme utilisé en lutte biologique, pour l'établissement) est souhaitée, sans qu'elle ne mène à une invasion biologique ! L'acclimatation va dépendre de caractéristiques déjà vues au chapitre 1 : de l'environnement (climat, ressources, milieux), de la pression de propagules (fréquence et nombre des introductions ; diversité génétique), de traits biologiques (avantages reproductifs, gamme d'habitats et spectre alimentaire), et d'interactions biotiques (compétition, prédation, facilitation).

Les **taux d'acclimations d'insectes introduits pour la lutte biologique sont supérieurs à ceux de la règle de Williamson** (rappel: entre 5 et 20%). L'un des facteurs explicatifs est : lors de l'introduction, lorsque cela était possible, on a pu optimiser la pression de propagules (fréquence d'introductions, et nombre d'individus introduits); en effet, il a été montré qu'augmenter la fréquence d'introduction et/ou le nombre d'individus introduits pouvait faciliter l'acclimatation de certaines espèces, et dans certains milieux; cependant, dans certains cas, les barrières à l'acclimatation (biotiques, dues à des compétiteurs ou des ennemis, ou abiotiques) ne pourront être franchies, malgré la forte pression de propagules (Engelkes et Mills, 2011).

A l'échelle mondiale, parmi les organismes répertoriés pour la lutte biologique, 482 arthropodes phytophages ont été introduits jusqu'en 1996 (en vue de contrôler des plantes-hôtes), ainsi que 2122 prédateurs et parasitoïdes jusqu'en 1992 (en vue de contrôler des phytophages). **Une différence remarquable (et statistiquement significative) entre phytophages et prédateurs/parasitoïdes introduits pour de la lutte biologique concerne leur taux d'acclimatation: de l'ordre de 70% pour les phytophages, et de 35% pour parasitoïdes et prédateurs (Engelkes et Mills, 2011). Un meilleur taux d'établissement est aussi observé pour les phytophages exotiques, comparés aux taux d'établissement des prédateurs/parasitoïdes exotiques, en Europe et en Amérique du Nord. Pour expliquer les meilleurs taux d'établissement/acclimatation des insectes phytophages, une hypothèse avancée est que ces derniers bénéficieraient plus fréquemment d'une "perte d'ennemi" lors de leur introduction (pour plus de détails, revoir cette notion chapitre 1). En revanche, aucune différence significative n'a été constatée entre introductions en milieux insulaires ou continentaux, probablement car les milieux ciblés, agricoles, sont similaires (Simberloff, 1986).**

Leurs effets indésirables, quoiqu'existants, sont moins fréquents que ceux dûs aux espèces introduites non intentionnellement: aux Etats-Unis, sur 1554 espèces d'insectes introduites, 50% ont des effets indésirables, contre 1,4% d'effets indésirables au sein des insectes introduits volontairement pour de la lutte biologique (Van Lenteren, 2006). A Hawaï cependant, sur 679 agents de lutte biologique introduits entre 1890 et 1985, 13% se sont attaqués à des espèces indigènes non-cibles (Funasaki et al., 1988), soulignant ici la fragilité du milieu insulaire.

Un prédateur particulièrement bien établi, devenu invasif et exemple d'un échec de lutte biologique, est *Harmonia axyridis*: natif d'Asie, il a été utilisé dans des programmes de lutte biologique classique, augmentative et de conservation, de 1916 à au moins 2001, dans plus de 20 pays de tous continents (à l'exception de l'Australie). Pour exemple, des lâchers augmentatifs de plusieurs dizaines de milliers d'individus/an (87810 au total) furent effectués de 1978 à 1981, dans des vergers de noix de pécan en Géorgie (Etats-Unis).

Deux premières populations invasives furent détectées en Amérique du Nord (1988-1989), suivies de détections successives en Belgique, Amérique du Sud (2001), Afrique du Sud (2004). Une reconstruction de l'histoire de ces invasions, à l'aide de marqueurs moléculaires, a permis de montrer qu'une seule population invasive, en Amérique du Nord, a joué un rôle de "tête de pont" dans l'invasion mondiale d'*Harmonia axyridis*. Ce scénario "tête de pont" est important pour comprendre les invasions biologiques en milieu cultivé: une population acquiert des caractéristiques invasives, et peut alors se comporter comme la source de nombreuses autres invasions dans des zones éloignées (pour revue, Guillemaud et al., 2011; Brown et al., 2011; Koch, 2003; Tedders et Schaefer, 1994).

*Des exemples de succès de lutte biologique par introduction-acclimatation sont illustrés ci-dessous, et ont été obtenus à partir de quelques milliers de parasitoïdes initiaux. Le parasitoïde **Tamarixia dryi** d'Afrique du Sud a été introduit à La Réunion (33000 individus, en 1974), puis à l'île Maurice (en 1982), pour lutter contre le psylle *Trioza erythrae*, vecteur de l'African Greening Disease (maladie bactérienne affectant les agrumes). A La Réunion, **il a permis l'éradication complète de son hôte *Trioza erythrae* dès 1980. Comment un parasitoïde a-t-il pu se maintenir, si son hôte a disparu ? C'est la présence opportune d'un autre hôte, *Trioza litseae*, abondant autour des vergers, qui a probablement permis au parasitoïde de se maintenir, et de venir à bout de *Trioza erythrae*. Cet exemple représente l'un des rares (sinon le seul ?) cas de succès total de lutte biologique attribuée à un parasitoïde (CABI, 2014; Aubert et Quilici, 1983; 1986). Ce fut ensuite au tour du parasitoïde *Tamarixia radiata*, originaire d'Inde, introduit à La Réunion (4600 individus, en 1978), puis en Guadeloupe (1000 individus, en 1999), de limiter durablement le psylle asiatique des agrumes***

Diaphorina citri, vecteur du Huanglongbing (autre maladie bactérienne affectant les agrumes) (Etienne, 2001).

Les exemples de réussites ne sont pas une généralité pour autant: sur 692 espèces de phytophages et 4769 espèces de prédateurs/parasitoïdes introduites, seules 17% et 11% respectivement ont permis un contrôle de l'organisme visé (Greathead, 1995; données arrêtées en 1992). Des données arrêtées en 2000 aboutissent à un taux comparable de 16%, sur 5000 introductions de 1000 espèces de prédateurs et parasitoïdes (Follett et Duan, 2000). Même si de nombreux paramètres, nécessaires au bon déroulement d'une opération de lutte biologique, sont identifiés aujourd'hui, le succès d'un agent de lutte biologique reste encore difficile à prédire.

G. AUX FRONTIÈRES DE LA LUTTE BIOLOGIQUE - TECHNIQUES DE L'INSECTE STÉRILE ET INCOMPATIBLE

G1. Aux frontières de la lutte biologique: TIS - Interview

Nous avons évoqué (**QUIZZ : exemples de lutte biologique contre des insectes invasifs**), concernant la lutte contre la mouche des fruits *Ceratitis capitata* et contre le moustique *Aedes albopictus*, une utilisation, aux frontières de la lutte biologique, de la **Technique de l'Insecte Stérile (TIS)**. **Voyons de quoi il s'agit, et commençons par une interview :**

Une interview du Dr. Serge Quilici (entomologiste, CIRAD, UMR PVBMT, La Réunion), réalisée par David JOSSEROND (responsable du portail BIOAGRI, CIRAD), en Juin 2013 à la Réunion du Second Projet de Coordination pour Finaliser un Protocole Commun de Gestion de Mouches des Fruits (île Maurice; Agence Internationale d'Energie Atomique, Projet de Coopération Technique Régional Africain)(*), permet d'aborder la technique du mâle stérile, qui est actuellement en cours de développement pour le moustique *Aedes albopictus* :

(*)"Second Project Coordination Meeting to Finalize Common Protocol and Modalities on Management of Fruit Flies", Mauritius, June 2013, International Atomic Energy Agency, Regional Africa Technical Cooperation Project, RAF5062.

Technique de l'insecte stérile

« En quoi consiste la technique de l'insecte stérile ? »

« C'est une méthode qu'on peut qualifier d'écologique, très ciblée sur une espèce particulière, qui consiste à élever cette espèce en masse, au laboratoire, on a des unités de production. Ensuite, on va séparer les mâles des femelles à un stade le plus précoce possible, pour des raisons aussi économiques. Une fois qu'on a des mâles qui sont développés jusqu'au stade adulte, on va les stériliser à l'aide de rayons gamma, souvent à base d'une source de cobalt 60, de façon à ce que ces mâles puissent se reproduire (s'accoupler) mais soient infertiles. Si on relâche de grandes quantités de ces mâles dans les populations sauvages, ils entrent en compétition avec les mâles sauvages, ils assurent une partie des accouplements, et petit à petit la population finit par décliner, jusqu'à arriver au niveau zéro. »

G2. Aux frontières de la lutte biologique: TIS - Quizz

Question1 : Pour la technique de l'insecte stérile, seuls les mâles stérilisés se sont montrés efficaces dans la réduction des populations naturelles; de plus, les femelles, mêmes stériles, peuvent attirer des mâles stériles, diminuant ainsi l'efficacité de la TIS. On sépare donc les mâles des femelles dans l'élevage, et ce le plus tôt possible, pour des raisons économiques évoquées par Serge Quilici: cela permet de réduire les frais d'élevage. A votre avis, il y a-t-il d'autres raisons pour éliminer les femelles avant de relâcher les mâles ?

Réponse1: OUI

Explication1: Chez les moustiques tels *Aedes albopictus*, seules les femelles piquent leurs hôtes et leur transmettent des virus, il vaut donc mieux éviter de les relâcher ! Il en est de même pour la mouche des fruits telle *Ceratitis capitata*: les femelles, même stérilisées, peuvent commettre des dégâts sur les fruits par leurs piqûres alimentaires et d'oviposition.

Question2 : Pour la technique de l'insecte stérile, seuls les mâles stérilisés se sont montrés efficaces dans la réduction des populations naturelles; de plus, les femelles, mêmes stériles, peuvent attirer des mâles stériles, diminuant ainsi l'efficacité de la TIS. On sépare donc les mâles des femelles dans l'élevage, et ce le plus tôt possible, pour des raisons économiques évoquées par Serge Quilici: cela permet de réduire les frais d'élevage. A votre avis, il y a-t-il d'autres raisons pour éliminer les femelles avant de relâcher les mâles ?

Réponse2: OUI

Explication2: Avant le lâcher des mâles stériles, on peut ajouter à leur alimentation de base (sucres, eau): des protéines (10%), et un analogue de l'hormone juvénile (méthoprène). Chez *Ceratitis capitata*, cet ajout a permis d'augmenter l'attractivité des femelles, via la production de phéromones, par 8 !

G3. Perspectives actuelles concernant la technique de l'insecte stérile: TIS, et alternative de la technique de l'insecte incompatible: TII

Pour ce qui concerne *C. capitata*, les plus gros potentiels de production de souches stériles bisexuées se trouvent au Guatemala, Mexique, Argentine, Etats-Unis, Japon (plusieurs centaines de millions d'insectes produits par semaine et par centre). Les techniques classiques de séparation, basées sur des différences de taille ou comportementales, peuvent être améliorées par un sexage génétique, permettant une élimination sélective des femelles précocément au cours du développement, et ainsi une efficacité et une rentabilité accrues de la TIS. *Ceratitis capitata* est l'une des deux premières espèces à avoir bénéficié de ce sexage à l'échelle de production de masse: une mutation thermosensible élimine toutes les femelles à haute température. Cette souche, pour laquelle des biofabriques produisent des millions, voire des milliards de mâles/semaine (Madère, Guatemala, Tunisie ...), a été lâchée sur une bien plus grande échelle que les autres programmes, et souligne l'importance d'une élimination robuste des femelles. D'autres lignées transgéniques récentes produisent uniquement des mâles stériles, sans nécessité de tri; cependant, des questions scientifiques, éthiques, sociétales ... posées par l'utilisation de transgènes demeurent, alors que la stérilisation par irradiation suivie d'un tri plus "classique" reste un procédé plus acceptable (car ne faisant appel à aucun transgène).

Des lâchers inondatifs répétés de mâles stériles sont nécessaires pour aboutir à une diminution, voire une élimination totale, de la population ciblée. Des perfectionnements successifs permettent aujourd'hui à un seul avion de larguer, avec l'aide d'un GPS (Global Positioning System) ou d'un GIS (Geographic Information System), plus de 40 millions de mouches, qu'il est auparavant possible de conserver au froid. Des dizaines de succès sont répertoriés, depuis l'éradication de la mouche tse-tse (*Glossina fuscipes*, vectrice du tripanosome) à Zanzibar, au contrôle de *Ceratitis capitata* dans plus de 15 pays ou régions concernées.

Depuis 2005, en Italie, des lâchers de mâles stériles *Aedes albopictus* sont effectués dans le district de Crevalcore, près de Bologne. La méthode de lâcher n'a cessé de s'améliorer pour atteindre en 2009 une réduction de la fertilité de 68%, et de la densité de moustiques de 72%. En 2010, 22 communes italiennes avaient troqué leur méthode de lutte aux insecticides contre une lutte avec des mâles stériles, avec des résultats identiques sur le terrain.

Une technique alternative, la technique de l'insecte incompatible (TII), repose sur l'incompatibilité cytoplasmique (IC) médiée par la bactérie endosymbiotique *Wolbachia*, dont nous avons déjà parlé au chapitre "Lutte biologique contre l'aleurode *Bemisia tabaci*". *Wolbachia* infecte approximativement 60% des [arthropodes](#), son utilisation peut donc être étendue à de nombreuses espèces. La descendance issue d'un croisement entre un mâle porteurs de certaines souches de *Wolbachia*, et une femelle non-porteuse, n'est pas viable, par incompatibilité cytoplasmique. En revanche, la femelle porteuse va transmettre la souche à sa descendance, quel que soit le mâle. Ce phénomène a pour effet de favoriser la transmission de la souche de *Wolbachia* portée par les femelles. Lorsque les souches bactériennes sont judicieusement choisies, cela empêche le développement d'oeufs fécondés entre les mâles relâchés (porteurs d'une souche choisie de *Wolbachia*) et les femelles de la population à contrôler, non-porteuses. Sans qu'on le sache à l'époque, c'est l'incompatibilité cytoplasmique due à *Wolbachia* qui a permis l'élimination complète en 1967 du moustique *Culex quinquefasciatus* (vecteur de la filariose lymphatique et du virus West Nile) en Birmanie ! Entre 2013 et 2016, des lâchers de 100 000 mâles/semaine pendant 6 mois d'*A.albopictus* porteurs de la souche *wPip* ont été autorisés aux Etats-Unis (Californie, Floride,

Kentucky, New-York) par l'Agence de Protection Environnementale, dans le but de maîtriser les populations d' *A.albopictus* de ces régions (<https://www.federalregister.gov/articles/2013/09/12/2013-22223/issuance-of-an-experimental-use-permit>). Des essais en laboratoire prometteurs ont également été obtenus pour *C. capitata*, avec une réduction de 99% de la population pour un ratio de lâcher de mâles de 50:1 (transinfectés:non infectés).



Un intérêt supplémentaire découvert pour *Wolbachia* est la capacité, pour certaines souches telles *wMel*, à inhiber la transmission virale; ceci a été montré pour les virus de la dengue et du chikungunya, notamment chez *A.albopictus*. Si on relâche mâles et femelles porteurs de *wMel*, cette souche de *Wolbachia* va pouvoir se répandre progressivement dans la population à contrôler: les mâles porteurs vont limiter la descendance des femelles non-porteuses, et les femelles porteuses auront une descendance avec n'importe quel mâle. Cela devrait donc durablement limiter la transmission des virus de la dengue et du chikungunya par les moustiques *A. albopictus*, sans nécessiter de lâchers ultérieurs.

Ce dessin de Charb, trouvé sur http://www.blogg.org/blog-78547-date-2010-10-05-billet-une_et_affiches_de_charlie_hebdo-1252966.html, est un modeste hommage aux victimes des attentats de Janvier 2015 (Paris).

L'ensemble de ces techniques, efficaces lorsque les densités d'insectes à éliminer sont faibles, pourraient compléter la lutte biologique, plus efficace lorsque les densités d'insectes à éliminer sont fortes ([Sivinski, 2013](#)).



Pour en savoir plus :

- Blagrove et al., [2012](#); [2013](#)
- [Boyer, 2012](#)
- [Burt, 2014](#)
- [Grenier, S. dans Suty, 2010](#)
- [Papathanos et al., 2009](#)

Articles

H. PERCEPTIONS DE LA LUTTE BIOLOGIQUE

H1. Perceptions de la lutte biologique : aspects négatifs

Nous démarrons directement ce dernier paragraphe par une vidéo, qui vous donnera une illustration des problèmes ressentis par un scientifique, à qui nous avons demandé de parler de stratégie de lutte contre les plantes invasives, à l'Ecole thématique sur les invasions biologiques (Juin 2013, La Réunion).

H1a. Interview: Difficultés rencontrées dans le cadre de la lutte contre des plantes invasives

Interview de Vincent FLORENS, département de biosciences, Faculté des Sciences, Université de Maurice, République de Maurice.

Retranscription: Nous avons une stratégie contre les espèces envahissantes, l'approche est similaire, on ne va pas réinventer la roue, les experts sont les mêmes, il n'y a pas 10000 façons de lutter contre l'espèce envahissante, la meilleure façon est d'empêcher qu'elles ne rentrent sur le territoire, au niveau de la stratégie, comme attendu, il y a énormément de similarités mais la valeur que les gens attachent à certaines espèces envahissantes fait que le travail est très difficile; je pense que là où le bât blesse est au niveau de la communication; les gens ne réalisent pas vraiment les effets néfastes des plantes envahissantes et généralement, en tout cas à Maurice, ils jettent les écologistes/biologistes de la conservation dans le panier des extrémistes, en fin de compte on travaille pour eux. Souvent ils ne comprennent pas, c'est de notre faute aussi, on communique très

mal. Les scientifiques, on communique bien entre nous, et on prend pour argent comptant que, c'est sûr, c'est une espèce envahissante, c'est grave, etc... D'autres personnes vont trouver : "on exploite ça, c'est une ressource "; ils vont aimer l'espèce. Il faut pouvoir faire la part des choses; il faut intégrer les personnes car au final ce sont les personnes qui vont élire les élus à leur place, or nous les écologistes on n'est pas dans la majorité*. Je suis sûr que si on suivait nos conseils tout le pays sortirait gagnant, mais on prêche dans le désert, c'est malheureux. On n'arrive pas à communiquer suffisamment bien avec les gens.

* le mouvement écologiste mauricien "les verts fraternels" n'est pas directement représenté à l'assemblée nationale mauritienne.

H1b. Perceptions de la lutte biologique: termes guerriers, usage des espèces ciblées et communication

La perception de certaines espèces nuisibles, qu'elles soient natives ou non du territoire considéré, est alimentée par le choix même des mots "guerriers" employés pour les décrire et pour lutter contre elles. L'utilisation de termes militaires pour décrire l'espèce invasive (guerre, attaque ...), reprenant ceux de l'ouvrage pionnier d'Elton paru en 1958 après la seconde guerre mondiale, peuvent avoir un effet pervers sur l'auditoire non averti, qui accusera les instigateurs de lutte biologique de xénophobie (Larson et al., 2005)

La perception de l'espèce-cible peut aussi être influencée de l'usage qui en est fait (Dalla Bernardina, 2010): par exemple, le goyavier à La Réunion, plante envahissante parmi les "top 100" (ISSG), est un fruit emblématique apprécié, cueilli et consommé en famille. Ainsi, la perception des espèces jugées comme nocives peut être positive par certains acteurs, comme le souligne Vincent Flores.

Dans un programme de lutte biologique, il est important de distinguer les différents acteurs concernés (agriculteurs, chasseurs, journalistes, gestionnaires d'espaces naturels, scientifiques, promeneurs ...), car ils vont avoir des perceptions différentes de cette lutte biologique, selon leur niveau de connaissance, et selon l'usage qu'ils ont des milieux colonisés par cette espèce.

Ainsi, un programme de lutte biologique ne recueille pas toujours l'adhésion des acteurs existants, et les scientifiques, souvent considérés comme étant à l'origine des problèmes ressentis, peuvent être incriminés. Par exemple, à La Réunion, suite à l'introduction en 2008 d'un agent de lutte biologique

(la guêpe *Cibdela janthina*), la réduction de la ronce envahissante *Rubus aleceifolius* a fait apparaître que cette dernière était une potentielle ressource-relai en inter-saison pour les abeilles de certaines régions de l'île. De plus, l'observation de la guêpe sur d'autres fleurs a soulevé la question d'une compétition avec l'abeille, question à laquelle des études scientifiques ont depuis apporté des réponses rassurantes. Peu après les lâchers de *C. janthina*, la méfiance envers les scientifiques se traduit par des paroles relayées par la presse locale, puis nationale (Libération, 18 Septembre 2009, Laurent Decloitre): "Les savants du Cirad ont-ils joué aux « *apprentis-sorciers* » à La Réunion ? Sont-ils responsables d'une « *catastrophe écologique* », comme le dénoncent d'une même voix les apiculteurs de l'île, le Conseil Régional et la presse locale ?" "Quelle mouche a piqué les chercheurs du Cirad ?"

Comme exprimé par Vincent Flores dans l'interview, un "savoir-communiquer", de la part des scientifiques mais aussi des autres acteurs/parties prenantes impliquées, est nécessaire pour la mise en place efficace d'un programme de lutte: un programme de lutte biologique ne fonctionne que s'il est bien expliqué.

Cependant, des enquêtes ont montré aux Etats-Unis que malgré la diffusion de recommandations d'experts, les craintes du public ne sont pas toujours modifiées. En effet, la perception du risque auprès du grand public (non initié) dépend d'acquis qui sont forts différents de ceux des scientifiques, et dépend de leur vie de tous les jours. Ainsi, la fumée passive (non choisie) est perçue comme plus dangereuse que le fait de fumer (acte volontaire).

La communication directe entre scientifiques et public est parfois génératrice d'un excès de crainte, d'une perception accrue du risque. Différents effets pervers peuvent survenir lorsque les scientifiques communiquent sur un risque de manière analytique, et que la perception du risque auprès du grand public est intuitive : le public perçoit le risque de l'agent de lutte, avant celui de l'espèce invasive. Aussi, les mots utilisés sont ceux des spécialistes (pathogène, phytopathogène, entomophage...), ce qui a pour effet de ne pas convaincre le public, qui n'adhère pas. On conseille plutôt de nommer plus simplement (champignon), et d'utiliser pour remède les termes "restauration", "thérapeutique".

Le public et les différentes parties prenantes ont parfois des attentes irréalistes des scientifiques: des propos sûrs et une réponse rapide. Le temps nécessaire pour une approche scientifique d'un problème posé, suivi de controverses, polémiques ou débats, habituels et enrichissants au sein de la communauté scientifique, vont avoir tendance à décrédibiliser les scientifiques auprès du public, et impatienter les gestionnaires. On percevra à tort un risque accru provenant de l'agent de lutte

biologique, en négligeant les risques inhérents à l'espèce invasive (Warner, 2012; Goldson et al., 2010).

S'il n'est pas aisé de recueillir l'adhésion des différentes parties prenantes et du grand public, un nouveau type d'échange peut s'inscrire dans un projet plus à long terme où scientifiques et parties prenantes participent ensemble à la mise en place d'un projet de lutte intégrée sur le terrain. Ce type de projet est présenté chapitre 3.

H2. Perceptions de la lutte biologique : une image positive face aux pesticides

Les effets négatifs des pesticides sur la santé et l'environnement représentent un sujet complexe qui n'est pas abordé ici. A titre d'exemple, une ressource concernant les effets des pesticides sur la santé peut être consultée sur http://www.canal-u.tv/video/universite_bordeaux_segalen_dcam/pesticides_et_sante.6384

Revenons ici à un insecte déjà vu, *Aedes albopictus*, responsable de l'épidémie du "Chikungunya" à La Réunion en 2005-2006. Les démos-tications par pulvérisations d'insecticides sont critiquées pour leur impact écologique, notamment par les médias locaux (jouant dans cette crise un rôle d'acteur social), et sont relayées dans des spectacles humoristiques ([Idelson et Ledegen, 2011](#)).

Dès 1914, apparaît un premier cas de résistance aux insecticides, le Pou de San José, premier signe de la limite de l'utilisation de produits chimiques. Depuis les années cinquante, la prise de conscience des limites des procédés chimiques de lutte, considérés un moment comme susceptibles à eux seuls de résoudre tous les problèmes phytosanitaires, a renouvelé l'intérêt pour la lutte biologique (d'après Ferron, dans [Fraval et Silvy \(1999\)](#)).

L'utilisation de la lutte biologique a été comparée avec les pesticides, et des revues telles que ([Bale et al., 2008](#)) argumentent en faveur de la lutte biologique; cette revue, actualisant les données à 2004, présente des durées de développement d'une méthode de lutte biologique ou d'un pesticide donné similaire (10 ans), mais des coûts de développement moindres, des taux de succès et une spécificité plus élevée, et un risque moindre d'apparitions de résistances ou d'effets indésirables.

Ainsi, la lutte biologique est considérée comme une solution de remplacement des pesticides, et bénéficie en cela d'une image positive depuis au moins trente ans, malgré quelques échecs notables (se remémorer l'exemple d'*Harmonia axyridis*). La perte d'efficacité des pesticides et l'absence de solutions de rechange acceptables sont les raisons le plus souvent invoquées par les producteurs. Si certains d'entre eux pensent au contraire que la lutte biologique est moins efficace et plus coûteuse que les pesticides, c'est globalement un nombre croissant de producteurs qui l'utilise aujourd'hui ([Suty, 2010](#)). Un cas d'étude de transition d'utilisation des pesticides, vers des agents de lutte biologique (inclus dans un programme agroécologique plus large), vous est présenté chapitre 3.

BIBLIOGRAPHIE - WEBOGRAPHIE

AGROPOLIS (2007). Lutte biologique, biodiversité et écologie en protection des plantes. <https://www.agropolis.fr/pdf/dossier-lutte-biologique.pdf>

Aubert, B., & Quilici, S. (1983). BIOLOGICAL-CONTROL OF PSYLLIDS IN REUNION ISLAND WITH NEWLY ESTABLISHED CHALCID HYMENOPTEROUS. *FRUITS*, 38(11), 771-780.

Aubert, B., & Quilici, S. (1986). Monitoring adult psyllas on yellow traps in Reunion Island. In *Proc. 10th Conference of the International Organization of Citrus Virologists, Valencia, Spain* (Vol. 17, November, p. 21).

Aukema JE, McCullough DG, Von Holle B, Liebhold AM, Britton KO, et al. (2010). Historical accumulation of nonindigenous forest pests in the continental US *BioScience* 60: 886–897.

Bale, J. S., Van Lenteren, J. C., & Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 761-776.

Bautista, R. C., N. Mochizuki, J. P. Spencer, E. J. Harris and D. M. Ichimura (1999). Mass-rearing of the tephritid fruit fly parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 15:137-144

Bautista, R. C., Harris, E. J., Vargas, R. I., & Jang, E. B. (2004). Parasitization of melon fly (Diptera: Tephritidae) by *Fopius arisanus* and *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera: Braconidae) and the effect of fruit substrates on host preference by parasitoids. *Biological Control*, 30(2), 156-164.

Brown, P. M., Thomas, C. E., Lombaert, E., Jeffries, D. L., Estoup, A., & Handley, L. J. L. (2011). The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *BioControl*, 56(4), 623-641.

Bunge-Vivier, V. (1993). Impact économique des mouches des fruits à La Réunion et perspectives de la lutte raisonnée. CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études ENSA/CNEARC.

Clain, C., Marquier, M., Khanh, H. D. T., Colombel, E., Frandon, J., Goebel, R., & Tabone, E. (2011). Qualité de l'auxiliaire *Trichogramma chilonis*, utilisé à La Réunion contre le foreur de la canne à sucre, *Chilo sacchariphagus*. *Entomologie faunistique-Faunistic Entomology*.

Dalla Bernardina, S. (2010). Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme. dans Barbault, R. et Atramentowitz, M. (2010; coordination éditoriale): Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés. Quae.

Deguine, J.P., Ferron, P. et Russel, D. (2008). Protection des cultures, de l'agrochimie à l'agroécologie. Quae, France.

Engelkes, T., & Mills, N. J. (2011). A conceptual framework for understanding arthropod predator and parasitoid invasions. *BioControl*, 56(4), 383-393.

Étienne, J., Quilici, S., Marival, D., & Franck, A. (2001). Biological control of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) in Guadeloupe by imported *Tamarixia radiata* (hymenoptera: Eulophidae). *Fruits*, 56(05), 307-315.

Funasaki, G. Y., Lai, P. Y., Nakahara, L. M., Beardsley, J. W., & Ota, A. K. (1988). A review of biological control introductions in Hawaii: 1890 to 1985.

Follett, P. A., & Duan, J. J. (2000). *Nontarget effects of biological control*. Kluwer Academic Publishers.

Guillemaud, T., Ciosi, M., Lombaert, É., & Estoup, A. (2011). Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics. *Comptes rendus biologies*, 334(3), 237-246.

Greathead D.J., 1995. Benefits and risks of classical biological control. In H.M.T. Hokhanen & J.M. Lynch : *Biological control. Benefits and risks*. Cambridge University Press, Plant and Microbial Biotechnology Research, Series 4, 53-63.

Goebel R., Tabone E., Karimjee H. et P. Caplong (2005). Mise au point réussie d'une lutte biologique contre le foreur de la canne à sucre *Chilo sacchariphagus* (Lepidoptera, Crambidae), à la Réunion. 7ème conférence internationale sur les ravageurs, Montpellier.

Goldson SL, Frampton ER, Ridley GS (2010). The effects of legislation and policy in New Zealand and Australia on biosecurity and arthropod biological control research and development. *Biological Control* 52(3):241-244

Guillemaud, T., Ciosi, M., Lombaert, É., & Estoup, A. (2011). Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics. *Comptes rendus biologies*, 334(3), 237-246.

Harris, E. J. and R. C. Bautista (1996). Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 79: 187-194.

Harris, E. J. and R. C. Bautista (2001). Implications of host mortality on the economics of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) mass rearing. *BioControl* 46: 275-287.

Harris, E. J. and R. Y. Okamoto (1991). A method for rearing *Biosteres arisanus* (Hymenoptera:

Braconidae) in the laboratory. *Journal of Economic Entomology* 84: 417-422.

Hurtrel, B. (2000). Biologie du développement et écologie comportementale de deux parasitoïdes de mouches des fruits à La Réunion. Thèse de doctorat, Université de Rennes1, 157 pp.

Idelson, B. et Ledegen, G. (2012). Chikungunya, la médiatisation d'une crise. EME Editions.

Jacquard C., (2012), Thèse de Doctorat, Université de La Réunion, Faculté des Sciences et technologies, Ecole Doctorale Sciences Technologie Santé (E.D.S.T.S). Structuration génétique et compétition au sein du complexe des Dacini (*Diptera : Tephritidae*), nuisibles aux Cucurbitacées à l'île de La Réunion.

Koch, R. L. (2003). The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*, 3.

Larson, BMH (2005). The war of the roses: demilitarizing invasion biology. *Front Ecol Environ* 3(9):495–500.

Martinez, J., Duploux, A., Woolfit, M., Vavre, F., O'Neill, S. L., & Varaldi, J. (2012). Influence of the virus LbFV and of *Wolbachia* in a host-parasitoid interaction. *PloS one*, 7(4), e35081.

<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0035081>

Malvolti, A. (1998). Enquête écologique sur les parasitoïdes des mouches des fruits (*Diptera : Tephritidae*), ravageurs d'importance économique à la Réunion. CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études ISTOM.

Marquier M., Clain C., Albon B., Roux E., Deguine J.P.. (2014). Lâchers de *Psytalia fletcheri* (Silvestri) (*Braconidae : Opiinae*) sur cultures de cucurbitacées à La Réunion. *Cahiers agricultures*, 23 (3) : 188-194.

Moretti, R. and M. Calvitti (2003). Mortality by parasitization in the association between the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* and *Ceratitis capitata*. *BioControl* 48: 275-291.

Newell, I. M. and F. H. Haramoto (1968). Biotic factors influencing populations of *Dacus dorsalis* in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 20: 81-139.

Parsa S, Kondo T, Winotai A (2012) The Cassava Mealybug (*Phenacoccus manihoti*) in Asia: First Records, Potential Distribution, and an Identification Key. *PLoS ONE* 7(10): e47675. <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0047675>

Pennacchio, F. and Strand, M.R. (2006). Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 51: 233-258.

Péréfarres, F., Thierry, M., Becker, N., Lefeuvre, P., Reynaud, B., Delatte, H., & Lett, J. M. (2012). Biological invasions of geminiviruses: Case study of TYLCV and Bemisia tabaci in Reunion Island. *Viruses*, 4(12), 3665-3688.

Purcell, M. (1998). Contributions of biological control to integrated pest management of tephritid fruit flies in the tropics and subtropics. *Integrated Pest Management Review* 3: 63-83.

Quilici S, Hurtrel B, Messing RH, Montagneux B, Barbet A, Gourdon F (2002). Successful acclimatization of *Psytalia fletcheri* (Braconidae : Opiinae) for biological control of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae), on Reunion Island. In : Barnes BN. Proceedings of the 6th International Symposium on Fruit flies of Economic Importance, Stellenbosch (South Africa). Irene (South Africa) : Isteg Scientific Publications.

Rosenheim, J. A. (1998). Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 421-447.

Rousse, P. (2007), Thèse de Doctorat, Université de La Réunion, Faculté des Sciences et technologies, Ecole Doctorale Interdisciplinaire. *Fopius arisanus*, le droit à l'erreur.

Rousse, P. et Quilici, S. (2009). Recent advances in biological control fruit fly pests. In : Bandeira Romana Rombe (ed.). *Current trends in fruit fly control on perennial crops and research prospects*. Trivandrum : Transworld Research Network, p. 91-115.

Roy, H., De Clercq, P., Handley Lawson, L. J., Sloggett, J. J., Poland, R. L., & Wajnberg, E. (2012). *Invasive alien arthropod predators and parasitoids: an ecological approach* (Vol. 13). Springer.

Simberloff, D. (1986). Introduced insects: a biogeographic and systematic perspective. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (pp. 3-26). Springer New York.

Simon, A. (1998). Enquête écologique sur les parasitoïdes des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae), ravageurs d'importance économique à la Réunion. CIRAD-FLHOR, Mémoire de fin d'études ESITPA.

Sivinsky, J. (2013). Augmentative biological control: research and methods to help make it work. *CAB Reviews* 8, No. 026.

Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual review of entomology*, 47(1), 561-594.

Tedders, W. L., & Schaefer, P. W. (1994). Release and establishment of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the southeastern United States. *Entomological News*, 105(4), 228-243.

Thierry, M., Becker, N., Hajri, A., Reynaud, B., Lett, J. M., & Delatte, H. (2011). Symbiont diversity and non-random hybridization among indigenous (Ms) and invasive (B) biotypes of *Bemisia tabaci*. *Molecular ecology*, 20(10), 2172-2187.

Thierry M., Bile A., Grondin M., Reynaud B., Becker N., and Delatte H. (2014). Mitochondrial, nuclear and endosymbiotic diversity of two recently introduced populations of the invasive *Bemisia tabaci* MED species on La Réunion. *Insect Conservation and Diversity*, sous presse.

Van Lenteren, J. C., Bale, J., Bigler, F., Hokkanen, H. M. T., & Loomans, A. J. M. (2006). Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annu. Rev. Entomol.*, 51, 609-634.

Vargas RI, Stark JD, Nishida T (1990). Population dynamics, habitat preference, and seasonal distribution patterns of oriental fruit fly and melon fly (Diptera : Tephritidae) in an agricultural area. 1990. ; Population dynamics, habitat preference, and seasonal distribution patterns of oriental fruit fly and melon fly (Diptera : Tephritidae) in an agricultural area. *Environmental Entomology* 1990 ; 19 : 1820-1828.

Vargas RI, Long J, Miller NW, Delate K, Jackson CG, Uchida GK, Bautista RC, Harris EJ (2004). Releases of *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera : Braconidae) and Sterile Flies to Suppress Melon Fly (Diptera : Tephritidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 97 : 1531-9.

Vercambre, B. (2008). Le ver blanc au paradis vert, ou l'histoire d'un bioagresseur de la canne à sucre en milieu insulaire. Cirad, Enquête scientifique, coll. Les savoirs partagés, 75 p.

Vercambre, B. (1982). Le point sur la lutte biologique contre les mouches des fruits à La Réunion. IRAT Réunion, Rapport d'activité.

Wang, X. G., A. H. Bokonon-Ganta, M. M. Ramadan and R. H. Messing (2004). Egg-larval opiine parasitoids (Hym., Braconidae) of tephritid fruit fly pests do not attack the flowerhead-feeder *Trupanea dubautia* (Dipt., Tephritidae). *Journal of Applied Entomology* 128: 716-722.

Warner K.D. (2012). Fighting pathophobia: how to construct constructive public engagement with biocontrol for nature without augmenting public fears. *BioControl* 57, 2 (307-317).

Wharton, R. A. (1989). Classical biological control of fruit infesting Tephritidae. In A. S. Robinson and A. S. Hooper [eds.], *Fruit flies: Their Biology, Natural Enemies, and Control*, pp. 303-311. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Xue, X., Li, S. J., Ahmed, M. Z., De Barro, P. J., Ren, S. X., & Qiu, B. L. (2012). Inactivation of *Wolbachia* reveals its biological roles in whitefly host. *PloS one*, 7(10), e48148. <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0048148>

CABI (Centre for Agricultural Bioscience International)
www.cabi.org

DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe)
<http://www.europe-aliens.org/>

GISD (Global Invasive Species Database)
<http://www.issg.org/database/welcome/>

ISSG (Invasive Species Specialist Group)
<http://www.issg.org>

GLOSSAIRE ET ABBRÉVIATIONS :

Aleurodes, *Aleyrodidae* : famille de très petits insectes (3 mm d'envergure) piqueurs-suceurs de l'ordre des hemiptères, proches des pucerons et caractérisée, chez les 2 sexes, par leurs 2 paires d'ailes membraneuses, opaques, recouvertes de grains de cire blancs, leur donnant un aspect enfariné.

Arthropodes : de répartition mondiale et **constitué de plus de 950000 espèces (2006)**, le taxon des panarthropodes (plus précisément) présente la biodiversité la plus étendue, et comprend notamment les insectes. Du grec arthron « articulation » et podos « pied », l'arthropode porte des appendices pairs non jointifs, pourvus de griffes à leurs extrémités. Le corps de l'invertébré est segmenté en métamères hétéronomes, à squelette externe souvent rigide. Exemples de représentants : scorpion, tourteau, araignée, coccinelle ...

Astéracées, *Asteraceae*: avec 1620 genres de répartition mondiale, les asteracées sont très majoritairement des plantes herbacées, même si cette famille comprend aussi des arbres, des arbustes ou des lianes. Les astéracées ont la caractéristique commune d'avoir des fleurs minuscules, réunies en inflorescence appelée capitules, c'est-à-dire serrées les unes à côté des autres, sans pédoncules.

CIRAD: Centre International de Recherche pour l'Agronomie et le Développement

Coléoptères, *Coleoptera*: C'est l'ordre d'insectes qui comprend le plus d'espèces, 350 000 espèces environ. Les ailes antérieures sont dures ou coriacées (élytres). Elles couvrent comme un étui les ailes postérieures membraneuses et souvent aussi l'abdomen. Elles se rejoignent au milieu du dos selon une ligne médiane bien droite. Quelques espèces n'ont plus d'ailes. Les pièces buccales sont généralement de type broyeur.

Cucurbitacées, *Cucurbitaceae*: famille de plantes herbacées rampantes ou grimpantes, composée de 97 genres. Distribution largement tropicale et subtropicale. Certains genres comprennent des espèces alimentaires : Cucumis (concombres, melons), Cucurbita (courges, courgettes), Citrullus (pastèque, coloquinte).

Diptères, *Diptera*: Ordre d'insectes de type mouche et moustique. Ils sont pourvus d'une seule paire

d'ailes membraneuses fonctionnelles, la 2e étant absente ou réduite à des balanciers. Les pièces buccales sont de type suceur; parfois, elles peuvent piquer.

Fabaceae, Fabacées : importante famille botanique, aussi appelée Légumineuses, 745 genres. Arbres ou herbes annuelles; distribution mondiale.

Hémiptères, *Hemiptera*: Les hémiptères sont un ordre d'insectes comptabilisant 100 000 espèces environ. La première des deux paires d'ailes est transformée en hémélytre (aile plus ou moins sclérifiée). On y retrouve entre autres les cigales, les pucerons, ou encore les punaises. Un grand nombre de ces hémiptères sont des pestes agricoles (85% d'entre eux sont phytophages), d'autres sont des prédateurs ou des hématophages. Les pièces buccales de type piqueur-suceur forment un rostre, à l'aide duquel ils peuvent être vecteurs de phytopathogènes.

Hyménoptères, *Hymenoptera* : L'ordre des Hyménoptères comporte des espèces bien connues de l'Homme tel que les abeilles, les guêpes et les fourmis qui sont les animaux les plus nombreux sur terre. Les espèces décrites d'Hyménoptères sont actuellement estimées à plus de 120 000. Les pièces buccales sont de type broyeuses ou broyeuses-lécheuses. Une grande partie des hyménoptères sont des parasitoïdes: ces derniers se développent aux dépens de leurs hôtes, le plus souvent des insectes phytophages.

IRAT: Institut de Recherche d'Agronomie Tropicale et des cultures vivrières

Intragilde : La prédation **intragilde** est un type d'interaction biologique, à mi-chemin entre la compétition et la prédation, dans lequel une espèce tue ou dévore une autre espèce qui consomme des ressources similaires aux siennes et souvent limitées. Cette interaction se produit entre membres d'une même guild, une guild représentant un ensemble d'organismes qui exploitent de manière similaire les mêmes ressources environnementales (nourriture ou espace).

Lépidoptères, *Lepidoptera* : Avec environ 130 familles et plus de 150 000 espèces décrites, l'ordre des Lépidoptères (ou papillons) constitue l'un des principaux groupes d'insectes. Il se définit par une trompe en spirale et deux paires d'ailes couvertes d'écaillés à l'état adulte. La larve ou la chenille occasionne des dégâts aux cultures: pièces buccales de type broyeur.

Poacées, *Poaceae* : importante famille botanique, de nom d'usage : poacées ou graminées ; 707 genres ; distribution mondiale; on y trouve la plupart des espèces de plantes qu'on appelle communément « herbes » et « céréales », mais aussi les bambous.

Rosacées, *Rosaceae*: famille de 90 genres et de distribution mondiale (quoique plus prépondérante dans l'hémisphère Nord et absente des déserts ou forêts tropicales) les *Rosaceae* (Rosacées) comprennent aussi bien des plantes herbacées vivaces que des arbustes ou des arbres. Cette famille est représentée par de nombreuses espèces sauvages (sorbier , aubépine, prunellier, ronce commune ...) et cultivées parmi les plus importantes pour les fruits produits (abricot, amande, cerise, framboise ...)

Tephritidae : la famille des Tephritidés compte environ 3000 espèces différentes dont une centaine causent des problèmes économiques pour l'Homme. Sur cette centaine, huit sont présente à La Réunion : quatre s'attaquent à l'arboriculture (les "mouches des fruits") et quatre au maraîchage (les "mouches des légumes"). Les quatre mouches posant des problèmes économiques en maraîchage sont la mouche de la tomate *Neoceratitis cyanescens* et les trois mouches des cucurbitacées qui sont le sujet principal du programme Gamour : la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae*, la mouche éthiopienne des cucurbitacées *Dacus ciliatus* et la mouche des cucurbitacées de l'Océan Indien *Dacus demmerezi*.

SARL: Société à Responsabilité Limitée

Solanaceae, Solanacées : famille de plantes herbacées, sous-arbrisseaux, arbustes, arbres ou lianes; 102 genres. Distribution mondiale, à l'exception de l'antarctique. Importance économique : espèces alimentaires (tomate, pomme de terre, aubergine ...), plantes ornementales (Petunia, Datura...) et autres usages (tabac...).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES AYANT SERVI À L'ÉLABORATION DU GLOSSAIRE :

- Lecointre, G.; Le Guyader, H., Visset, D. (2006). La classification phylogénétique du vivant, Belin, 3eme édition.
- cours d'entomologie, http://ebookbrowse.net/co/cours-d-entomologie#.U3MS2i_IKL8 (D. Siaussat, Maître de conférences, Université Pierre et Marie Curie)
- <http://www.mnhn.fr/fr/collections/ensembles-collections/arthropodes-terrestres>
- Meyer C., ed. sc., 2014, Dictionnaire des Sciences Animales. [On line]. Montpellier, France, Cirad. [30/05/2014]. <URL : <http://dico-sciences-animales.cirad.fr/> >
- <https://fr.wikipedia.org/wiki>
- Angiosperm phylogeny website : <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/welcome.html>,
- TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION MANAGEMENT – Vol.VII - Parasitoid Wasps, Natural Enemies of Insects - A. Bone - eOLSS
- <http://www7.inra.fr/hyppz/glossair.htm>