

**DEA PHYSIOLOGIE DES INVERTÉBRÉS**

# **LES INSECTES**

## **PRÉSENTATION GÉNÉRALE IMPORTANCE ÉCONOMIQUE DANS LE DOMAINE AGRICOLE**

**par**

**J.F. SILVAIN  
Chargé de Recherches en Entomologie  
à l'ORSTOM**

**CNRS, Populations, Génétique et Evolution  
91198 Gif-sur-Yvette**

### **1. TEXTE DE L'EXPOSÉ**

octobre 1995

## PLAN DE L'EXPOSÉ

<b>Introduction générale</b> .....	p.4
<b>1- PRÉSENTATION DE QUELQUES ASPECTS DU MONDE DES INSECTES</b> .....	p.5
1.1.- POSITION SYSTÉMATIQUE ET CLASSIFICATION .....	p.6
1.2.- CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES INSECTES .....	p.7
1.2.1. Morphologie.....	p.7
1.2.2. Anatomie générale.....	p.8
1.2.3. La reproduction chez les insectes.....	p.9
1.2.3.1. Anatomie des organes génitaux.	
1.2.3.2. Rapprochement des sexes, fécondation et oviposition.	
1.2.3.3. Régulation de l'activité reproductrice.	
1.2.4. Le développement des insectes.....	p.11
1.2.4.1. Les grands types de développements post-embryonnaires.	
1.2.4.2. La mue.	
1.2.4.3. La vitesse de développement.	
1.2.5. Le potentiel de reproduction et les facteurs de régulation des populations d'insectes.....	p.13
1.3.- ORIGINE ET ÉVOLUTION DES INSECTES .....	p.15
1.3.1. Origine et phylogénie des Arthropodes .....	p.15
1.3.1.1. Quelques concepts de la systématique phylogénétique.	
1.3.1.2. L'origine des Arthropodes.	
1.3.1.3. La phylogénie des Arthropodes.	
1.3.2. Origine et phylogénie des Atelocerata .....	p.19
1.3.3. Origine et phylogénie des Hexapodes .....	p.20
1.3.4. Evolution et phylogénie des Insectes .....	p.23
1.3.4.1. L'apport des fossiles.	
1.3.4.2. L'apparition et l'évolution des structures alaires.	
1.3.4.3. L'apparition et l'évolution de la métamorphose.	
1.3.4.4. La phylogénie des insectes actuels.	
1.4.- LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET LA RELATION AVEC L'HOMME .....	p.30
1.5. UN AUTRE TYPE DE RELATIONS AVEC L'HOMME : L'INSECTE EN TANT QU'ALIMENT .....	p.37
<b>2- L'IMPORTANCE AGRONOMIQUE DES INSECTES LES PROBLÈMES POSÉS PAR LES INSECTES RAVAGEURS DES CULTURES DANS LES RÉGIONS TROPICALES ET ÉQUATORIALES; COMPARAISONS AVEC LES PROBLÈMES RENCONTRÉS DANS LES RÉGIONS TEMPÉRÉES</b>	
Introduction .....	p.40

2.1.- LES CULTURES TROPICALES ET LEUR IMPORTANCE POUR L'ÉCONOMIE DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT. COMPARAISON AVEC LA SITUATION OBSERVÉE DANS LES PAYS TEMPÉRÉS.....	p.42
2.1.1. Les cultures tropicales.....	p.42
2.1.2. L'importance des cultures tropicales dans l'économie des pays en développement.....	p.42
2.1.3. La contribution de la science et de la technologie au développement agricole.....	p.46
2.2.- LES DÉGÂTS DUS AUX INSECTES, LEURS COÛTS DIRECTS ET INDIRECTS.....	p.48
2.2.1. Nature des dégâts d'insectes.....	p.48
2.2.2. Incidence sur la production agricole : l'estimation des pertes de récolte.....	p.49
2.2.3. Estimation du coût de la lutte contre les insectes au travers de l'analyse des marchés phytosanitaires.....	p.52
2.3.- LES INSECTES DÉPRÉDATEURS DES CULTURES.....	p.59
2.3.1. La notion de ravageur.....	p.59
2.3.2. Classification des ravageurs.....	p.61
2.3.3. Quelques exemples d'insectes ravageurs des cultures.....	p.63
2.3.3.1. Cas d'un pays tempéré tel que la France.	
2.3.3.2. Cas des régions tropicales.	
2.3.4. Les introductions accidentelles de ravageurs.....	p.64
2.3.5. La résistance aux insecticides.....	p.66
2.3.5.1. Mode d'action des insecticides et mécanismes de résistance.	
2.3.5.2. La résistance aux bio-insecticides	
2.3.5.3. La gestion des phénomènes de résistance	
2.3.6. L'importance de la vexion entomophile.....	p.74
2.4.- L'EXEMPLE DE LA CULTURE DU COTONNIER EN AFRIQUE : RAVAGEURS ET MÉTHODES DE LUTTE .....	p.77
2.4.1. Introduction.....	p.77
2.4.2. Les insectes déprédateurs du cotonnier.....	p.77
2.4.2.1. Déprédateurs des semis, plantules, tiges et racines.	
2.4.2.2. Déprédateurs des feuilles.	
2.4.2.3. Les déprédateurs des organes florifères et des capsules.	
2.4.3. La lutte contre les ravageurs du cotonnier.....	p.80
2.4.3.1. Historique.	
2.4.3.2. Situation actuelle.	
2.4.3.3. Les problèmes rencontrés et les solutions envisageables: les nouvelles orientations de la lutte.	
2.4.4. Conclusion.....	p.84
2.5.- LA LUTTE BIOLOGIQUE ET MICROBIOLOGIQUE ET LA LUTTE INTÉGRÉE .....	p.85
2.5.1. Les stratégies d'utilisation des auxiliaires .....	p.85
2.5.1.1. La gestion des auxiliaires existants.	
2.5.1.2. L'acclimatation d'auxiliaires exotiques.	
2.5.1.3. Les traitements biologiques.	
2.5.2. Le concept de lutte intégrée .....	p.96
2.5.3. La lutte intégrée dans les pays en développement .....	p.98

2.6.- L'AVENIR DES RECHERCHES EN ENTOMOLOGIE AGRICOLE ....	p.101
BIBLIOGRAPHIE .....	p.106
INDEX.....	p.112

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

On estime que les Insectes, dont environ 1 million d'espèces ont été décrites, représentent de l'ordre des 5/6 de toutes les espèces animales connues (Figure 0 & Tableau 1). Ces chiffres sont certainement bien loin de représenter la réalité, puisque plusieurs milliers d'espèces d'insectes sont chaque année découvertes et décrites. Il est donc probable que plusieurs millions (4, 5, 10...30...?) d'espèces d'insectes peuplent la planète; une estimation récente, basée sur l'interprétation des résultats de travaux en cours en forêt tropicale indique que le nombre d'espèces d'insectes serait compris entre 3 et 6 millions.

Les insectes ont colonisé tous les milieux terrestres et sont associés à de très nombreux autres organismes vivants, que ce soient des plantes ou des animaux. Il apparaît donc que leur pouvoir de diversification est exceptionnel, ce qui constitue l'une de leurs principales originalités.

Si le nombre d'espèces est important, le nombre d'individus par espèce peut être aussi considérable si les conditions sont favorables, ceci grâce à un taux de multiplication qui peut être extrêmement élevé.

Utiles, lorsqu'ils entrent dans les régimes alimentaires de certaines populations humaines, et même indispensables, lorsqu'ils assurent la pollinisation des plantes ou recyclent la matière organique en la consommant ou en l'incorporant au sol, les insectes apparaissent très nuisibles lorsqu'ils entrent en compétition avec l'homme pour son alimentation, transmettent à celui-ci, ou aux plantes et aux animaux dont il se nourrit, des maladies ou créent des nuisances par leur seule pullulation.

Leur importance, écologique et économique, est donc très grande; en conséquence, l'homme, de tout temps, a essayé de limiter leur action lorsque celle-ci s'exerçait à ses dépens, d'abord dans le domaine agricole, puis, à mesure que l'on découvrait leur rôle en pathologie humaine ou animale, dans le domaine de la santé. A "Entomologie", nom désignant la science ou la discipline déjà ancienne visant à la connaissance du monde des insectes, se sont ajoutés les qualificatifs "agricole", "appliquée", "médicale" ou "vétérinaire", à mesure que les zoologistes ont été amenés à focaliser leurs champs d'investigation sur les éléments du monde des insectes qui interfèrent le plus avec les activités humaines.

Après avoir rappelé les principaux caractères des insectes et remonté le temps à la recherche de leurs origines, nous aborderons de manière globale les relations entre le monde des insectes et l'homme, puis nous limiterons notre propos au domaine agronomique et plus précisément au problème des insectes déprédateurs des cultures.

# **1- PRÉSENTATION DE QUELQUES ASPECTS DU MONDE DES INSECTES**

## 1.1. POSITION SYSTÉMATIQUE ET CLASSIFICATION

(D'après 19, 50, 51, 86, 87, 88)

Les Insectes font partie de l'Embranchement des Arthropodes ou phylum Arthropoda dont les représentants sont caractérisés, de façon simplifiée, par la présence d'appendices articulés et d'un exosquelette rigide (T. 2).

Le phylum Arthropoda comprend 5 subphyla, dont 4 actuels, et 10 classes (cf. tabl. 3).

Les Insectes sont des Hexapoda, classe du subphylum Uniramia (appendices uniramiés, c'est à dire constitués d'une seule branche) qui regroupe des arthropodes présentant une seule paire d'antennes, une paire de mandibules et une capsule céphalique individualisée, pourvue d'un squelette interne (nous verrons dans la suite de cet exposé qu'il existe des arguments scientifiques pour donner à ce phylum un autre nom que celui d'Uniramia). Les Hexapoda se différencient des autres Uniramia par leur corps formé de trois parties distinctes, la présence de trois paires de pattes thoraciques et une céphalisation résultant de la fusion de plusieurs segments.

Une phylogénie des Hexapodes et une classification sont représentées figure 1 (Voir aussi les figures plus détaillées 1 bis-1 à 5, placées juste avant la fig. 17 "silhouettes d'insectes appartenant à différents ordres").

Traditionnellement, les Hexapodes étaient appelés Insectes; actuellement, certains scientifiques réservent le terme Insecta aux hexapodes présentant des pièces buccales visibles (Ectognatha de la classification traditionnelle, cf. tab. 4).

## 1.2. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES INSECTES

(d'après 19, 23, 50, 52, 53, 54, 55, 65, 67,92)

### 1.2.1. MORPHOLOGIE

Les insectes peuvent être caractérisés morphologiquement par :

- La présence d'une symétrie bilatérale;
- une organisation fondamentalement métamérique; c'est à dire que leur corps est divisé primitivement en une suite d'unités identiques, appelées métamères. Ces derniers sont rassemblés secondairement en trois parties distinctes (fig.A): le **tête**, le **Thorax** et l'**abdomen**, chacune spécialisée dans une certaine fonction.

- la présence d'appendices articulés, en particulier :

- . de trois paires de pattes, portées respectivement par les 3 segments thoraciques;
- . de pièces buccales;
- . d'une paire d'antennes

- la présence d'ailes (sauf chez les Archeognatha et les Zygentoma), expansions tégumentaires portées par les deuxième et troisième segments thoraciques. Généralement au nombre de 4, les ailes peuvent régresser par suite d'adaptations secondaires;

- la présence d'un exosquelette, en grande partie rigide. Cet exosquelette résulte du tannage des protéines contenues dans la cuticule, complexe chitino-protéique qui recouvre le corps des insectes.

Pour que l'animal puisse garder sa mobilité, seules certaines zones du tégument sont durcies. Ces aires rigides, les sclérites, sont séparées par des zones membraneuses; de ce fait, de nouvelles unités, les segments, se surimposent aux métamères primitifs (fig.B). On distingue pour chaque segment trois types de sclérites (fig.C) :

- . dorsalement le tergite,
- . ventralement le sternite,
- . latéralement les pleurites

La tête porte latéro-dorsalement les yeux composés, dorsalement les ocelles, antérieurement ou latéralement les antennes, ventralement les pièces buccales qui entourent la cavité orale.

Le thorax, divisé en prothorax, mésothorax et métathorax porte les pattes et, chez les ptérygotes, où méso et métathorax sont structurellement et fonctionnellement unifiés en un ptérothorax, les ailes.

L'abdomen, formé primitivement de 11 segments, en comprend chez les insectes actuels un nombre plus réduit par suite de fusion ou de télescopage des segments terminaux.

L'extrémité de l'abdomen porte les armatures génitales ou *genitalia*, organes d'accouplement et de ponte.

### 1.2.2. ANATOMIE GÉNÉRALE

Les insectes présentent au plan anatomique les caractéristiques suivantes (fig.D) :

- Un tube digestif en trois parties (fig.D & E): les intestins antérieur, ou stomodeum, moyen, ou mésentéron, et postérieur, ou proctodeum. Seul l'intestin moyen est d'origine endodermique, les deux autres parties, d'origine ectodermique, résultent de l'invagination du tégument et présentent en conséquence un revêtement cuticulaire. C'est au niveau du mésentéron que sont sécrétées les enzymes digestives et que se produit l'essentiel des phénomènes d'absorption. Le tube digestif joue un rôle important dans la régulation osmotique.

- un système circulatoire largement ouvert (fig.F): un vaisseau dorsal, constitué d'un cœur postérieur et d'une aorte, tous deux contractiles, conduit le sang, l'hémolymphe, d'arrière en avant. L'hémolymphe, dépourvue de pigments respiratoires ne joue aucun rôle dans la respiration; elle assure la distribution des métabolites et le transport des hormones; elle intervient aussi par ses hémocytes dans les réactions de défense des insectes.

- un système respiratoire de type trachéen (fig.G). L'air pénètre par des stigmates et est conduit directement jusqu'aux cellules par des tubulures ramifiées, les trachées, d'origine ectodermique. Les insectes aquatiques présentent toute une gamme d'adaptations qui leur permettent de subvenir à leurs besoins en oxygène;

- un système excréteur constitué de tubes de Malpighi (fig.D & E), évaginations de l'intestin postérieur baignant dans l'hémolymphe.

- un système nerveux constitué par une chaîne nerveuse ventrale comprenant une paire de ganglions au niveau de chaque segment thoracique et typiquement dans les 8 premiers segments abdominaux (fig.H), mais de très nombreux cas de condensation des ganglions de cette chaîne nerveuse ventrale peuvent être observés. Un cerveau dorsal, constitué des proto-, deuto-, et tritocérébron, est relié à cette chaîne nerveuse par l'intermédiaire de connectifs péri-œsophagiens et d'un ganglion sous-œsophagien, résultant lui-même de la coalescence des trois paires de ganglions gnathaux (c'est à dire mandibulaire, maxillaire et labial). Le cerveau est relié aux organes sensoriels portés par la tête. Un système nerveux sympathique, constitué de deux ensembles indépendants, le système stomatogastrique et le système sympathique ventral, est associé au système nerveux central.

- Un système endocrine (fig.I), qui est étroitement interdépendant du système nerveux; il comprend des cellules neurosécrétrices localisées dans le système nerveux central (dans la *pars intercerebralis* principalement), des organes neurohémaux (*corpora cardiaca*, organes péri-sympathiques) et des glandes endocrines épithéliales : *corpora allata* et glandes de mue (glandes prothoraciques ou homologues).

- des organes sensoriels portés par la tête (yeux composés, ocelles, antennes) ou par le tégument. On soulignera l'importance des chimio-récepteurs.

### 1.2.3. LA REPRODUCTION CHEZ LES INSECTES

#### 1.2.3.1. Anatomie des organes génitaux

La plupart des espèces d'insectes sont gonochoriques (séparation complète des sexes dans des individus distincts) et se perpétuent donc par reproduction biparentale. Certaines espèces peuvent cependant se reproduire de façon sporadique (comme chez certains Acrididae) ou continue par parthénogenèse. On distinguera deux grands types de parthénogenèses:

- La parthénogenèse théliotoque ou obligatoire; seules des femelles sont produites, les mâles n'apparaissant jamais ou seulement de manière exceptionnelle.

- La parthénogenèse arrhénotoque ou facultative, que l'on rencontre chez les Hyménoptères par exemple. Les œufs fécondés donnent des femelles et les œufs non fécondés des mâles haploïdes.

On parlera d'hétérogonie lorsque, par exemple chez les Aphidoidea, les Cynipidae ou les Cecidomyidae, il y aura alternance de reproduction parthénogénétique et biparentale. Ce phénomène pourra être obligatoire ou facultatif et dans ce dernier cas dépendra de facteurs abiotiques tels que la température et la longueur du jour et de facteurs biotiques tels que la densité de population.

De rares cas d'hermaphroditismes, fonctionnels ou non, sont relevés.

L'appareil génital est constitué essentiellement par les gonades, les canaux et les glandes accessoires. S'ajoutent à ces organes internes les *genitalia* externes.

L'appareil génital femelle interne comprend généralement (fig.J) :

- deux ovaires, constitués de plusieurs ovarioles et terminés par un filament suspenseur. Chaque ovariole comprend un filament terminal, un germarium où se trouvent les gonies, un vitellarium contenant les follicules en vitellogenèse et une base, ou pédicelle.

- deux oviductes latéraux;

- un oviducte commun, souvent différencié dans sa partie distale en une chambre génitale;

- des glandes annexes (spermathèques et glandes accessoires).

Le nombre d'ovaires peut se réduire à un chez certains insectes (chez les formes sexuées de certains aphides et chez certains coléoptères); le nombre d'ovarioles est variable (de 1 à 2400) et peut même chez les Isoptères s'accroître au cours de la vie imaginale.

Plusieurs types d'ovaires sont différenciés (fig.K) : les ovaires panoïstiques et les ovaires méroïstiques, eux-mêmes différenciés en télotrophiques et polytrophiques.

L'appareil génital mâle comprend quant à lui (fig.L) :

- deux testicules, constitués de plusieurs tubes séminifères qui contiennent la lignée germinale et des cellules somatiques;
- deux spermiductes, de longueur très variable, pouvant se renfler en vésicules séminales;
- un canal éjaculateur;
- des glandes accessoires.

#### 1.2.3.2. Rapprochement des sexes, fécondation et oviposition

Le rapprochement des sexes peut être facilité lorsque les individus d'une espèce sont attirés vers un même lieu ou une même source de nourriture, mais plus généralement les insectes utilisent des signaux pour assurer une attraction et une reconnaissance à longue distance. On distinguera des signaux visuels, acoustiques, vibratoires ou chimiques (phéromones). L'émission de ces signaux, en particulier chimiques, par les femelles implique que celles-ci aient atteint un certain degré de maturation ovarienne. Un contrôle nerveux intervient aussi dans le déclenchement du comportement copulatoire. Les mécanismes comportementaux jouent un rôle important, et parfois essentiel, dans l'isolement sexuel entre populations et donc dans les phénomènes de spéciation; il en va de même de la morphologie hautement spécifique des *genitalia*.

La transmission des spermatozoïdes aux femelles peut être directe (Diptères, Hétéroptères) ou se faire par l'intermédiaire d'un spermatophore provenant de la coagulation des produits de sécrétion des glandes mâles.

La fécondation a lieu lors de la descente des ovocytes le long des voies génitales.

La majorité des insectes est ovipare, seuls certains Aphides et les Glossines chez les Diptères sont vivipares, les Tachinaires pouvant être considérées comme ovovivipares. On observera, suivant les ordres, la présence d'une structure anatomique plus ou moins complexe destinée au dépôt des œufs, l'ovipositeur. Chez les insectes dépourvus d'ovipositeur, les segments postérieurs de l'abdomen sont généralement modifiés de façon à former un tube de ponte. L'oviposition implique habituellement qu'il y ait eu accouplement préalable, dans le cas contraire il y a rétention des œufs. L'oviposition est sous le contrôle du système nerveux central.

#### 1.2.3.3. Régulation de l'activité reproductrice

L'activité reproductrice des insectes est soumise à un contrôle hormonal. Chez les femelles de nombreux insectes, l'ovogenèse est contrôlée par les *corpora allata* qui exercent leur action sur la vitellogenèse au travers d'une régulation du métabolisme du corps gras et par les cellules neurosécrétrices protocérébrales de la *pars intercerebralis* qui peuvent elles-mêmes agir sur les *corpora allata* ou directement sur l'activité ovarienne. Différentes informations intrin-

sèques ou extrinsèques transmises au cerveau directement ou par l'intermédiaire de la chaîne nerveuse ventrale régulent l'activité ovarienne : prise de nourriture, qualité et valeur nutritionnelle de la nourriture, accouplement, période de gestation chez les insectes vivipares, photopériode dans le cas d'une diapause imaginale reproductrice. Le contrôle de la spermatogénèse est moins connu; il serait sous la dépendance d'un facteur macromoléculaire, synthétisé par des hémocytes particuliers, dont l'action ne s'exercerait qu'en présence d'ecdysone.

## 1.2.4. LE DÉVELOPPEMENT DES INSECTES

### 1.2.4.1. Les grands types de développement post-embryonnaire

Le développement post-embryonnaire des insectes consiste en des phénomènes de croissance qui se déroulent par paliers successifs, séparés par des mues et, pour un grand nombre d'entre-eux, en une métamorphose profonde qui intervient au moment du passage à l'état adulte. Les modalités de développement sont variables, consécutivement, la classification des insectes est fondée en partie sur les caractères de ce développement post-embryonnaire.

On distinguera :

- Les amétaboles, chez lesquels aucun changement ne se manifeste au cours du développement post-embryonnaire, en dehors de ceux liés aux phénomènes de croissance et à l'acquisition de la maturité sexuelle. Les jeunes ont les mêmes caractères morphologiques que les adultes. L'amétabolie caractérise les insectes rassemblés anciennement dans le groupe des Aptérygotes.

- Les métaboles, chez lesquels la maturité sexuelle est toujours atteinte au cours d'une mue spéciale, la mue imaginale, donnant un adulte qui ne muera plus. On distinguera deux types de métaboles suivant l'importance des phénomènes intervenant lors de la mue imaginale :

+ les hétérométaboles pour lesquels le passage de la forme juvénile à la forme imaginale ne nécessite qu'une seule mue. On différencie ici les paurométaboles, Orthoptera, Dictyoptera ou Heteroptera, où le jeune et l'adulte ont le même mode de vie, bien que l'adulte seul soit ailé, et les hémimétaboles où les jeunes, aquatiques, mènent une vie différente des adultes aériens (Ephemera, Plecoptera, Odonata).

+ Les holométaboles où les jeunes sont des larves différant profondément des imagos par le mode de vie, l'anatomie et la physiologie (Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera...). Faisant suite aux mues de croissance, une mue préimaginale transforme la larve en préimago, appelé nymphe ou puppe, généralement immobile, dotée d'ébauches alaires et ne se nourrissant pas. Ce préimago subit des transformations très profondes, affectant sa morphologie mais aussi les organes internes en rapport avec le mode de vie différent des larves et des adultes, avant de se transformer en adulte après la mue imaginale.

Le développement post-embryonnaire avec métamorphose est apparu secondairement au cours de l'évolution des insectes. Des adaptations ont dû se réaliser au cours de l'évolution

indépendamment chez les jeunes et les adultes, avec des particularités dans l'expression des caractères héréditaires. L'aspect adaptatif est très important.

#### 1.2.4.2. La mue

La croissance linéaire larvaire, discontinue, se fait au travers du phénomène de la mue qui correspond au rejet périodique de l'exosquelette (la cuticule). Il y a d'abord décollement de l'ancienne cuticule, sécrétion d'une nouvelle cuticule et d'un liquide de mue contenant des enzymes qui vont digérer une partie de la cuticule précédente, rejet de l'ancienne cuticule (l'exuviation) puis tannage (durcissement) de la nouvelle cuticule.

Le déclenchement des processus de mue, le déterminisme de la qualité de la mue (larvaire, nymphale, imaginale), dépendent d'un contrôle endocrine complexe, qui sera résumé ici de façon simplifiée (cf. fig. M) :

- Le déclenchement de la mue se produit sous le contrôle du cerveau (sécrétion d'une hormone cérébrale, ou hormone prothoracotrope -PTTH-, par les cellules neurosécrétrices médianes de la P.I.), lui-même pouvant être stimulé par un stimulus endo- ou exogène; l'hormone cérébrale agit sur les glandes prothoraciques, ou glandes de mue, qui vont sécréter de l'ecdysone ou hormone de mue, de nature stéroïdique (l'hormone de mue la plus répandue chez les insectes est en fait la 20-hydroxyecdysone, qui est synthétisée à partir de l'ecdysone).

- La qualité de la mue dépend de la présence ou de l'absence d'une seconde hormone, l'hormone juvénile, de nature terpénique, sécrétée par les *corpora allata*. Lorsqu'elle est présente, elle assure le maintien des caractères larvaires lors de la mue.

- D'autres hormones sont sécrétées par le cerveau au cours du développement, en particulier le bursicon, responsable du tannage des protéines de la cuticule, et l'hormone d'éclosion qui déclenche l'exuviation.

#### 1.2.4.3. La vitesse de développement

La vitesse de développement varie en fonction de plusieurs facteurs écologiques au premier rang desquels se trouve la température. De nombreux insectes se mettent en état de vie ralentie pendant les périodes qui leur sont défavorables; on parlera de diapause, de quiescence, d'estivation ou plus généralement de phase d'arrêt de développement. Le déterminisme de ces phases d'arrêt de développement, qui ne sont pas propres uniquement aux régions tempérées, est complexe; des facteurs externes, température, photopériode, vont intervenir par l'intermédiaire de mécanismes endocrines.

### 1.2.5. LE POTENTIEL DE REPRODUCTION ET LES FACTEURS DE RÉGULATION DES POPULATIONS D'INSECTES

Les insectes possèdent un extraordinaire potentiel de reproduction; c'est une de leurs caractéristiques biologiques, de même d'ailleurs que la très forte mortalité qui affecte leur descendance. Le potentiel de reproduction est défini par des facteurs inscrits dans le génome, tels que la fécondité, la sex-ratio et le voltinisme.

Quelques exemples permettent de mieux appréhender ce phénomène :

- En 6 mois la descendance d'un couple de mouches domestiques pourrait théoriquement atteindre  $191 * 10^{15}$  individus;
- en 8 mois, un couple de pucerons du chou, *Brevicoryne brassicae* (L.), pourrait donner  $156 * 10^{22}$  descendants en 16 générations; chaque femelle donnant 41 jeunes;
- au bout de 3 mois, la descendance d'une femelle du puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Sulz.), engendrant 30 à 70 femelles reproductrices en moins de 2 semaines, pourrait atteindre plusieurs milliards d'individus;
- certaines reines de termites pondent une moyenne de 6000 à 7000 œufs par jour, pendant 15 à 50 ans, ce qui donne lieu à une descendance de l'ordre de 43 à 130 millions d'individus pour une seule femelle.

Ces chiffres, issus de calculs théoriques, et ne prenant pas en compte les facteurs de mortalité, ne sont cependant pas totalement exagérés si on se réfère à certaines données de terrain, relatives, en particulier, à des déprédateurs des cultures :

- nous avons personnellement observé des populations de chenilles âgées de la noctuelle *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) de plus de 400 individus par m<sup>2</sup> dans les prairies guyanaises, ce qui représentait des populations instantanées de l'ordre de 4 millions d'individus à l'hectare et pour l'éleveur la perte quasi totale du matériel végétal sur les parcelles ainsi attaquées;
- toujours en Guyane, en 1986, lors d'une pullulation de la punaise du riz, *Oebalus poecilus* Dallas (Hemiptera, Pentatomidae), le nombre d'œufs de cet insecte par hectare fut estimé entre 150 et 450 millions;
- dans le cas des acridiens migrants des chiffres considérables ont été aussi relevés : 230 000 œufs au m<sup>2</sup> pour le criquet marocain, *Dociostaurus maroccanus* (Thnb.), par exemple;
- on a pu estimer à 2000 tonnes la production hebdomadaire du Chironomide *Protenthes punctipennis* dans le lac Balaton.

On pourrait multiplier longtemps ce genre d'exemples, qui correspondent néanmoins à des situations exceptionnelles, en ce sens que de telles densités sont observées pendant des phases de pullulation, limitées dans le temps, avant que les facteurs de régulation n'aient eu le temps d'intervenir.

Les facteurs qui vont intervenir sur les populations d'insectes et favoriser ou non leur accroissement sont multiples et généralement interdépendants.

On distinguera des facteurs indépendants du niveau de population tels que :

- le cycle évolutif de l'insecte;
- la qualité des aliments disponibles;
- l'adaptabilité de la population, qui peut plus ou moins régresser lorsque les conditions changent;
- les facteurs abiotiques.

Au premier rang de ces derniers, on distinguera les facteurs climatiques, température, pluviométrie, humidité relative, photopériode... qui joueront un rôle positif ou négatif, direct (sur l'insecte) ou indirect (au travers de leur action sur son biotope), majeur. Cette action s'exercera non seulement dans les régions froides ou tempérées (arrêts de développement hivernaux), mais aussi dans les régions tropicales ou équatoriales où, globalement, la saison sèche, la saison des pluies, ou la solution de continuité entre saison sèche et saison des pluies pourront jouer à des degrés divers le même rôle que l'hiver dans les régions tempérées, en particulier là où on assiste à un retour brutal des pluies, en resynchronisant l'apparition des générations successives (fig.N).

La disponibilité en nourriture jouera aussi un rôle très important et l'on verra ainsi les pullulations apparaître pendant les périodes "favorables", c'est à dire souvent celles pendant lesquelles la nourriture est abondante. Cette disponibilité en nourriture pourra résulter de l'action directe ou indirecte du climat ou de celle de l'homme. Ce facteur peut être considéré comme étant à la fois indépendant et dépendant des niveaux de populations: il en est indépendant lorsqu'il y a installation d'une culture ou, par exemple dans une région équatoriale, augmentation brutale de la croissance d'un végétal sauvage ou cultivé au début de la saison des pluies; il en est dépendant lorsqu'il y a raréfaction de l'aliment suite à la consommation des insectes (cf. cas de la pullulation de l'Hyblaeidae *Hyblaea puera*, défoliateur d'une espèce de palétuvier, en Guyane en 1985).

Parmi les autres facteurs de régulation dépendant des niveaux de populations, on distinguera l'espace disponible et le cortège parasitaire. Ce dernier inclut les prédateurs, les parasites et les pathogènes. En théorie, l'équilibre permanent entre une population d'insectes et ses auxiliaires s'effectuera autour d'un effectif à peu près constant pour chaque organisme; si le niveau d'une de ces populations fluctue de façon importante, il y aura déséquilibre et l'on pourra voir l'insecte pulluler, comme par exemple dans le cas d'un ravageur au printemps, après la disparition hivernale de plusieurs de ses auxiliaires (fig.O).

## 1.3. ORIGINE ET ÉVOLUTION DES INSECTES

(d'après 65, 68, 19, 66, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139)

### 1.3.1. ORIGINE ET PHYLOGÉNIE DES ARTHROPODES

Avant d'aborder l'origine et l'évolution des Hexapodes ("Insectes"), il est nécessaire de resituer ce phénomène évolutif dans le cadre plus général de l'évolution du phylum Arthropoda. Pour ce faire, nous nous placerons dans une perspective phylogénétique, c'est à dire fondée sur l'étude de la généalogie des espèces.

#### 1.3.1.1. Quelques concepts de la systématique phylogénétique

De façon schématique, on peut considérer qu'il existe trois grandes écoles de systématique, les systématiques évolutionniste, phénétique, et cladistique ou phylogénétique.

Comme le soulignent Darlu et Tassy dans un ouvrage récent (1993) auquel nous nous référerons principalement ici, ces trois écoles peuvent être caractérisées en fonction de leur relation au concept de **ressemblance** ou **similitude**, dont l'importance est fondamentale dans le processus de classification biologique fondé sur la comparaison d'individus ou de caractères. Ce concept de ressemblance, appliqué à des caractères, peut être lui-même divisé en **homologie** et **homoplasie**:

- l'**homologie** est une similitude héritée d'un ancêtre commun,
- l'**homoplasie** est une ressemblance qui n'est pas héritée d'un ancêtre commun.

On précisera ce dernier concept en utilisant les termes de **convergence**, c'est à dire l'apparition indépendante d'un même caractère chez deux ou plusieurs espèces ou lignées ne partageant pas d'ancêtre commun proche, de **parallélisme**, c'est à dire l'apparition indépendante d'un même caractère dans deux lignées ayant un ancêtre commun proche, et de **réversion**, c'est à dire l'apparition d'un caractère ayant l'apparence de la morphologie ancestrale (cas de la perte des ailes chez des Insectes appartenant à des ordres normalement ailés).

Les systématiciens évolutionnistes, tenant de la théorie de l'évolution par sélection naturelle, s'appuient pour leurs analyses à la fois sur la généalogie et sur la ressemblance en ne prenant cependant en compte que les traits homologues.

Les systématiciens phénéticiens, adeptes de ce que l'on appelle la taxonomie numérique, ne prennent en compte que la similitude globale en analysant, sous forme quantitative, le plus

grand nombre de caractères chez les espèces étudiées, en mêlant homologies et homoplasies. Les taxons (taxon: groupe d'organismes auquel on a donné un nom) qui auront le plus de caractères en commun seront classés ensemble.

Les systématiciens partisans du cladisme ou systématique phylogénétique se fondent, pour établir des classifications, uniquement sur la généalogie des espèces en prenant en compte la signification évolutive des caractères. Il est donc ici nécessaire d'affiner le concept d'homologie en identifiant pour des caractères homologues des états primitifs ou **plésiomorphes** et dérivés ou **apomorphes**. Seul le partage par différents taxons de caractères dérivés ou apomorphes est signe de parenté étroite. On parlera de **synapomorphie** pour définir le partage d'une apomorphie par plusieurs taxons.

Deux autres notions jouent un rôle essentiel dans la démarche cladistique, celle de la **monophylie** et celle de la **parcimonie**. Un groupe monophylétique ou **clade** est un groupe de taxons comprenant l'espèce ancestrale et tous ses descendants (fig. 2). Seuls les groupes monophylétiques sont considérés comme naturels (terme s'opposant à artificiel). Le principe de parcimonie, ou d'économie d'hypothèse, est le principe selon lequel, lorsque plusieurs **cladogrammes** - schémas dichotomiques exprimant une hypothèse sur les parentés phylogénétiques entre plusieurs taxons, construits sur la base des résultats de l'analyse cladistique - sont possibles, on doit choisir le plus simple, c'est à dire celui qui fait appel au minimum de dichotomies.

#### 1.3.1.2. L'origine des Arthropodes

En remontant très avant dans l'arbre de la vie nous rappellerons tout d'abord que l'on peut distinguer les **Eucaryotes**, organismes à cellules nucléées abritant mitochondries, chromosomes et éventuellement chloroplastes, des **Procaryotes** dont les cellules plus simples ne possèdent pas ces éléments. Les plus anciens fossiles de Procaryotes seraient vieux d'environ 3,5 milliards d'années, les Eucaryotes étant eux apparus il y a approximativement 1,7 milliards d'années. A la différence des Procaryotes, les Eucaryotes forment probablement un groupe naturel, c'est à dire monophylétique.

Dans la lignée qui donnera naissance au règne animal (fig. 3), si on se réfère au nombre de cellules on distinguera les **Métazoaires** (les animaux), organismes pluricellulaires, des **Protozoaires**, organismes unicellulaires. Pour être plus précis et pour tenir compte du fait que des Protozoaires peuvent former des structures coloniales où on observe une certaine forme de répartition des fonctions entre les cellules, on définira les Métazoaires comme des organismes présentant des cellules spécialisées, interdépendantes, fonctionnant de manière coordonnée et formant lors du développement embryonnaire des couches cellulaires différenciées. Les Métazoaires seraient apparus au Précambrien, il y 700 millions d'années environ et ils auraient connus une diversification explosive à la fin de cet époque (Ediacarien). Ils dériveraient d'un ou de plusieurs groupes de Protozoaires selon qu'on les considère eux-mêmes comme un groupe

monophylétique ou polyphylétique. Les étapes ultérieures d'évolution des Métazoaires correspondent à l'apparition de tissus fonctionnels (chez les **Eumetazoa**), via le processus de gastrulation, de la symétrie bilatérale, du mésoderme (séparation des organismes diplo- et triploblastiques) et du coelome (fig. 4). Parmi les organismes présentant un vrai coelome (**Eucœlomates**), on distinguera, bien que l'idée de cette dichotomie commence à être controversée, **Protostomes** et **Deutérostomes**.

Les Arthropodes appartiennent à la lignée des Protostomes. Ce clade, qui regroupe outre les arthropodes deux autres grands phylums, les Annélides et les Mollusques, se caractérise par l'existence au niveau de l'embryon d'une segmentation spirale s'accompagnant d'une prédestination précoce des cellules embryonnaires, d'une bouche issue du blastopore, et par la formation du coelome par schizocœlie. On notera que Brusca (1990), dont nous nous inspirons principalement ici, considère que les coelomes des Protostomes et des Deutérostomes ne sont pas homologues. L'ancêtre commun des Protostomes actuels devait être une créature vermiforme non segmentée dotée d'une grande cavité coelomique. Le premier phylum à se différencier sur l'embranchement des Protostomes est celui des Némertes; après l'apparition des larves du type trochophore et d'un anneau nerveux circumtérique, on verra ensuite se différencier d'un côté les Mollusques, les Sipunculides et les Echiures et de l'autre, après apparition de la segmentation, un clade Annélides-Arthropodes. Si l'on suit cette hypothèse phylogénétique, les Arthropodes apparaissent comme le groupe frère d'un clade Annélides-Pogonophores (organismes marins vermiformes vivant, souvent à grande profondeur, dans des tubes enterrés dans les sédiments) - Vestimentifères. De nombreuses synapomorphies, dont certaines sont partagées avec les Onychophores (qui pourraient eux-mêmes être des Arthropodes si l'on en croit certaines études moléculaires récentes) et les Tardigrades vont permettre de séparer les Arthropodes de leur groupe frère. La présence d'un exosquelette rigide peut être considérée comme la principale synapomorphie du clade. Cette caractéristique a entraîné un grand nombre d'adaptations, particulières aux Arthropodes, que l'on peut rassembler dans ce que l'on peut appeler le phénomène d'arthropodisation (en particulier disparition du coelome remplacé par un hémocœle, apparition du phénomène de la mue, régionalisation du corps et spécialisation des différentes parties, présence d'appendices articulés etc...).

On notera que, selon certains auteurs, Onychophores, Tardigrades, Pentastomides et un nombre croissant de formes fossiles pourraient, à la lumière de découvertes récentes, être prochainement regroupés dans un nouveau phylum - **Lobopodia** - qui deviendrait alors le plus proche parent du phylum Arthropoda.

#### 1.3.1.3. La phylogénie des Arthropodes

Les premiers Arthropodes seraient apparus dans les mers du Cambrien inférieur, à l'ère primaire (550 à 600 M. d'années avant notre ère) (fig.13). Nous avons vu que cet embranchement dériverait d'un ancêtre commun avec l'embranchement des Annélides (fig. 5). La première

question que l'on peut se poser à ce niveau est de savoir si ce taxon est naturel ou non, c'est à dire s'il est de nature polyphylétique ou monophylétique. Trois théories s'affrontent ici (fig. 6):

- La théorie diphylétique, selon laquelle la lignée Onychophores-Myriapodes-insectes appartiendrait à un phylum et la lignée trilobitomorphes-Crustacés-chélicèriformes à un autre. La première lignée, terrestre, et la seconde, initialement marine, auraient eu des origines indépendantes.

- La théorie polyphylétique, selon laquelle les 4 groupes principaux d'Arthropodes - chélicèriformes-Trilobites-Uniramia-Crustacés ne descendraient pas d'un ancêtre commun qui soit lui-même un Arthropode. Chaque groupe aurait émergé indépendamment d'ancêtres de type Annélide. La clef de voute de cette théorie est l'existence du taxon Uniramia (Lobopodia-Myriapoda-Hexapoda). En effet pour les tenants de la théorie polyphylétique les insectes et les myriapodes sont plus proches des Onychophores, qui n'appartiennent pas aux Arthropodes, que des autres groupes d'Arthropodes; l'ancêtre des Uniramia aurait donc été, non pas un Arthropode, mais une créature proche des Onychophores ou des Annélides. Parmi les arguments avancés en faveur de l'existence d'un taxon Uniramia on citera ici l'hypothèse selon laquelle les pattes des Uniramia, dérivant des lobes segmentaires des onychophores, seraient fondamentalement monobranches ou uniramées. La théorie polyphylétique repose plus sur l'analyse des différences entre les groupes que sur la recherche des synapomorphies (" les groupes d'Arthropodes sont tellement différents les uns des autres qu'il n'est pas plausible qu'ils aient eu un ancêtre commun ").

- A la différence de la précédente, la théorie monophylétique (tous les Arthropodes dérivent d'un seul ancêtre de type Arthropode) est basée sur l'étude des suites de caractères dérivés observés chez les Arthropodes. Elle permet de mettre en évidence l'ordre d'apparition des différents groupes et de prédire les états de caractères des types ancestraux.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail des arguments des tenants des différentes théories. Ces dernières ont été proposées par des anatomistes, l'utilisation récente de caractères biochimiques ou moléculaires et le traitement de l'ensemble des données disponibles dans une perspective phylogénétique devrait permettre de préciser la ou les réponses que l'on peut apporter à cette question. Pour l'heure, nos convictions personnelles, fondées sur l'examen de la littérature récente, notamment les travaux portant sur les Arthropodes du Cambrien (principalement ceux trouvés dans les schistes de Burgess en Colombie britannique), sur les Insectes fossiles d'Europe et d'Amérique du Nord et les résultats des premières analyses moléculaires - analyses des séquences des ARN ribosomiaux 12S et 18S -, nous amèneront à privilégier dans la suite de cet exposé la théorie monophylétique (voir aussi § suivant).

Les premiers fossiles d'Arthropodes datent du début du Paléozoïque. Malheureusement on constate dès cette époque la présence des 4 principaux subphylums - trilobitomorphes-chélicèriformes-Crustacés-Uniramia - et le fait que ces groupes avaient déjà entrepris leur radiation évolutive. On ne dispose donc pas de fossiles correspondant à un hypothétique ancêtre des arthropodes. Seule l'anatomie comparée et les analyses phylogénétiques basées sur les

groupes existants peuvent permettre de construire des hypothèses sur l'évolution des Arthropodes. Il est cependant ici évident que l'ancienneté des Arthropodes et l'ampleur de leur radiation évolutive a entraîné au niveau des caractères un haut niveau de convergence et de parallélisme, situation qui rend plus difficile la démarche phylogénétique. L'analyse de la littérature montre que les données existantes conduisent à 4 cladogrammes généraux (fig. 7). Deux questions non résolues sont la cause de cette multiplicité des hypothèses sur les relations phylétiques entre les principaux subphylums d'Arthropodes:

- Est-ce que les appendices biramés des Trilobites et des Crustacés sont homologues?
- Est-ce que les mandibules des Uniramia et des Crustacés sont homologues ?

Les 4 hypothèses sont résumées figure 7.

Nous n'analyserons pas dans les détails ces différentes hypothèses et nous nous contenterons ici de souligner le fait qu'il existe un certain nombre d'arguments, en d'autres termes plusieurs synapomorphies, en faveur du regroupement des subphylums Uniramia et Crustacea, considérés alors comme groupes-frères, dans un même clade, appelé **Mandibulata** (fig. 8). Si nous suivons cette hypothèse, la transition entre un ancêtre aquatique de type crustacé et un Uniramia aquatique primitif a dû se produire à la fin du Précambrien ou au début du Paléozoïque.

### 1.3.2. ORIGINE ET PHYLOGÉNIE DES ATELOCERATA (UNIRAMIA)

Comme nous l'avons précisé précédemment, la création du taxon Uniramia découle pour une large part des travaux des tenants de la théorie polyphylétique. Des études récentes portant sur des insectes fossiles tendent à montrer que les pattes de ces derniers présentaient des processus accessoires, appelés exites. Les pattes des Insectes actuels, et d'autres Uniramia, seraient donc devenues secondairement uniramées par perte de ces exites et toutes les pattes des Arthropodes, qu'elles soient actuellement uniramées ou biramées, comme chez les Crustacés, dériveraient selon cette hypothèse, par réduction, d'un type ancestral polyramé. Si on retient cette hypothèse, il n'est plus possible d'envisager que les Onychophores - qui sont vraisemblablement ou bien des Arthropodes modifiés ou le groupe frère de l'ensemble des Arthropodes - soient, au sein des Uniramia, le groupe frère des Myriapodes + Hexapodes, comme l'avaient suggéré certains auteurs. Des systématiciens proposent, en conséquence, de remplacer le terme Uniramia par **Atelocerata** pour désigner le taxon regroupant les Héxapodes et les Myriapodes. Cette proposition ne fait pas encore l'unanimité, et certaines interprétations d'animaux fossiles peuvent aller à l'encontre de l'hypothèse évoquée ci-dessus, néanmoins nous utiliserons à partir de maintenant le terme d'Atelocerata pour désigner le clade Myriapode + Hexapode dont la réalité scientifique est, comme nous le verrons plus loin, elle-même mise en doute.

Les fossiles d'Atelocerata les plus anciens sont des Myriapodes marins du Silurien inférieur (les Myriapodes pourraient cependant être encore plus anciens si on prend en compte l'espèce fossile *Cambropodus gracilis*, datée du Cambrien moyen et décrite comme étant un

Arthropode uniramié ressemblant fortement aux Myriapodes). Les plus anciens animaux terrestres connus sont eux aussi des Myriapodes, mais datant du Silurien supérieur (des cavités attribuables à des Myriapodes ont été trouvées dans des sols datés de l'Ordovicien supérieur). Les plus anciens fossiles d'Hexapodes correspondent à des Collembolés du Dévonien inférieur. On peut imaginer l'ancêtre des Atelocerata comme ayant été un organisme aquatique vivant au Cambrien, si on tient compte des hypothèses les plus récentes, ou bien à l'Ordovicien, dépourvu de carapace, présentant une segmentation homonome (19 somites plus l'acron et le telson) et ressemblant peut-être à un Crustacé rémipède. Chez l'ancêtre commun, probablement terrestre, des Hexapodes et des Myriapodes, 4 synapomorphies des Atelocerata sont apparues (fig. 9) - les mandibules constituant des mâchoires d'une seule pièce - un système d'échange gazeux trachéen - des tubes de Malpighi d'origine ectodermique - la perte d'une paire d'antennes - La dichotomie Myriapode - Hexapode s'est ensuite produite avec en particulier la perte des yeux composés chez les Myriapodes et la transformation de la région post-céphalique en un thorax tri-segmenté et un abdomen chez les Hexapodes.

On trouvera, figure 10, un cladogramme décrivant les relations phylogénétiques supposées entre les principaux phylums animaux.

### 1.3.3. ORIGINE ET PHYLOGENIE DES HEXAPODES

Les plus anciens fossiles d'Hexapodes datent du Dévonien inférieur (-360-410 M. d'années). Comme nous venons de le voir, on considère encore classiquement que les Hexapodes constituent le groupe frère des Myriapodes; les deux lignées seraient donc issues d'un même ancêtre commun. Compte tenu de ce que nous savons de la phylogénie des Arthropodes, on peut imaginer que cet ancêtre commun ressemblait à un Myriapode (fig.11). Le fait que les Myriapodes actuels se développent à partir de juvéniles qui possèdent moins de segments et d'appendices que les adultes et que l'on puisse observer, en particulier, chez le premier stade post-embryonnaire d'une espèce de Millipède seulement 6 segments et 3 paires d'appendices a amené certains auteurs à imaginer que les Hexapodes étaient issus, par un phénomène de pædomorphose, d'un ancêtre myriapodiforme multisegmenté. C'est à dire que l'ancêtre des Hexapodes aurait pu être un stade juvénile de Myriapode qui aurait atteint la maturité sexuelle au stade où il ne possédait encore que 3 paires de pattes et un nombre réduit de segments.

Plus récemment des auteurs ont envisagé qu'un groupe peu connu d'Arthropodes fossiles, les **Euthycarinoidea** (fig.12), placé dans le subphylum Uniramia, aurait pu jouer un rôle dans l'évolution des Hexapodes (communication de K.J. McNamara, Colloque Évolution 93). Il s'agit d'organismes dont le plus ancien fossile est connu du Silurien supérieur donc plus ancien que les premiers Hexapodes. Ils possèdent un préabdomen de 11 segments portant des pattes, mais fusionnés dorsalement en un nombre plus réduit de tergites, et un postabdomen de 5 segments dépourvus d'appendices. Les Euthycarinoidea présenteraient donc un caractère

dérivé présent chez les Hexapodes et absent chez les Myriapodes, en l'occurrence la subdivision des segments postcéphaliques en segments dotés de pattes et en segments dépourvus d'appendices. Les Euthycarinoidea auraient pu donc être issus des Myriapodes par paedomorphie et avoir été à l'origine des Hexapodes qui en auraient aussi dérivé par réduction paedomorphique du nombre de segments. Il s'agit ici encore d'une théorie qui devra être étayée à l'avenir.

On notera ici encore que certains auteurs ont avancé l'idée que les Hexapodes ne constitueraient pas un groupe monophylétique et que l'état hexapode aurait pu apparaître indépendamment à 5 reprises dans la lignée qui a été à l'origine des Atelocerata (on aurait alors 5 classes d'Hexapodes: Collembola, Protura, Diplura, Thysanura et Pterygota). A la suite des auteurs que nous suivons ici nous ne retiendrons pas pour notre part cette hypothèse.

Quelque soit la théorie envisagée pour cette transition, on a assisté chez l'ancêtre des Hexapodes à une réduction du nombre de pattes fonctionnelles à 3 paires (des pattes abdominales vestigiales pouvant subsister chez certaines espèces fossiles) et à la séparation des segments post-céphaliques en thorax et abdomen. Cet ancêtre devait posséder des glandes endocrines produisant de l'hormone juvénile, caractère dont la présence permit ultérieurement l'apparition des métamorphoses chez les Insectes ptérygotes.

A l'Ordovicien ou au plus tard au Silurien inférieur aurait eu lieu la séparation entre Myriapodes et Hexapodes, puis, au Silurien (- 410-435 M. d'années) se serait produite la séparation des Hexapodes entognathes (Diplura, Protura et Collembola) des Hexapodes ectognathes (fig.14)(les Insectes des auteurs actuels) (les plus anciens fossiles de Collemboles, du Dévonien inférieur, possèdent déjà les structures morphologiques spécialisées de cet ordre d'Hexapode) (fig.15).

Les Entognathes ont été considérés jusqu'à ces dernières années comme formant un groupe monophylétique, du fait de leurs nombreuses synapomorphies (entognathie, réduction des yeux composés, des tubes de Malpighi et des palpes); ils constitueraient donc le groupe frère de tous les autres Hexapodes.

Les Hexapodes entognathes, qui présentent de nombreux caractères ancestraux communs avec les Myriapodes, peuvent être divisés en deux groupes, Diplurata et Ellipurata (Protura et Collembola).

Cette hypothèse d'évolution des Hexapodes, récente mais retenue par de nombreux auteurs, est néanmoins remise partiellement en question par un des chercheurs qui a le plus étudié les insectes fossiles au cours des dernières années. J. Kukalová-Peck ("KP") considère que Diplura (entognathes) n'est pas le groupe frère d'Ellipura mais le groupe frère des Hexapodes ectognathes (insectes)(fig. 15 bis). KP base son hypothèse sur le fait que diploures et insectes partagent le même plan de base pour les appendices dérivant des pattes et pour les pleurites abdominaux. Les Hexapodes sont alors composés d'après KP des Parainsecta (Collemboles et Protoures) d'une part et des Insecta d'autre part. Ce dernier clade se divise en Entognatha (Diploures) et Ectognatha (les insectes des autres auteurs).

Une forme de synthèse, prenant en compte l'existence de synapomorphies entre les Diploures et les Hexapodes non-entognathes, correspond à la proposition récente de Kristensen de reconnaître deux classes d'Entognathes : Diplura et Ellipura (= parainsecta, = Collembola + Protura) et de présenter leurs relations avec les vrais Insectes sous la forme d'une trifurcation non résolue (fig. 15 bis-2).

### **ET SI LES MYRIAPODES N'ÉTAIENT PAS LE GROUPE FRÈRE DES HEXAPODES...**

(voir en particulier 88, 89, 114, 133,134 & 135)

Les résultats de plusieurs études moléculaires récentes sont en contradiction avec l'hypothèse classique selon laquelle les Myriapodes seraient le groupe frère des Hexapodes au sein des Atelocerata. Les reconstructions phylogénétiques établies à partir de l'analyse des séquences de la sous-unité mitochondriale 12S de l'ARN ribosomique et des sous-unités 18 et 28S de l'ARN ribosomique placent systématiquement les Crustacés comme groupe frère des Hexapodes. Dans ces reconstructions, les Myriapodes peuvent apparaître - 1. comme le groupe frère de l'ensemble des autres Arthropodes; - 2. comme étant le groupe frère des Chelicerata, avec lesquels ils formeraient un groupe monophylétique lui-même groupe frère d'un clade Crustacea + Hexapoda; -3. comme le groupe frère d'un clade Crustacea + Hexapoda.

On notera que l'étude de certains caractères morphologiques et anatomiques tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle le groupe frère des Hexapodes serait constitué par les Crustacés. La structure de l'ommatidie apparaît primitive chez les Myriapodes et les Chelicerates et certains aspects du développement du système nerveux central sont similaires chez les Crustacés et les Hexapodes.

Si cette hypothèse se trouvait confirmée à l'avenir, plusieurs conséquences en découleraient:

- Les caractères morphologiques partagés par les Atelocerates ne constitueraient pas des synapomorphies mais ou bien résulteraient d'une évolution convergente liée au mode de vie terrestre des Myriapodes et Hexapodes, ou correspondraient à des caractères primitifs disparus secondairement chez les crustacés.
- Les hypothèses mises en avant au § 1.2.3. pour expliquer l'émergence des Hexapodes à partir d'un ancêtre de type Myriapode seraient complètement à revoir.

Les résultats des travaux analysés indiqueraient aussi que la classe des Myriapodes pourrait être beaucoup plus ancienne qu'on ne le pensait jusqu'à présent.

### 1.3.4. ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE DES INSECTES

#### 1.3.4.1. L'apport des fossiles (Fig. 14-2).

L'évolution initiale des Insectes a dû se faire en réponse aux pressions de sélection résultant de la vie sur la terre ferme (diminution de la perméabilité cuticulaire et mise en place de dispositifs diminuant les pertes en eau au niveau des stigmates, renforcement des pattes, adoption d'une posture plus haute et d'une position de la tête hypognathe). L'apparition d'un amnios permit une meilleure protection de l'embryon pendant le développement embryonnaire.

Ces premiers Insectes étaient aptères à l'image des plus primitifs des Insectes actuels, les Archeognatha et les Zygentoma. Les premiers de ceux-ci, qui présentent plusieurs caractères primitifs communs avec les Entognathes, se seraient séparés au Silurien (-435-410 M. d'années) des ancêtres des Zygentoma et de la lignée qui devait donner naissance aux Ptérygotes. Cet événement aurait donc été contemporain de la radiation des plantes vasculaires terrestres primitives. On soulignera ici l'importance supposée de la période Silurienne dans la divergence entre d'une part les Entognathes et les Insectes et d'autre part entre les ectognathes primitifs et la lignée conduisant aux Ptérygotes. On pourra noter aussi que, au début du Dévonien, co-existaient à la fois des Hexapodes piqueurs et des Hexapodes broyeurs, premiers représentants respectifs des deux principaux modes de prise de nourriture des Hexapodes actuels.

Les Ptérygotes apparurent vraisemblablement aussi au Dévonien, mais c'est au Carbonifère (-360, -285 MA) que leur radiation donna naissance aux principaux rameaux fossiles et actuels (Ephemeroïdes, Odonatoïdes, Plecopteroïdes, Orthopteroïdes, Blattoides, Hemipteroïdes et Endopterygotes) de Ptérygotes. Pendant cette période, les Paléoptères, peu nombreux à l'heure actuelle, représentaient près de la moitié de la faune entomologique. On pouvait alors distinguer parmi ces paléoptères les Protodonates, les Ephéméroptères et plusieurs ordres de Paléodictyoptères, aujourd'hui disparus (fig 16-3 & 16-4). Ces derniers, souvent de grande taille et dotés de robustes pièces buccales en forme de bec, leur permettant de percer certains organes végétaux pour en sucer les liquides, étaient les plus nombreux. On notera à ce propos que les interactions entre la faune entomologique carbonifère et les plantes de cette époque étaient très différentes de celles observées aujourd'hui car plus de 50% des espèces du Carbonifère possédaient de telles pièces buccales suceuses-piqueuses, alors que la proportion actuelle est inférieure à 10%. Les insectes holométaboles du Carbonifère sont très mal connus, faute de fossile complet. Les Monoures (fig. 16 bis), groupe d'insectes aptères aujourd'hui éteints, étaient très abondants dans certains habitats alors que les Thysanoures, les actuels poissons d'argent, atteignaient une taille proportionnellement gigantesque (6 cm).

Au Permien (- 285, -245 MA), de profonds changements climatiques modifièrent sensiblement la flore et la faune entomologique. Les insectes subirent une évolution rapide et atteignirent selon certains auteurs leur plus grande diversité et pour certains groupes leur plus grande

taille (Protodonates). Le début de cette période est caractérisé par une véritable radiation explosive des insectes holométaboles à la surface du globe. Les Paléoptères furent supplantés par les Néoptères. Les insectes du Permien ressemblaient aux insectes modernes, néanmoins il n'est pas prouvé que des familles actuelles aient été déjà présentes pendant cette période.

Beaucoup d'ordres d'insectes, dont en particulier les Paléodyctyoptères, disparurent lors de la grande extinction de la fin du Permien, qui vit 50% des espèces animales disparaître. Cette disparition des ordres d'insectes paléozoïques se poursuivit au Mésozoïque. Beaucoup de familles actuelles apparurent au Jurassique; période qui vit probablement aussi l'émergence des familles d'insectes que l'on retrouvera associées aux Angiospermes au Crétacé. La plupart des familles actuelles étaient présentes à partir de cette époque.

Au Tertiaire, les genres d'insectes deviennent indiscernables de ceux de la faune actuelle.

### **LES ANGIOSPERMES ET LA DIVERSITÉ DES INSECTES**

Pendant longtemps on a considéré que les Insectes avaient proliféré au Mésozoïque, au moment où apparaissaient les Angiospermes. La diversité des Insectes actuels serait donc liée à celle des plantes à fleur. Des travaux récents portant sur l'analyse de la diversité des familles d'Insectes ayant des représentants fossiles vont à l'encontre de cette idée. Il apparaît au contraire que la radiation post-paléozoïque des familles d'Insectes a commencé au Trias, après la période d'extinction en masse de la fin du Permien qui vit en particulier la disparition des Paleodictyopteroidea, soit plus de 100 millions d'années avant la période où des fossiles d'Angiospermes peuvent être trouvés (Crétacé inférieur : -122 -116 MA)(fig. 18). Il est donc possible d'imaginer que la diversification précoce des Insectes a pu favoriser la diversification des Angiospermes pendant le Crétacé moyen et non en être une conséquence.

L'hypothèse selon laquelle les Angiospermes auraient favorisé la diversification des Insectes repose en partie sur l'idée que les tissus et organes différenciés de ces plantes, en particulier les feuilles et les fleurs, peuvent fournir un large spectre de ressources écologiques pouvant être exploitées par différentes guildes d'herbivores et de pollinisateurs. Une autre manière de tester cette hypothèse consiste à déterminer si l'apparition et la diversification des Angiospermes se sont traduites chez les Insectes par une diversification des grands types fonctionnels de pièces buccales. L'étude des pièces buccales de plus d'un millier d'Insectes fossiles et le classement de ces structures en 34 classes représentant les principaux types fonctionnels a permis de montrer que dès le Jurassique moyen 65 à 88% des types modernes d'appareils buccaux étaient présents et en particulier plusieurs des types actuellement associés aux plantes à fleurs. La disparité des guildes de consommateurs a donc

augmenté bien avant que les Angiospermes aient pris une place importante dans les écosystèmes terrestres.

Ces mêmes travaux indiquent que l'extraordinaire diversité actuelle des Insectes ne serait pas due à un fort taux d'apparition de nouvelles familles au cours des âges mais à un taux très faible d'extinction.

#### 1.3.4.2. L'apparition et l'évolution des structures alaires

Deux phénomènes ont eu une importance considérable dans l'évolution des insectes et ont permis leur prodigieuse diversification : l'apparition des ailes (les insectes sont les seuls arthropodes ailés) et l'apparition de formes plus ou moins complexes de métamorphoses : période et processus de transformation d'une larve aptère en un adulte ailé.

L'étude des fossiles montre que l'apparition des Pterygotes au Paléozoïque coïncide avec le début de la diversification des insectes.

##### *- L'origine anatomique des structures alaires*

Plusieurs théories, principalement les théories paranotale - les ailettes primitives dériveraient d'extensions des lobes paranotaux tergaux et auraient initialement été immobiles - et pleurale - les ailettes primitives, dès l'origine articulées et mobiles, auraient une origine pleurale - , tendent à expliquer l'origine des ailes chez les Insectes. Il est à noter que les premiers Insectes fossiles connus étaient ou ailés ou aptères mais qu'aucune forme intermédiaire ou partiellement ailée n'a été trouvée, ce qui rend difficile l'obtention d'arguments probants dans ce domaine. De nombreux auteurs s'accordent désormais à considérer que les ailes résultent initialement d'évaginements mobiles de la paroi du corps de l'insecte situées entre tergites et stigmates et ont donc une origine pleurale. Cette hypothèse s'appuie sur deux types d'arguments:

- Les stades juvéniles des Paléoptères du Paléozoïque possédaient des ailettes articulées sur le thorax et l'abdomen alors que chez les stades immatures de Paléoptères actuels les ailettes thoraciques sont fusionnées avec les tergites, ce qui laisserait supposer que la fusion avec les tergites est un caractère non pas ancestral mais dérivé;
- des études neurophysiologiques récentes montrent que les interneurons impliqués dans les mouvements alaires sont aussi présents dans les trois premiers ganglions nerveux abdominaux chez certains insectes; il y a donc tout lieu de penser que les ailettes articulées observées sur l'abdomen des Paléoptères fossiles étaient homologues des ailettes thoraciques.

Kukalová-Peck formule l'hypothèse selon laquelle les proto-ailes ont évolué à partir des lobes latéraux thoraciques qui eux-même proviendraient des appendices métamériques externes articulés, les exites, de la patte des arthropodes (fig. 15ter et 16 bis) . Chez les stades immatures et pour certains auteurs, aquatiques, des protopterygotes, ces exites, jouant probablement un

rôle dans la respiration ou la ventilation (voir ci-après), auraient été continuellement en mouvement et auraient progressivement acquis un rôle de propulseur pour les mouvements situés dans un plan vertical. On notera cependant que l'hypothèse d'une origine pleurale pour les ailes des insectes n'implique pas nécessairement un mode de vie aquatique pour les stades immatures des Protopterygotes.

#### - *L'évolution des structures alaires*

L'apparition du vol constitue une innovation considérable qui est apparue indépendamment dans plusieurs groupes animaux au cours de l'évolution. Depuis l'époque de Darwin, les chercheurs se posent la question de savoir quelles ont pu être les forces sélectives à l'origine de l'apparition du vol. La théorie darwinienne de la sélection naturelle ne semble pas à priori en mesure d'expliquer comment ont pu être franchies les nombreuses étapes nécessaires à l'évolution de structures et fonctions aussi complexes : la question étant "à quoi pourrait servir une ébauche d'aile" ? Il faudrait imaginer que la sélection naturelle puisse avoir une action directionnelle favorisant l'apparition d'une série de formes intermédiaires... Darwin lui-même a proposé une solution à ce problème en imaginant que les facteurs sélectifs qui vont conduire à la modification d'un caractère donné pourraient changer au cours de l'évolution de ce caractère. Cette hypothèse peut se traduire sous la forme suivante : "est-ce que de petits changements dans la morphologie de l'aile primitive peuvent se traduire par des changements dans la fonction de celle-ci ?".

Pour comprendre l'évolution des structures alaires, il faut pouvoir définir la valeur adaptative de chaque type structurel pendant la transition entre les formes aptères et les formes ailées. Il faut donc pouvoir définir les fonctions des ailettes ou ailes primitives et déterminer comment les "performances" des insectes ont pu être accrues par: 1) la présence de proto-ailes, 2) l'accroissement de la taille de ces proto-ailes et 3) les conséquences de la mobilité sur la fonction des proto-ailes.

Le rôle supposé des ailettes primitives chez les Protopterygotes a fait l'objet de nombreuses hypothèses. Celles-ci peuvent être regroupées en 4 catégories :

- *L'utilisation des proto-ailes comme stimulus visuel lors des parades sexuelles.* Sachant que de nombreux Pterygotes actuels utilisent leurs ailes lors des parades sexuelles, il s'agit ici d'une hypothèse plausible pour des insectes terrestres, surtout si on fait intervenir la notion de sélection sexuelle.
- *L'utilisation des proto-ailes pour la ventilation et la respiration aquatique.* Il s'agit ici d'une hypothèse déjà ancienne mais aussi l'une des plus évidentes si on postule que les ailettes primitives sont apparues chez des formes aquatiques. Cette hypothèse s'appuie sur l'observation des stades pré-imaginaux des Ephéméroptères actuels, qui possèdent des lamelles mobiles qui interviennent dans la ventilation des structures branchiales ou assurent elles-même une part importante des échanges gazeux.

- *L'utilisation des proto-ailes pour la thermorégulation.* Cette hypothèse est, là encore, basée sur l'observation des insectes actuels qui, comme les papillons de jour, utilisent leurs ailes pour emmagasiner de la chaleur en début de journée ou modifient l'angle d'ouverture de leurs ailes pour assurer leur thermorégulation. Cette hypothèse est cohérente aussi bien avec des scénarios impliquant des ailettes fixes ou des ailettes mobiles. Elle implique cependant qu'une partie de l'évolution initiale des ailes se soit produite en dehors du milieu aquatique. On peut à ce niveau imaginer qu'il y ait eu sélection pour un développement alaire à la fois chez des stades pré-imaginaux aquatiques et chez des adultes terrestres; des facteurs sélectifs différents (respiration/thermorégulation) intervenant dans chaque stade de développement.
- *L'utilisation des proto-ailes comme organes ayant un rôle aérodynamique.* De nombreuses fonctions de nature aérodynamique ont été proposées pour les proto-ailes, on en distinguera trois :

- ⇒ La diminution du taux de chute (fonction de "parachute") d'un insecte, ce qui lui permet d'être dispersé par le vent, de poursuivre des proies, d'échapper à des prédateurs et lui évite d'être blessé au terme d'une descente verticale;
- ⇒ la fonction consistant à pouvoir planer sur des distances plus ou moins grandes. Cette fonction peut permettre, comme la précédente, d'échapper à des prédateurs ou d'explorer l'habitat;
- ⇒ le contrôle de la position de l'insecte dans l'air. Cette fonction permet d'améliorer l'efficacité du vol plané et de la chute freinée ("parachutage") et assure à l'insecte la possibilité de retomber sur ses pattes après un parcours aérien.

L'utilisation de modèles permet de déterminer à partir de quelle longueur des proto-ailes peuvent améliorer les performances aérodynamiques d'un insecte d'une taille donnée.

Les études théoriques montrent que la taille du corps de l'insecte va avoir une grande influence sur les conséquences fonctionnelles de l'apparition de proto-ailes d'une longueur donnée. De courtes proto-ailes thoraciques pourront, chez un insecte dont les dimensions du corps seront faibles, améliorer les performances de thermorégulation; par contre chez un insecte à gros corps, des proto-ailes de même longueur pourront avoir un effet aérodynamique significatif. On peut consécutivement penser que de nombreux facteurs sélectifs ont pu agir séquentiellement ou simultanément sur l'évolution des ailes et du vol.

On soulignera ici le fait que la notion darwinienne de changement fonctionnel sans qu'il y ait changement structurel fournit un cadre explicatif à l'évolution des ailes et du vol chez les insectes.

#### *- L'évolution des structures alaires et la classification des Ptérygotes*

Les Insectes ptérygotes primitifs possédaient des ailettes sur le prothorax, des ailes fonctionnelles sur le ptérothorax et des ailes et pattes vestigiales sur tous les segments abdomi-

naux, à l'exception du 10ème. Les nymphes possédaient des ébauches alaires mobiles qui se transformaient progressivement en ailes après plusieurs mues sub-imaginales puis imaginaires. On considère généralement que les premiers Insectes ailés utilisaient leurs ailes plus pour planer que pour voler, au sens actif du terme.

Les lois de l'aérodynamique et les pressions de sélections durent favoriser la présence d'ailes fonctionnelles uniquement chez les stades âgés de développement; puis, avant que le phénomène de la métamorphose n'apporte une solution élégante à ce problème, la réduction ou le repliement des ébauches alaires chez les nymphes, trop limitées dans leur mouvements par la présence de celles-ci. Ce dernier type d'évolution se fit selon plusieurs formes qui sont à l'origine des deux principales lignées de Ptérygotes actuels. Chez les ancêtres des Paleoptera (Odonata, Ephemeroptera), taxon paraphylétique, les ébauches alaires purent se recourber vers le bas sans que cela entraîne une modification de l'articulation et les adultes devinrent aptes à battre des ailes; chez les ancêtres des Neoptera, les ébauches alaires purent tourner autour d'un troisième axe, permettant ainsi le repliement longitudinal des ébauches et celui des ailes des adultes au repos.

Cette évolution des structures alaires s'est accompagnée d'une évolution des muscles alaires. Chez les Odonates n'existe qu'un système de muscles alaires directs élevant ou abaissant les ailes et modifiant leur angle d'attaque alors que, chez les Néoptères, ce système est complété par des muscles indirects dorso-longitudinaux et dorso-ventraux qui fournissent l'essentiel de la puissance de vol de l'insecte.

L'évolution des structures pré-alaires en ailes fonctionnelles a dû s'achever au Dévonien, car dès le Carbonifère (- 325 M. d'années) un très grand nombre de formes ailées peuvent être trouvées (fig.16).

#### 1.3.4.3. L'apparition et l'évolution de la métamorphose

Nous ne ferons ici qu'aborder l'évolution de la métamorphose. Les auteurs considèrent généralement que les premiers insectes ptérygotes présentaient le même type de développement post-embryonnaire amétabole. Il semble donc que les Insectes ptérygotes se soient diversifiés avant l'apparition du phénomène de la métamorphose et que celui-ci soit, en conséquence, de nature polyphylétique.

#### 1.3.4.4. La phylogénie des insectes actuels

On trouvera (T.5 ) une liste des caractères dérivés des Hexapoda et de leur différentes lignées.

Mis à part le problème soulevé plus haut à propos de la position des Diploures, la phylogénie des Insectes, considérés ici comme un groupe monophylétique, soulève encore de nombreuses questions. Nous n'en évoquerons ici que les principaux (fig. 1 Bis-1 à 5) :

- Le taxon "Palaeoptera", qui rassemble les groupes de Ptérygotes qui ne présentent pas les caractères de Néoptères (Ephemerida, Odonata et des ordres fossiles), est-il monophylétique comme le pense en particulier Kukalová-Peck ou paraphylétique, comme le croit la majorité des auteurs ?

- Les Ephemerida constituent-ils le groupe frère d'un ensemble (Odonata+Neoptera) ?

- les Polynéoptères constituent-ils un groupe monophylétiques ?

- Où se situent les Zoraptera, appartiennent-ils aux Paraneoptera ou aux Polyneoptera et , dans ce dernier cas, sont-ils le groupe frère des Embioptera ?

- Les Strepsiptères appartiennent-ils à l'ordre de Coléoptères ou en sont-ils le groupe frère ? Sont-ils même de manière sûre des Holométaboles ?

On trouvera une discussion de ces différents points dans 51, 90 et 117.

## 1.4. LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET LA RELATION AVEC L'HOMME

(d'après 19, 23, 50, 52, 53, 54, 55, 65, 67, 119, 140)

Grâce à leur exceptionnelle faculté d'adaptation, les insectes ont envahi tous les biotopes terrestres et, au cours de l'évolution, ont tiré profit, pour leur alimentation, de l'évolution de la flore et de la faune qui les entouraient; leurs régimes alimentaires sont donc extrêmement diversifiés. Presque tous les matériaux organiques, secs ou liquides, peuvent leur servir de nourriture. Leurs pièces buccales sont adaptées morphologiquement à la nature des matériaux à consommer.

Du point de vue de leurs régimes alimentaires, on pourra séparer les insectes en 4 groupes principaux :

### *- Les phytophages*

La phytophagie est le type d'alimentation le plus répandu. Elle concerne la grande majorité des Orthoptères, Homoptères et Lépidoptères et est fréquente chez les Coléoptères, les Hyménoptères et les Diptères. A la différence des Phanérogames très attaqués par les insectes, peu de fougères (Cryptogames) sont consommées par ces derniers.

On pourra distinguer chez les insectes phytophages, de manière simplifiée, d'une part des espèces monophages, consommant une seule espèce végétale, ou oligophages, se nourrissant d'un nombre limité de plantes-hôtes appartenant à des genres proches, et d'autre part des espèces polyphages qui vont se nourrir d'une grande variété d'espèces végétales non apparentées entre elles.

### **- La polyphagie supposée d'une espèce est-elle toujours une réalité ?**

Chez certaines espèces polyphages, il n'existera aucun caractère permettant de distinguer les individus se nourrissant sur une plante-hôte donnée de ceux se nourrissant sur les autres plantes constituant le spectre alimentaire de l'espèce; un même individu pourra s'alimenter sur plusieurs espèces végétales au cours de sa vie. Une telle espèce sera considérée comme une espèce généraliste composée d'individus polyphages.

De nombreuses autres espèces "polyphages" seront en fait constituées de groupes de spécialistes, chacun de ceux-ci utilisant seulement une portion du spectre d'hôte de l'espèce. Lorsque l'utilisation des ressources alimentaires diffère spatialement (populations allopatriques) ou temporellement (populations allochroniques), l'absence de flux génique assurera le maintien des différences génétiques apparues entre ces

groupes de spécialistes via la sélection naturelle ou la dérive; ceci même si les populations restent (au moins initialement) capables de se croiser. De telles populations constitueront, suivant la nature de leur isolement et les auteurs, des races géographiques, des écotypes, des sous-espèces ou même des espèces.

Lorsque, chez une même espèce, plusieurs populations de spécialistes inféodés à des hôtes différents cohabitent de façon sympatrique, il sera très difficile de déterminer leur statut et d'établir si le polymorphisme est induit par des causes environnementales liées à chacun des hôtes (polyphénisme non génétique) ou bien s'il a une base génétique. Dans ce dernier cas les différences génétiques pourront s'expliquer par :

- 1) des effets différents de la sélection naturelle dans l'environnement direct de la plante hôte, on se trouvera alors face à un polymorphisme génétique; les individus, quelque soit leur population d'origine, pourront se croiser au hasard (panmixie);

- 2) l'apparition de barrières reproductives partielles ou totales entre individus appartenant aux différentes populations. On parlera alors dans le premier cas de races liées à leur hôte ("host races") ou bien d'espèces jumelles capables de se croiser ("hybridizing sibling species"), si l'on peut montrer que ces taxa ne sont devenus sympatriques que secondairement après s'être différenciés en situation d'allopatrie. Dans le second cas, on parlera d'espèces jumelles associées à hôte ("host-associated sibling species"), qui pourront, en partie en fonction de l'ancienneté de leur divergence, présenter au plan de la biologie ou de l'écologie des différences plus ou moins grandes.

Alors que toutes les parties d'une plante peuvent être attaquées par les insectes, une espèce donnée pourra se spécialiser dans la consommation d'un organe ou d'un niveau donné de la plante (graines, fruits, fleurs, feuillage, tiges, racines, bulbes etc...). On distinguera des défoliateurs, souvent grégaires et susceptibles de pullulations brutales, des enrouleurs de feuilles, des mineurs de feuilles, des foreurs de tiges, de racines, de troncs, des piqueurs de feuilles, de tiges, de fruits, des consommateurs de nectar ou de pollen etc... Dans ce dernier cas on pourra observer de remarquables cas de coévolution entre les insectes et les plantes visitées (cas des insectes pollinisateurs des *figus*). Les biocénoses associées aux plantes seront donc complexes car composées des différents déprédateurs mais aussi de leur prédateurs et parasites respectifs.

C'est dans le groupe des phytophages que l'on rencontrera la majorité des insectes considérés comme nuisibles par l'homme du fait qu'ils entrent en compétition avec lui pour son alimentation, comme nous le verrons dans la seconde partie de ce cours, mais c'est aussi là que l'on rencontrera les insectes les plus utiles, en l'occurrence les pollinisateurs. Certains phytophages peuvent constituer secondairement une nuisance plus ou moins importante en période de pullulation, du fait de leur nombre ou de propriétés urticantes des larves (cas de nombreuses chenilles de Lépidoptères, la processionnaire du pin *Thaumetopoea pithyocampa* Schiff., en est un des exemples les plus connus) ou des adultes (cas des Lépidoptères urticants du genre *Hylesia* en Amérique du Sud).

### - Les saprophages

Ils se nourrissent de substances animales ou végétales en décomposition et jouent ainsi un rôle important dans le recyclage des matières organiques. Des larves de Coléoptères et de Diptères consomment des végétaux en décomposition, les bousiers les excréments d'animaux herbivores, les nécrophores des cadavres, de même que de nombreux Diptères. Nombre de ces insectes sont utiles; on pourra citer le cas des bousiers qui font l'objet de tentatives d'introduction dans les régions d'élevage où ils sont absents ou présents en trop faible nombre.

### - Les prédateurs

Ils s'attaquent le plus souvent à d'autres insectes, généralement des phytophages ou des saprophages. La prédation correspond à une adaptation secondaire et se révèle polyphylétique. Des prédateurs se rencontrent chez les Odonates, les Dictyoptères, les Hémiptères (Anthocorides, Mirides, Nabides, Pentatomides), les Coléoptères (Coccinellides, Carabides, Staphilinides et Clérides), les Neuroptères (Chrysopes), les Hyménoptères (fourmis, guêpes) et les Diptères (Syrphes).

Le rôle des prédateurs peut être important dans la régulation des populations de phytophages. On citera ici en particulier, parmi les Coléoptères, les Coccinellidae dont la voracité est bien connue, ainsi des larves de 4ème stade de *Coccinella septempunctata* L. peuvent ingérer quotidiennement 50 à 100 pucerons *Aphis fabae* Scop. de 4ème stade; elles sont principalement aphidiphages mais aussi coccidiphages, aleurodiphages et mycophages.

### - Les parasites (au sens large)

Les insectes parasites ne constituent pas un groupe naturel (ou monophylétique).

+ On trouvera ici tout d'abord des insectes qui vivent aux dépens de vertébrés, oiseaux ou mammifères. Ce sont généralement des ectoparasites hématophages qui pourront être, dans certains cas, des vecteurs de maladies infectieuses et parasitaires pour l'homme ou les animaux sauvages et domestiques. Leur importance en santé humaine et animale peut être considérable, en particulier dans les régions les plus déshéritées du monde, où certaines maladies transmises par les insectes constituent des fléaux qui sont très loin d'être en voie d'élimination, du fait notamment de l'apparition de populations résistantes aux insecticides chez de nombreux insectes vecteurs et de souches résistantes à la chimiothérapie chez de nombreux pathogènes (cas des *Plasmodium* en particulier). On peut considérer que l'activité de certains insectes hématophages, tels que les moustiques (Culicidae) a eu une influence significative, et le plus souvent négative, sur l'histoire de l'humanité (Tableau 6-2).

Ces insectes se rencontreront chez les *Phthiraptera* (Mallophages et Anoploures) avec des parasites d'oiseaux ou de mammifères et les Pediculidae, les poux ectoparasites hématophages.

phages de l'homme et des singes (genres *Pediculus* et *Phthirus*) qui peuvent transmettre (*Pediculus h. humanus*) le typhus exanthématique (dont l'agent est une rickettsie transmise par les fèces de l'insecte), les Hétéroptères avec les Cimicidae, non vecteurs de maladies mais générateurs de réactions allergiques, et surtout les Reduviidae de la sous-famille des Triatominae, vecteurs de la maladie de Chagas en Amérique du Sud.

**La maladie de Chagas**, une trypanosomiase américaine dont l'agent est *Trypanosoma cruzi*, est propagée par des représentants de deux tribus de Triatominae :

- Triatomini, avec les genres *Triatoma* et *Panstrongylus*,
- Rhodniini, avec le genre *Rhodnius*.

Il s'agit à l'origine d'une zoonose, c'est à dire que le cycle de l'agent pathogène met en jeu des Triatominae selvatiques et des petits mammifères. L'homme peut s'infecter en entrant accidentellement en contact avec le cycle selvatique ou lorsqu'un cycle domestique de transmission s'installe après que des punaises aient envahi et colonisé les habitations. La transmission se fait non par la piqûre de l'insecte mais via les fèces de celui-ci; les trypanosomes présents dans les fèces pénètrent par les blessures de la peau.

Cette maladie débute par une courte phase aigüe suivie d'une phase chronique de très longue durée. De nombreux organes, dont les centres nerveux, subissent des dommages irréversibles et la mort peut notamment résulter d'une insuffisance ou d'un arrêt cardiaque.

Entre 16 et 18 millions de personnes seraient atteintes en Amérique latine et la population exposée atteindrait 90 millions d'individus, soit 25% des habitants de cette partie du Nouveau Monde (fig. 19). A la transmission vectorielle s'ajoute maintenant un risque croissant de transmission transfusionnelle en zone urbaine.

En terme d'impact économique négatif, la maladie de Chagas se placerait en troisième position après le paludisme et la schistosomiase.

On trouvera aussi des parasites chez les Siphonaptères avec les Tungidae ou "chiques", parasites fixés dans la peau de l'hôte et les Pulicidae ou puces, vecteurs (genre *Xenopsylla*) de la peste, maladie bactérienne qui sévit encore dans une dizaine de pays (de 500 à 1000 cas annuels), du typhus murin, dont l'agent est une rickettsie, de bactéries, de virus et de trypanosomes pathogènes de rongeurs et hôtes intermédiaires de cestodes et de filaires, et enfin les Diptères. Pour ce qui est des nombreux pathogènes et des maladies transmises par ces derniers, on se référera ici au tableau 6.

Nous soulignerons ici l'importance considérable en Santé Publique humaine des diptères Culicidae, vecteurs des agents responsables de maladies figurant parmi les principales causes de morbidité et de mortalité pour l'homme (paludisme, fièvre jaune, dengue, encéphalite japonaise, filarioses).

**Le paludisme** est une maladie causée par différentes espèces de *Plasmodium* (protozoaires). Elle sévit à l'état endémique dans la plupart des pays situés entre 30° de latitude Nord et le Tropic du

Capricorne au sud, avec des extensions vers le Nord en Turquie, Syrie, Iracq, Iran, Afghanistan, Pakistan et Chine (fig. 20). Le nombre de pays ou territoires considérés comme impaludés est passé de 90 en 1992 à 140 en 1994. L'incidence mondiale du paludisme serait de l'ordre de 300 à 500 millions de cas cliniques par an, dont plus de 90% dans les pays d'Afrique tropicale. La mortalité palustre se situe entre 1,5 et 2,7 million de décès par an dans le monde.

Le Paludisme est transmis à l'homme par des Culicidae Anophelinae du genres *Anopheles* (tab. 6bis). Trois sous-genres sont distingués chez *Anopheles* : *Cellia*, *Kerteszia* et *Nyssorhynchus*.

La lutte contre la maladie prend en compte à la fois l'agent pathogène et les stades larvaires et imaginaux de l'insecte. Le succès des campagnes de lutte antivectorielle basées sur des pulvérisations insecticides intradomiciliaires dépend en particulier du comportement plus ou moins endophile de l'espèce vectrice. Parallèlement à l'apparition chez l'agent pathogène de résistances aux antipaludiques de synthèse, deux phénomènes viennent compliquer la lutte antipaludique :

- De plus en plus d'espèces d'*Anopheles* sont devenues résistantes à un ou plusieurs insecticides chimiques;

- de nombreuses espèces vectrices appartiennent à des complexes d'espèces jumelles; celles-ci sont morphologiquement indistinguables mais présentent des particularités écologiques et comportementales qui peuvent modifier sensiblement leurs capacités vectrices. On pourra citer par exemple le cas du complexe africain *gambiae*, qui comprend 6 espèces, ou du complexe eurasiatique et américain *maculipennis*, qui en comprend 12. Des méthodes cytologiques et biochimiques ont été développées pour permettre la discrimination et la caractérisation des espèces appartenant à de tels complexes. On rencontrera chez une autre famille de diptères d'intérêt médical, les Simuliidae, des problèmes d'identification similaires, liés à la présence de nombreuses espèces jumelles chez deux complexes du genre *Simulium* : *S. neavei* (12 espèces) et *S. damnosum* (30 espèces). Ces insectes sont vecteurs d'*Onchocerca volvulus* (helminthe), agent de l'onchocercose ou cécité des rivières.

On notera que plusieurs espèces d'*Anopheles* vectrices du paludisme sont aussi des vecteurs de filarioses.

La Fièvre jaune est ce que l'on appelle une arbovirose (d'arbovirus : Arthropod-Borne Virus) qui met en jeu un virus de la famille des Flaviviridae, des insectes vecteurs appartenant aux genres *Aedes* ou *Haemagogus*, et un réservoir de virus constitué de singes forestiers (on aura maintenant tendance à considérer les moustiques comme étant le principal réservoir de virus).

Le principal vecteur de la fièvre jaune est *Aedes aegypti* (fig. 21).

La maladie est endémique en Afrique entre le 15°N et 15 °S et au nord et à l'est de l'Amérique du Sud, des épidémies pouvant apparaître en Amérique Centrale (fig 22).

Si la Fièvre jaune urbaine a pu être en grande partie contrôlée grâce aux vaccinations, il reste encore des progrès à faire pour réduire les risques liés aux formes rurales ou forestières de la maladie en Afrique et en Amérique.

**Les dengues** constituent un autre type d'arboviroses mettant en jeu un virus Flaviviridae, des *Aedes* et probablement des singes forestiers comme réservoir. Vraisemblablement originaire d'Asie, la dengue est une maladie bénigne endémique dans les régions tropicales. La dengue hémorragique, décrite pour la première fois au début des années 50, est elle une maladie grave, souvent mortelle, qui est maintenant présente dans beaucoup de centres urbains du Sud-Est asiatique où elle constitue une des principales causes de mortalité chez les enfants. Elle est apparue dans les années 80 aux Antilles où un nombre croissant de cas sporadiques est signalé (fig. 23).

On considère qu'à l'heure actuelle les deux cinquièmes de la population mondiale, soit 2 milliards d'habitants, sont menacés par l'une ou l'autre des deux formes de dengues; ce qui correspond à un individu sur trois dans les zones urbaines et périurbaines des régions tropicales et subtropicales.

*A. aegypti* est le principal vecteur. Cette espèce a longtemps été la seule espèce vectrice dans le Nouveau Monde et en Asie mais on assiste actuellement à un accroissement de l'aire de répartition d'*Aedes albopictus* qui s'est établi dans le sud de l'Europe (Italie), en Australie, en République Dominicaine, aux Etats-Unis et au Brésil. Il semble qu'il puisse exister une transmission transovarienne du virus.

**L'encéphalite japonaise** est un troisième type d'arbovirose. Elle met en jeu un virus Flaviviridae, des vecteurs appartenant au genre *Culex* et probablement des oiseaux et des cochons domestiques comme réservoir. Cette maladie sévit dans les zones rurales du Sud-Est asiatique, là où se pratique la riziculture. Elle a entraîné des épidémies de grande ampleur au Japon, en Corée et récemment en Inde où une forte mortalité fut constatée. Le principal vecteur est *Culex tritaeniorhynchus* (fig. 24).

Toujours pour les Diptères, on signalera 3 autres familles d'ectoparasites hématophages, les Nycteribiidae et les Streblidae, parasites de chauve-souris et les Hippoboscidae, parasites de mammifères et d'oiseaux; ce sont les adultes, pupipares, qui sont hématophages.

On a rangé ici parmi les parasites des insectes qui par la brièveté de leur contact avec l'hôte, peuvent être considérés soit comme des ectoparasites soit comme des microprédateurs. Certains des insectes cités, comme les moustiques ou les puces ne sont parasites qu'à l'état imaginal, d'autres, tels les punaises et les poux le sont aussi pendant leur vie larvaire.

Peu d'insectes sont endoparasites de Vertébrés, on pourra citer ici les Diptères Gasterophilidae (parasites de chevaux) et Oestridae (parasites des fosses nasales des Proboscidiens (Elephantidae), Périssodactyles (Equidae, Tapiridae) et Artiodactyles (Suidae)). Les adultes ne se nourrissent pas et leurs larves se développent dans le tube digestif ou les tissus sous-cutanés de l'hôte. Plusieurs espèces de Diptères peuvent chez l'homme entraîner des myiases, affections résultant d'une infestation des organes ou des tissus par leur larves. On distinguera des myiases accidentelles, dont le caractère pathologique n'est pas obligatoire, pouvant être causées par des Calliphoridae, des Sarcophagidae et des Muscidae qui déposent leur œufs sur des aliments froids, des myiases facultatives pouvant résulter d'un traumatisme (infestation de plaies ou d'ulcères) ou pouvant être cutanées, des myiases obligatoires (ou primaires), causées en particulier par des Calliphoridae, Sarcophagidae, Oestridae, et

Gasterophilidae. On retiendra ici le nom de *Cochliomyia hominivorax*, inféodée habituellement au bétail mais qui peut attaquer l'homme dans toute la région néotropicale.

+ De nombreux insectes sont parasites d'autres insectes. Ils mènent une vie parasitaire seulement à l'état larvaire sur ou dans l'insecte hôte suivant qu'ils sont ecto ou endophages, l'imago étant libre. Ce sont des parasitoïdes en ce sens qu'ils tuent leur hôte à la fin de leur vie larvaire. Ils ont, au cours de l'évolution, développé divers mécanismes pour contourner la défense cellulaire de l'hôte (inhibition des réactions hémostatiques). Ces parasitoïdes se rencontreront chez les Strepsiptères, les Hyménoptères (Chalcididae, Encyrtidae, Eulophidae, Aphelinidae, Ichneumonidae, Braconidae, Trichogrammatidae et Mymaridae principalement) et chez les Diptères (Tachinidae) où ce type de comportement est moins fréquent. Ces parasitoïdes sont souvent grégaires, suite à l'apparition de mécanismes particuliers tel que la polyembryonie. Le parasitisme secondaire ou hyperparasitisme est fréquent. Généralement la spécificité parasitaire est grande. Ces parasitoïdes jouent un très grand rôle dans la régulation des populations d'insectes. Ce sont donc des auxiliaires utilisés depuis longtemps en lutte biologique.

## 1.5. UN AUTRE TYPE DE RELATIONS AVEC L'HOMME : L'INSECTE EN TANT QU'ALIMENT

(d'après 92)

Un autre type de relation entre l'homme et l'insecte, considéré longtemps comme anecdotique mais de mieux en mieux connu et pris en compte, concerne l'utilisation des insectes comme aliments par certaines populations humaines. Il apparaît ainsi que plusieurs centaines d'espèces d'insectes ont été ou sont utilisées dans l'alimentation humaine en Afrique, en Asie et en Amérique Latine. Il s'agit ici principalement de criquets, de chenilles de Lépidoptères, de vers blancs de Coléoptères, de termites, de couvains d'Hyménoptères tels qu'abeilles, guêpes ou fourmis ou même de fourmis ailées, de cigales ou d'insectes aquatiques.

Ces insectes ne sont pas utilisés comme aliments de substitution en cas de famine mais bien au contraire inclus dans les régimes alimentaires traditionnels.

On pourra citer comme exemple typique le cas des chenilles de *Gonimbrasia belina* W., appelées "mopanie", dont le commerce déclaré en Afrique du Sud portait dans les années 80 sur des quantités de l'ordre de 1600 tonnes, ce qui laisse supposer une consommation totale beaucoup plus importante. Plusieurs centaines de tonnes de ces chenilles sont exportées annuellement du Botswana et d'Afrique du Sud vers la Zambie et le Zimbabwe. Le Mexique fournit un autre exemple intéressant de région où les insectes entrent de façons significative dans les régimes alimentaires, non seulement en zones rurales mais aussi en zones urbaines via les restaurants.

L'intérêt de certaines espèces d'insectes dans l'alimentation humaine est lié à leur valeur nutritionnelle. Les insectes consommés sont généralement riches en protéines mais surtout beaucoup de ces espèces, en particulier les chenilles de Lépidoptères, sont très riches en lipides. L'apport en calories qu'elles peuvent fournir n'est donc pas du tout négligeable dans les pays en développement où la malnutrition est souvent liée à des déficiences en calories. Des études menées au Mexique ont montré que beaucoup d'espèces consommées présentaient une teneur en calories supérieure à celle du soja (50% des espèces), du maïs (87%) et même du boeuf (63%). Les taux de cholestérol varient de zéro à des niveaux similaires à ceux trouvés chez les autres animaux. Enfin, il apparaît que les insectes peuvent être une source importante de vitamines et de minéraux pour les populations qui les consomment. On notera ici la richesse en fer et en zinc de beaucoup d'espèces consommées, qualité particulièrement appréciable dans les régions où les populations présentent des déficits minéraux.

Les insectes jouent donc un rôle, globalement secondaire, mais localement non négligeable, dans l'alimentation humaine. Il est évident que les insectes utilisés comme aliment sont souvent ceux qui sont les plus abondants et donc fréquemment ceux qui peuvent être considérés

aussi comme des ravageurs des cultures. On peut dans un certain nombre de cas imaginer inciter les populations humaines à accroître leurs prélèvements d'insectes de manière à réduire l'utilisation d'insecticides, en particulier lorsque la lutte chimique s'avère peu efficace. De tels campagnes ont été menées dans des pays comme la Thaïlande.

Au Mexique, des chercheurs ont proposé d'utiliser des plantes présentant une valeur alimentaire faible pour augmenter la production d'insectes d'intérêt alimentaire. Dans certains pays en développement, où traditionnellement des insectes sont consommés par la population ou par des groupes ethniques particuliers, des perspectives de développement du rôle joué par les insectes comme aliment existent; par contre dans les pays développés ne présentant pas de telles traditions, il est peu probable que la consommation d'insectes dépasse le niveau anecdotique.

## **2- L'IMPORTANCE AGRONOMIQUE DES INSECTES**

**LES PROBLÈMES POSES PAR LES INSECTES RAVAGEURS DES  
CULTURES DANS LES RÉGIONS TROPICALES ET ÉQUATORIALES;  
COMPARAISON AVEC LES PROBLÈMES RENCONTRÉS DANS LES  
RÉGIONS TEMPÉRÉES**

## INTRODUCTION

Je citerai tout d'abord non pas un entomologiste, mais un capitaine de frégate, nommé Frédéric Bouyer, qui faisait en 1863 le récit de son voyage au Surinam, alors Guyane hollandaise, où il examina les plantations de coton situées sur les terres basses :

" Le cotonnier a bien des ennemis, crabes de terre, criquets vulgaires, courtilières etc... qui l'attaquent pendant son enfance; mais plus tard, quand la floraison la plus splendide semble promettre une récolte certaine, un fléau pareil aux plaies d'Égypte vient parfois anéantir les espérances les mieux fondées. Quelques papillons jaunes volent dans l'air, les planteurs pâlissent et se regardent avec inquiétude. Le nombre de papillons augmente; ils s'abattent sur la plantation. Ils y déposent des milliers d'œufs. Une génération presque spontanée inonde les plantes de petites chenilles qui grandissent au dépens des feuilles, des fleurs et des tiges. Ces éphémères font une rude besogne dans leur courte et fatale carrière et la récolte est perdue. Les bruits partiels de ces milliers de petites mâchoires se réunissent et s'intègrent en un bruissement immense qui rappelle la voix lointaine de la mer, et le planteur assiste, les bras croisés à l'agonie de sa plantation "

Bouyer cite les noms d'*Heliothis amaricana*, de *Phalena gossypion* etc... A l'époque aucun moyen de lutte efficace n'existait ; l'auteur évoque cependant un vieux planteur qui parlait "d'arrêter cette invasion fatale par un moyen fort simple : ce serait de mettre quelques plants de tabac autour des carrés de coton. Il paraît que les papillons susnommés -je cite toujours- auraient une prédilection marquée pour le tabac. Ils s'y attacheraient de préférence et les sucres narcotiques de cette solanée vireuse leur seraient mortels" L'auteur achève son récit en remarquant qu'il n'est pas étonnant que les colons hollandais aient abandonné une culture aussi hasardeuse.

Ce récit date des années 1860 et concerne le Surinam; on dispose pour la Guyane française voisine de récits similaires mais plus anciens encore et concernant la destruction de cultures d'indigo par les chenilles. On pourrait remonter plus loin encore et citer d'autres exemples en Afrique, Asie ou encore en Amérique tropicale sur riz, manioc, maïs etc... Pendant plusieurs siècles, dans les régions chaudes du globe, la simple mise en culture d'une plante alimentaire ou toute tentative d'intensification d'une culture pouvait s'accompagner de pullulations d'insectes, d'autant plus dévastatrices qu'aucun moyen de lutte autre que manuel n'existait alors.

Ces pullulations d'insectes déprédateurs des cultures, favorisées en première analyse par l'existence de conditions climatiques favorables au maintien tout au long de l'année des popula-

tions d'insectes, continuent aujourd'hui encore à poser de graves problèmes aux cultivateurs dans les régions inter-tropicales. Pourquoi ces problèmes sont-ils graves ? D'abord parce que l'autosuffisance alimentaire est loin d'être acquise dans de nombreux pays en développement et donc que toute destruction de cultures vivrières peut avoir des conséquences dramatiques pour l'alimentation humaine (cf. pb. cochenille du manioc). Ensuite, parce qu'une part essentielle des revenus à l'exportation des pays en développement provient de la vente de produits agricoles de base (café, cacao, coton...) ; toute diminution de la production pourra, dans un contexte économique international généralement peu favorable à l'accroissement et même au maintien des cours des produits alimentaires (sucre, café, cacao, riz, graines oléagineuses,...) et des matières premières agricole (coton, jute, caoutchouc ...), se révéler très dommageable pour l'économie des pays concernés.

Dans les régions tempérées, et notamment dans les régions les plus septentrionales, pour des raisons liées en particulier au climat, l'acuité des problèmes entomologiques rencontrés dans l'agriculture est, d'une façon générale, sensiblement plus faible que dans les régions tropicales. Cela se traduit, comme nous le verrons, par une place plus réduite des insecticides dans les marchés phytosanitaires de ces pays, caractérisés par l'importance des ventes d'herbicides et, au moins pour les pays de la CEE, de fongicides. On note cependant, au sein par exemple de la CEE, une importance croissante des problèmes entomologiques à mesure que l'on descend vers le sud et on doit souligner le fait que la situation relativement favorisée des pays septentrionaux est relativement fragile; ainsi la répétition pendant plusieurs années successives de périodes de fortes chaleurs peut favoriser la pullulation de certains insectes et l'accroissement des échanges internationaux facilite l'entrée de ravageurs exotiques qui pourront trouver dans certains milieux protégés, tels que les cultures sous serres, des biotopes favorables à leur maintien tout au long de l'année dans des régions très au nord des latitudes où ils sévissent habituellement.

Sans culture, il n'y aurait pas de problèmes d'insectes ravageurs, je commencerai donc par rappeler ce que sont les cultures tropicales et quelle est l'importance économique des principales d'entre-elles avant d'indiquer ce que peuvent représenter, toujours en termes économiques, les dégâts dus aux insectes et la mise en œuvre des moyens de lutte employés pour essayer d'y faire face.

## **2.1. LES CULTURES TROPICALES ET LEUR IMPORTANCE POUR L'ÉCONOMIE DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT**

### **2.1.1. LES CULTURES TROPICALES**

Les principales cultures rencontrées dans la zone intertropicale sont mentionnées dans la liste jointe avec leur origine géographique et leur répartition par zones biogéographiques. Toutes n'ont bien entendu pas la même importance en terme de surface cultivée, de tonnage récolté et de place dans les échanges agricoles internationaux.

### **2.1.2. L'IMPORTANCE DES CULTURES TROPICALES DANS L'ÉCONOMIE DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT**

#### *a) Exposé global du problème*

La population mondiale, estimée aujourd'hui à 5,3 milliards d'habitants, pourrait atteindre, vers 2010, 7,2 milliards. 94% de cette croissance démographique devrait être le fait des pays en développement (PED), situés majoritairement dans la zone intertropicale (141). Plus de 70% de la population mondiale vit dans les PED. Ce pourcentage devrait encore s'accroître car des pays comme le Bangladesh ou l'Égypte devraient voir leur population doubler d'ici 2025, alors que les surfaces cultivées ne pourront être accrues localement.

Comme l'indiquait en 1989 E. Saouma (1), qui fut Directeur Général de la FAO entre 1975 et 1993, "La situation de l'alimentation et de l'agriculture est particulièrement inquiétante à deux points de vue. Premièrement, malgré l'abondance des vivres à l'échelle mondiale, une partie de l'humanité souffre encore de faim et de malnutrition: le nombre des personnes gravement sous-alimentées est probablement de l'ordre de 500 millions (soit 10% de la population mondiale - cette estimation atteint en 1994 le chiffre de 800 millions de personnes -), sans compter tout ceux dont l'activité et les capacités de production sont réduites parce qu'ils n'ont pas assez à manger... Deuxièmement, les stocks mondiaux de vivres fondent comme neige au soleil... ainsi (pour les produits céréaliers) en l'espace de deux ans la pléthore a cédé la place à une menace de pénurie".

Se référant aux données disponibles pour 1987, E. Saouma signalait que la production alimentaire par habitant avait baissé de 2% dans la région Asie-Pacifique et de 5% en Afrique alors qu'elle remontait sensiblement dans la région Amérique latine-Caraïbes. En volume, les exportations mondiales de produits animaux et végétaux avaient diminué et, pour l'ensemble des pays en développement, les termes de l'échange agricole étaient restés très défavorables

(baisse de près de 30% depuis 1980) au moment où les pays du tiers monde ont besoin d'exporter pour assurer le service de leur dette (1).

En 1991, E. Saouma notait que si la production agricole mondiale avait cru en 1989, puis, de façon plus modérée, en 1990, la production alimentaire restait inférieure à la croissance démographique aussi bien en Afrique qu'en Amérique du Sud et dans les Caraïbes. Ceci au moment où les termes de l'échange, en particulier de l'exportation de produits agricoles, continuaient à se détériorer, ce qui se traduisait par des transferts nets de ressources des pays en développement vers les pays industrialisés (43 millions de \$ en 1989)(71).

Les statistiques de la FAO publiées en 1993 (tabl.10 et réf. 120) indiquaient que la production agricole mondiale n'avait progressé que de 1% en 1992 et soulignaient la médiocrité générale de la production agricole dans les régions en développement (selon les premières estimations publiées la production agricole mondiale aurait légèrement diminuée en 1993 (121)). En 1992, pas moins des deux tiers des pays en développement avaient enregistré des niveaux de production vivrière par habitant inchangés ou plus faibles. Comme précédemment c'était en Afrique que les baisses les plus sensibles avaient été enregistrées.

Même si on constate que la malnutrition s'est aggravée au cours des années 80 en Amérique latine et au Proche-Orient (141), l'Afrique reste le continent le plus touché par des pénuries alimentaires nécessitant une aide exceptionnelle ou des secours d'urgence. L'Asie a vu par contre son état nutritionnel s'améliorer au cours des dernières années.

L'accroissement démographique entraîne une réduction des surfaces cultivées, alors qu'il serait indispensable d'accroître celles-ci pour répondre à l'augmentation des besoins alimentaires des populations. Les surfaces cultivées, ou potentiellement cultivables, font face par ailleurs à un phénomène accéléré de dégradation des sols. Cette situation est particulièrement grave dans les pays qui ne sont pas financièrement en mesure d'importer assez d'engrais pour remplacer les éléments fertilisants perdus (141).

#### *b) Importance de l'agriculture dans l'économie des pays en développement*

L'examen des données figurant sur le tableau 1 (1) permet de mesurer le poids de l'agriculture dans l'économie des pays en développement et simultanément la taille des populations agricoles. Alors que, dans les pays développés, la population agricole dépasse rarement 20% de la population totale, tout en tendant régulièrement à diminuer, et le volume des exportations agricoles 20% de l'ensemble des exportations, en Afrique la population agricole est rarement inférieure à 70 % et fréquemment les exportations agricoles représentent 60, 70 ou 80% des exportations totales. Dans la région Centre-américaine-Caraïbes, les populations agricoles sont plus faibles, mais la part des exportations agricoles dépasse souvent la barre des 80%. En Amérique du Sud, les populations agricoles sont inférieures à 50% et ce n'est qu'en Argentine, Colombie, Paraguay et en Uruguay que les exportations agricoles atteignent ou dépassent les

70%. Si en Asie, les populations agricoles sont souvent supérieures à 50%, la part des exportations agricoles reste modérée.

L'analyse des taux de couverture des importations totales par les exportations agricoles, pour l'Afrique, souligne le rôle de ces dernières dans l'économie des pays de ce continent: Au Burundi, Tchad, Guinée Équatoriale, Madagascar, Malawi, les exportations agricoles permettent de couvrir plus de 60% des importations totales; en Côte d'Ivoire et en Ouganda (vraisemblablement pour des raisons différentes), les exportations agricoles dépassent le montant des importations. De nombreux pays sont donc extrêmement dépendants de leurs exportations agricoles.

A quelques exceptions près, les chiffres publiés en 1991 et 1993 par la FAO (71, 120) ne modifient pas la validité de ces analyses fondées sur un document de même origine publié en 1987.

### *c) Part des pays en développement dans la production agricole mondiale*

Le tableau 2 (120) permet de mesurer pour un certain nombre de produits ou de catégories de produits agricoles la part prise par les pays en développement dans la production mondiale : on note la position dominante de ces pays dans la production de riz, de plantes-racines, de légumineuses, de cultures oléagineuses destinées à la production d'huile, de cacao, café et thé, coton et tabac, ainsi que leur importance relative en matière de production de sucre. On constate que la production de blé dans ces pays tend à être du même ordre de grandeur que dans les pays développés.

Le tableau 3 (1) permet d'évaluer les variations au cours des dernières années des productions vivrières et non vivrières dans les pays en développement, par grandes régions. On constate que les productions non vivrières s'accroissent moins vite que les productions vivrières, ce qui est conforme à la tendance actuelle au développement des cultures vivrières (1); ce phénomène découle à la fois de l'action des pouvoirs publics de ces pays, qui cherchent à favoriser une certaine auto-suffisance alimentaire, et d'un désintérêt croissant pour des cultures pérennes dont les coûts de production dépassent souvent les prix mondiaux (121).

### *d) Valeur des exportations agricoles*

Si on se réfère aux statistiques globales disponibles (6, 121) (Tableau 4 et 4 bis) on constate qu'à prix constant, ou réels, la valeur des exportations de produits agricoles par les PED a diminué depuis 1981. Le tableau 5 (121) permet de constater que cette baisse est due en grande partie à la diminution de la valeur des exportations des produits appartenant aux catégories " boissons, sucre et autres produits " et " matières premières ". La chute des prix des boissons tropicales comme le café et le cacao s'est poursuivie entre 1987 et 1993 pour le café et 1992 pour le cacao, entraînant de grosses pertes de recettes pour les pays producteurs (71,

121). Dans le cas du café, la réduction de la production en 1992-93 et la mise en place d'un dispositif de rétention des exportations par les pays producteurs entraînent une remontée des cours; il en va de même pour le cacao du fait d'une forte chute de la production mondiale. La valeur des importations de produits agricoles par les PED avait diminué en valeur constante à la fin des années 80 (tabl. 6 (6)); on note, au contraire, depuis 1991 en Afrique, au Proche-Orient et chez certains pays d'extrême Orient et du Pacifique une croissance des importations agricoles dépassant celle des exportations, d'où une détérioration accélérée des balances commerciales agricoles (120).

La part prise par les 3 grandes régions de pays en développement dans les exportations agricoles entre 1970 et 1985 diffère selon que l'on considère les produits alimentaires et les matières premières agricoles, comme le montre le tableau 7 (8). On note pour ces deux catégories de produits la diminution progressive de la part des pays en développement dans le commerce mondial et on doit constater que la part prise par l'Afrique décroît progressivement, les pays du Sud et Sud-Est asiatique accroissant quant à eux leur part dans les exportations de produits alimentaires. Cette perte de marchés subie par l'Afrique (en particulier sub-saharienne) en un quart de siècle est énorme en ce qui concerne les matières premières : La part de l'Afrique Sub-Saharienne (ASS) dans les exportations de matières premières agricoles a diminué de moitié entre 1970 et 1985 (de 7,2 à 3,7%). A la fin des années 60, l'ASS avait 20% du marché de l'huile de palme contre 3% maintenant; pour l'arachide le pourcentage est passé de 60% à 20% (Gaulme, 1989 in 8). Si on restreint cette analyse aux seuls pays fortement tributaires des exportations agricoles (tabl. 7bis réf. 120), on confirme et précise les observations précédentes : les pays d'Afrique et d'Amérique latine appartenant à ce groupe ont aussi perdu du terrain par rapport à d'autres pays en développement dont les exportations sont plus diversifiées. On peut donc conclure que la spécialisation dans les exportations agricoles n'est pas une garantie de compétitivité sur les marchés mondiaux.

Pour les produits agricoles, on constate (réf. 6 et tabl. 8 (121)) que l'indice moyen des prix à l'exportation a toujours été inférieur entre 86 et 93 à ce qu'il était en 1980-81, ce qui traduit la chute des cours de nombreux produits alimentaires et matières premières d'origine agricole (même si on a pu constater un raffermissement en 1988). En définitive, la perte de recette à l'exportation des PED est due non pas à la diminution de la production agricole mais à la chute des cours au niveau mondial (71, 120). Ceci est particulièrement net pour des produits tels que le café, le cacao (cf. les problèmes de la Côte d'Ivoire) ou le thé, que l'on considère les prix courants ou constants (cf. fig. 1, 1bis 2, 2 bis, 3 et 3 bis (6, 121)). A ces grandes tendances viennent souvent se superposer des fluctuations interannuelles de grande amplitude, fréquemment liées aux fluctuations de la monnaie de référence des échanges internationaux, le dollar, dont les conséquences sont très importantes pour l'économie des PED (cas du café, du sucre, du coton), confrontés, particulièrement en Afrique et Amérique Latine, au grave problème de la dette et de son service (tabl. 9 (8)).

Le cas de la culture cotonnière dans les pays africains de la Zone Franc est typique : alors que la rentabilité de la filière coton était redevenue positive en 1989-90, la chute des cours du dollar devait ramener la rentabilité de la campagne 1990-91 à une valeur voisine de zéro (70).

*e) Développement des cultures vivrières et dépendance envers les cultures d'exportation*

En matière de développement agricole, l'objectif des organisations internationales est désormais de favoriser le développement des productions vivrières de base (légumineuses, oléagineux) (1); les petites exploitations familiales devenant les protagonistes du développement agricole. L'objectif est de parvenir à un taux élevé d'autosuffisance alimentaire. Si l'objectif est clairement défini, les résultats sont plus difficiles à obtenir (tabl. 10 (120)). Ceci est particulièrement vrai dans le cas de l'Afrique Sub-Saharienne où la diversification recule et dont la dépendance envers les productions principales (café, cacao...) s'accroît énormément, comme le souligne le tableau 11 (8). Ainsi la Côte d'Ivoire dépendait à 51% du café et du cacao dans ses ressources extérieures en 1974-76, et à 60% à la fin des années 80; le Burundi obtenait 81% de ses recettes d'exportation grâce au café en 1979 contre 85% à la fin des années 80; de même l'Ouganda a vu ce pourcentage passer de 77 à 87% (8).

De nombreux pays en développement sont donc aujourd'hui, plus encore qu'hier, dépendants au plan économique d'un nombre limité de cultures d'exportation (cf. tabl. 11bis réf. 120). On pourra mesurer l'importance de ce qualificatif en constatant que 91% de la production cotonnière 89-90 des pays d'Afrique de la Zone Franc a été exportée ! (70). Si tous les experts s'accordent sur la nécessité d'un développement du secteur vivrier, il est cependant difficile actuellement d'imaginer les PED privilégier uniquement le développement des cultures vivrières aux dépens des cultures d'exportation car celles-ci restent une source irremplaçable de devises dans un monde où les tentatives de développement autarcique n'ont eu que peu de succès. En conséquence, en l'absence d'alternative rentable aussi bien pour le pays que pour le paysan, les cultures d'exportation doivent voir impérativement leur production et surtout leur productivité augmenter (10). Cette augmentation de la productivité implique nécessairement un effort accru de recherche, en particulier dans l'amélioration des conditions de la lutte contre les insectes prédateurs (cf. §2.1.3 et 2.2).

### **2.1.3. LA CONTRIBUTION DE LA SCIENCE ET DE LA TECHNOLOGIE AU DÉVELOPPEMENT AGRICOLE**

Les problèmes auxquels est confronté l'agriculture dans les PED sont nombreux. La production doit être accrue de façon continue, en particulier en matière de cultures vivrières, de manière à répondre au défi posé par l'accroissement des populations. Parallèlement, la productivité doit s'accroître afin de pallier la baisse, ou plus généralement les fluctuations, des

cours des matières premières, comme nous venons de le voir. Ceci doit se faire sans aggraver les fluctuations de la production et sans réduire l'aptitude de l'environnement à soutenir indéfiniment la production, tout en accroissant les revenus ruraux (1).

Même si l'analyse, forcément un peu réductrice, présentée au § 2.1.2, a surtout insisté sur les graves difficultés actuelles de l'agriculture des PED, il ne faut pas oublier que la recherche, aussi bien fondamentale qu'appliquée, a joué récemment un rôle essentiel dans la modernisation et le développement de l'agriculture de pays tel que l'Inde et d'autres pays d'Asie au travers de la mise au point de nouvelles variétés, de l'utilisation des engrais et du développement de l'irrigation (1). C'est ce qu'on a appelé la "révolution verte", qui malheureusement n'a pas, et de loin, touché tous les pays de ce que l'on appelait jadis le "Tiers Monde".

Que les efforts doivent porter sur les cultures industrielles d'exportation ou sur les cultures vivrières au travers d'une réorientation de la recherche et du développement agricole (tabl. 12 (1)), les problèmes à résoudre sont similaires : parvenir à réduire l'écart entre les rendements potentiels et ceux qui sont effectivement obtenus au niveau de l'exploitation. Pour expliquer ces écarts on distinguera des facteurs physiques, biologiques et socio-économiques. Comme le montre la figure 4 (1), les contraintes correspondant à l'action des ravageurs (insectes et oiseaux), des maladies et des mauvaises herbes expliquent environ pour un tiers l'écart de rendement dans le cas du riz. Comme nous le verrons au chapitre suivant (2), cette constatation constitue la justification fondamentale de l'action de l'entomologiste agricole étudiant l'entomofaune des cultures tropicales.

Contrairement à certaines idées généralement admises, l'expérience montre que l'investissement dans la recherche agricole peut avoir un rendement très élevé. Le taux de rentabilité interne de la recherche agricole (fig. 5 (1)) dépasse souvent 50% et peut atteindre des niveaux proches de 100%. Malheureusement, le délai relativement long qui s'écoule entre la recherche et ses effets économiques, lié au temps de transfert et de diffusion des nouvelles techniques, explique la réticence des PED à investir dans la recherche agricole. On constate cependant que, parallèlement à un ralentissement de l'effort de recherche dans les pays développés, on assiste à un accroissement de l'investissement dans la recherche agricole dans les PED (fig. 6 (1)). Ainsi entre 1960 et 1970, les dépenses de recherche ont été multipliées par 5,8 en Amérique Latine, 6,9 en Asie et 3,6 en Afrique contre 1,9 et 2,4 au Canada et aux États-Unis (1). Néanmoins, le niveau absolu de la recherche dans les PED a encore beaucoup de retard sur celui des pays développés, si on raisonne en nombre de chercheurs par million d'hectares de terres arables.

## 2.2. LES DÉGÂTS DUS AUX INSECTES, LEURS COÛTS DIRECTS ET INDIRECTS

On estime à environ 67000 le nombre d'espèces d'antagonistes des cultures qui limitent la production agricole dans le monde; parmi ceux-ci on distinguera 9000 espèces d'Insectes et Acariens, 50000 espèces de pathogènes des plantes et 8000 espèces de mauvaises herbes. 5% d'entre-eux, soit 3350 espèces, peuvent être considérés comme ayant une incidence économique majeure (72).

### 2.2.1. NATURE DES DÉGÂTS D'INSECTES

Selon la morphologie de leurs pièces buccales, leur mode de vie et leur comportement alimentaire, les insectes occasionneront des dégâts de natures diverses aux plantes attaquées. Ainsi les insectes piqueurs (Homoptères, Héteroptères, Thysanoptères) pourront piquer les racines, les tiges, les feuilles et les fruits des plantes cultivées, sucer la sève ou le contenu des grains. Leur action pourra entraîner de façon directe le flétrissement des organes attaqués, ou bien, par l'action d'une salive toxique, altérer, souvent par le biais de nécroses, le développement normal des tissus et donc mettre en péril la production attendue. Souvent ces deux actions seront associées (prélèvement de sève et injection de substance toxiques : cas des Homoptères Cercopidae déprédateurs des graminées fourragères en Amérique du Sud). Dans d'autres cas, ces insectes agiront en tant que vecteurs de maladies (virus, bactéries etc...), dans cette catégorie interviendront de nombreux Homoptères (Cicadellidae, Delphacidae, Aleyrodidae, Aphididae, etc... ). Enfin, de façon très générale, la présence d'un trou de piqûre pourra favoriser la pénétration dans la plante de bactéries et de champignons pathogènes. Dans le cas des insectes présentant un stade broyeur (chenilles de Lépidoptères, larves et adultes de Coléoptères etc...), il y aura destruction partielle ou totale des organes attaqués, qu'il s'agisse là encore de racines, de feuilles ou de fruits. Les destructions partielles seront fréquemment suivies d'une invasion de micro-organismes pathogènes pour la plante ou l'organe attaqué (28). L'insecte broyeur pourra avoir une action externe, à l'exemple des défoliateurs, ou interne, en creusant des galeries ou mines dans les tiges ou les fruits des plantes.

## 2.2.2. INCIDENCE SUR LA PRODUCTION AGRICOLE: L'ESTIMATION DES PERTES DE RÉCOLTE

On peut aborder le problème des conséquences économiques des déprédations causées par les insectes aux cultures tropicales de deux façons complémentaires. L'une est l'estimation des pertes de récoltes en quantité ou pourcentage; cette méthode fournit une estimation du manque à gagner au point de vue alimentaire ou financier. La seconde méthode est indirecte, il s'agit de l'estimation du coût de la lutte contre les insectes, et en particulier du coût des traitements insecticides, considéré ici comme un indicateur économique.

La mesure des pertes de récolte entraînées par la présence d'insectes ravageurs n'est pas aisée dans la plupart des cas, d'autant qu'il faut déterminer avec précision ce que l'on prend comme référence (généralement une culture bénéficiant d'une protection considérée comme totale vis à vis du ou des ravageurs considérés).

La présence de dégâts d'insectes ne signifie pas obligatoirement qu'il y aura diminution du rendement d'une culture. Certains types de dommages sont plus importants que d'autres, suivant la partie de la plante attaquée et celle qui sera récoltée; s'il s'agit des deux mêmes, les conséquences des dégâts d'insectes (dégâts directs dans ce cas) pourront être graves (cas des Pentatomidae du genre *Oebalus* qui piquent et vident les grains de riz, des Lépidoptères Gelechiidae, *Pectinophora gossypiella* (Saund.) et Tortricidae, *Cryptophlebia leucotreta* (Meyr.), dont les chenilles se nourrissent aux dépens des capsules du cotonnier et de la noctuelle *Heliothis zea* (Boddie) qui s'attaque à l'épi de maïs). Ainsi, comme le signale Hill (14), une seule mouche des fruits peut détruire une mangue, une pêche ou une orange et un nombre relativement faible de mouches peut réduire à néant une récolte complète alors qu'un manguier peut, sans perte significative de production, supporter un grand nombre de chenilles défoliatrices ou de larves de coléoptères s'attaquant à ses racines. Le phénomène est particulièrement net dans le cas des insectes défoliateurs, dont l'action pourra être négative pendant toute une partie du cycle de la plante, mais aussi nulle ou même positive lors des stades physiologiques n'impliquant pas la présence d'une grande surface photosynthétiquement active. Il faut aussi tenir compte du fait que les plantes produisent généralement beaucoup plus de feuilles et de fleurs qu'elles n'en ont réellement besoin; la destruction de ces organes en excès ne se traduira pas par une perte de récolte. Ainsi au Queensland sur cotonnier, il faut que les défoliation causées par *Anomis flava* (F.) dépassent 25 % pour qu'il y ait une perte de récolte significative (14). Même dans le cas d'insectes foreurs des tiges, dont les dégâts, à première vue, semblent devoir entraîner des conséquences dramatiques pour la plante, il est indispensable de tenir compte de la période pendant laquelle se produit le dégât : ainsi l'incidence économique du foreur du riz *Maliarpha separatella* Rag. en Côte d'Ivoire est, malgré des infestations pouvant toucher 70% des tiges, négligeable, la majeure partie des attaques se produisant après la fin du stade sensible (30).

On peut trouver dans la littérature de très nombreuses estimations globales ou plus détaillées des pertes subies par les cultures tropicales, ainsi que leur traduction au plan financier. Ainsi, Lhoste en 1979 (31) estimait à 20 % de la valeur de la production agricole mondiale, soit 135 milliards de FF, les pertes subies par les cultures suite à l'action des maladies, des ravageurs et des mauvaises herbes; dégâts qui étaient estimés à 33 millions de tonnes, dont la moitié du fait des insectes, par Cramer pour l'Afrique (31). Lanfranchi estimait la même année à 20% le pourcentage des récoltes perdues à cause des insectes et mettait ce chiffre en parallèle avec le seuil de sous-alimentation fixé à 25% pour rappeler que tout progrès dans la lutte contre les ravageurs aurait des conséquences bénéfiques. Pimentel (72), en 1991, estime que 35 % de la production agricole mondiale est perdue suite à l'action combinée des antagonistes des cultures, les pertes aux États-Unis pouvant être estimées à 37%, chiffre en augmentation constante depuis 1950 (98). Comme l'indique Riba (23) toutes les données concordent pour affirmer que les pertes mondiales totales dues aux mauvaises herbes, maladies et ravageurs atteignent en moyenne 20 à 40% du rendement des cultures avant récolte et 10 à 20% de celui des denrées stockées.

Les tableaux 13 (32), 14 (33) et 15 (28) permettent de préciser ces évaluations globales de pertes pour les principales cultures tropicales. On constate que les pertes dues aux insectes sont généralement supérieures à celles causées par les maladies ou les mauvaises herbes. Le riz apparaît ici comme étant la culture où les pertes entraînées par les insectes sont les plus considérables en tonnage et en valeur, en particulier en Asie où elles atteignent 34% (ce qui ne veut pas dire que le manque à gagner total en culture rizicole soit supérieur à ce qu'il est en culture cotonnière, les dépenses phytosanitaires réalisées en culture cotonnière étant plus importantes). Pour le Brésil, Gallo (Tableau 16 (28)) fournit des chiffres de pertes relativement supérieurs aux valeurs mondiales habituellement citées.

Une étude récente, réalisée par Oerke et Weber (93) et financée par l'Association Européenne de Protection des Plantes, permet, pour la première fois depuis les travaux de Cramer en 1967, d'estimer de manière globale l'impact des ennemis des cultures sur les principales productions céréalières (riz, blé, seigle, maïs).

- Le riz est la première denrée alimentaire mondiale et constitue la nourriture de base pour 50% de la population de la terre. Près de 2400 millions de \$ sont dépensés annuellement pour limiter les pertes de récoltes dues aux ravageurs (plus de 100 espèces d'insectes prédateurs dans le seul sud-est asiatique), mauvaises herbes et maladies (87 maladies recensées). Les observations et estimations d'Oerke et Weber (T. 18) montrent que les pertes de récolte mondiales sont de l'ordre de 55% de la production potentielle annuelle, chiffre en augmentation par rapport aux données de Cramer, et qu'elles seraient de l'ordre de 83% en l'absence de protection de cette culture. Les pertes sont plus importantes sous les tropiques qu'ailleurs et on constate, comme dans le cas des statistiques F.A.O. plus anciennes, que les pertes dues aux insectes sont maximales en Asie. Par contre le pourcentage de pertes dues aux insectes au plan mondial aurait légèrement décliné par du fait de l'accroissement des pertes dues aux maladies et mauvaises herbes. Il y a bien eu

augmentation globale de la production de riz entre 1965 et 1990, mais celle-ci s'est accompagnée d'un tel accroissement des pertes de récolte qu'en pourcentage de la production théorique la production actuelle a décru par rapport à 1965. Il est donc ici évident qu'une protection plus efficace des cultures de riz s'impose dans la perspective d'une poursuite de l'accroissement de la population mondiale qui nécessitera un gain de production de 50% d'ici 2020.

- Le blé est une nourriture de base pour 35% de la population et son rendement moyen a augmenté de 59% au cours des 20 dernières années. 4700 millions de \$ sont dépensés annuellement pour lutter principalement contre les mauvaises herbes et les maladies et, secondairement, contre des insectes tels que les aphides. Les pertes mondiales (T. 19) sont estimées à près de 36% avec un maximum en C.E.I et un minimum en Europe. Les pertes théoriques en l'absence de protection seraient de l'ordre de 52%. Là encore, s'il y a eu accroissement de la production mondiale théorique depuis 20 ans, l'augmentation du pourcentage de pertes a entraîné une diminution en pourcentage de la production actuelle par rapport à 1965.

- L'orge, culture principalement européenne, a vu sa production augmenter de 24% au cours des 20 dernières années. Comme pour le blé les mauvaises herbes et les maladies sont la principale cause de pertes de récolte. Celles-ci (T. 20) sont estimées par les auteurs à près de 30% avec un maximum en Afrique et un minimum en Europe. Sans protection, les pertes seraient de l'ordre de 46.5%. Une fois encore on observe une diminution en pourcentage de la production depuis 1965. On notera que l'accroissement des pertes est attribuable principalement aux insectes qui, souvent, ne font pas l'objet de traitements, ces derniers n'apparaissant pas économiquement justifiés.

- Le maïs est une culture de régions tropicales et tempérées. Sa production a doublé depuis 1965. 2643 millions de \$ sont dépensés annuellement pour sa protection. 75% de cette somme couvre les dépenses liées aux herbicides contre seulement 22% pour les insecticides. On assiste en conséquence à une augmentation des pertes dues aux insectes, moins bien contrôlés que les mauvaises herbes. Les maladies fongiques entraînent aussi des dommages significatifs. Les pertes mondiales (T. 21) sont de l'ordre de 39%, avec un maximum en Afrique (52,8%) et un minimum en Europe (24,8%). En l'absence de protection, les pertes seraient de 59,5%. Comme dans le cas des trois céréales précédentes, on observe depuis 1965 une diminution en pourcentage de la production.

Le riz apparaît donc comme étant la céréale qui paye le plus lourd tribut aux ravageurs, maladies et mauvaises herbes; le fait qu'il s'agisse d'une plante tropicale cultivée dans des pays qui souvent ne peuvent consacrer les mêmes moyens que les pays du nord à la protection des cultures, n'est pas étranger à cet état de fait. On note aussi qu'avec les moyens de lutte actuels, l'augmentation de la production s'accompagne d'une augmentation du pourcentage de pertes, ce qui implique un nouvel effort en matière de protection, les besoins continuant à s'accroître. On peut expliquer cette situation par les changements qu'ont connus les systèmes de production agricole au cours des 40 dernières années, du moins dans les pays développés (cf. 98).

Dans le cas du cotonnier, les pertes, principalement dûes aux insectes, seraient de 41%; niveau qui atteindrait 84% en l'absence de protection. Pour la pomme de terre les chiffres se-

raient respectivement de 41% et de 74%. Pour le café, les pertes atteignent aussi 41% et s'élèveraient à 70% en l'absence de protection.

Si l'on se réfère aux pertes causées par quelques insectes on peut dresser, à titre d'exemple, le tableau 17 (pertes moyennes ou maximales).

Quelques autres exemples peuvent aider à mieux appréhender l'importance économique des insectes déprédateur des cultures (141).

- Les termites sont parmi les ravageurs les plus nuisibles. Outre les dégâts considérables et bien connus qu'ils occasionnent aux habitations (40 milliards de \$ de dégâts annuels), ils constituent de très importants ravageurs des cultures dans de nombreux pays.
- En 1993, plusieurs milliers d'ha de forêts ont été ravagés en Allemagne suite à des pullulations de *Lymantria dispar*. Pour les propriétaires les pertes potentielles sont considérables, la valeur d'un ha de chênes étant estimée à 100 000 DM.
- L'état de Floride dépense chaque année 50 millions de \$ pour combattre les courtillères, insectes très nuisibles dans le Sud-est des Etats-Unis.
- Le criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, est un des ravageurs les plus importants dans le monde. On estime qu'en 24h, un essaim de 30 à 150 millions d'individus peut détruire les cultures qui auraient servi à nourrir 120000 personnes pendant 1 journée.

### 2.2.3. ESTIMATION DU COÛT DE LA LUTTE CONTRE LES INSECTES AU TRAVERS DE L'ANALYSE DES MARCHÉS PHYTOSANITAIRES

Nous avons vu que les dégâts d'insectes peuvent être très importants. Pour les éviter, depuis l'apparition des insecticides organiques à la fin de la deuxième guerre mondiale, on utilise couramment des insecticides chimiques, qui entrent dans le grand groupe des produits phytosanitaires aux côtés des herbicides et des fongicides. On retiendra que l'on peut estimer à  $2,5 \times 10^6$  tonnes la consommation annuelle de produits phytosanitaires (72).

#### - *Le marché mondial des produits phytosanitaires*

Le marché mondial des produits phytosanitaires a plus que décuplé en 20 ans, passant de 8,5 milliards de \$ en 1960 à 12,6 milliards de \$ en 1980 (34). Il était estimé en 1986 à 17,4 milliards de \$ US (34), à 26,4 milliards de dollars en 1990 (122) et à 26 milliards de \$ en 1991 (94). En 1992 le marché mondial était de 25,2 milliards de \$, en régression de 6% sur l'année précédente. Cette diminution, qui s'est poursuivie en 1993, était due à la mise en place de la Politique Agricole Commune en Europe à des inondations aux États-Unis, le premier marché mondial. En 1994 le marché a retrouvé son niveau de 1991, soit 26 milliards de \$ (141). Avant que le fléchissement du début des années 90 n'ait été observé, la croissance future du marché

mondial était estimée à 2% par an; cette estimation a été ramenée à 1,7%. Certains pays en développement peuvent quant à eux présenter des taux de croissance de leur marché de l'ordre de 5% (in 46).

En 1986, les insecticides représentaient 31,3 % de ce marché, soit 5450 millions de \$, l'équivalent de plus de 40 milliards de FF (34). Si on compare ces chiffres avec la valeur des exportations agricoles mondiales pour l'année 86, qui, les produits de l'élevage étant exclus, s'élevait à 188 milliards de \$; on constate que les dépenses en produits phytosanitaires représentent environ 10% du montant de ces exportations, chiffre qui est très loin d'être négligeable surtout si on garde à l'esprit les estimations moyennes de pertes agricoles qui viennent s'y ajouter. Le marché des insecticides équivaut, quant à lui, à environ 3% des exportations. En 1990, 1991, 1992 et 1993, la part des insecticides dans le marché mondial s'est établie autour de 29% (fig.8a), pourcentage peu différent de celui de 1986 mais qui reflète cependant la tendance à la réduction de l'emploi des insecticides dans les principaux pays consommateurs, en l'occurrence les pays développés (46).

#### *- La structure du marché mondial des produits phytosanitaires*

Neuf cultures (fig.8c), ou types de cultures, constituent plus de 80% du marché mondial des produits phytosanitaires; il s'agit du maïs, du riz, du cotonnier, du soja, du colza, du tournesol, du blé, de la betterave et des fruits et légumes (23). L'importance relative de ces différents marchés varie peu d'une année à l'autre.

On a assisté au cours des 25 dernières années à une augmentation nette de la part des herbicides dans le marché mondial au détriment des fongicides, la part des insecticides restant relativement stable (fig.7 (122)). Les figures 7b et 8b (122, 46) indiquent comment ce marché se répartit géographiquement; on note l'importance des marchés asiatiques, américains et ouest européens. On estime que c'est le marché des pays d'Extrême Orient (hors Japon) qui est appelé à connaître le plus fort développement à l'avenir. La répartition par pays (tabl. 18 (35)) souligne le poids des États-Unis dans ce marché, bien que l'Europe de l'Ouest, considérée comme un tout, ait occupé la première place avec 31% des parts de marché en 1991 (94), avant la chute observée en 1992. Au sein de la CEE (fig. 8d), on constate que le marché français, le second au niveau mondial en valeur et le troisième en volume (97), occupe une place largement prépondérante devant les marchés allemands, italiens, et britanniques, de taille sensiblement voisine.

Si, au milieu des années 80, les PED ne représentaient qu'1/5ème environ du marché mondial, ils consomment actuellement 35% des insecticides, 35% des fongicides et 15% des herbicides et devraient représenter 35% du marché mondial d'ici l'an 2000. Au sein des PED, l'Asie du Sud-Est (y compris la Chine) utilise 38% des pesticides, l'Amérique latine 30%, le Proche-Orient et l'Afrique du Nord 15%, l'Asie du Sud 13% et l'Afrique sub-saharienne 4% (141).

On notait (tabl.22) l'arrivée parmi les 10 pays plus gros consommateurs de deux pays tropicaux, le Brésil et l'Inde. En 1994, le marché chinois occupait le dixième rang mondial.

#### *- Le marché insecticide mondial*

Il se caractérise, en ce qui concerne la répartition par cultures (fig.9 (23) et 9b (122)), par la place prédominante du marché cotonnier, pratiquement équivalent à celui de l'ensemble des cultures horticoles et viticoles, et par la place significative occupée par le marché rizicole (cf. aussi le tableau 22), les insectes étant, comme nous venons de le voir, responsables de près de 40% des pertes sur cette culture (93). On peut donc considérer que parmi les 3 plus gros marchés, deux concernent des cultures tropicales ou subtropicales (mais il ne faut pas négliger ici le volume du marché insecticide cotonnier nord-américain). Si on se réfère aux types d'applications, on note la place dominante prise par les traitements foliaires, qui, en 1992 représentaient 72,5% du marché (fig. 10 (34) et 10b (122)).

Le marché insecticide européen (CEE, fig. 10c) reste modeste (15%) par rapport au marché mondial. La France y occupe une place dominante, devant deux pays du sud de l'Europe, l'Espagne et l'Italie. Le marché européen se caractérise par la place dominante de l'arboriculture fruitière et la grande place occupée par les traitements du sol (122)

La figure 10d montre qu'en 1992 les organophosphorés occupaient la première place du marché insecticide mondial, suivis par les carbamates et les pyréthrinoïdes. Les biopesticides (inclus fig. 10d dans "autres"), correspondant essentiellement à des produits à base de *Bacillus thuringiensis*, représentent environ 1,5% du marché insecticide total, soit approximativement 105 M\$ (122).

#### *- Le marché insecticide français*

En France, en 1990, 38,8 % des produits phytosanitaires commercialisés étaient des herbicides, 36,7 % des fongicides et seulement 16,4 % des insecticides (fig.12, (73)). Deux ans plus tard, en 1992 (fig. 13), on pouvait constater un accroissement de la part des herbicides et surtout des fongicides au détriment des insecticides descendus à 13,8% d'un marché en baisse de 14% (95). Cette dernière tendance s'est maintenue puisqu'en 1994 les insecticides n'ont plus représenté que 12% du marché des produits phytosanitaires (141). Le maïs représentait en 1986 près d'un quart du marché insecticide français (fig. 11), il était suivi par ordre d'importance par la vigne et l'arboriculture fruitière, la betterave, le tournesol, les céréales et le colza (23) .

### *- Le marché phytosanitaire des PED*

Si le marché phytosanitaire des pays développés se caractérise par la place dominante des produits herbicides (cf. ex. de la France, fig. 12 (73) et les exemples de marchés phytosanitaires figurant en annexe), il n'en va pas de même dans les PED, où ce sont les insecticides qui dominent, comme le souligne les exemples des Philippines (tabl.23 (36)), de l'Inde (36) et de la Chine (fig. 14 (36)), où les insecticides représentent 60, 80 et 80%, respectivement, des marchés phytosanitaires. La faiblesse proportionnelle du marché des herbicides a été longtemps liée à la disponibilité d'une main-d'œuvre nombreuse dans les PED (36), le renchérissement de celle-ci devrait entraîner un accroissement progressif de ce marché (33), parallèlement à l'augmentation des surfaces traitées (39). On considère que le marché phytosanitaire des PED augmente de 5 à 8% par an (37, 46).

### *- Le marché insecticide dans les PED*

En général, dans les PED, l'utilisation des produits insecticides est surtout importante sur les cultures industrielles destinées à l'exportation (coton, arachide, café, cacao, thé, caoutchouc), cependant leur emploi se développe sur des cultures vivrières telles que le riz par exemple (37). Ainsi, suivant les régions du monde, le degré de dépendance économique envers les cultures d'exportation et l'acuité des problèmes alimentaires, la primauté sera donnée à la protection des cultures vivrières ou à celle des cultures d'exportation : aux Philippines, par exemple, 50% des insecticides sont utilisés sur riz, le deuxième marché en importance (35%) concernant les cultures fruitières; en Inde, le riz et le cotonnier sont les principales cultures traitées, en Chine la protection du riz prédomine sur celle du cotonnier (36), enfin en Afrique francophone la protection des cultures d'exportation, et en particulier du cotonnier, prédomine nettement (39). Le facteur limitant à l'utilisation des insecticides, en particulier pour la protection des cultures réservées à la consommation intérieure, est généralement d'ordre financier (disponibilité de devises) (37,39).

### *- Évolution technique du marché insecticide*

On peut classiquement résumer l'évolution technique du marché insecticide au cours des 50 dernières années, sous l'influence combiné de l'apparition des phénomènes de résistance et de la nécessaire prise en compte de la protection de l'environnement et de la santé humaine, de la façon suivante (d'après 4) :

+ ...1940 : utilisation de produits d'origine minérale (dérivés de l'arsenic, du soufre, du fluor, du cuivre), de quelques rares composés organiques de synthèse (thiocyanates d'alkyle) ou d'origine naturelle (nicotine, roténone, pyrèthre...), dans les pays développés et période du

"couper-brûler" dans les PED; apparition des premiers phénomènes de toxicité humaine avec les produits agricoles traités à l'arsenic.

+ 1940-60 : utilisation des produits organiques de synthèse: les insecticides organo-halogénés, dont la plupart sont des organochlorés. On en distingue 4 groupes :

- DDT, dont les propriétés insecticides ont été découvertes en 1939 par P. Muller;
- HCH (lindane), dont les propriétés insecticides ont été mises en évidence en 1940 par R.E. Slade;
- Cyclodiènes (aldrine, chlordane, heptachlore...);
- Camphènes chlorés, dérivés de l'essence de térébenthine ( endosulfan).

Malgré leur efficacité, la plupart de ces produits ont été interdits dans les pays développés au cours des années 70, leurs qualités (polyvalence d'action, grande rémanence) étant devenues, au plan de la protection de l'environnement, de graves défauts.

+ 1960-période actuelle : utilisation des organophosphorés (parathion, monocrotophos), issus des recherches menées sur les gaz de combat. Bien que présentant souvent une toxicité aiguë plus élevée que les précédents, ces insecticides de contact présentent l'avantage d'être beaucoup moins stables que les dérivés chlorés et donc d'être moins rémanents. Ils sont encore très utilisés actuellement.

+ 1970-période actuelle : utilisation des carbamates (carbaryl, propoxur, carbofuran); pesticides aux activités insecticides et fongicides.

+ 1975-période actuelle : utilisation des pyréthrinoïdes (deltaméthrine, cyperméthrine), dérivés photostables de pyréthrines naturelles. Ces produits de contact et d'ingestion présentent une très faible toxicité vis à vis des animaux à sang chaud et, compte tenu de leur mode d'action particulier, peuvent être utilisés à des doses beaucoup plus faibles que les précédents.

+ 1980-période actuelle : début d'utilisation, sur cultures maraîchères en particulier, d'insecticides de troisième génération, appartenant au groupe des benzoylphénylurées (inhibiteurs de développement, encore appelés régulateurs de croissance : diflubenzuron, hexaflumuron) ou des analogues de l'hormone juvénile (fenoxycarbe) et des ecdystéroïdes (tébufénozide : mimétique de l'hormone de mue de nature non stéroïdique), et d'insecticides biologiques (*Bacillus thuringiensis*, entomophages, champignons et virus).

Parallèlement, on assistait à une tendance croissante à la réduction des volumes d'eau étendus à l'hectare (développement des techniques d'épandage à Bas Volume (BV), et à Ultra Bas Volume (UBV, ou ULV), les quantités de matières actives restant relativement constantes (sauf dans le cas des pyréthrinoïdes).

Comme nous le verrons dans la suite de ce cours, l'industrie phytosanitaire est, dans les pays développés, confrontée dès à présent à une profonde évolution des mentalités, liée à la prise en compte croissante de la nécessité impérieuse de préserver l'environnement. Cela se traduit par une modification profonde des réglementations phytosanitaires dans de nombreux pays, modification allant dans le sens d'une réduction drastique du nombre de formulations autorisées, les produits les plus anciens devant se soumettre à nouveau à une procédure

d'homologation, d'une définition plus restrictive des conditions d'emploi (limitation des épandages aériens), d'un contrôle beaucoup plus strict de leur utilisation (vente sur prescription des produits les plus dangereux, mise en place de certificats d'aptitude à la pulvérisation), et par la mise en place de taxes sur les produits. Le but étant de réduire de 30 à 50% l'usage des pesticides dans un délai très court (d'ici l'an 2000 pour le Danemark ou les Pays-Bas par exemple).

La Communauté Européenne a défini en 1991 une nouvelle réglementation pour les produits phytosanitaires qui devait entrer en vigueur en juillet 1993. Les nouvelles molécules feront désormais l'objet d'une homologation européenne, au terme d'une procédure notablement plus longue que celle qui était en vigueur en France jusqu'à présent. Les états membres de la CEE procéderont quant à eux à l'homologation des produits formulés. Les dossiers des matières actives déjà homologuées dans chaque pays devront être révisés en vue d'une inscription sur une liste communautaire des substances. Cette procédure de révision s'étalera sur 10 ans, période pendant laquelle les molécules non encore examinées pourront continuer à être utilisées. Dans un premier temps 90 matières actives seront réexaminées et certaines d'entre-elles se verront probablement éliminées.

Cette évolution, très sensible dans les pays développés, devrait avoir aussi des conséquences dans les pays en développement; des pays comme les États-Unis mettant en place une réglementation visant à limiter l'exportation de produits phytosanitaires non autorisés sur leur propre sol. On a vu ainsi la dieldrine, un organochloré, ne plus être utilisé à partir de 1986 en Afrique pour lutter contre les criquets migrateurs, suite au refus des pays donateurs de financer des campagnes de lutte basée sur l'utilisation d'organochlorés; ces mêmes pays donateurs se sont trouvés devant la nécessité de rapatrier, à fin de destruction, des quantités considérables de Dieldrine entreposées au Sahel (96). La mise sur le marché de nouveaux produits devrait donc s'avérer de plus en plus difficile et coûteuse. Alors qu'en 1991 12 matières actives nouvelles étaient autorisées en France, pendant qu'une seule l'était aux Pays-Bas, aucune nouvelle matière active n'a été introduite sur le marché français entre octobre 1993 et juin 1994, situation qui risque de se prolonger du fait de la mise en oeuvre du système d'homologation européen (46, 74, 75, 141). Il est probable que l'industrie phytosanitaire traditionnelle saura, au moins en partie, surmonter les difficultés qui s'annoncent pour elle; on peut cependant raisonnablement penser qu'une réduction significative de l'usage des pesticides chimiques dans les pays développés, et dans une moindre mesure dans les PED, devrait offrir à la lutte intégrée et aux méthodes de lutte biologiques une véritable chance de prouver leur efficacité.

#### *- Le coût de la lutte insecticide*

Nous avons vu que le coût des produits phytosanitaires équivalait grossièrement, au niveau mondial, à 10% des exportations agricoles et celui des produits insecticides à 3%, chif-

frs très élevés en eux-mêmes, surtout si on tient compte, en ce qui concerne les PED, de la "marge bénéficiaire" des cultures, en particulier d'exportation, traitées. L'importance relative de la charge financière correspondant à la protection des cultures varie d'une région du monde à l'autre et en fonction des cultures concernées. En France, le coût de la protection phytosanitaire des cultures reste modéré; la part des produits phytosanitaires est estimée en 1990 par l'UIPP à 12,1% des consommations intermédiaires de l'agriculture française, soit moins que celle correspondant aux aliments du bétail et aux engrais. En céréaliculture, la protection représente 9 % des charges d'exploitation alors que la part des engrais est, pour ce type de culture, de 15%; en viticulture il est de 7% et en arboriculture de 4 à 5%. Dans le domaine du maraîchage, la protection phytosanitaire représente seulement 3% des charges d'exploitation. En valeur absolue, cela représente respectivement des sommes de l'ordre de 600, 1000 à 2000, et plus de 1500 F/ha. Cet investissement est rentable, 1 F investi en produits phytosanitaires assurant un gain de 2,1 F en céréaliculture, 2,2 F en culture de betterave et 9,5 F en culture de maïs (d'après 23). On notera qu'en 1991, les achats des agriculteurs en engrais et en produits phytosanitaires ont diminué; pour ces derniers, ce phénomène s'est accentué en 1992. Les agriculteurs semblent avoir anticipé la réforme de la Politique Agricole Commune de la CEE dans un contexte climatique peu favorable au développement des ennemis des cultures.

Dans les PED, où l'acuité des problèmes entomologiques est plus grande, la charge financière correspondant aux produits insecticides sera proportionnellement plus élevée, ceci du moins dans le cas des cultures d'exportation. Ainsi, si on prend l'exemple du cotonnier en Afrique Sub-Saharienne francophone, on peut constater que les produits insecticides vont entrer dans 10 à 29 % du prix de revient du Kg de coton fibre (43). On conçoit donc clairement que toute amélioration des conditions de la lutte contre les insectes, privilégiant l'allégement des interventions insecticides (diminution du nombre de traitements, réduction des doses de m.a. etc...) pourra se traduire par une diminution du coût de revient de la culture. Un équilibre devra être trouvé entre l'amélioration de l'efficacité intrinsèque des produits utilisés, qui va souvent de pair avec un accroissement du prix de vente à quantité équivalente, destinée à augmenter les rendements et une meilleure utilisation de ces produits, dont on peut attendre une réduction du coût des intrants. Pour information, on signalera par ailleurs que la valeur globale des insecticides utilisés en lutte antiacridienne au Sahel en 1986 s'élevait à 106,8 millions de FF; le montant total des donations affectées à la lutte antiacridienne entre 1986 et 1988 s'étant pour sa part élevé à 252,5 millions de \$ (96).

## 2.3. LES INSECTES DÉPRÉDATEURS DES CULTURES

### 2.3.1. LA NOTION DE RAVAGEUR

Si la moitié des 1 ou... 10 millions d'espèces d'insectes présentes sur la terre est phytophage, une faible proportion de ces dernières est considérée comme étant des ravageurs majeurs des cultures.

Qu'est-ce qu'un ravageur ? : C'est un insecte phytophage qui, lorsque ses populations dépassent un certain nombre d'individus, occasionne à une culture des dégâts qui mettent en péril la rentabilité économique de celle-ci.

Il est important de préciser ici que la notion de "ravageur" est donc toujours relative puisque liée à un niveau de population et, plus exactement, à une densité de population (rapport nombre /surface). Un insecte "ravageur" des cultures ne l'est donc effectivement dans un lieu donné qu'à certaines périodes.

Le statut de ravageur, pris dans son acception la plus large, donné à une espèce, peut être temporaire : un insecte peut devenir un ravageur de façon relativement soudaine, mais peut aussi ne plus en être un en fonction de l'évolution des pratiques culturales. On pourra citer ici le cas du Delphacide *Nilaparvata lugens* (Stal.), qui, en 10 ans, dans les années 70, est passé du statut de ravageur secondaire à celui de ravageur principal du riz dans le sud-est asiatique. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce changement de statut : introduction de variétés de riz à haut rendement moins résistantes aux attaques d'insectes, effets négatifs sur la faune auxiliaire des insecticides utilisés pour lutter contre les Lépidoptères foreurs des tiges, développement de résistances aux principaux insecticides, développement de l'irrigation favorisant la dissémination de riz sauvages (14, 146); ces modifications de l'environnement rizicole ont pu entraîner des changements au niveau de la structure génétique des populations du ravageur en favorisant la survie et la dissémination de génotypes plus agressifs ou mieux adaptés aux variétés cultivées. De nombreux autres exemples similaires sont cités dans la littérature (146). On pourra ainsi assister en quelques dizaines d'années, sous l'effet des changements de pratiques culturales et phytosanitaires, à une profonde modification de la structure de la faune de ravageurs d'une culture donnée.

Ces notions sont primordiales outre-mer lorsqu'une plante alimentaire, cultivée en petites surfaces en association avec d'autres espèces végétales, va faire l'objet d'une culture sous forme de champs monospécifiques, ou lorsqu'une plante exotique, ou une nouvelle variété, plus appétente, sera introduite, ou encore lorsque des cultures, souvent alimentaires, seront entretenues toute l'année, par exemple au voisinage des villes (14).

L'introduction de plantes cultivées exotiques à un environnement donné (le pommier ou le riz en Amérique, le cotonnier ou l'arachide en Afrique) peut constituer le point de départ chez une espèce d'insecte d'un processus de spéciation par ségrégation écologique, phénomène encore appelé spéciation sympatrique. Si une sous-population d'un insecte phytophage (cf. § 1.3. La polyphagie d'une espèce est-elle toujours une réalité ?) quitte sa plante hôte indigène initiale et peut s'adapter à la plante introduite et à sa phénologie et si, en conséquence, ou en parallèle, un processus d'isolement reproducteur se met en place entre cette sous-population et la ou les autres populations de l'espèce, les conditions d'un isolement spécifique progressif seront réunies. En cas d'isolement reproductif partiel on aura des races liées à l'hôte ("host races") et en cas d'isolement complet on se trouvera devant des espèces dites jumelles, très difficiles à discriminer sans l'apport de techniques biochimiques ou moléculaires de caractérisation. Le cas du Diptère Tephritidae *Rhagoletis pomonella* (Walsh), qui présent sur aubépine aux États-Unis est passé sur pommier et cerisier au cours des 150 dernières années, est un exemple désormais classique d'un tel phénomène de spéciation. D'autres exemples existent, en particulier chez les Coléoptères Cerambycidae, Scolytidae et Bruchidae, des Hyménoptères et des Lépidoptères).

Il apparaît ainsi aujourd'hui indispensable de déterminer s'il existe, chez les espèces polyphages nuisibles aux cultures, une structuration génétique entre populations inféodées à des plantes hôtes différentes et d'estimer le degré d'isolement reproductif pouvant exister entre ces entités génétiques. De telles races liées à l'hôte ou espèces jumelles pourront, comme cela a été montré chez des Lépidoptères Noctuidae en particulier, répondre très différemment aux différentes techniques et produits utilisés par l'Homme pour lutter contre elles.

Cela souligne l'importance que l'on doit donner à la connaissance des entomofaunes des régions à développer si l'on veut être en mesure de "prévoir" les problèmes entomologiques qui apparaîtront lors de l'établissement de cultures sur une grande échelle, ou lors de l'introduction d'une nouvelle variété cultivée. Dans le sens inverse, l'apparition d'un nouvel équilibre écologique plusieurs années après l'installation d'une culture pourra se traduire par la disparition ou l'atténuation de certains problèmes entomologiques (cas de certains ravageurs du riz en Afrique).

Dans les régions tempérées, compte-tenu de l'ancienneté de l'agriculture intensive, ces phénomènes n'auront généralement pas la même acuité. Cependant, dans un pays comme la France, on peut observer du début du siècle à nos jours une évolution nette des faunes d'insectes ravageurs des cultures. Martinez et Phalip (99) ont pu ainsi dresser la liste de plusieurs dizaines d'insectes dont les populations ont régressé considérablement dans les zones agricoles et qui ne peuvent plus être considérés comme des ravageurs. A l'inverse, on a pu observer au cours des dernières années, dans notre pays, des pullulations et des dégâts exceptionnels dus à des prédateurs considérés comme peu dangereux antérieurement ainsi que l'apparition de ravageurs nouveaux autochtones ou introduits. Il apparaît cependant que le nombre de ravageurs ne posant plus de problème économique est nettement plus élevé que celui des ravageurs nouveaux, ce qui laisserait penser à une diminution de la diversité spécifique de l'entomofaune

des grandes cultures. Comme dans le cas des pays tropicaux, plusieurs causes, naturelles, comme les facteurs climatiques, ou induites par l'activité humaine, permettent d'expliquer ces phénomènes. Parmi ces dernières on pourra citer :

- Les bouleversements du paysage agricole liés à l'extension de certaines cultures au détriment d'autres.

- Les remembrements (suppression des haies).

- L'évolution des façons culturales (mécanisation de la récolte, labours profonds).

- La généralisation de l'emploi des produits phytosanitaires qui a conduit à de profondes modifications des entomocœnoses. L'emploi généralisé des insecticides contre les Cécidomyies semble ainsi avoir entraîné l'accroissement des populations de pucerons sur céréales.

- La sélection variétale.

- L'accroissement des feux de forêts, qui favorisent au même titre que les tempêtes la prolifération d'insectes xylophages et de certains Orthoptères.

- La généralisation des éclairages urbains et périurbains qui favorisent la dispersion des insectes et en particulier des Lépidoptères (99).

On notera aussi que certains chercheurs se posent la question de savoir si les plantes génétiquement transformées, par exemple, ne s'avéreront pas plus sensibles à des insectes qui aujourd'hui ne sont pas considérés comme des ravageurs. On pourra aussi voir certains ravageurs (ou certaines populations d'un ravageur donné) modifier leurs habitudes alimentaires et être à l'origine de problèmes entomologiques sur d'autres plantes cultivées que celles où ils étaient connus antérieurement; une plante cultivée exotique introduite pourra être attaquée par des insectes autochtones qui n'étaient pas considérés auparavant comme nuisibles, car se développant au détriment de plantes non cultivées.

### 2.3.2. CLASSIFICATION DES RAVAGEURS

Dans les régions chaudes, à la suite de King et Saunders (25), on pourra, de façon simplifiée, séparer les insectes déprédateurs des cultures en 4 groupes :

- *Les ravageurs constants*. Ils sont présents continuellement; leurs populations ne fluctueront que faiblement d'une année à l'autre et ils causeront des dégâts chaque année. En l'absence de mécanismes naturels de régulation de leurs populations, suffisants pour maintenir celles-ci en dessous des seuils de dégâts économiques, une intervention humaine sera presque toujours nécessaire pour diminuer leur incidence sur les cultures. On peut citer pour la région néotropicale des insectes tels que *Phthorimaea operculella* (Zeller) *Plutella xylostella* (L.) ou *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith)

- *Les ravageurs susceptibles de pulluler*. Il s'agit d'insectes dont les populations, en réponse à des situations climatiques favorables, peuvent augmenter soudainement de façon considérable. Ces pullulations sont de courte durée et interviennent généralement à des périodes de l'année bien définies, par exemple pendant les semaines qui suivent le retour des pluies après la

saison sèche ou, dans les régions tempérées, au printemps ou pendant un été particulièrement chaud (cf. les pullulations de pucerons en France). Une surveillance de leurs populations s'impose pendant les périodes critiques, de manière à pouvoir intervenir avant que les dégâts n'aient eu lieu. De nombreux lépidoptères entrent dans cette catégorie (*Erinnyis ello* (L.), *Mocis latipes* (Guenée), *Anticarsia gemmatalis* (Hb.), *Spodoptera exigua* (Hb.) et aussi parfois *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) toujours pour la région néotropicale).

- *Les ravageurs occasionnels ou secondaires*. Leurs populations sont généralement peu abondantes dans les conditions normales de développement des plantes, consécutivement à l'action régulatrice des ennemis naturels. Ils n'occasionnent donc pas habituellement de dégât significatif aux cultures; cependant, il peut être occasionnellement nécessaire de limiter leurs populations dans les cas suivants :

+ si la culture, pour des raisons climatiques ou agronomiques, souffre d'un retard de croissance qui allonge sa période de sensibilité à certains ravageurs, dont l'action cumulative sur une grande période sera plus sensible;

+ si la plante est soumise par ailleurs à une maladie, ou à l'action d'un complexe de ravageurs secondaires qui la rend plus sensible à l'action d'un ravageur occasionnel;

+ si, suite à un excès d'interventions insecticides, les ennemis naturels de l'insecte disparaissent, lui donnant alors le statut de ravageur majeur;

+ si la valeur de la culture augmente, entraînant une diminution des seuils d'intervention, ou s'il est indispensable pour la commercialisation d'éviter toute trace de dégâts d'insectes (cas des thrips en cultures fruitière par exemple);

+ si les conditions écologiques deviennent plus favorables à l'insecte déprédateur qu'à ses agents de régulation (cas des insectes habituellement soumis à des épizooties causées par des champignons, bactéries ou virus).

Les interventions chimiques seront pratiquées lors d'infestations très sévères (cas de nombreux Chrysomelidae, Cicadellidae, Pentatomidae, etc...).

- *Les insectes vecteurs*. Généralement non dangereux par les dégâts directs qu'ils occasionnent, ces insectes, même en très faible densité, sont importants du fait de leur capacité à transmettre des maladies aux plantes. Ils ne sont dangereux que là où la maladie existe. Le moyen de lutte le plus efficace consiste à remplacer les variétés cultivées sensibles à une maladie donnée par des variétés résistantes ou tolérantes. La destruction des plantes hôtes secondaires, l'éloignement des parcelles et la rotation stricte entre cultures peuvent éviter le recours à des interventions insecticides répétées. On trouvera ici des insectes tels que *Dalbulus maidis*, *Sogatodes* spp., *Bemisia tabaci* (Genn.), *Cerotoma ruficornis*.

Une telle classification peut être utilisée aussi en zone tempérée mais il faudra nuancer la notion de ravageurs "constants", puisque les conditions climatiques ne permettront généralement pas aux insectes de franchir localement la période hivernale sans phase de ralentissement ou d'arrêt de développement.

On distinguera aussi aisément des ravageurs directs, qui endommagent ou détruisent le produit même de la culture (fruits, tubercules etc...), et des ravageurs indirects, qui consomment des parties moins "utiles" des plantes (feuilles, racines).

### 2.3.3. QUELQUES EXEMPLES D'INSECTES RAVAGEURS DES CULTURES

#### 2.3.3.1. Cas d'un pays tempéré tel que la France (d'après 47,48).

Le nombre de ravageurs traditionnels présents en France est relativement limité. L'ACTA (Association de Coordination Technique Agricole) décrit dans ses fiches techniques environ 75 espèces, dont 26 Lépidoptères, 18 Coléoptères, 13 Diptères, 9 Homoptères, 3 Thysanoptères, 3 Hyménoptères et un Orthoptère. Pour l'Europe, on estime à 350 le nombre d'espèces d'insectes ayant une importance économique. On notera qu'un certain nombre de ravageurs, connus dans le passé, ou secondaires, ont effectué au cours des dernières années des pullulations inhabituelles ou ont étendu leur aire de répartition, on pourra citer ici (57):

- *Delia coarctata* Fall, la Mouche grise des céréales, qui s'est répandue dans plusieurs régions et y a fait des dégâts sensibles en 1986; l'abandon des traitements des semences semble être à l'origine de cette recrudescence;

- le hanneton *Melolontha melolontha* L. pour lequel des vols ont été observés dans plusieurs régions entre 1985 et 1987. Les dégâts, sensibles sur prairies, maïs, plants de fraisiers etc..., ont été amplifiés par la sécheresse estivale en 85 et 86, ce qui a conduit dans certains cas à une indemnisation des producteurs;

- la bruche de la féverole, *Bruchus rufianus* Boh., qui pullule depuis 1984 sur les féveroles de printemps et d'hiver, dont les surfaces s'accroissent;

- une maladie mycoplasmique de la vigne, la flavescence dorée, transmise par une cicadelle, *Scaphoïdus titanus* Ball., a étendu sa zone de répartition à 19 départements;

- *Thrips tabaci* L., dont la recrudescence est favorisée par le développement de la lutte intégrée sous serre, qui conduit à utiliser des insecticides inactifs vis à vis de ce thrips.

Des pullulations spectaculaires de criquets ont été observées en 1986 et on a noté la recrudescences des dégâts dus aux chenilles défoliatrices en forêt et, suite à des conditions climatiques exceptionnelles, des dégâts de xylophages en forêt et en cultures arboricoles. Les modifications climatiques, en particulier l'allongement des sécheresses estivales, risquent de se traduire par la multiplication des cas de pullulations de ravageurs secondaires.

D'autres insectes, considérés antérieurement comme non nuisibles en France, sont désormais référencés comme ravageurs, on pourra citer ici (58):

- *Liriomyza orbona* (Meigen) (Diptère Agromyzidae), mineuse des céréales d'hiver dont plusieurs foyers ont été décelés en 82-83;

- *Opomyza florum* (Fab.) (Diptère Opomyzidae), nuisible depuis quelques années en Grande-Bretagne, entraîne depuis 1983 des dégâts sur blé en Champagne;

- *Cnephasia communana* H-S. (Lépidoptère Tortricidae) a causé récemment des dégâts sur féveroles et tournesol;

- *Lobesia bicinctana* Duponchel (Lépidoptère Tortricidae) a causé des dégâts significatifs aux inflorescences d'oignons porte-graines dans la Drôme.

Certains ravageurs, peu importants en France, doivent cependant faire l'objet d'une lutte chimique pour éviter le refoulement par des pays étrangers de produits agricoles; c'est le cas du doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), vis à vis de l'Angleterre et du Lépidoptère *Leucoptera scitella* Zell., ravageur secondaire en France mais inscrit sur les listes de quarantaine aux États-Unis (57).

### 2.3.3.2. Cas des régions tropicales

La liste figurant dans la partie 2 du cours, inspirée de Hill (14) et de l'abondante littérature existant sur ce sujet, n'a pas pour but d'être exhaustive mais de fournir un certain nombre d'exemples de ravageurs, considérés comme très importants ou importants, pour les principales cultures tropicales (les insectes inféodés strictement aux denrées stockées n'ont pas été pris en compte ici).

### 2.3.4. LES INTRODUCTIONS ACCIDENTELLES DE NOUVEAUX RAVAGEURS

Certains des ravageurs les plus dommageables que l'homme ait eu à combattre dans le passé en Europe étaient arrivés accidentellement de pays souvent très éloignés tel que les États-Unis pour le phylloxera de la vigne, *Viteus vitifoliae*, ou le doryphore, *Leptinotarsa decemlineata*. D'autres exemples peuvent être cités, en particulier celui de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* (Hbn.), qui, venue d'Europe, fut introduite accidentellement aux États-Unis au début du siècle. Dans les pays tropicaux on pourra citer le cas de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*, venue vraisemblablement d'Amérique du Sud, ou l'introduction récente (1980) d'*Anthonomus grandis*, l'un des principaux prédateur du cotonnier au Brésil (144). Aux États-Unis, où 11 espèces d'insectes introduits s'ajoutent chaque année à la faune locale (81), 40% des insectes ravageurs des cultures auraient été introduits, le pourcentage pouvant être estimé à 20% dans le cas de l'Europe (72). Dans ce même pays, on estime que tous les 3 ans un ravageur exotique d'importance économique sera découvert (81).

Ces introductions accidentelles, favorisées par la multiplication des échanges internationaux de produits agricoles ou de végétaux de pépinières, peuvent être extrêmement dommageables car l'insecte ravageur arrive seul, sans son cortège d'auxiliaires et il peut s'écouler un temps relativement long entre le moment de son introduction et celui où des auxiliaires autochtones modifieront leur comportement pour s'attaquer à lui et pourront réguler ses populations. Ces risques d'introduction ont eu deux conséquences pratiques :

- d'une part, les pays essayent de se protéger en surveillant attentivement les produits agricoles qui rentrent chez eux pour y déceler la présence éventuelle de certains ravageurs exotiques, en établissant des listes d'insectes exotiques dont l'introduction accidentelle doit être évitée, ou en édictant des interdictions d'importation stricts pour des produits susceptibles d'être infestés. Ce type de surveillance implique des moyens conséquents et des personnels très bien formés et ne connaît son plein développement que dans les pays les plus développés (cf. les contrôles phytosanitaires entre états agricoles des États-Unis). En l'absence de services d'appui techniques adaptés et d'actualisation des listes de quarantaines, l'existence de réglementations phytosanitaires à l'importation ne sera pas d'une grande utilité, comme le montre l'exemple de la région Caraïbe où, au cours des 25 dernières années, de nombreux ravageurs, souvent très importants économiquement (*Hypothenemus hampei* (Ferr.), *Plutella xylostella*, *Acromyrmex octospinosus* (Reich.)) ont été introduits (voir tabl. 24 et réf. 60). Des structures comme l'OEPP (Organisation Européenne de Protection des Plantes) s'efforcent d'harmoniser les listes de ravageurs devant faire l'objet d'une quarantaine en Europe et de mettre en place des procédures permettant de mieux évaluer les risques potentiels liés à ces ravageurs (59).

- d'autre part, certains pays confrontés fréquemment à ce type de problème suite à certaines particularités de leur développement agricole (États-Unis, Australie) ont créé dans les régions d'origine des plantes cultivées des centres de recherche dont le but est de collecter et d'étudier les auxiliaires des insectes introduits accidentellement chez eux.

Depuis quelques années, on observe en France une augmentation sensible du nombre de ravageurs accidentellement introduits malgré les mesures de quarantaine théoriquement mises en place aux frontières; alors que de 1812 à 1987, 46 espèces économiquement importantes ont été introduites, 18 d'entre-elles l'ont été au cours des 14 dernières années (58).

On pourra distinguer deux cas :

- les espèces introduites non acclimatées, ceci essentiellement pour des raisons climatiques;

- les espèces introduites acclimatées, pour lesquelles nous donnerons quelques exemples d'importance économique :

. *Corythucha ciliata* Say, le tigre du platane (Hemiptère Tingidae), originaire d'Amérique du Nord où il est commun sur *Platanus orientalis*. Il a été importé accidentellement en Italie en 1964. Il s'est multiplié dans le sud de la France où il est très préjudiciable aux platanes, surtout en milieu urbain.

. *Hyphantria cunea* Drury, l'écaille fileuse (Lépidoptère Arctiidae) est aussi originaire d'Amérique du Nord. Introduite en Hongrie en 1940, elle s'est propagée en Europe et a été signalée pour la première fois en France en 1977, dans la région bordelaise. Elle attaque les feuillus : érables, mûriers, platanes, pruniers, tilleuls. L'action des parasitoïdes et les traitements phytosanitaires ont limité son extension géographique.

. *Liriomyza trifolii* (Burgess), la mineuse serpentine américaine (Diptère Agromyzidae), originaire d'Amérique Centrale, a été détectée en France en 1977 sur plants de gerberas et de

chrysanthèmes; ultérieurement, elle s'est développée sur d'autres cultures ornementales et légumières, sur lesquelles elle peut causer des dégâts significatifs. Elle est surtout nuisible aux cultures sous serres. Un autre *Liriomyza* nuisible aux plantes ornementales et maraichères et originaire du Nouveau Monde, *L. huidobrensis* (Blanchard), a été détecté pour la première fois en France en 1989. Il fait depuis l'objet de mesures réglementaires en vue de limiter son extension.

. *Phoracantha semipunctata* F.(Coléoptère Cerambycidae), d'origine australienne, est un ravageur des eucalyptus. Il est largement répandu dans le bassin méditerranéen et est présent en Corse depuis 1984.

. *Frankliniella occidentalis* (Pergande), flower ou alfalfa thrips (Thysanoptère Thripidae) est originaire de la côte ouest des États-Unis. Depuis 1983, il est en expansion sur le continent américain et progressivement a gagné plusieurs pays européens et la Nouvelle-Zélande. Il a été signalé en France en 1986 où il a été vraisemblablement introduits avec des jeunes plants de chrysanthèmes provenant des Pays-Bas. Surnommé Thrips californien il provoque des dégâts sur pêche et nectarine dans le Roussillon.

Un autre thrips, *Thrips palmi*, a posé de très graves problèmes aux Antilles françaises du fait de ses pullulations sur cultures maraichères, dont le marché s'est effondré. Originaire du sud-est asiatique (Sumatra, 1925), il est en expansion mondiale depuis une dizaine d'année (Philippines, Nouvelle-Calédonie, Wallis, Japon, Réunion, Hawaii). Il a récemment gagné la zone Caraïbe, où, à côté des plantes maraichères, il s'attaque au cotonnier, tabac, soja, tournesol, niébé, sésame et à diverses plantes sauvages. Il entraîne, comme les autres thrips, une décoloration des feuilles, consécutive à la lyse du contenu des cellules de celles-ci, et, chez les jeunes fruits d'aubergine, une subérisation qui entraîne un fort déclassement de ces fruits. La lutte chimique se fait au moyen de profenofos (OP), qui est homologué uniquement sous forme de granulé et qui ne peut être utilisé moins de 40 jours avant la récolte.

. *Parectopa robuniellea* (Clemens)(Lépidoptère Gracillariidae), mineuse des feuilles du robinier faux acacia, originaire d'Amérique, est arrivée en Europe en 1970 et a atteint la France en 1987. Elle peut causer de graves défoliations en cas de pullulations larvaires.

### 2.3.5. LA RÉSISTANCE AUX INSECTICIDES

(d'après 23, 76, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 123, 124, 142, 151).

Parmi les facteurs qui vont rendre plus difficile la lutte contre un ravageur, ou qui vont modifier le statut de celui-ci, on trouve le phénomène de résistance aux insecticides. Celle-ci correspond à l'aptitude de certains individus d'une population à se développer en présence de doses d'insecticides qui sont létales pour la majorité des individus. Dès 1946, on signalait en Suède une souche de mouche résistante au DDT, ceci moins de 10 ans après la découverte des propriétés insecticides de celui-ci. En fait, des études récentes montrent que le phénomène était beaucoup plus ancien et qu'une douzaine de cas de résistance aux insecticides inorganiques

peuvent être recensées depuis 1908. Depuis le début de l'utilisation des insecticides organiques, le phénomène a progressé de façon accélérée (fig. 16). Pour donner une idée de l'ampleur du phénomène à l'heure actuelle, on notera que certains auteurs considèrent que pour les seuls États-Unis, 450 espèces d'insectes présentent à des degrés divers des résistances aux insecticides; si on ajoute les acariens plus de 500 espèces seraient aujourd'hui résistantes à différentes molécules. Certaines espèces sont même devenues résistantes à toute la gamme des insecticides.

On estime que 56% des espèces résistantes sont des ravageurs des cultures, 40% des espèces d'intérêt médical ou vétérinaire et seulement 4% des insectes considérés comme utiles. Il n'existe pas d'espèce que l'on puisse considérer comme étant résistante à tous les insecticides mais on estime que 50 espèces de ravageurs primaires ou de vecteurs posent un problème chronique de résistance sur pratiquement toute leur aire de répartition. Parmi les plus importantes, on pourra citer de manière non exhaustive :

- les moustiques des genre *Anopheles*, *Aedes* et *Culex*. 11 des 50 espèces d'Anophèles résistantes sont des vecteurs majeurs du paludisme (fig. 17). On notera que fréquemment, dans le cas d'insectes d'intérêt médical, l'utilisation incontrôlée d'insecticides contre les ravageurs des cultures a pu entraîner une aggravation des phénomènes de résistance;

- La mouche blanche, *Bemisia tabaci*, ravageur des cultures sous serres présente aussi un large spectre de résistance, ce qui a facilité ses pullulations et son passage au statut de ravageur majeur sur des cultures telles que le cotonnier.

- Les pucerons, dont nous évoquerons le cas ci-dessous;

- les diptères mineurs du genre *Liriomyza*, et en particulier *L. trifolii*, devenus en 10 ans des ravageurs très importants en cultures ornementale et maraichère. En culture de chrysanthèmes sous serres, *L. trifolii* a développé en deux ans en Californie une résistance aux pyréthrinoides;

- plusieurs Lépidoptères Noctuidae nuisibles au cotonnier tels que *Heliothis armigera*, *H. virescens* et *Spodoptera littoralis* présentent une résistance à la plupart des familles d'insecticides utilisés à leur encontre. La découverte de résistances aux pyréthrinoides en Egypte, en Australie et aux États-Unis a entraîné la mise en œuvre de programmes visant à réguler l'utilisation de ces produits, ceci avec un certain succès à la différence de ce qui est observé dans un pays comme la Thaïlande, où, en l'absence d'une telle réglementation, la résistance aux pyréthrinoides s'est généralisée;

- Un ravageur majeur des cultures légumières, *Plutella xylostella*. Cette espèce peut être dans certaines régions résistante à pratiquement tous les grands types de molécules existants, sa sensibilité au Bt. est même mise en question actuellement.

En France, dans le domaine agricole, les espèces résistantes sont principalement des pucerons et des psylles et, en dehors des insectes, des acariens. Le Puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Sulz.) a été reconnu comme résistant aux organophosphorés dès 1968. On considère désormais que 80% des individus présents sur pêchers sont résistants, ce qui a entraîné des échecs de traitement généralisés depuis deux ans. Parmi les autres espèces présentant

des phénomènes de résistance préoccupants, on citera le Puceron du melon et du cotonnier, *Aphis gossypii* (Glov.). Une résistance au pyrimicarbe (carbamate) a été pour la première fois signalée chez cet insecte en 1975; depuis cette date des résistances à toutes les grandes familles d'insecticides ont été signalées.

#### 2.3.5.1. Mode d'action des insecticides et mécanismes de résistance

La plupart des insecticides actuellement utilisés agissent sur le système nerveux des insectes. Ils vont agir en perturbant l'action des différentes substances qui régulent le fonctionnement du système nerveux (canaux ionique, pompes ioniques, transporteurs, récepteurs, enzymes). De façon schématique, on considère que les insecticides agissent en se fixant sur une molécule cible, généralement une protéine, dont le fonctionnement physiologique est perturbé en fonction de l'affinité entre l'enzyme et la matière active insecticide (exemple des organophosphorés et des carbamates qui bloquent l'activité de l'acétylcholinestérase au niveau des synapses). Une fois l'insecte entré en contact avec l'insecticide, la quantité de matière active qui atteint la cible protéique est fonction de la vitesse de pénétration de l'insecticide et des enzymes de détoxification qui peuvent le fixer ou le métaboliser.

La résistance résulte d'un processus de sélection d'individus au sein d'une population génétiquement hétérogène. Les gènes de résistance, plus exactement des allèles particuliers de gènes impliqués dans l'une ou l'autre des étapes conduisant la matière active à sa cible, peuvent préexister dans une population ou apparaître par mutation. La pression de sélection due à l'insecticide favorisera la survie des individus possédant ces allèles; leur proportion augmentera donc dans la population de génération en génération, jusqu'à ce que la population soit entièrement composée d'individus homozygotes pour le gène de résistance. Un ou plusieurs gènes peuvent être impliqués.

Le phénomène de résistance va être possible grâce à deux grands types de mécanismes :

- La modification des cibles moléculaires des insecticides, qui diminue ou supprime l'association entre la cible et l'insecticide.
- L'inactivation métabolique des insecticides, suite à l'action d'enzymes de détoxification qui appartiennent à trois familles:
  - + Les estérases. On distinguera deux types d'estérases , qui différeront par leur mode d'action :
    - Un premier type, découvert chez les moustiques et les pucerons, n'a qu'une faible activité catalytique vis à vis des insecticides. Ces estérases vont agir le plus souvent par piégeage de la molécule toxique à son entrée dans l'organisme. La molécule insecticide ne pourra donc pas atteindre sa cible moléculaire. Présentant une faible spécificité de substrat, ces estérases vont pouvoir induire des résistances croisées à plusieurs familles d'insecticides.

- Le second type d'estérases va exercer une forte activité catalytique vis à vis des insecticides. Les trois familles d'insecticides les plus utilisées (organophosphorés, carbamates et pyréthriinoïdes) étant des esters, les estérases vont catalyser l'hydrolyse de ces molécules et les rendre inactives.
- + Les glutathion S-transférases (GST), qui vont métaboliser les organophosphorés, le DDT et d'autres organo-halogénés.
- + Les monooxygénases à cytochrome P-450, qui vont dégrader tous les insecticides.

Au niveau moléculaire la résistance va résulter de plusieurs évènements :

- Soit une mutation génique qui réduit ou supprime l'affinité d'une protéine cible pour une matière active (une ou plusieurs mutations ponctuelles intervenues au niveau de l'ADN codant vont entraîner le changement d'un ou plusieurs acides aminés dans la chaîne peptidique). C'est la situation rencontrée dans les cas de résistance aux carbamates et aux organophosphorés. Dans ce cas, par exemple chez des moustiques ou chez la mouche domestique, on verra apparaître des molécules d'acétylcholinestérase moins sensibles aux matières actives. La résistance due à une modification du récepteur GABA (récepteur de l'acide gamma aminobutyrique, cible des cyclodiènes) serait due chez les Diptères à une seule mutation ponctuelle au niveau d'un gène appelé Rdl (Resistance to Dieldrin), mutation qui entraîne un changement d'acide aminé (alanine -> sérine). Une mutation ponctuelle expliquerait aussi la résistance du canal sodium voltage dépendant (récepteur des pyréthriinoïdes). Une ou plusieurs mutations ponctuelles pourraient être aussi à l'origine de l'accroissement de la spécificité catalytique de certaines estérases intervenant dans des résistances dues aux enzymes de détoxification.
- Soit une amplification (multiplication des copies) du ou des gènes qui codent pour une enzyme de détoxification, dont l'action finale contribue à un appauvrissement du milieu interne en insecticide. Les insectes résistants vont posséder plusieurs dizaines ou centaines de copies du gène, alors que les sensibles n'en posséderont que 2 exemplaires. C'est un tel mécanisme qui explique la résistance observée chez *Myzus persicae*. Dans ce dernier cas un gène codant pour une carboxylestérase peut être amplifié jusqu'à 64 fois. Les insectes résistants vont donc produire une quantité énorme de la protéine codée par le gène de résistance (jusqu'à 12% des protéines totales d'un individu). Chez le moustique *Culex pipiens* L., les gènes amplifiés codant pour certaines estérases responsables de la résistance ne s'expriment que dans des tissus particuliers, constituant les premières barrières à la pénétration d'un insecticide (paroi du tube digestif, zone cellulaire sous-hypodermique) ou rassemblant les neurones cibles de l'insecticide (ganglions nerveux céphaliques et thoraci-

ques). Ces mécanismes d'intensification de la détoxification interviennent dans le cas des carbamates, des pyréthrinoïdes et des organophosphorés.

- Soit une modification de la régulation de la transcription d'un gène. Un accroissement de la vitesse de transcription du gène permettrait une augmentation de la quantité d'enzymes sans phénomène d'amplification génique. Ce mécanisme est proposé pour expliquer la résistance aux organophosphorés résultant d'une détoxification par les GST chez les Diptères, et aussi pour expliquer l'augmentation du nombre de molécules de cytochrome P450 chez certains organismes résistants.
- Soit encore une mutation génique mais qui, elle, se traduit par une réduction de la pénétration de divers insecticides. Ce type de mutation ne conférerait que des résistances de faible amplitude (5 fois).

Chez certains insectes, comme par exemple *Aphis gossypii* plusieurs mécanismes de résistance différents peuvent apparaître, alors que chez d'autres espèces, telle que *M. persicae*, un seul mécanisme de résistance est généralement observé.

On observe souvent dans les populations résistantes une augmentation progressive des taux de résistance. Ce phénomène peut être lié à la sélection successive de différents gènes de résistance, apparus à la suite d'événements mutationnels indépendants, comme cela a été montré chez les *Culex pipiens* français. Dans le cas d'une résistance liée à une amplification génique, l'augmentation du taux de résistance résultera d'une augmentation du nombre de copies du gène.

Fréquemment on observe des résistances croisées : la résistance à une molécule insecticide confère une résistance à une autre molécule, pouvant ne pas appartenir à la même famille de produits; ce qui réduit d'autant la durée de vie commerciale d'une formulation insecticide. On peut même constater que, compte tenu de ces résistances croisées, des espèces ou des populations peuvent s'avérer résistantes à un nouvel insecticide avant même que ce dernier ne soit mis sur le marché.

On considère généralement que l'acquisition par un insecte d'une résistance à un insecticide, facteur de survie lorsque la pression de sélection résultant de l'usage de l'insecticide s'exerce, se traduit par un coût biologique et écologique en l'absence de traitement insecticide. Les différents mécanismes de résistance n'entraîneraient cependant pas des désavantages de même amplitude. Parmi ceux qui seraient les plus "coûteux" on peut citer la surproduction d'estérases par amplification génique.

#### 2.3.5.2. La résistance aux bio-insecticides

Il faut insister ici sur le fait que les insectes peuvent développer une résistance non seulement vis à vis des insecticides chimiques traditionnels, mais aussi vis à vis d'insecticides dits biologiques, tels que les toxines, produites par des bactéries (*Bacillus thuringiensis*, *Bacillus*

*sphaericus*), et dont les gènes peuvent être introduits dans des plantes transgéniques, ou d'autres molécules chimiques telles que les analogues d'hormone juvénile ou les chitinases.

- *La résistance au Bacillus thuringiensis*

On a pu induire au laboratoire l'apparition de niveau de résistance au *B.t.* supérieurs à 10 fois chez 5 espèces de Lépidoptères, 2 espèces de Coléoptères et 2 espèces de Diptères. Les 5 espèces de Lépidoptères qui ont développé de forts niveaux de résistance au *B.t.* appartiennent à trois familles (Plutellidae, Pyralidae et Noctuidae), ce qui conduit à penser que la capacité à développer de telles résistances est largement répandue chez les Lépidoptères. Les niveaux de résistance atteints peuvent être largement supérieurs à 100 fois chez une espèce comme *Plodia interpunctella*.

S'il n'existe pas de résistance croisée entre insecticides classiques et *B.t.*, des résistances croisées à plusieurs classes de toxines de *B.t.* ont été obtenues au laboratoire chez *P. interpunctella* et *P. xylostella*. Chez *Heliothis virescens* (F.) une lignée sélectionnée pour l'obtention d'une résistance à une classe de toxine présente une résistance croisée vis à vis de 2 autres classes de toxines.

En conditions naturelles, le fait que le *B.t.* ait été utilisé pendant près de 20 ans sans que l'on observe l'apparition de niveaux significatifs de résistance au champ avait conduit certains scientifiques à douter que de telles résistances puissent apparaître. Les premiers cas de résistance au champ ont cependant été signalés récemment à Hawaï en 1990, chez des populations de *Plutella xylostella* soumises à plus de 100 traitements au *B.t.*, aux États-Unis et en Asie (Philippines, Thaïlande et Malaisie) et enfin chez une population présente sous serre au Japon. Il a été montré que *Plodia interpunctella* développe un niveau modéré de résistance dans des denrées stockées traitées au *B.t.* (42 fois). Des travaux non publiés indiqueraient que 3 Lépidoptères Noctuidae d'importance économique, *Helicoverpa zea*, *Heliothis virescens* et *Spodoptera littoralis*, auraient développé des niveaux faibles à modérés de résistance au *B.t.* souche Kurstaki. De faibles niveaux de résistance ont aussi été observés chez le doryphore aux États-Unis). Le tableau 24 bis récapitule les cas de résistance à *B.t.* connus en 1993 (J. Chaufaux, comm. pers.).

La résistance au *B.t.* résulterait principalement chez *P. interpunctella* et *P. xylostella* d'une diminution de la liaison entre la toxine de *B.t.* et les récepteurs de la membrane épithéliale du mésentéron. d'autres mécanismes pourraient cependant expliquer la résistance observée chez *H. virescens*.

Comme dans le cas des insecticides classiques, la résistance au *B.t.* peut avoir un coût pour l'insecte résistant. Ainsi une lignée de *P. xylostella* résistante originaire d'Hawaï présente un taux de survie, une fécondité et un taux d'éclosion des oeufs inférieurs à ceux observés chez les individus sensibles. Chez *H. virescens* par contre aucune action négative de la résistance sur les paramètres de développement larvaire n'a été trouvée.

#### - *La résistance aux baculovirus*

En ce qui concerne les baculovirus, plusieurs auteurs ont rapporté des cas de résistance obtenus au laboratoire. On citera ici l'exemple de la Teigne de la Pomme de terre, *Phthorimaea operculella*. Des différences de sensibilité significatives à un virus de la granulose ont été observées entre différentes populations sauvages australiennes et une population d'élevage s'est révélée 30 fois plus résistante que certaines populations provenant de la nature.

#### 2.3.5.3. La gestion des phénomènes de résistance

Confronté à l'apparition de résistances, le comportement naturel de l'agriculteur est :

- d'augmenter la fréquence des traitements;
- d'augmenter la quantité de matière active;
- de recourir à un autre type d'insecticide, en général plus coûteux.

On risque vite ainsi d'aboutir à l'effet inverse, c'est à dire la multiplication des cas de résistance. Pour pallier cette situation, les professionnels de l'industrie phytosanitaire ont créé en 1984 l'IRAC ou Insecticide Resistance Action Committee dont les recommandations vis à vis de la profession agricole peuvent être résumées ainsi :

- il faut favoriser un usage contrôlé et raisonnable des préparations commerciales.
- utiliser préférentiellement des produits à faible durée d'action et faible activité résiduelle pour limiter la pression de sélection;
- privilégier l'alternance de produits différents, sous réserve de très bien connaître le mode d'action des matières actives.

La première de ces recommandations vise à réduire le nombre de traitements, de manière à raccourcir la période de sélection et aussi à permettre à une fraction plus importante de la population visée d'échapper à la pression de sélection. Comme nous verrons dans la suite de ce cours, le concept de lutte intégrée peut apporter une solution à la nécessaire réduction du nombre de traitements.

La question de savoir s'il faut utiliser des doses élevées d'insecticides pour éviter l'apparition ou la dissémination d'une résistance a fait l'objet de nombreuses réflexions. En théorie l'usage, à l'encontre d'un insecte chez lequel on craint de voir apparaître une résistance, de doses plus fortes d'insecticides que celles habituellement recommandées vise à faire disparaître les hétérozygotes, qui sont les porteurs les plus nombreux d'allèles de résistance lorsque ceux-ci sont rares, de manière à retarder l'apparition de la résistance. En fait une telle approche se heurte à de nombreuses limitations pratiques qui ne permettent pas d'en conseiller l'usage: il faut que la fréquence des homozygotes soit extrêmement faible et que les doses appliquées puissent tuer 95% des hétérozygotes. Il faut aussi que la dégradation de l'insecticide soit très rapide afin d'éviter que des résidus puissent exercer une pression de sélection favorable à la résistance. Enfin de telles pratiques ne sont pas sans conséquences sur l'environnement compte tenu des doses utilisées. Il semble tout aussi difficile d'envisager une gestion de la résistance par l'emploi de doses faibles. Dans ce

cas, une trop grande fraction de la population visée pourra échapper à l'effet du traitement, ce qui ne sera pas acceptable économiquement.

Il existe plusieurs façons d'utiliser deux ou plusieurs insecticides pour lesquels on ne présume pas l'existence de résistance croisée:

- *La mise en œuvre séquentielle*: un premier insecticide est utilisé jusqu'à ce qu'il perde son efficacité;

- *l'alternance*: il y aura utilisation alternée dans le temps des différentes matières actives;

- *l'utilisation en mosaïque*: l'utilisation alternée se fait dans l'espace et non plus dans le temps;

- *l'association*: les produits seront utilisés conjointement.

Des modèles de simulation génétique indiquent que l'alternance des produits d'une génération à l'autre pourra donner de meilleurs résultats que l'alternance spatiale ou temporelle pendant la durée d'une même génération (fig. 18). La priorité qui peut être donnée à l'alternance sur la mise en œuvre séquentielle est liée au fait que la première méthode permet de prolonger la durée de vie d'un insecticide. Les associations peuvent être préférables aux rotations dans certains cas. Ainsi lorsque les allèles de résistance correspondant à deux locus indépendants seront présents dans la population à des fréquences très faibles, il sera très peu probable de rencontrer des individus portant les deux allèles de résistance et chacun des insecticides pourra tuer les individus porteur de l'allèle de résistance à l'autre molécule. Ici encore, il faut éviter d'utiliser des molécules dont la rémanence soit trop grande. Il est rare que l'effet d'une association soit moins bon que celui d'une rotation. En entomologie médicale, où l'utilisation de moustiquaires imprégnées d'insecticides est une méthode devenue très populaire et qui a l'avantage de ne pas soumettre les mûles à une pression de sélection, l'usage d'associations semble être une méthode efficace pour retarder l'apparition de résistances.

L'IRAC recommandait aux chercheurs de rechercher des cibles potentielles pour de nouveaux insecticides; de détecter puis gérer les gènes de résistance dans les populations naturelles et de chercher à améliorer la résistance aux insecticides chez les auxiliaires utilisés en lutte biologique.

- La première recommandation a été à l'origine de graves désillusions, la cible tissulaire privilégiée des insecticides étant le tissu nerveux (DDT et pyréthriinoïdes : action sur la transmission axonale; organochlorés et cyclodiènes : action sur la synapse et les neuromédiateurs; organophosphorés, carbamates : inhibition de l'acétylcholinestérase), l'utilisation de nouvelles molécules s'est traduite par de nouvelles sélections de gènes de résistance anciennement sélectionnés.

- La gestion espérée des gènes de résistance implique que l'on puisse détecter les allèles de résistance dans les populations d'insectes. L'utilisation de tests ELISA a permis de faire des progrès significatifs dans ce sens, en particulier dans les cas des populations de pucerons. Cependant, avant de pouvoir effectivement assurer la gestion de ces gènes, il faudra disposer de techniques pour détecter simultanément les autres mécanismes de résistance, car dans les populations naturelles, il est rare que celle-ci soit due à un facteur unique.

- L'amélioration des auxiliaires entomophages par introduction de gènes de résistance (transgénèse) pose le problème des vecteurs d'expression de ces gènes chez ces insectes.

On retiendra que l'IRAC s'est récemment inquiété des conséquences que pourra avoir l'usage de plantes transgéniques résistantes aux insectes. En effet, ces plantes contenant majoritairement un ou des gènes codant pour l'expression des delta-endotoxine de *B.t.*, vont exercer sur les insectes une pression de sélection permanente qui risque d'avoir de graves conséquences en matière de résistance. On notera à ce propos que l'OMS a déjà recommandé de faire alterner les traitements à base de *B.t.* H14 et à base de pesticide chimiques dans ses programmes d'intervention contre les simules en Afrique de l'ouest. Nous évoquerons à nouveau la question de la gestion de la résistance des insectes aux toxines de *B.t.* exprimées par des plantes transgéniques au § 2.5.1.

Si on considère qu'il faut de 10 à 15 générations pour voir une résistance apparaître au sein d'une population soumise à une pression insecticide, on peut s'attendre à ce que, dans les régions chaudes, les insectes présentant des durées de développement plus courtes et une succession continue de générations tout au long de l'année, développent plus rapidement des résistances que dans les pays froids ou tempérés, où les espèces sont souvent uni ou bi-voltine.

### 2.3.6. L'IMPORTANCE DE LA VECTION ENTOMOPHILE

Les maladies des plantes sont causées par plusieurs groupes de micro-organismes : champignons, bactéries, virus mais aussi des mycoplasmes (MLO), des organismes voisins des rickettsies (RLO), des phytomonas (protozoaires flagellés). Beaucoup de ces organismes vont être disséminés passivement ou activement par des agents vecteurs.

Parmi les invertébrés vecteurs d'agents phytopathogènes, les arthropodes occupent de loin la première place et, parmi ces derniers, principalement les insectes. Comme le montrent les tableaux 25 et 26, ce sont les Homoptères qui sont les principaux vecteurs d'agents phytopathogènes et parmi eux principalement les cicadelles (Cicadoidea) et les Aphidoidea ("pucerons"). La raison de la prééminence des Homoptères réside dans le fait que ceux-ci sont pratiquement tous phytophages à l'état larvaire et adulte, se nourrissent de substances liquides prélevées dans les tissus conducteurs de la plante et possèdent des particularités anato-mo-éthologiques appropriées à ce rôle.

Le tableau 27 fournit un certain nombre d'indications et d'exemples sur les maladies transmises, les micro-organismes et les vecteurs en cause. Nous analyserons plus avant les relations, souvent étroites, qui existent entre le micro-organisme et l'insecte vecteur, en prenant comme exemple les modes de transmission des virus :

- Pour le mode de transmission "non circulant", on observe le phénomène suivant : lors de brèves piqûres d'épreuve dans les tissus épidermiques d'une plante malade, le puceron absorbe le contenu cellulaire qui parvient jusqu'à l'intestin antérieur; il y a contamination du canal alimentaire, de la pompe alimentaire et du pharynx. L'inoculation du pathogène a lieu

lorsque le contenu du canal alimentaire est régurgité. Chez certains virus, on a mis en évidence un facteur complémentaire présent dans la plante infectée et nécessaire à l'acquisition et à la transmission du virus. Ce facteur est dénommé "facteur assistant de la transmission", FAT, ou "helper component", HC; il est de nature protéique et est codé par le génome viral. Il permet au virus d'être retenu au niveau de sites spécifiques, situés dans le canal alimentaire des pucerons.

- Pour le mode de transmission "circulant", on constate que les pathogènes sont généralement acquis au cours de longues périodes d'alimentation, d'une heure à plusieurs jours, le plus souvent dans les tissus conducteurs. De même, l'inoculation requiert un temps assez long. En général, l'insecte, qui vient de se charger en pathogène, ne peut immédiatement contaminer une plante saine; il ne devient infectieux qu'après le déroulement d'une période de latence dont la durée varie de quelques heures à plusieurs semaines et au cours de laquelle le pathogène effectue un circuit dans le corps de l'insecte vecteur : après ingestion, les germes circulants traversent la paroi intestinale et parviennent dans hémocœle. Certains peuvent se multiplier dans les cellules de l'intestin moyen. Une fois dans l'hémocœle, ces pathogènes sont entraînés par le flux hémolympatique vers les glandes salivaires, où ils peuvent s'accumuler ou se multiplier, avant d'être introduits, avec la salive, dans les tissus d'une plante saine. La transmission résulte alors d'un processus d'ingestion-salivation. Ces virus peuvent être conservés par l'insecte après une mue.

Ces exemples de transmission posent à la fois un problème de stratégie de lutte contre les vecteurs et le problème des relations intimes entre l'insecte et le micro-organisme.

Il apparaît que, dans le cas de ces insectes vecteurs de maladies des plantes, à la différence de beaucoup d'autres types de phytophages (des défoliateurs par exemple), ce ne sera pas le nombre d'insectes présents en un lieu qui sera le facteur essentiel du point de vue des dégâts occasionnés mais le simple fait que l'insecte puisse venir, même en très faible nombre, d'une zone où la maladie est présente. En conséquence, la stratégie de lutte devra d'abord consister à rechercher et mettre au point un système d'avertissement. Par exemple, dans le cas de la jaunisse nanissante de l'orge (JNO) en Bretagne, les contaminations primaires des céréales peuvent être estimées à partir des captures de *Rhopalosiphum padi* L. au piège à succion et par le taux d'infestation de plantules d'orge exposées chaque semaine au pied de ce piège. Ultérieurement, on pourra envisager des tests du type ELISA lorsqu'on disposera des batteries d'anticorps monoclonaux détectant les différentes souches du virus. Ce système d'avertissement doit, dans ce cas précis, aboutir à mettre à la disposition des agriculteurs un programme d'aide à la décision accessible aisément (Minitel). Parallèlement, il convient de rechercher de nouveaux procédés de lutte faisant appel aux médiateurs chimiques qui déterminent le comportement de l'insecte, en effet, le comportement de sélection de la plante hôte comporte plusieurs étapes (fig. 19), faisant intervenir différents types de stimuli, dont les semiochimiques (substances qui agissent dans les interactions entre organismes : substances allélochimiques à action interspécifique, telles que les allomones bénéfiques à l'organisme émetteur, les kairomones bénéfiques pour l'organisme récepteur, et phéromones, semiochimique à action intraspécifique). On

peut imaginer, à l'avenir, parvenir à perturber les relations entre puceron et plante cultivée en utilisant des substances chimiques empêchant certains comportements essentiels (atterrissage, piqûre d'épreuve, transmission du virus, piqûres profondes etc...)(62).

## **2.4. UN EXEMPLE : LE CONTRÔLE DES INSECTES DÉPRÉDATEURS DU COTONNIER EN AFRIQUE**

### **2.4.1. INTRODUCTION**

La culture cotonnière constitue l'une des principales cultures d'exportation de l'Afrique Sub-Saharienne. Ainsi, en Afrique de l'Ouest et du Centre francophone, la production de coton joue pour des pays tels que le Mali, le Burkina Faso, le Tchad et la RCA un rôle fondamental, ou majeur, dans l'économie; dans d'autres pays sa place dans l'économie s'accroît (Bénin, Togo) alors que, dans ceux où elle reste secondaire (Côte d'Ivoire, Sénégal, Cameroun), elle peut être fondamentale pour de vastes zones (34).

On notera qu'aucune espèce cultivée n'est originaire d'Afrique tropicale et de Madagascar. Les espèces cultivées sont venues d'Asie, puis d'Amérique du Sud et d'Amérique Centrale et enfin, pour les introductions récentes, des États-Unis ( fig. 20 (18)).

Depuis 1960, la production cotonnière des pays francophones d'Afrique au sud du Sahara a augmenté de façon spectaculaire (cf. fig. 22 & 23 (34); 24 et tabl. 28 et 29 (70)), en particulier en Afrique de l'Ouest. Les experts s'accordent à considérer que cet accroissement de la production a été dû, pour une grande part, à la protection phytosanitaire (39,40,44). Il faut rappeler ici que la culture du coton paye un lourd tribut à la pression parasitaire : sans traitements insecticides, le rendement moyen était, en 1961, de 125 kg au Togo et de 156 kg au Tchad (40) alors qu'il dépasse désormais une tonne/ha sous protection insecticide; de nombreux paysans arrivant même à produire 2 à 3 t/ha (125). Au Tchad, une étude menée sur une période de 25 ans montre que, en l'absence de protection insecticide, les pertes de production peuvent être évaluées à 50% de la production potentielle (82). Les surfaces traitées, inexistantes il y a 25 ans, représentent actuellement 85% du total des superficies (106). Comme nous l'avons signalé, cette protection, indispensable, intervient cependant de façon sensible dans le prix de revient du kg de coton (cf. tabl. 30 et fig. 25 à 27(43)).

Compte tenu de ces remarques, nous procéderons à une analyse plus détaillée des ravageurs et de la protection de la culture cotonnière.

### **2.4.2. LES INSECTES DÉPRÉDATEURS DU COTONNIER**

(d'après 18, 14, 13, 106, 107, 125)

#### 2.4.2.1. Déprédateurs des semis, plantules, tiges et racines

- Orthoptères Gryllidae *Brachytrupes membranaceus* (Drury).
- Thysanoptères des genres *Thrips* et *Frankliniella*.
- Coléoptères des genres *Eriesthis*, *Pachnoda* (Scarabaeidae, les larves attaquent les racines, les adultes les feuilles), *Sphenoptera* (Buprestidae, foreur des tiges), *Gonocephalum* et *Zophosis* (Tenebrionidae, les larves s'attaquent aux petites racines), *Syagrus* (Chrysomelidae), *Catalalus*, *Neocleonus*, *Iphisomus* (Curculionidae qui attaquent les plantules).
- Lépidoptères Noctuidae des genres *Agrotis* (*Agrotis ipsilon* (Hfn.), en particulier; s'attaquent aux racines), *Spodoptera* et *Heliothis* (défoliateurs).

#### 2.4.2.2. Déprédateurs des feuilles

Il s'agira ici principalement de chenilles de Lépidoptères. Les dégâts peuvent être spectaculaires et les infestations auront des conséquences d'autant plus graves qu'elles auront lieu de façon précoce dans le cycle du végétal.

- Orthoptères défoliateurs: *Zonocerus variegatus* L.
- Thysanoptères : *Thrips tabaci* Lind., *Frankliniella* spp. (peut s'attaquer aussi aux organes floraux).
- Homoptères Cicadellidae (*Empoasca* spp., *Orosius cellulosus*, vecteurs de virus), Aphididae (*Aphis gossypii* Glov. dégâts directs et vection de virus) et Aleyrodidae (*Bemisia tabaci* (Genn.), dégâts directs et vection de virus) ainsi que différentes cochenilles.
- Hétéroptères Miridae des genres *Campylomma*, *Helopelthis* (*H. schoudeteni* Reuter) et *Lygus*, insectes piqueurs dont la salive est toxique.
- Coléoptères Alticinae (*Podagrica* spp.) dont les adultes perforent le limbe des feuilles.
- Lépidoptères Pyralidae (*Sylepta derogata* (F.)) et Noctuidae défoliateurs (*Xanthodes* spp., *Spodoptera littoralis* (Boisd.), espèce nuisible dans le sud de l'A.S.S., *Spodoptera exigua* (Hübner) *Cosmophila flava* (F.)).
- Lépidoptères Gracillariidae (*Acrocercops bifasciata* Wlsm.) et Zygaenidae (*Bucculatrix thurberiella* Busck), mineurs de feuilles.

#### 2.4.2.3. Les déprédateurs des organes florifères et des capsules

C'est au niveau de ces organes que l'on va rencontrer, compte tenu des objectifs de la culture du cotonnier (obtention de fibres et de graines), les déprédateurs les plus importants au plan économique. Il s'agira principalement de chenilles de Lépidoptères, responsable en Afrique Sub-Saharienne francophone de 70% des pertes de récolte et, surtout en fin de période de fructification, d' Hétéroptères .

- Lépidoptère Gelechiidae *Pectinophora gossypiella* (Saund.) (le ver rose de la capsule ou " Pink Bollworm" en anglais). Cette espèce est inféodée aux Malvacées sauvages et cultivées (genre *Gossypium*. et *Hibiscus*). La chenille, à l'éclosion, mine les organes les plus proches, boutons floraux, fleurs (symptômes des fleurs en rosette) ou capsules de moins de trois semaines. Les capsules peuvent être entièrement détruites; dans le cas contraire, le coton obtenu sera de mauvaise qualité.

- Lépidoptère Tortricidae *Cryptophlebia leucotreta* (Meyr.). Il s'agit d'une espèce polyphage. Les dégâts sont similaires à ceux de *P. gossypiella*. Cette espèce est considérée comme l'un des ravageurs principaux en A.S.S. francophone.

- Lépidoptères Noctuidae appartenant aux sous-familles suivantes :

. Sarothripinae, avec le genre *Earias* et les espèces *E. Biplaga* Wlket *E. insulana* (Boisd.) Les chenilles minent les extrémités des pousses en début de saison puis s'attaquent aux boutons floraux, aux fleurs et aux capsules.

. Acronictinae, avec le genre *Diparopsis* et les espèces *Diparopsis watersi* (Rothschild) en Afrique de l'Ouest et du Nord Est et *D. castanea* Hmps. en Afrique australe. Ces espèces sont strictement inféodées au genre *Gossypium*. La jeune chenille perfore et évide les boutons floraux puis, ultérieurement, peut forer les capsules.

. Heliothiinae, avec l'espèce *Heliothis armigera* (Hübner.) ("American Bollworm"). Les jeunes chenilles perforent les boutons floraux et les jeunes capsules; pendant les stades ultérieurs elles consomment les capsules où elles pénètrent en partie. Chaque chenille peut s'attaquer à plusieurs capsules sur un même plant; consécutivement, les dégâts peuvent être considérables, même si le nombre de chenilles est relativement faible. La destruction des capsules est souvent complétée par des bactéries et des champignons. Dans le nord de l'A.S.S. francophone, *H. armigera* constitue la principale cause des pertes de récolte.

- Hétéroptères piqueurs Lygaeidae (*Oxycarenus* spp.), Pyrrhocoridae du genre *Dysdercus* (*D. voelkeri* Sch. et *D. fasciatus* Sign. principalement) et Pentatomidae des genres *Calidea* et *Nezara* (*N. viridula* (L.)). Les dégâts sont liés, d'une part, au caractère toxique de la salive de ces insectes et, d'autre part, à la pénétration de champignons et de bactéries par les trous de piqûre. La qualité du coton peut être affectée, ainsi que la teneur en huile et ses qualités alimentaires; les semences piquées peuvent perdre leur capacité germinative.

L'incidence économique de ces ravageurs ne sera pas la même dans toute les régions cotonnières d'Afrique. Ainsi pour l'A.S.S. francophone, on distingue deux faciès parasitaires sensiblement différents selon que l'on se situe au nord ou au sud de la zone considérée, c'est à dire dans des régions où la pluviométrie annuelle est ou inférieure (au nord) ou supérieure (au sud) à 1100 mm. Les chenilles dites endocarpiques, c'est à dire pénétrant rapidement et demeu-

rant dans les organes fructifère, auront une incidence beaucoup plus forte au sud de l'A.S.S., région où, par contre, on notera une action moins dommageable des insectes piqueurs-suceurs.

Nous ne parlerons pas ici dans le détail des Acariens, mais il faut savoir que, dans le sud de l'Afrique francophone, les Tarsonemidae peuvent être considérés dans certains cas comme les ravageurs principaux de la culture.

### **2.4.3. LA LUTTE CONTRE LES RAVAGEURS DU COTONNIER**

#### **2.4.3.1. Historique**

Avant l'introduction des insecticides organiques, la lutte contre les ravageurs du cotonnier se faisait, tout d'abord, par ramassage manuel des insectes, puis vint le temps de l'utilisation de bouillies à base de pyrèthres ou de nicotine (33) (Pour cette période, l'analyse de la situation nord-américaine montre que les agriculteurs avaient mis au point une certaine forme de lutte intégrée, axée en partie sur l'utilisation de variétés précoces). Après la seconde guerre mondiale, on rejoint, pour le cotonnier, le processus évolutif général décrit au § 2.2.3., détaillé dans le cas du Bénin dans les tableaux 31 et 32 (12). Il faut insister, pour le cotonnier, sur l'importance qu'a pu avoir la réduction progressive du volume d'eau étendu à l'ha et la miniaturisation des appareils de traitement (33,40).

#### **2.4.3.2. Situation actuelle**

Actuellement, en Afrique noire et à Madagascar, 80% des superficies ensemencées sont traitées annuellement de 4 à 8 fois selon les zones (40); ce pourcentage étant estimé à 85% pour l'A.S.S. francophone (106). Cela représente pour cette région 15 millions de litres de produits commerciaux dont 10 % de pyrèthroïdes seuls et 84 % d'associations avec des organophosphorés et 6% d'insecticides de première génération (107, voir aussi tabl. 33 (13)). Jusqu'au début des années 90, la quasi totalité des produits était utilisé en UBV avec des appareils portatifs, à moteur électrique fonctionnant sur piles (40,107). La tendance récente est d'augmenter les quantités d'eau à l'hectare (technique TBV ou même BV). Les quantités de matières actives épandues sont de l'ordre de 1000 à 1200T/an (15% de pyrèthroïdes et 85 % d'organophosphorés), ce qui représente un chiffre d'affaire de l'ordre de 15 à 18 milliards de F CFA.

La protection reste principalement fondée sur des calendriers systématiques qui ont beaucoup changé depuis les années 60, pour s'adapter à l'évolution des connaissances relatives aux ravageurs et à l'évolution du contexte général de la culture (niveau d'intensification, formulations et matériels disponibles etc...). Après une phase de multiplication, on tend à réduire le nombre des applications (4 à 6) et à adapter les programmes d'intervention aux conditions écologiques régionales (cf. fig.28, programme recommandé au Bénin, dans le Zou (12)).

#### 2.4.3.3. Les problèmes rencontrés et les solutions envisageables : les nouvelles orientations de la lutte.

On notera tout d'abord que l'adoption d'une rotation des cultures dans les zones de production cotonnière augmente les populations de certains ravageurs; ainsi l'introduction du maïs et du sorgho peut favoriser les populations de Lépidoptères polyphages et des *Dysdercus*, alors que le niébé attire des punaises et le manioc *Bemisia tabaci*. (125).

Si elle a permis de faire progresser sensiblement les rendements (82), l'utilisation des pyréthrinoïdes, à l'origine seuls, n'a pas été sans conséquences négatives sur la gestion de l'entomofaune. Ces molécules, très efficaces contre les chenilles de la phase fructifère (ravageurs des capsules), ont entraîné des déséquilibres qui ont favorisé la multiplication des acarïens ou des insectes piqueurs-suceurs, ce qui a obligé les agriculteurs à utiliser, en association, un organophosphoré adapté au spectre parasitaire : acaricide, aphicide ou aleurodicide pour éviter des pullulations de ces insectes et l'apparition consécutive des cotons "collants" ou l'apparition de maladies transmises par ces vecteurs non contrôlés. Enfin, les chenilles défoliatrices commencent à être mal contrôlées avec des pyréthrinoïdes (cf. le chapitre sur la résistance des insectes), pas toujours bien utilisés. En particulier l'absence de système d'avertissement fiable oblige à effectuer les traitements en fonction d'un calendrier basé sur la phénologie de la culture et ne tenant pas assez compte du niveau des populations d'insectes. De nombreux traitements, non réellement indispensables, peuvent être ainsi réalisés, ce qui peut favoriser le développement de populations résistantes. Pour cette raison aussi, il est devenu indispensable d'associer aux pyréthrinoïdes un ou plusieurs organophosphorés (44). La gestion de ces associations fait l'objet de nombreux travaux.

L'apparition de résistances aux pyréthrinoïdes chez les *Spodoptera* et les *Heliothis* pose le problème de leur remplacement à terme. Une alternative est fournie par les régulateurs de croissance (IGR) qui bloquent les mues. Des molécules de ce type sont utilisées en Égypte là où les insectes sont résistants aux pyréthrinoïdes mais, dans le cas aussi des IGR, des résistances commencent à apparaître ! Une autre solution réside dans l'utilisation de la confusion au moyen de phéromones. Des résultats très encourageants dans la lutte contre *Pectinophora gossypiella* ont été obtenus en Californie et en Arizona à partir de 1981.

En Arizona, la protection complète de 11000 ha de coton a été obtenue en 4 ans dans le cadre d'un programme combinant le confusion sexuelle comme méthode de lutte principale et l'usage occasionnel d'insecticides spécifiques. En Égypte des expérimentations visant au contrôle du même insecte ont lieu depuis 1981. Les niveaux de protection atteints en combinant, pendant la période de culture, la confusion sexuelle et des applications limitées d'insecticides sont équivalents à ceux obtenus sous protection insecticide traditionnelle. Les surfaces ainsi traitées atteignaient 50000 ha en 1993 et 145000 ha en 1994 (143).

L'utilisation de la pulvérisation à UVB, malgré ses nombreux avantages (rapidité d'exécution et moindre pénibilité), montre aujourd'hui certaines limites (39), en particulier dans le cas

d'une pulvérisation à 1 l/ha (pénétration insuffisante dans la masse du végétal et donc contrôle limité des insectes, Jassides, Pucerons, Aleurode et Acariens, se trouvant sous les feuilles ou à la base de la plante, (107, 125)), et peut se traduire par la recrudescence de certains de ces ravageurs (cf. tabl. 34 (13)). Ces problèmes sont à l'origine de la tendance actuelle à l'augmentation des quantités d'eau épanchées à l'hectare (TBV et BV).

Le problème des cotons "collants", phénomène dû à la pollution des fibres par les miellats des pucerons (*Aphis gossypii*) et aleurodes (*Bemisia tabaci*) prend une importance croissante, sans que l'on sache exactement ce qui le favorise.

Malgré des efforts ponctuels développés au cours des dernières années pour expérimenter d'autres moyens de lutte, la lutte chimique traditionnelle reste encore incontournable. Cependant une profonde évolution de l'approche de la lutte contre les insectes en culture cotonnière est en cours depuis moins de 5 ans. Outre les problèmes techniques graves évoqués ci-dessus, plusieurs raisons peuvent expliquer ces changements:

- Les recommandations théoriques (types de produits à utiliser, programmes de traitement etc...) issus de la recherche et du développement sont souvent transgressées par les paysans; ce qui ne va pas sans conséquences négatives (dégradation de l'environnement, multiplication des phénomènes de résistance);

- compte tenu de la baisse des cours du coton, les bailleurs de fond et les sociétés de développement souhaitent que les dépenses concernant les intrants soient réduites. Cela concerne en particulier les pesticides, dont le prix a augmenté de façon constante depuis 10 ans.

- les bailleurs de fond (Banque Mondiale par exemple) préconisent une orientation de la protection des cultures selon les concepts de la lutte intégrée.

La recherche et le développement s'efforcent donc de mettre au point, de tester et de vulgariser ce que l'on appelle les Nouveaux Programmes de Protection du cotonnier (NPP)(106, 107). Le but sera à terme de parvenir à des opérations phytosanitaires basées sur la notion de seuil d'intervention (lutte raisonnée) et d'intégrer dans les moyens de lutte toute une panoplie de moyens biologiques (lutte intégrée).

Les tenants de cette nouvelle approche espèrent que l'amélioration du niveau technique des agriculteurs et leur regroupement dans des structures collectives, ainsi que la pression des réalités économiques, les aidera à s'adapter à des schémas de protection plus difficiles à mettre en œuvre que par le passé.

En attendant de parvenir à l'utilisation d'une méthode basée strictement sur les seuils d'intervention, objectif d'ailleurs peut-être utopique, plusieurs approches allant dans ce sens ont été expérimentées:

- la réduction des quantités d'insecticides basée sur la technique dite de "dose x fréquence". Cette technique consiste à doubler la fréquence des applications (en TBV) et à utiliser cet effet fréquence pour réduire les dosages d'insecticides au tiers de la dose normale. La quantité finalement utilisée équivaut seulement au 2/3 de la quantité qui aurait été appliquée normale-

ment. En terme financier une économie de 25% a été réalisée en 1989 lors d'un essai au Cameroun (107). Ces approches présentent donc des aspects positifs, mais il s'agit ici toujours d'interventions sur calendrier avec des produits utilisés en association;

- l'adoption de la lutte étagée ciblée. Cette méthode va dans le sens de l'utilisation des seuils d'intervention. Elle consiste à effectuer des traitements tous les 14 jours sur calendrier avec une demi-dose d'une ou deux matières actives et à évaluer à J+7 le niveau d'infestation atteint par les principaux groupes de ravageurs. L'application éventuelle d'une demi-dose complémentaire s'effectuera à J+7 ou à J+14. Des économies de produits de l'ordre de 30 à 50% ont été obtenues (106). Cette approche s'avère formatrice car elle permet une prise en compte progressive de la notion de seuils d'intervention. Elle est cependant surtout applicable là où les chenilles à régime endocarpique n'effectuent pas de dégâts significatifs car, vu leur comportement, il est très difficile d'en quantifier les populations et donc d'utiliser la méthode des seuils. On peut cependant imaginer une sorte de compromis qui consisterait à effectuer des interventions sur calendrier contre les endocarpiques et des interventions sur seuil contre les autres ravageurs (106).

A côté de la lutte chimique traditionnelle, d'autres méthodes de lutte sont étudiées (13, 44, 106, 107, 143) et devraient voir leur champ d'intervention s'étendre :

- l'utilisation des phéromones de Lépidoptères. Comme nous venons de le signaler la confusion sexuelle au moyen de phéromones est utilisable dans le cas de *Pectinophora gossypiella* dans les régions où cette espèce ne cohabite pas avec *Cryptophlebia leucotreta*. Il faudrait pouvoir mettre en œuvre la même approche pour cette dernière espèce, pour être en mesure de les maîtriser simultanément. Des travaux sont en cours sur ces deux espèces et sur *D. watersi*, les *Earias* et *S. derogata*.

- les entomophages. Les travaux portant sur les auxiliaires (prédateurs et parasites) visent d'abord à mieux en connaître la faune et à en évaluer la sensibilité aux insecticides. Le but est ici de favoriser l'action in situ des auxiliaires plutôt que d'essayer de procéder à des lâchers inondatifs,

- les entomopathogènes. Les études portent essentiellement sur l'utilisation de virus de Lépidoptères (NPV, cf. le chapitre sur la lutte biologique). Des résultats très prometteurs ont été obtenus au Cameroun et au Togo dans la lutte contre *H. armigera* et *D. watersi* en utilisant le baculovirus de *Mamestra brassicae* (L.), en association avec des doses réduites d'un pyréthrianoïde. Le coût de ces interventions, qui ont permis de contrôler les populations des deux ravageurs, est cependant supérieur à celui de la lutte chimique traditionnelle et il n'a pas été encore prouvé que le NPV utilisé ait été la cause de la mortalité des insectes. L'utilisation de *Bacillus thuringiensis* est étudiée depuis de nombreuses années mais il reste à identifier les souches les plus actives contre tel ou tel insecte et à déterminer quelles seraient les associations les plus performantes avec des matières actives chimiques.

Deux autres méthodes font l'objet d'investigations, l'une est basée sur l'utilisation des caractères variétaux de tolérance observés chez certains cotonniers, l'autre reprend l'idée, traditionnelle en Afrique de l'utilisation des plantes pièges (106).

#### **2.4.4. CONCLUSION**

Après une longue période d'accroissement de la production cotonnière, facilitée en partie par la généralisation d'une lutte chimique sur calendrier de plus en plus coûteuse, la multiplication des problèmes techniques rencontrés, conséquences des modifications de la faune de ravageurs et des adaptations montrées par certains insectes, et le contexte économique mondial ont rendu nécessaire la définition d'une nouvelle stratégie de lutte contre les insectes du cotonnier. On peut considérer qu'il n'était que temps, la poursuite d'une sorte de compétition nouvelles matières actives-nouvelles résistances risquait de déboucher sur une sorte de spirale sans fin, dommageable non seulement à l'agriculteur et à la filière coton mais aussi à l'environnement. Il est à espérer que les efforts en cours dans le domaine de l'utilisation des méthodes dites "alternatives" de lutte se verront conforter par des résultats techniques et économiques susceptibles d'en assurer la pérennisation.

Au plan de la recherche et du développement, cette évolution récente devrait permettre une profonde modification de l'approche technique et scientifique de la protection des cultures cotonnières. Evolution allant dans le sens d'un plus grand investissement scientifique et d'un élargissement du champ de celui-ci (prise en compte de l'environnement etc...).

## 2.5.- LA LUTTE BIOLOGIQUE ET MICROBIOLOGIQUE ET LA LUTTE INTÉGRÉE

Si, comme le rappelait G. Riba (23), dans le domaine agricole, la première méthode de lutte biologique fut appliquée en 304 après J.-C. en Chine, où des fourmis furent utilisées pour lutter contre un coléoptère des citrus, il fallut attendre la fin du siècle dernier pour que la lutte biologique - utilisation d'organismes vivants ou de leurs produits pour empêcher ou réduire les pertes ou dommages causés par des organismes nuisibles-, suivant la définition de l'OILB (Organisation Internationale de Lutte Biologique), soit reconnue comme une méthode susceptible d'apporter des solutions concrètes à la prolifération des ravageurs (23). Cette reconnaissance résulta du succès de l'introduction en 1889 par Riley et Koebele en Californie de *Rodolia cardinalis* Muls., coccinelle australienne prédatrices de la cochenille des agrumes *Icerya purchasi* Mask., qui avait été introduite accidentellement aux Etats-Unis en 1868 (fig. 30).

Depuis cette date de très nombreuses opérations de lutte biologique, reposant sur l'utilisation de prédateurs, parasitoïdes et micro-organismes pathogènes (dans ce dernier cas on parlera de lutte microbiologique), ont été réalisées dans les pays développés et dans les pays en développement, avec des succès divers (cf. tabl. 35 à 38). Des méthodes de lutte biologique ont longtemps été utilisées pour résoudre des problèmes ponctuels, sans tenir toujours compte et sans remettre en cause l'ensemble de la protection des cultures au sien desquelles ces opérations étaient réalisées. Aujourd'hui, comme nous le verrons dans la suite de ce cours, le concept de lutte biologique s'inscrit systématiquement dans le cadre de la protection intégrée.

### 2.5.1. LES STRATEGIES D'UTILISATION DES AUXILIAIRES

Si, dans tous les cas, le but de la lutte biologique est de parvenir à abaisser le niveau des populations d'un ravageur très en dessous du seuil d'intervention (cf. fig. 29 & 30), plusieurs stratégies d'utilisation des auxiliaires coexistent :

#### 2.5.1.1. La gestion des auxiliaires existants

Cette méthode revient à favoriser, via une lutte chimique raisonnée, l'action des auxiliaires naturels. Ce type d'intervention est très difficile à mettre en œuvre, implique une très bonne connaissance de la dynamique des populations de l'agrocœnose et relève plus de la lutte intégrée que de la lutte biologique proprement dite (exemple : protection des auxiliaires des vergers de pommiers de la vallée du Rhône, attaqués par *Cydia pomonella* (L.)).

#### 2.5.1.2. L'acclimatation d'auxiliaires exotiques

Elle est utilisée principalement pour lutter contre des ravageurs introduits et consiste à relâcher dans le nouvel habitat de ceux-ci un ou des auxiliaires présents dans leur biotope d'origine. Cette méthode, souvent qualifiée de lutte biologique "classique" par les auteurs anglo-saxons, est très répandue puisqu'on considérait en 1986 que, depuis un siècle, 3000 introductions avaient été faites, concernant 1000 espèces de parasites, auxiliaires ou pathogènes et 200 espèces d'organismes nuisibles (77). Depuis cette date, le chiffre des introductions a été réévalué et estimé en 1995, pour les seuls insectes, à 4769 (145).

Il s'agit là d'une méthode qui peut s'avérer très efficace, relativement aisée à mettre en œuvre, et peu coûteuse (1\$ investi en lutte biologique classique rapporterait 30\$ contre 5 en lutte chimique (77)), et donc particulièrement recommandable pour être utilisée dans les PED. On estime que 30 à 35% des introductions tentées sont écologiquement stables (145, 77). 60% de ces introductions auraient une incidence économique sensible, bien qu'un succès complet n'ait été observé que dans 16% des cas, d'après une estimation de 1986 (77), et dans 9% des cas d'après des données plus récentes (145). Les populations de 165 espèces d'insectes prédateurs ont pu être contrôlées dans au minimum une région grâce à cette méthode. On notera ici que 80% des succès obtenus en lutte biologique classique sont redevables à l'emploi des parasitoïdes et que 66% des succès observés l'ont été vis à vis d'Hémiptères ("Homoptères")(145).

Nous nous attarderons plus particulièrement sur cette stratégie de lutte, compte tenu de son importance historique et pratique.

A titre d'exemple tout d'abord, nous citerons pour les pays développés le cas de la réussite de l'introduction de l'Hyménoptère Aphelinidae *Cales noacki*, originaire du Chili, pour lutter contre l'Aleurode des agrumes, *Aleurothrixus floccosus* (Mask.), accidentellement introduit en Espagne et dans le midi de la France. Les entomologistes de l'INRA et leurs partenaires de l'OILB étudièrent la dynamique des populations de l'insecte ravageur au Chili, dressèrent la liste de ses antagonistes et, après étude en quarantaine des différentes souches de parasitoïdes, purent retenir l'espèce *Cales noacki*, qui fut relâchée dans un verger en juillet 71. La dispersion du parasitoïde fut très rapide dans le midi de la France. Grâce à d'autres introductions effectuées dans les pays voisins, le contrôle biologique des populations de l'aleurode devint une réalité sur plus de 3000 km du rivage méditerranéen.

Parmi les nombreuses opérations de lutte biologique réalisées dans les pays en développement, on retiendra la programme international de lutte biologique contre la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*, au moyen d'un Encyrtidae parasite, *Epidinocarsis lopezi*. La cochenille du manioc, originaire d'Amérique du Sud, où elle n'était pas considérée comme un ravageur, a été introduite récemment en Afrique, où elle occasionne des dégâts considérables sur plus de 60% de la zone de culture du manioc. Un programme international de lutte fut mis en place au début des années 80, sous l'égide de l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture). La recherche de parasitoïdes entreprise dans la région d'origine de la cochenille et les travaux de biologie accomplis ultérieurement permirent de retenir l'Encyrtide *E. lopezi* comme agent de lutte biologique. Une production de masse du parasitoïde fut menée à

bien et des lâcher réalisés dans plusieurs pays d'Afrique. Les résultats présentés par les spécialistes de l'IITA font état d'une exceptionnelle réussite du projet, le parasite s'est acclimaté, s'est dispersé, et sa présence entraîne une réduction de 60 % des pertes de récolte. Ces observations, faites au Nigeria, semblent toutefois ne pas pouvoir être généralisées à toute l'aire de répartition de la cochenille en Afrique. Au Congo, en particulier, il apparaît que *E. lopezi*, très fortement hyperparasité, ne parvient pas à juguler les pullulations de *P. manihoti*, ni même à devenir, par rapport aux prédateurs, l'entomophage le plus actif de l'entomocœnose (64).

Après plus d'un siècle de lutte biologique classique, les entomologistes s'efforcent aujourd'hui de dresser un bilan de l'utilisation de cette méthode de contrôle des populations d'insectes ravageurs et surtout de rechercher les raisons du faible taux relatif de succès complet de cette méthode (seuls 0,2% des 67000 ravageurs connus ont pu être contrôlés au moyen de l'introduction d'auxiliaires exotiques (72)). Celle-ci fut pendant longtemps l'objet de travaux assez empiriques où les raisons des succès rencontrés et aussi des échecs n'étaient pas assez étudiées.

Nous ne pourrions ici reprendre en détail les analyses faites aussi bien en Europe qu'au États-Unis, mais il est nécessaire de prendre en compte ici certaines des constatations ou conclusions relatives aux conditions de succès de la lutte biologique traditionnelle, émises par les chercheurs. S'il paraît évident qu'il est indispensable de très bien connaître la biologie et l'écologie du ravageur et de l'auxiliaire et s'il est facile de comprendre que le succès dépend du nombre d'espèces auxiliaires introduites, j'insisterai pour ma part plus particulièrement sur deux points:

+ Il est indispensable d'identifier avec précision le ravageur introduit et ses auxiliaires. Il y a eu trop d'exemples par le passé d'opérations de lutte biologique ayant échoué par suite d'une identification erronée du ravageur (77). Il est donc indispensable qu'il y ait au niveau international des systématiciens susceptibles d'apporter ce type d'informations aux chercheurs impliqués dans les opérations de lutte biologique (voir aussi § 1.3. et 2.3.1., les commentaires relatifs aux espèces de ravageurs considérés comme étant polyphages).

+ Alors que, traditionnellement, on considérait que les antagonistes les plus efficaces devaient être recherchés dans la zone d'origine du ravageur introduit, Pimentel et Hokkanen (72, 77) considèrent qu'il est préférable de rechercher le succès de ce qu'ils nomment des "nouvelles associations", mettant en jeu un parasitoïde originaire d'une autre zone géographique que le ravageur cible.

Leur proposition s'appuie sur le fait que les auxiliaires présents dans la région d'origine d'un ravageur ont co-évolué avec lui au cours du temps, co-évolution qui conduit à ce que Pimentel appelle une homéostasie écologique. Dans les vieilles associations, compte tenu de cette homéostasie, le parasitoïde ne pourra que rarement infliger des dommages notables à son hôte. Transplanté dans le nouvel habitat de l'hôte, le parasite va rapidement rétablir avec ce dernier l'équilibre écologique qui existait entre eux dans leur habitat d'origine; pour cette raison

l'efficacité du parasite comme agent de contrôle biologique risquera d'être rapidement limitée. Il semble alors plus judicieux de rechercher hors du biotope d'origine de l'hôte des parasitoïdes s'attaquant à des espèces proches de celui-ci sur les plans systématiques et écologiques.

Les données présentées par Pimentel et Hokkanen tendent à montrer que ces nouvelles associations présentent un taux de succès 3 fois supérieur aux vieilles associations (1 introduction réussie sur 6 contre 1/20 pour les vieilles associations) et doivent être recherchées dans les opérations de lutte biologique menées aussi bien contre les ravageurs introduits que contre les ravageurs autochtones.

Quelques exemples d'opérations de lutte biologique basées sur l'utilisation de nouvelles associations permettent de bien en comprendre le principe :

. La régulation des populations d'*Epilachna varivestris* Muls., Coléoptère Coccinellidae phytophage, a été obtenue aux Etats-Unis en relâchant un Hyménoptère Eulophidae, *Pediobius foveolatus* (Crawford), parasitoïde d'*Henosepilachna vigintioctopunctata* F. et de *H. sparsa* (Herbst) en Asie du sud.

. Le contrôle de la cochenille rouge de Californie, *Aonidiella aurantii* (Mask.) par *Aphytis riyadhi* De Bach, un parasitoïde d'*Aonidiella orientalis* (Newst.) en Arabie Séoudite.

La validité de ces nouvelles associations ne se limite pas à l'utilisation des insectes parasitoïdes, ainsi la souche de *Bacillus thuringiensis* var. *Tenebrionis* isolée de *Tenebrio molitor* L., peu pathogène pour son hôte habituel, s'avère très efficace contre le doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* (72).

Il apparaît cependant que ces nouvelles associations ne se révèlent supérieures aux anciennes que dans le cas d'opérations menées contre les Coléoptères, les Hyménoptères et les Diptères. L'inverse est vrai lorsque la cible est un Lépidoptère ou un Hémiptère. De même de nouvelles associations faisant intervenir des Ichneumonides ou des Tachinaires, insectes présentant une spécificité de niche écologique, se révéleront plus efficaces que les vieilles associations; le contraire sera vrai dans le cas où les parasitoïdes seront des Aphelinidae ou des Encyrtidae, dont la spécificité au niveau du choix de l'hôte sera très grande.

Il faut être conscient que la lutte biologique traditionnelle, par introduction d'auxiliaires exotiques, comme toutes les autres méthodes de lutte contre les ravageurs, n'est pas une panacée. Comme le soulignent des analyses récentes (78), cette méthode pourrait présenter des risques écologiques non négligeables, car les auxiliaires ne respectent bien évidemment pas les limites des agroécosystèmes et peuvent coloniser tous les habitats disponibles qui leur soient favorables, perturbant ainsi les équilibres préexistants. A la différence de la lutte chimique, elle est ainsi accusée de favoriser l'extinction de certaines espèces, que celles-ci aient été ou non la cible de l'opération de lutte comme dans le cas du Lépidoptère Zygaenidae endémique *Levuana iridescens* Bak., ravageur du cocotier à Fidji, qui a disparu, ainsi qu'une autre espèce de Zygaenidae, non cible celle-ci, après l'introduction d'une Tachinaire parasite en 1925 (78). Dans le cas de l'introduction de parasitoïdes à Hawaii pour lutter contre le Pentatomidae *Nezara*

*viridula*, on a assisté au déclin des populations de Pentatomides non cible des genres *Coleotichus* et *Oechalia*. De ce point de vue, les nouvelles associations défendues par Pimentel et Hokkanen, et en particulier celles mettant en jeu des espèces présentant une spécificité de niche, seraient potentiellement plus dangereuses que les vieilles associations. Ce danger serait particulièrement grand dans les pays en développement où la connaissance de l'écologie des différentes espèces impliquées est souvent plus réduite. On notera que les auteurs ne sont pas tous d'accord sur l'acuité réelle des dangers potentiels pouvant résulter de l'introduction d'auxiliaires exotiques (145). Les micro-organismes entomopathogènes peuvent aussi avoir des effets négatifs sur des espèces non cibles, qu'il s'agisse de souches de *B.t. israelensis* utilisées pour lutter contre les larves de moustiques et qui peuvent entraîner une mortalité significative chez d'autres insectes ou larves d'insectes aquatiques, ou de nématodes qui, tel *Steinernema feltiae*, présentent un spectre d'hôte très large (250 espèces dans différents ordres).

L'introduction d'organismes génétiquement modifiés présente les mêmes dangers pour l'environnement. On considère, par contre, que les lâchers inondatifs d'auxiliaires non aptes à se reproduire ou à se maintenir dans le milieu posent moins de problèmes environnementaux que ceux aptes à s'établir de façon permanente.

Il apparaît donc essentiel de sortir de l'empirisme qui a gouverné trop d'opérations d'introduction d'auxiliaires et d'appuyer celles-ci sur des études de systématique, de biologie, de génétique et d'écologie plus poussées que par le passé; le but étant, comme le signale Howarth (78), de faire de l'écologie appliquée une science prédictive. Comme le soulignaient récemment Riba et Silvy (108), il apparaît essentiel en particulier d'inscrire les recherches en lutte biologique dans un contexte de biologie évolutive de manière à bénéficier des récentes avancées de la biologie des populations pour analyser l'écologie d'un ravageur et de son complexe parasitaire.

On notera enfin qu'un projet de code international de bonne conduite pour l'importation et le lâcher d'agents de lutte biologique est en préparation sous l'égide de la FAO. Il concerne à la fois les organismes exotiques introduits dans le cadre des opérations de lutte biologique "classique" et ceux utilisés comme biopesticides. Le code recommande que des études préliminaires soient faites sur le spectre d'hôte de l'agent de lutte biologique et sur les dangers potentiels qu'il pourrait poser aux organismes non-cibles. Les importations devront impliquer le passage dans une structure de quarantaine. Le code devrait être approuvé prochainement (147).

### 2.5.1.3. Les traitements biologiques

Cette méthode consiste à réaliser des lâchers massifs d'auxiliaires, à caractère préventif ou curatif. La technique du traitement préventif consiste en l'introduction précoce d'une quantité réduite d'un auxiliaire, parasitoïde ou pathogène, qui se sera suffisamment multiplié avant que les populations du ravageur n'aient atteint un niveau leur permettant d'exercer une action négative sur la culture. Les traitements curatifs s'apparentent, dans leur principe, à l'utilisation d'un insecticide chimique traditionnel dans le cadre d'une lutte dirigée; d'où la notion "d'insecticide biologique" ou de "biopesticide".

On appellera *biopesticide*, " toute préparation ou formulation industrielle utilisable pour le contrôle ou l'éradication de ravageurs, mauvaises herbes ou organismes responsables de maladies et dans laquelle la matière active, ou le principe actif, provient d'un microorganisme vivant, ou est dérivé sans purification ou modification significatives d'un microorganisme vivant" (Lisansky & Coombs, 1989, in Ferron 1992, comm. pers.)

Les traitements biologiques doivent répondre aux critères de la lutte chimique, à savoir :

- Efficacité agronomique,
- facilité de mise en œuvre,
- faible coût pour l'utilisateur,
- effets secondaires sur l'environnement autant que possible limités.

Actuellement plusieurs types d'organismes sont utilisés comme traitements biologiques, on retiendra principalement :

- *Les Trichogrammes* : Ils s'agit de micro-hyménoptères Chalcidiens de la famille des Trichogrammatidae. Ce sont des parasitoïdes oophages, c'est à dire que l'œuf de trichogramme introduit dans un œuf d'insecte donnera une larve qui tuera l'embryon hôte très rapidement de façon à pouvoir se nourrir des tissus de celui-ci et du vitellus de l'œuf. Ces parasitoïdes polyphages, très mobiles et dont le potentiel biotique est très élevé, peuvent être produits en masse sur des hôtes de substitution et surtout conservés à l'état d'œufs à basse température pendant des périodes assez longues, ce qui rend possible leur production anticipée (fig. 31). Ils sont désormais très utilisés en lutte biologique dans de nombreux pays développés (États-Unis, France, ex URSS) ou en voie de développement, comme la Chine ou le Mexique. En ex URSS, à la fin des années 70, plus de dix "usines à Trichogrammes" totalisaient une capacité de production de l'ordre de 50 milliards de parasitoïdes par saison et les surfaces traitées atteignaient 7,5 millions d'ha (146). En France, la première autorisation de vente de *Trichogrammes* comme bioinsecticides pour la lutte contre la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* fut obtenue en 1988. Depuis, ils sont couramment commercialisés sous le nom de TR 16 en France ou de Pyratip en Allemagne. On estime ainsi que 14200 ha de maïs ont été traités en 1991 en France et en Europe et que 14000 ha l'ont été en France en 1993 (141). Les succès rencontrés dans l'utilisation récente des Trichogrammes résultent pour une large part des recherches en biosystématique qui ont permis de caractériser de nombreuses espèces jumelles et sous-espèces et de mettre en évidence le fait que des espèces considérées antérieurement comme très polyphages étaient en fait des complexes constitués d'espèces voisines présentant des spectres d'hôtes différents et restreints. Les chercheurs s'efforcent maintenant d'adapter cette méthode de lutte au Carpocapse de la châtaigne, *Cydia splendana*, et aux vers de la grappe (Eudémis et Cochylis) (109).

Il est très probable qu'en matière d'entomophages (T. 39), des progrès significatifs sont à attendre de l'amélioration génétique, qu'il s'agisse de techniques classiques de sélection de

lignées résistantes aux insecticides ou non-diapausante, de sélection de lignées présentant pour certains comportements considérés comme utiles des performances plus élevées ou même à plus long terme de technique de transfert de gène visant à créer des insectes transgéniques (108). Un autre progrès attendu est la mise au point de milieux artificiels pour l'élevage des Trichogrammes. Ces "oeufs artificiels" permettront à l'avenir de se passer des oeufs de papillons utilisés actuellement.

- *Les nématodes entomopathogènes* : Connus depuis plusieurs siècles, les nématodes entomopathogènes, Steinernematidae et Heterorhabditidae, n'ont commencé à être étudiés en tant qu'agents de lutte biologique qu'au cours de l'entre-deux guerres. Les nématodes entomopathogènes sont utilisés essentiellement pour lutter contre les insectes du sol.

*Steinernema feltiae* est l'une des espèces les plus utilisées en lutte biologique (T. 40). Le troisième stade larvaire, seul capable de pénétrer dans un insecte, libère dans la cavité générale de celui-ci une entomotoxine et un immunodépresseur puis des bactéries symbiotiques du genre *Xenorhabdus*. Ces dernières se multiplieront dans l'insecte et le tueront.

Les *Steinernema* peuvent être produits industriellement en milieu liquide en très grande quantité (100000 larves/ml), dans des fermenteurs, mais il s'avère difficile de trouver des formulations simples, économiques et peu contraignantes (108).

Des préparations expérimentales, très efficaces au laboratoire, ont été mises au point. Au champ de grandes difficultés subsistent, compte tenu en particulier de la fragilité des nématodes, très sensibles à l'action des facteurs physiques de l'environnement. Cela explique la faible reproductibilité des résultats obtenus au champ. Afin de compenser la mortalité des nématodes, il faut en disperser de très grandes quantités, ce qui augmente le coût du traitement. Leur utilisation est donc restreinte à des ravageurs de cultures à haute valeur ajoutée. L'amélioration génétique des nématodes (transformation) et du complexe de bactéries qui leur sont associées devrait permettre de lever certaines des restrictions d'emploi observées actuellement. 4 objectifs sont poursuivis en ce qui concerne les nématodes :

- + Accroître l'efficacité entomopathogène des nématodes de manière à pouvoir réduire les doses d'emploi recommandées,
- + améliorer leur résistance aux conditions environnementales défavorables,
- + obtenir des lignées d'*Heterorhabditis* mieux adaptées à la multiplication en fermenteurs,
- + obtenir des lignées anhydrobiotiques qui puissent être stockées à l'état sec (127).

- *Les bactéries*, avec essentiellement *Bacillus thuringiensis* (*B.t.*), qui représente environ 75% des ventes de biopesticides (T. 41). Cette bactérie, découverte en 1901 dans des larves de vers à soie malades, synthétise lors de la sporulation une inclusion parasporale de nature protéique, le cristal. Ce cristal est constitué d'un assemblage de sous-unités polypeptidiques, les delta-endotoxines, qui, après solubilisation du cristal, sont activées par des protéas-

ses au niveau de l'intestin moyen de certains insectes. Une portion précise du motif toxique se lie spécifiquement à un récepteur situé à la surface des microvillosités de la membrane apicale des cellules intestinales (il a été montré que le récepteur de la delta-endotoxine CryIA est une aminopeptidase (128)), entraînant l'insertion d'un pore ionique qui perturbe l'équilibre minéral et hydrique des cellules voisines. Une osmolyse se produit, qui va conduire à une destruction rapide des portions atteintes de l'épithélium digestif. Il n'y a plus alors de barrière entre la lumière du tube digestif et l'hémocoèle, les spores de *B.t.* germent et se multiplient végétativement, envahissant les tissus à partir de l'hémocoèle. L'insecte cesse de se nourrir, suite à la paralysie du tube digestif et à la destruction de l'épithélium intestinal, et meurt (110, 153, 155). Ces endotoxines ont des masses moléculaires différentes suivant les souches considérées; ce qui se traduit par des spectres d'activité différents vis à vis des insectes. On connaît ainsi des souches actives contre les Lépidoptères, contre les Lépidoptères et les Diptères, contre les Diptères et plus particulièrement contre les moustiques (*B.t. israelensis*) et enfin des souches actives contre les Coléoptères (T. 42). Depuis plus de 10 ans, des préparations de *B.t.* sont commercialisées et utilisées dans de nombreux pays, en particulier pour des traitements contre les Lépidoptères ravageurs des forêts. Au Canada, environ 700000 ha de forêts auraient ainsi été traités en 1990 et en Europe centrale de 20000 à 100000 ha seraient chaque année protégés au moyen de produits à base de *B.t.* (141, 155). Le marché du *B.t.* est encore largement sous-exploité; il ne représenterait à l'heure actuelle que 100 millions de \$ dont 57 millions pour les seuls Etats-Unis. Pour ce dernier pays en 1993, on estimait les ventes de biopesticides à base de *B.t.* pour application sur cotonnier à 11,8 millions de \$ et à près de 10 M\$ les ventes de produits similaires destinés à lutter contre les ravageurs des légumes (141). Ces données commerciales ne rendent pas réellement compte de l'utilisation des produits à base de *B.t.* dans le monde, du fait du manque d'information précise concernant l'utilisation de ceux-ci en Chine ou en CEI par exemple (155).

Actuellement, les chercheurs construisent par génie génétique (techniques de recombinaison de l'ADN) de nouvelles souches présentant un spectre d'activité élargi ou une toxicité accrue vis à vis d'un ravageur particulier. Le premier insecticide à base de *B.t.* recombiné a été agréé par les autorités américaines au début de l'année 95. Dans le même temps les scientifiques transfèrent des gènes de toxines dans des plantes, dites alors transgéniques (maïs, tabac, tomate, pomme de terre, riz, T. 43) et, d'autre part, s'efforcent d'inclure les gènes codant pour les delta-endotoxines dans d'autres bactéries aptes à en produire une plus grande quantité. Dans ce cas les bactéries sont ensuite tuées d'une façon telle que leur paroi cellulaire reste intacte, ce qui permet à la fin du processus d'obtenir une toxine en quelque sorte micro-conditionnée, plus stable et apte à être pulvérisée sur les plantes, où elle sera ingérée par les larves visées. Cette approche, basée sur l'utilisation de bactéries non sporulantes, permet aussi d'éviter la production de spores pouvant contenir des protéines toxiques pour l'homme, phénomène qui accompagne la formation des cristaux protéiques chez les

souches naturelles de *B.t.* Dans les deux cas, il apparaît nécessaire d'utiliser des formulations ou des plantes contenant au moins deux endotoxines différentes (80).

L'efficacité des plantes transgéniques, sur lesquelles beaucoup de chercheurs et de sociétés fondent de grands espoirs compte tenu de l'intérêt que ces plantes peuvent théoriquement présenter en matière de lutte sélective contre les insectes déprédateurs (153), présente encore quelques limitations. Ainsi, il s'avère difficile d'obtenir chez la plante un degré d'expression des toxines suffisant pour tuer rapidement les larves de certains ravageurs. Le transfert de gènes synthétiques permettrait d'améliorer l'expression des toxines chez les plantes.

Comme nous l'avons signalé précédemment, l'exposition des insectes à de fortes doses de toxine risque d'induire chez ceux-ci des résistances. Pour retarder l'apparition de ces phénomènes de résistance, plusieurs stratégies peuvent être imaginées, sans que l'on puisse encore à ce jour définir avec précision les conditions optimales d'emploi de chacune d'elles. Il est envisagé d'introduire dans le génome des plantes des gènes codant pour une combinaison de toxines différentes ou de limiter, via l'utilisation de gènes promoteurs, l'expression de la toxine dans l'espace ou dans le temps, c'est à dire de la restreindre à certains organes de la plante, en acceptant de voir d'autres parties de celle-ci subir des dégâts plus importants, ou à un certain stade phénologique, ou encore de faire en sorte que la toxine ne puisse s'exprimer qu'au moment de la manifestation des dégâts d'insectes (en utilisant des promoteurs inductibles par une blessure) ou après l'application d'un éliciteur (154, 155). Il apparaît évident que la gestion de ces phénomènes de résistance au *B.t.* ne peut pas se limiter à la seule régulation de l'expression de la ou des toxines dans la plante, mais doit se concevoir dans le cadre d'un programme de lutte intégrée (cf. § 2.5.2.) et en tenant compte des enseignements de la génétique des populations. Ainsi, des chercheurs ont pu proposer d'associer la production de fortes quantités de toxines par les plantes transgéniques, de manière à tuer tous les individus portant à l'état hétérozygote le ou les gènes de résistance, à la création de zones de refuge, non soumises à la pression insecticide, d'où émigraient continuellement des individus sensibles aptes à se croiser avec les individus résistants homozygotes présents au niveau de la culture (102, 154). Cette approche semble cependant plus adaptée aux insectes polyphages qu'aux monophages. Dans ce dernier cas, ou bien pour les plantes faisant l'objet d'une monoculture à grande échelle, l'utilisation de mélange de graines ayant intégré ou non les gènes de delta-endotoxines pourrait être envisagé (155).

On rappellera enfin qu'il existe de fortes oppositions dans certains milieux de pensée à l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés tels que les plantes transgéniques (110, 126).

D'autres *Bacillus* sont utilisés en lutte biologique, en particulier *B. sphaericus* contre les Diptères d'intérêt médical.

- *Les champignons* : De nombreux ordres de champignons présentent des genres ou des espèces entomopathogènes. Les genres utilisés en lutte biologique contre les ravageurs des cultures appartiennent le plus souvent aux Deutéromycètes (T. 44 & T. 45). L'infection d'un insecte par un champignon entomopathogène est un processus complexe que l'on divise en trois séquences:
  - + une phase d'adhésion des conidies au tégument de l'insecte;
  - + une phase de germination;
  - + une phase de pénétration qui se termine par la colonisation de l'hémocoèle de l'hôte et sa mort, phénomène dans lequel des substances toxiques émises par certains champignons jouent un rôle (111).

Depuis plusieurs années, des souches de champignon du genre *Beauveria*, responsables de mycoses mortelles chez les insectes, sont produites dans des pays tels que l'ex URSS et la Chine; cependant aucune préparation n'est encore exploitée à grande échelle dans un contexte d'agriculture intensive. En France, les travaux portent sur l'utilisation d'un *Beauveria*, *B. bassiana*, contre la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* (équipe de G.Riba). Une préparation, l'Ostrinyl, a reçu une Autorisation Provisoire de Vente. Ce produit présente une efficacité et une fiabilité compatibles avec une exploitation commerciale. Une autre formulation, le Betel, a aussi de reçu son APV. Il s'agit d'une préparation d'une souche particulière de *B. brongniartii*, efficace contre le Ver blanc de la canne à sucre, *Hoplochelus marginalis* Fair.. La production de ces deux formulations a été de 400 tonnes en 1994 et devrait atteindre 2000 tonnes en 1995, année pendant laquelle 12000 ha de maïs devrait être traités contre le pyrale au moyen d'Ostrinil (141). La mise au point de ces formulation résulte d'un long processus de sélection de génotypes très performants et d'expérimentation de terrain.

Comme les autres microorganismes, les champignons entomopathogènes sont très sensibles à l'action des facteurs de l'environnement (ray. solaire, température, pluies) et ne doivent être utilisés que si les conditions d'usage leur offrent une protection suffisante. D'après Riba, leur usage est donc plutôt à recommander dans le cas des ravageurs du sol, de ceux des monocotylédones tropicales et de ceux des essences forestières. Des formulations sous forme de microgranulés sont recommandées. Une fois ce cadre d'emploi défini, les problèmes rencontrés ne sont pas des problèmes d'efficacité mais de passage à une production industrielle.

Jusqu'à présent l'approche moléculaire n'avait pas été utilisée pour améliorer la pathogénicité des champignons entomopathogènes ou d'autres caractéristiques utiles dans l'optique de leur utilisation en lutte biologique (survie dans l'environnement, développement en fermenteurs etc...). Cette situation est en train de changer avec le clonage de gènes impliqués dans la pénétration du champignon au travers de la cuticule de l'hôte. On peut donc entrevoir le moment où il sera possible de modifier le pouvoir pathogène d'une souche en multipliant le nombre de copies des gènes en causes ou en transférant des gènes d'une souche à une autre (129). Les outils moléculaires actuels permettent aussi de faire des progrès

considérables dans la caractérisation fine des souches et l'étude de leur polymorphisme génétique (130, 131). L'accroissement des connaissances sur la phylogénie des genres de champignons entomopathogènes et sur les relations phylétique au sein d'une espèce donnée devrait aider à prévoir le spectre d'hôte de souches nouvellement découvertes (Couteaudier comm. pers.).

- *Les virus d'insectes*: Il s'agit principalement de baculovirus (Baculoviridae), virus à ADN très pathogènes pour les insectes et souvent spécifiques d'une famille d'insectes. Après ingestion et hydrolyse du polyèdre et franchissement de la membrane péritrophique, les baculovirus vont se fixer sur les microvillosités des cellules épithéliales du mésenteron des insectes qui leur sont sensibles; les virus se répliquent à ce niveau avant de se disséminer et de se répliquer dans l'ensemble de l'organisme. Le cycle se déroule en deux phases successives qui aboutissent à la mort de l'insecte en quelques jours. Depuis l'entre-deux guerres, des virus ont été utilisés contre un grand nombre d'insectes ravageurs des cultures ou déprédateurs des forêts. Les insectes cibles sont principalement des Lépidoptères mais on note aussi quelques Hyménoptères (Diprionidae) et Coléoptères (149).

Là encore les problèmes rencontrés avec ces organismes ne se situent pas principalement au niveau de leur utilisation, bien qu'il soit nécessaire de les appliquer au moment où les stades les plus jeunes du ravageur sont présents, ou de leur efficacité, mais au niveau de leur production et du coût de celle-ci, car ils ne peuvent se multiplier que sur des cellules vivantes, en l'occurrence soit sur chenilles soit sur des cultures de cellules d'insectes. Malgré ces difficultés, plusieurs préparations ont été commercialisées il y a quelques années mais elles n'avaient pas alors rencontré le succès escompté (T. 46 & T. 47). Cette situation est en train de changer sous l'effet des politiques de réduction de l'utilisation des insecticides chimiques dans les pays développés. En France, une chaîne pilote de production du virus de *Mamestra brassicae*, la Mamestrin, viens d'être mise au point (Collaboration INRA/Calliope). La Mamestrin, un NPV ("nuclear polyhedrosis virus"), a reçu une Autorisation Provisoire de Vente en juillet 1993 et son homologation définitive deux ans après. Cette préparation peut être utilisée seule (contre *M. brassicae*, *H. virescens* et *H. armigera*, *S. exigua*) ou en association avec un pyrèthri-noïde dans le cas de la lutte contre *P. xylostella* et *P. operculella*. Un autre virus, la Carpovirusine, une granulose obtenue de *Cydia pomonella*, le carpocapse du pommier, fait l'objet d'une production industrielle en France. Cette préparation, dont la durée d'activité au champ est de 12 à 14 jours, avait reçu son APV en octobre 1992. Ce virus est spécifique de *C. pomonella* et donc sans incidence pour toutes les autres espèces d'insectes. Malgré, et à cause de cette spécificité, un marché important semble s'ouvrir devant la Carpovirusine en Europe et en Amérique et si 100000 litres sont aujourd'hui produits annuellement, ce volume devrait atteindre progressivement 1 million de litres (141).

Actuellement, contrairement aux orientations antérieures qui voulaient que l'on améliore la persistance au champ des préparations virales, et de façon à pouvoir répondre aux inquiétudes des milieux écologistes, des travaux visent à transformer génétiquement des virus pour leur ôter certaines protections vis à vis du milieu extérieur et les transformer en véritables insecticides biologiques à action limitée dans le temps.

Ici encore, on peut imaginer manipuler génétiquement les baculovirus pour réduire le temps d'incubation chez l'insecte ou accroître leur pouvoir pathogène (création de virus recombinants capables par exemple d'exprimer un gène codant pour une toxine insecticide d'Araignée ou encore des gènes de toxine de *B.t.* (149)). Il est cependant à prévoir que l'application au champ des fruits de tels travaux se heurteront à de nombreuses réticences.

Nous n'évoquerons ici que pour mémoire d'autres méthodes de lutte biologiques ou para-biologiques axées sur l'utilisation de phéromones (confusion sexuelle (voir § 2.4.3. et réf. 143) et utilisation de phéromones d'alarme), le lâchers de mâles stériles, l'utilisation de la stérilité hybride, des manipulations génétiques visant à créer des insectes transgéniques (voir, pour le cas des moustiques, la réf. 152 ), des régulateurs de croissance, etc...

Nous ne traiterons pas non plus ici dans le détail de la création de plantes transgéniques dont la résistance aux insectes est basée sur l'incorporation dans leur génome de gènes d'origine végétale comme les lectines ou les inhibiteurs de protéase (cf. réf. 153 pour une revue).

## 2.5.2. LE CONCEPT DE LUTTE INTÉGRÉE

Ces différents agents de lutte biologique ne peuvent être utilisés avec efficacité que dans le cadre d'une lutte dirigée ou intégrée, c'est à dire tenant compte des seuils de tolérance et de la protection des auxiliaires et de l'environnement (cf. Tableau 48). On rappellera que la notion de lutte intégrée, développée dans les années 60, repose sur l'idée qu'il faut associer dans une agroécénose le maximum de procédés alternatifs, qu'ils s'appliquent à la plante, aux ennemis, aux auxiliaires ou à l'environnement, en les intégrant après avoir étudié les interrelations existant entre eux.

On pourra, à titre d'exemple, détailler ici le cas de la protection intégrée des vergers de pommiers en France, en cours de mise au point. Les objectifs sont les suivants:

- limiter le nombre des traitements fongicides;
- utiliser contre les Arthropodes ravageurs toutes les méthodes de lutte alternatives à la lutte chimique, ainsi que des pesticides sélectifs, afin d'épargner la faune auxiliaire;
- réduire et même supprimer les résidus de pesticides sur les fruits récoltés;
- définir les modalités d'aménagement de l'environnement végétal des vergers et le rôle de refuge pour la faune utile des haies brise-vent composites.

Un tel programme, qui rassemble de nombreux partenaires, instituts de recherche ou techniques et coopératives, dans le cadre d'expérimentations multisites portant sur une vingtaine de vergers, nécessite plusieurs années d'expérimentations et la mise en œuvre de tout un arsenal de procédés complémentaires :

- un système de prévision et de suivi des densités de ravageurs et de leurs ennemis: pièges à phéromones, échantillonnage ou observations directes sur le terrain;
- mise au point technologique et agronomique de biopesticides microbiens ou à base d'auxiliaires prédateurs (éventuellement sélectionnés pour être résistant aux insecticides, comme l'acarien *Phytoseiidae Typhlodromus pyri*) ou parasitoïdes;
- mise en œuvre de méthodes culturales et génétiques: sélection de variétés résistantes;
- sélection de molécules insecticides chimiques dont le spectre d'action est compatible avec l'ensemble des procédés précédents.

Après trois années d'expérimentations, un bilan provisoire a pu être dressé:

- l'emploi de variétés hybrides résistantes aux champignons permet une réduction drastique du nombre de traitements chimiques;
- l'utilisation de la carpovirusine contre le carpocapse donne de bons résultats qui doivent cependant être améliorés en période estivale;
- la confusion sexuelle de mâles est efficace contre plusieurs espèces mais la généralisation d'une telle méthode de lutte dépendra de l'abaissement de son coût;
- il est possible de réduire le nombre de traitements contre les acariens et des introductions d'acariens prédateurs peuvent être réalisées;
- il s'avère toujours difficile de lutter de façon sélective contre certaines espèces de pucerons.
- Le nombre de traitements chimiques insecticides a pu globalement être limité à 1,5-2,7/an et les analyses de résidus indiquent que l'on est soit à un niveau non détectable soit en deçà des normes en vigueur.

Le bilan est donc positif mais on prend la mesure de l'extrême complexité d'une telle approche dont le transfert au niveau des exploitants ne pourra vraisemblablement pas être réalisé avant plusieurs années (108,112).

Il est indéniable que la notion de lutte intégrée progresse dans les pays développés, et en particulier aux États-Unis, sous la pression croissante des milieux se préoccupant de la protection de l'environnement au sens large (inquiétude relative aux conséquences pour la santé humaine de la consommation involontaire de résidus toxiques et interrogations sur les effets à long terme des pressions de sélections exercées sur le monde vivant par les traitements phytosanitaires) et des restrictions de plus en plus nombreuses d'emploi de certains insecticides chimiques, ceci dans un contexte phytosanitaire caractérisé par la généralisation et l'intensification du phénomène de résistance des populations d'insectes aux insecticides chimiques. Cette évolution se traduit, avec des différences sensibles suivant les pays d'Europe, par un abandon par les agriculteurs de la lutte chimique dite "aveugle" au profit d'une lutte chimique dirigée mise en œuvre dans un contexte de production intégrée qui fait intervenir la sélection de plantes moins sensibles ou résistantes aux maladies et ravageurs, l'utilisation de procédés de lutte biologique et de

lutte biotechnique et des systèmes de culture assurant une meilleure gestion des populations de nuisibles (Ferron, 1993, comm. pers.). De grands progrès restent à faire pour atteindre le but final de cette évolution, c'est dire la production agricole intégrée; en particulier, pour ce qui nous concerne, il faut que soient affinés les systèmes de prévision des fluctuations de populations d'insectes, de façon à emporter la confiance des agriculteurs. Comme nous l'avons vu cependant plus avant dans cet exposé, l'évolution des mentalités et des réglementations phytosanitaires dans les pays développés, offre vraisemblablement à la lutte intégrée, une opportunité de s'imposer au cours des prochaines années, beaucoup plus grande que par le passé. La recherche scientifique, qu'elle soit fondamentale ou plus appliquée, a un très grand rôle à jouer dans cette généralisation de la lutte biologique et de la lutte intégrée en décrivant et explicitant de mieux en mieux les phénomènes biologiques en jeux, en mettant à la disposition des développeurs et des professionnels des agents biologiques de lutte adaptés et économiques et en affinant les concepts d'emploi des différentes méthodes susceptibles d'être utilisées.

### **2.5.3. LA LUTTE INTÉGRÉE DANS LES PAYS EN DÉVELOPPEMENT**

Comme l'indiquait Zelazny en 1984 (63), les paysans de beaucoup ces régions ont peu de ressources et les états ont souvent peu de services de recherche et d'application; consécutivement, il y est difficile d'introduire des techniques de protection des plantes sophistiquées. Les populations rurales sont très nombreuses, le crédit est rare et peu d'incitations poussent les paysans à accroître leurs productions. De plus les contraintes propres à la lutte intégrée se superposent aux précédentes :

- la fourniture à bas prix d'insecticides, qui conduit à une sur-utilisation de ceux-ci;
- le manque de données de base sur les ravageurs, leur écologie et même leur identité réelle;
- l'absence de transferts de technologies suffisants entre la recherche et l'agriculteur;
- l'absence de structure de surveillance et d'avertissement.

Malgré tout ceci, les concepts de la L.I., ainsi que les raisons qui la font adopter dans les pays développés (pollution, forte teneur des productions agricoles en résidus insecticides, apparition de résistances, destruction des insectes utiles) sont tout aussi valables dans les pays en développement, où des cas d'empoisonnements humains ont pu aussi être observés, que dans les pays développés (132). De plus, il apparaît que les biopesticides peuvent dans les PED constituer une alternative particulièrement intéressante aux insecticides chimiques. En effet champignons et virus peuvent être produits localement à coût réduit, à partir d'une technologie simple basée sur la disponibilité de main d'œuvre (132).

On notera que les biopesticides ont d'ailleurs été utilisés depuis de longues années dans ces pays; qu'il s'agisse de baculovirus au Brésil, en Chine, en Thaïlande ou en Inde, de *B.t.* utilisé en Malaisie et en Thaïlande et produit en Chine, en Inde et au Mexique, ou encore de champignons, utilisés sur plusieurs centaines de milliers d'hectares en Chine, au Vénézuéla ou

au Brésil. En Thaïlande de l'inoculum de NPV de *S.exigua* est fournis aux maraîchers. On leur explique comment l'appliquer et comment récupérer les chenilles malades et conserver le virus pour de nouvelles applications (132).

Une approche différente de celle employée dans les pays développés doit être préconisée dans les PED pour faire adopter les concepts de la lutte intégrée.

Plusieurs exemples récents montrent qu'une telle évolution est possible. Parmi d'autres, nous analyserons celui de la riziculture en Asie du Sud-Est.

Dans cette partie du monde, l'introduction de variétés à haut rendement a permis un accroissement considérable de la production rizicole. En contrepartie, l'usage des insecticides contre les foreurs et les vecteurs de viroses s'est beaucoup développé avec la bénédiction des gouvernements qui les subventionnaient. Ce n'est que récemment que l'on s'est rendu compte que la production n'augmentait pas obligatoirement avec la consommation d'insecticides surtout depuis que de nouvelles variétés de riz se sont avérées moins sensibles aux insectes. Des expérimentations ont été conduites aux Philippines depuis plusieurs années. Elles ont montré que la réduction du nombre des traitements ne s'accompagnait pas statistiquement d'une diminution des rendements et même que l'adoption de la lutte intégrée pouvait se traduire par un accroissement de ceux-ci (46). Il fut ainsi possible de montrer aux cultivateurs que l'abandon de la lutte sur calendrier et l'adoption d'une lutte conseillée pouvait être bénéfique pour eux. Face à la difficulté de mettre en place des réseaux d'avertissements, très coûteux, il apparut aussi préférable d'apprendre aux agriculteurs à surveiller eux-mêmes leurs parcelles et à y estimer l'importance des populations de ravageurs. Les résultats obtenus semblent tout à fait positifs. Chez les agriculteurs concernés, la consommation d'insecticides a beaucoup diminuée et les gains potentiels ont augmenté sensiblement, l'économie réalisée se montant à 13 \$/ha, en moyenne (46). On estime que les programmes de lutte intégrée de la FAO contre les ravageurs du riz ont atteint 600000 cultivateurs en Asie et devraient en toucher plus d'un million avant la fin du siècle. On peut mesurer le chemin encore à parcourir pour généraliser une telle approche intégrée en ayant à l'esprit le fait qu'il y aurait 90 millions de riziculteurs susceptibles d'adopter ces méthodes dans cette partie du monde.

En Indonésie, où environ 60 insecticides ont été retirés du marché à partir de 1986 dans le cadre d'un vaste effort national visant à promouvoir la protection intégrée des cultures, on a pu aussi constater que l'adoption de la lutte intégrée en riziculture n'entraînait pas une perte de rendement et permettait au gouvernement d'économiser 150 millions de dollars par an en fourniture d'insecticides (46).

Malgré ces exemples positifs, l'utilisation de la lutte intégrée ne concernerait encore que 3,7% des agriculteurs asiatiques (46).

Il apparaît donc possible d'introduire la notion de lutte conseillée chez les agriculteurs des pays en développement, à condition de miser sur la capacité de ceux-ci à participer par eux-mêmes au processus de surveillance et donc d'investir dans la formation des agriculteurs. Cet objectif est aussi une nécessité, car il n'est pas imaginable de laisser, hors des pays développés,

des populations utiliser des produits dont beaucoup seront totalement interdits d'emploi dans les pays développés.

## 2.6. - L'AVENIR DES RECHERCHES EN ENTOMOLOGIE AGRICOLE

Comme nous venons de le voir, qu'il s'agisse des pays développés ou des pays en cours de développement, le but des chercheurs s'intéressant à l'amélioration de la protection des cultures est le même : trouver des alternatives fiables à la lutte chimique, qui a montré ses limites et ses dangers, et promouvoir l'adoption par les agriculteurs de la lutte intégrée. Ces objectifs, qui peuvent sembler parfaitement logiques, précis et même simples au profane, ont, du fait de l'extrême complexité des problèmes scientifiques, technologiques, environnementaux et humains rencontrés, amené les zoologistes des pays développés s'intéressant à la protection des cultures à privilégier de nouvelles directions de recherche rendues possible dans une large mesure par le prodigieux développement des outils d'investigation biochimiques et moléculaires. La situation est donc différente dans les deux cas évoqués ci-dessus : d'un côté, dans les pays développés, il y a un acquis et des perspectives scientifiques et techniques considérables, appliqués à des problèmes dont l'acuité est souvent relative, de l'autre, dans ce qu'il est convenu d'appeler les PED, il y a un manque de connaissances de base sur les agro-écosystèmes et sur les ravageurs et des besoins qui sont eux, du fait de l'acuité des problèmes rencontrés dans les régions tropico-équatoriales, considérables. Enfin dans les régions les plus développées on assiste à une prise de conscience très nette des intéressés, les agriculteurs, des populations et des décideurs, de la nécessité de protéger un environnement fragile, d'où l'émergence de réglementations de plus en plus strictes dans le domaine phytosanitaire, alors que dans les autres pays les nécessités économiques auraient souvent plutôt tendance à pousser à la production et à la consommation de pesticides chimiques (de plus en plus de pays développent leur industrie phytosanitaire).

Malgré ces différences, la démarche des chercheurs peut rester voisine, ce qui se traduit en pratique par une réelle convergence dans les options scientifiques envisagées pour l'avenir par les entomologistes de l'INRA et de l'ORSTOM, deux instituts dont le champ d'investigation géographique est à priori très différent. Il y a cinq ans un groupe de travail composé de chercheurs du département de Zoologie de l'INRA a défini ce que pourraient être les orientations et perspectives de la recherche au sein de ce département. Parallèlement des entomologistes de l'ORSTOM ont réfléchi aux thématiques dont le développement leur apparaît nécessaire.

Au plan fondamental, 10 thématiques de recherche avaient été retenues comme prioritaires par les chercheurs de l'INRA:

- La dynamique des populations,

- La biosystématique et les sciences de l'évolution;
- L'étude des mécanismes de résistance à l'environnement;
- L'étude de la résistance des plantes;
- L'éthologie;
- La neurophysiologie;
- La physiologie du développement;
- L'étude des mécanismes de reconnaissance et des réponses immunitaires;
- L'écologie microbienne;
- Les manipulations biotechnologiques des auxiliaires;

Parallèlement au niveau, plus appliqué, de l'intégration des connaissances et du transfert des technologies, 4 thèmes de travail prioritaires étaient définis :

- La maîtrise des effets non intentionnels (évaluation des risques);
- L'étude de l'efficacité des pollinisateurs;
- La protection des denrées stockées;
- Le développement des procédés alternatifs de lutte.
- La protection intégrée.

Pour l'orientation des recherches futures, il semble, pour ce groupe de travail, que 5 grands chapitres de la biologie devaient être pris en compte :

- La biologie évolutive (Modifications adaptatives du génome et génétique des populations).
- La neurobiologie.
- Les fondements mathématiques de la biologie des populations.
- L'écologie microbienne.
- L'analyse de l'originalité fonctionnelle des arthropodes (nutrition/développement/immunité chez les insectes).

Les chercheurs de l'ORSTOM sont confrontés à un contexte différent mais à un questionnement scientifique similaire. Considérant que l'étude des conséquences de l'anthropisation sur les insectes et leurs populations constitue un thème fédérateur pour leur groupe, ils viennent en 1994 de proposer un recentrage de leurs activités autour de trois thèmes de recherche prioritaires :

- L'étude de la diversité des communautés d'insectes.
- La génétique des populations.
- L'analyse des systèmes biocénétiques.

A ces trois thèmes s'ajoute un quatrième thème propre au groupe des entomovirologues:

- L'épidémiologie des maladies d'insectes.

La lutte biologique apparaît maintenant aux chercheurs de l'ORSTOM comme un objectif et une résultante des thématiques précédemment évoquées.

Au vu de ce qui précède, on constate donc que les chercheurs, quelque soit leur champ d'action géographique, sont convaincus qu'il faut développer des recherches fondamentales en

biologie des populations sensu lato de manière à mieux comprendre les mécanismes et processus de fonctionnement des populations et des communautés pour pouvoir mettre au point des méthodes de lutte biologique, et au delà des méthodes de lutte intégrées, où la part de la chance sera restreinte.

Le projet de Centre de Biologie et de Gestion des Populations, élaboré par de chercheurs de l'INRA, de l'ORSTOM, du CIRAD, du CNRS et de l'Université résume bien les tendances actuelles, en définissant trois grandes domaines de recherche à privilégier pour que ce centre de recherche puisse servir à l'établissement des bases biologiques et écologiques de la lutte intégrée:

- La biologie des organismes (de la biologie cellulaire à la physiologie), incluant principalement l'étude de la biologie et de la physiologie des individus, l'étude de la nature des interactions biotiques (hôte/parasite, proie/prédateur, compétiteurs) et l'identification des mécanismes de défense mis en jeu par les partenaires des systèmes parasitaires ou entre compétiteurs, et l'étude des génomes.

- La biologie et la génétique des populations; l'objet des recherches est d'étudier la composition génétique et démographique des populations et d'analyser les mécanismes expliquant et modifiant cette composition. L'accent devant être mis sur la caractérisation génétique des espèces, gage d'une connaissance plus précise du statut taxonomique de celles-ci, l'analyse de la structuration des populations, la mesure des flux géniques, c'est à dire des échanges génétiques entre populations, et l'étude de certains gènes sélectionnés, tels que ceux à l'origine de la résistance aux insecticides ou ceux conférant des aptitudes particulières.

- L'étude des systèmes écologiques et de leur évolution. L'accent est mis ici sur l'analyse des équilibres et déséquilibres des systèmes écologiques et sur l'étude des interactions entre espèces, le but étant de dégager les processus et les mécanismes régulant les populations et les peuplements au sein des écosystèmes. L'outil qui sera principalement développé à ce niveau sera celui de la modélisation (modèles de fonctionnement).

On constate que trois couples de concepts occupent une place clé dans la démarche envisagée pour ce laboratoire:

- biologie des organismes/biologie des populations,
- génétique/démographie,
- approche descriptive/approche expérimentale,

et que la maîtrise des changements d'échelle sera indispensable à la poursuite de l'objectif fixé.

On pourra ajouter que l'étude des communautés exige une maîtrise de la systématique, ce qui n'est pas le cas actuellement.

Il est utile d'ouvrir à ce propos une sorte de parenthèse et d'insister sur l'extraordinaire renouveau qu'a apporté à la systématique anglo-saxonne l'adoption, il y a une quinzaine d'année, de la démarche cladistique. Cette approche novatrice a permis, surtout aux Etats-Unis, le maintien d'un financement conséquent pour les travaux de systématique, en particulier en Entomologie, alors que dans d'autres pays cette disci-

plaine connaissait et connaît toujours une cruelle éclipse. La démarche phylogénétique a permis par une sorte d'effet d'entraînement un grand essor des études portant sur la diversité biologique, domaine où les entomologistes ont bien évidemment un rôle primordial à jouer. Cette approche a aussi grandement facilité l'utilisation par les systématiciens anglo-saxons des techniques moléculaires de caractérisation des organismes (allozymes, RFLP, séquençage de l'ADN mitochondrial et de l'ADN nucléaire) et permet aujourd'hui, aux plus novateurs d'entre eux, d'utiliser en parallèle caractères morphologiques et caractères moléculaires pour procéder aux reconstructions phylogénétiques.

Cette prise en compte de la démarche cladistique a commencé à se populariser en France dans le domaine de l'Entomologie à la fin des années 80, grâce aux efforts de la Société Française de Systématique, alors que, parallèlement, les biologistes moléculaires et les généticiens développaient de nouveaux outils de caractérisation moléculaire relativement faciles d'emploi. L'espoir revient donc de voir dans notre pays la systématique reprendre parmi les disciplines biologiques une place prépondérante. Un certain nombre de structures s'emploient à favoriser cette évolution à un moment où les utilisateurs, c'est à dire la recherche finalisée, découvre qu'elle a impérativement besoin de discriminer et caractériser avec précision les objets biologiques qu'elle étudie.

Il est très probable qu'au moment où le C.B.G.P. sera fonctionnel, son champ d'investigation scientifique sera plus restreint qu'il ne l'était dans le projet initial et que la biologie des populations sera abandonnée au bénéfice de la biologie et la génétique des populations et l'étude des communautés. Il est probable aussi que ce centre de recherche fera une large part aux modèles biologiques tropicaux.

Il est évident que l'évolution de ce que l'on peut appeler les besoins de connaissances nécessaires à une protection des végétaux écologiquement supportable, met l'entomologiste traditionnel dans une position délicate, car la plupart des domaines d'investigation énoncés précédemment impliquent des compétences relevant de la biochimie, de la génétique, de la biologie moléculaire, des biomathématiques, et ce sont des chercheurs possédant des connaissances dans ces domaines que les organismes de recherches recrutent en priorité aujourd'hui et non des entomologistes au sens traditionnel du terme. Il faut être très conscient de cette évolution des besoins, qui va de pair avec la mise à disposition des chercheurs d'outils d'investigation extrêmement performants. Comme cela était sous-entendu au paragraphe précédent, il y a aussi certainement un gisement très restreint d'opportunités de carrière pour des naturalistes désireux de devenir des systématiciens au sens moderne du terme.

Dans les organismes ayant une finalité appliquée par essence, comme les instituts du CIRAD, il peut y avoir encore des recrutements d'entomologistes traditionnels, mais ponctuels, pour répondre à des besoins temporaires de coopération technique.

On s'achemine donc vers des recherches de plus en plus "pointues", focalisée et coûteuses. Les laboratoires d'entomologie des organismes tels que l'ORSTOM ou l'INRA ont évolué rapidement dans le sens d'une plus grande sophistication de leur recherche, mais, venus assez

tardivement aux disciplines aujourd'hui dominantes, ils se sont parfois retrouvés en situation de relative infériorité par rapport à des laboratoires du CNRS et de l'Université qui avaient fait le virage vers la biologie moléculaire il y a quelques années et qui disposent maintenant de solides atouts en matière de biotechnologies et apparaissent donc comme des concurrents très sérieux dans le domaine de la mise au point de procédés de lutte microbiologiques.

Il n'en reste pas moins vrai que le monde des insectes est particulier et qu'il arrive un moment dans toute recherche où il faut replacer les acquis ponctuels dans un ensemble et, dans le domaine qui nous concerne ici, la protection des cultures (ou la lutte contre les vecteurs), confronter à la réalité écologique les hypothèses émises, ou les organismes recombinants, mis au point. C'est ici que le chercheur qui, quelque soit la maîtrise qu'il aura acquise en matière d'outils élaboré d'investigation et d'interprétation, continuera à se définir avant tout comme un entomologiste restera, par son approche synthétique, irremplaçable.

## BIBLIOGRAPHIE

- 1- Anonyme, 1989. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 1987-88. Collection FAO : Agriculture n°21. FAO Rome éd.
- 2- Chalmin P. & J.L. Gombeaud, 1986. Les marchés mondiaux en 1984-85. *Economica*.
- 3- Charvet J.P., 1989. Les greniers du monde. Collection économie agricole & agroalimentaire.
- 4- Deuse J., 1988. La protection des cultures dans les régions chaudes : succès et incertitude pour l'avenir. *Phytoma*, (400): 114-17.
- 6- Anonyme, 1989. Rapport et perspectives sur les produits 1988-89. Collection FAO : Développement économique et social, (46). FAO Rome éd.
- 7- Anonyme, 1985. Le marché mondial du riz; perspectives dans les 26 états du FAC. *Etudes et documents* (61). RF, Ministère des relations extérieures.
- 8- Produits tropicaux 1988-1989. *Marchés tropicaux et méditerranéens* (2276).
- 9- Tran, 1981. Reconnaissance des principaux foreurs des tiges du riz, du maïs et de la canne à sucre en Côte d'Ivoire. ORSTOM-Paris éd. 23p. + figures.
- 10- Anonyme, 1989. Statistiques cotonnières. *Afrique agriculture* (162): 39-44.
- 11- Braud M., 1989. Conférence coton. *Afrique agriculture* (162): 45-7.
- 12- Vodounnon S., 1989. Evolution de la protection phytosanitaire du cotonnier au Bénin. Actes de la 1ère Conférence de la recherche cotonnière africaine, Lomé- Togo 31 janvier-2 février 1989. TII : 191-200. Ministère du développement rural du Togo éd.
- 13- Cauquil J. , 1989. Généralités sur la protection phytosanitaire du cotonnier. Actes de la 1ère Conférence de la recherche cotonnière africaine, Lomé- Togo 31 janvier-2 février 1989. TII : 2-8. Ministère du développement rural du Togo éd.
- 14- Hill D.S., 1983. *Agricultural insect pests of the tropics and their control*. 2nd edition. Cambridge University Press ed. 746 p.
- 15- Anonyme, 1976. *Pest control in Rice*. Pans manual N°3, 2nd edition. Centre for Overseas Pest Research, London ed. 295 p.
- 16- Anonyme, 1978. *Pest control in Tropical Root Crops*. Pans manual N°4 . Centre for Overseas Pest Research, Overseas Development Administration, London ed. 235 p.
- 17- Anonyme, 1981. *Pest control in Tropical Grain Legumes* Centre for Overseas Pest Research, Overseas Development Administration, London ed. 206 p.
- 18- Delattre R., 1981. *Parasites et maladies en cultures cotonnière*, Manuel phytosanitaire. 2ème édition. I.R.C.T. éd. 146p.
- 19- Delvare G. & H.P. Aberlenc, 1989. *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale, clés pour la reconnaissance des familles*. CIRAD-PRIFAS éd. 302p.
- 20- Remillet M., 1988. *Catalogue des insectes ravageurs des cultures en Guyane française*. *Etudes et thèses*; Editions de l'ORSTOM. 235p.
- 21- Garner J., 1989. Cotton's fluctuating fortunes. *Shell Agriculture*, (4) : 8-10.
- 22- Anonyme, 1989. *CIBC Annual Report 1988*. CAB Int. ed. 64p.
- 23- Riba G. & C. Silvy, 1989. *Combattre les ravageurs des cultures, enjeux et perspectives*. INRA éd. 230p.
- 24- Holloway J.D. et al, 1987. *CIE guides to insects of importance to man*.
  1. *Lepidoptera*. CAB Int. ed. 262p.
- 25- King A.B.S. & J.L. Saunders, 1984. *Las plagas invertebradas de cultivos anuales alimenticios en America Central*. ODA London ed. 182p.
- 26- Anonyme, 1988. *Overseas Development Natural Resources Institute Annual Report 1987*. ODNRI London ed. 111p.
- 27- Durand N., 1989. *Contribution à l'étude de la lutte contre la teigne des crucifères* . Mémoire de fin d'étude ENSFA.
- 28- Gallo D. et al, 1988. *Manual de Entomologia Agricola*. 2a. edição. Ed. Agronômica "Ceres", Sao Paulo. 649 p.

- 29- Duranton J.F. et al., 1987. Guide antiacridien du Sahel. CIRAD-PRIFAS éd. 344p.
- 30- Pollet A., 1979. Le foreur blanc du riz irrigué en R.C.I., *Maliarpha separatella*, les relations plante-insecte. C.R. Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical. Marseilles mars 1979 : 569-81.
- 31- Collectif, 1979. C.R. Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical. Marseilles mars 1979.
- 32- Anonyme, 1987. Les insecticides : quelques données économiques. Phytoma (393) : 6.
- 33- Blum, 1985. Cultures tropicales : de nouvelles perspectives de protection. Afrique expansion (11): 31-35.
- 34- Colliot F. & P. Pellenard, 1988. Lutte contre les ravageurs, le marché mondial des produits. C.R. Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Décembre 1987. ANPP éd. T.1 : 21-28.
- 35- Meniaud P., 1986. Le marché mondial des produits phytosanitaires. Biofutur, Mai 1986: 54.
- 36- Chamroux I., 1987. Philippines, un archipel très agricole; L'Inde, agriculture vivrière; Chine, un potentiel énorme. Cultivar 2000, hors série octobre 1987: 18-36.
- 37- Deiss P., 1981. Le marché des produits phytosanitaires en France et dans le monde. Phytoma, juin 1981: 39-44.
- 38- My J. & V. Lorelle, 1989. Les produits phytosanitaires en 1988 : un boom inattendu !. Phytoma (409): 8-11.
- 39- Anonyme, 1987. La défense des cultures tropicales. Marchés tropicaux, juillet 1987: 1890-1896.
- 40- Anonyme, 1988. Cotonniers, la protection phytosanitaire dans les pays francophones d'Afrique noire et Madagascar. Afrique agriculture (158):49-50.
- 41- Betbeder-Matibet M., 1988. Quelques perspectives de la protection des cultures tropicales contre leurs ravageurs. Afrique agriculture (158): 30.
- 42- Anonyme, 1988. Quatre organismes d'assistance technique et de coopération. Afrique agriculture, (158): 89-91.
- 43- Anonyme, 1987. Le coton en Afrique de l'Ouest et du Centre, situation et perspectives. Etudes et Documents. Ministère de la Coopération, Paris. La Documentation française éd. 206p.
- 44- Anonyme, 1986. Coton, la protection en Afrique francophone, explication d'un boom exceptionnel. Afrique agriculture, juillet 1986 : 8-13.
- 45- Anonyme, 1988. IITA Annual Report and Research Highlights 1987/88. IITA, Ibadan, Nigeria, 1988.
- 46- Agrow, 1989-91.
- 47- ACTA, 1960-86. Fiches illustrées. Ass. Coord. techn. Agric. éd.
- 48- Bailly R. et al, 1990. Guide pratique de défense des cultures. Ass. Coord. techn. Agric. éd. 258 p.
- 49- Anonyme, 1985-89. Ravageurs des cultures vivrières tropicales. Fiches techniques IRAT. IRAT éd.
- 50- Laugé G., J. Bergerard et J.R. Le Berre, 1977. Cours d'Entomologie, V.I à V.
- 51- Minet J. & T. Bourgoïn, 1986. Phylogénie et classification des hexapodes (Arthropoda). Cah. Liaison O.P.I.E. 20 (4): 23-28.
- 52- Raccaud-Schoeller J., 1980. Les insectes. Physiologie, développement. Masson éd. 296 p.
- 53- Snodgrass R.E., 1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill Book Company ed. 667 p.
- 54- Roth M., 1974. Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes. ORSTOM ed. 213 p., XLIV planches.
- 55- Harwood, R.F. & M.T. James, 1979. Entomology in Human and Animal Health. 7th ed. Macmillan ed. 548 p.
- 56- Silvain J.F., 1990. La régulation des cycles saisonniers de *Spodoptera frugiperda* et *Mocis latipes* (Lepidoptera : Noctuidae) en Guyane française. Données et hypothèses, In Régulation des cycles saisonniers chez les invertébrés. Les Colloques de l'INRA, 52. INRA éd.: 91-96.

- 57- Cabanettes J.P., 1987. Problèmes récents posés par les ravageurs en France métropolitaine. C.R. Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Décembre 1987. ANPP éd. T.1 : 13-20.
- 58- Martinez M. & J.P. Chambon, 1987. Le point sur quelques ravageurs nouveaux, autochtones ou récemment introduits en France. C.R. Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Décembre 1987. ANPP éd. T.1 : 3-11.
- 59- Smith I.M., 1989. Assessment of quarantine pests. FAO, Plant Prot. Bull. 37 (2): 50-55.
- 60- Pollard G.V., 1986. Plant quarantine in the Caribbean, a retrospective view and some recent pest introductions. FAO, Plant Prot. Bull. 34 (3): 145-152.
- 61- Leclant F., 1987. Les principaux groupes d'invertébrés vecteurs d'agents phytopathogènes. C.R. Journées d'information sur les vecteurs d'agents phytopathogènes. Montpellier, Palavas-les-Flots, 14-16 octobre 1987. ANPP éd. : 13-19.
- 62- Herrbach E., 1987. Avenir des semiochimiques. Utilisation de produits à action répulsive. C.R. Journées d'information sur les vecteurs d'agents phytopathogènes. Montpellier, Palavas-les-Flots, 14-16 octobre 1987. ANPP éd.: 283-97.
- 63- Zelazny B., L. Chiarappa et P. Kenmore, 1985. Integrated pest control in developing countries. FAO, Plant Prot. Bull. 33 (4): 147-158.
- 64- Le Rü B. et al, 1989. La Cochenille du manioc et sa biocénose au Congo : 1985-87 (travaux de l'équipe Franco-Congolaise ORSTOM-DGRST). Recueil des articles publiés sur ce sujet. Document multi. ORSTOM 1989.
- 65- Sehna F., 1985. Growth and life cycle. In comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, V.2 : Postembryonic development. Kerkut G.A. and L.I. Gilbert eds. Pergamon Press: 2-86.
- 66- Dercourt J. & J. Paquet, 1990. Géologie, objets et méthodes. Dunod ed. 404 p.
- 67- Rodhain F. & C. Perez, 1985. Précis d'entomologie médicale et vétérinaire. Maloine S.A. éd. 458 p.
- 68- Grassé P.P., 1949, 1951. Traité de zoologie. T.IX.et X. Masson éd. 1117, p.
- 69- Grassé P.P., R.A. Poisson et O. Tuzet, 1961. Précis de Zoologie, I Invertébrés. Masson éd.919 p.
- 70- Anonyme, 1991. Dossier coton. Afrique agriculture (180): 16-24.
- 71- Anonyme, 1991. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 1990. Collection FAO: Agriculture (23). Fao Rome éd.
- 72- Pimentel D., 1991. Diversification of biological control strategies in agriculture. Crop Protection (10): 243-253.
- 73- Anonyme, 1991. Rapport Annuel UIPP 1991.
- 74- Hunault J.L., 1990. Phytos: des projets réglementaires dans toute l'europe. Cultivar (286): 40-45.
- 75- Mutschler J.M., 1991. Pays-bas: la loi du milieu. Phytoma (424): 24-26.
- 76- Poirié M. & N.Pasteur, 1991. La résistance des insectes aux insecticides. La Recherche, 22 (234): 874-882.
- 77- Hokkanen H.M.T., 1986. Success in classical biological control. Rev. Plant Sci. 3 (1): 35-72.
- 78- Howarth F.G., 1991. Environmental impacts of classical biological control. Ann. Rev. Entomol. 32: 485-509.
- 79- Klier A., 1990. Apport des biotechnologies en lutte biologique. C.R.2ème Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Décembre 1990. ANPP ed. : 283-294.
- 80- Charles J.F., 1990. Les bactéries entomopathogènes: aspects actuels dans la lutte contre les insectes. Bull. Comité pour les applications des insecticides dans les Locaux et la protection des Denrées Alimentaires. 21: 39-49.
- 81- Hoy M.A., 1990. Commentary: the importance of biological control in U.S. agriculture. J. Sust. Ag. 1(1): 59-79.
- 82- Silvie P. & E. Gozé, 1991. Estimation des pertes de production dues aux ravageurs du cotonnier au Tchad. Cot. Fib. Trop. 46 (1): 1-15.
- 83 - Darlu P. & P. Tassy, 1993. Reconstruction phylogénétique, Concepts et méthodes. Collection Biologie théorique n°7. Masson éd. 245 p.
- 84 - Matile L., P. Tassy et D. Goujet, 1987. Introduction à la systématique zoologique. Biosystema 1. Société française de Systématique éd.125 p.

- 85 - Goujet D., Matile L., Janvier P. et J.P. Hugot, 1988. Systématique cladistique, quelques textes fondamentaux, glossaire. Biosystema 2. Société française de Systématique éd. 195 p.
- 86 - Brusca R.C. & G.J. Brusca, 1990. Invertebrates. Sinauer Associates ed. 922 p.
- 87 - Labandeira C.C. & J.J. Sepkoski Jr., 1993. Insect diversity in the fossil record. Science 261: 310-315.
- 88 - McClintock Turbeville J., Pfeifer D.M., Field K.G. & R.A. Raff, 1991. The phylogenetic status of Arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. Mol. Biol. Evol. 8(5): 669-686.
- 89 - Ballard J.W.O., Olsen G.J., Faith D.P., Odgers W.A., Rowell D.M. & P.W. Atkinson, 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that Onychophorans are modified arthropods. Science 258: 1345-1348.
- 90 - Boudreaux H.B., 1987. Arthropod phylogeny with special reference to insects. R.E. Krieger Pub. Co. éd. 320 p.
- 91 - May R., 1992. L'inventaire des espèces vivantes. Pour la Science 182: 30-36.
- 92 - De Foliart G., 1992. Insects as human food. Crop protection 11: 395-399.
- 93 - Oerke E.C., 1992. Cereals and plant protection, Summary. European Crop Protection Association éd. 9p.
- 94 - Carré M.-A., 1992. Europe: le premier marché mondial. Cultivar Hors Série, novembre 1992: 36-38.
- 95 - Montigaud I. & My J., 1993. 1992, pas d'embellie pour le marché phytosanitaire français. Phytoma 451: 11-12.
- 96 - Anonyme, 1993. Environmental, financial and political issues dog locust control. Agrow 187: 19.
- 97 - Silvy C., 1992. Quantifions le phytosanitaire. INRA, Courrier de la cellule environnement 18: 29-44.
- 98 - Pimentel D., 1992. Pesticides and world food supply. The science of global change. R.A. Dunnette & R.J. O'Brien ed. ACS Symposium Series 483. American Chemical Society, Washington, D.C.: 309-323.
- 99 - Martinez M. & M. Phalip, 1990. Apparitions et fluctuations dans le temps et dans l'espace d'insectes ravageurs: tentatives d'explication en France. C.R. 2 ème Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Décembre 1990. ANPP éd. V.1 : 41-48.
- 100 - Roush R.T., 1993. Occurrence, genetics and management of insecticide resistance. Parasitology Today 9 (5): 174-179.
- 101 - Delorme R., 1993. La résistance aux insecticides et acaricides chez les Arthropodes phytophages en France. Phytoma 447: 24-27.
- 102 - McGaughey W.H. & M.E. Whalon, 1992. Managing insect resistance to *Bacillus thuringiensis* toxins. Science 258: 1451-1455.
- 103 - Briese D.T., 1982. Genetic basis for resistance to a granulosi virus in the potato moth *Phthorimaea operculella*. Journal of Invertebrate Pathology 39: 215-218.
- 104 - Georgioui G.P., 1990. Resistance potential to biopesticides and consideration of countermeasures. Pesticides and alternatives, J.E. Casida ed. Elsevier Sc. Pub. B.V.: 409-420.
- 105 - Georgioui G.P., 1990. Overview of insecticide resistance. Managing resistance to Agrochemicals: from fundamental research to practical strategies. ACS Symp. Ser. 421. American Chemical Society, Washington, D.C.: 18-41.
- 106 - Cauquil J. & M. Vaissayre, 1993. Lutte intégrée et culture cotonnière: exemple de l'Afrique francophone au sud du Sahara. Atelier d'Entomologie appliquée: Lutte intégrée contre les ravageurs des cultures. CIRAD, Montpellier, 31 mars-1er avril 1993. 14p.
- 107 - Cauquil J., 1990. Nouveaux développements dans la lutte contre les prédateurs du cotonnier en Afrique francophone au sud du Sahara. C.R. 2 ème Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Décembre 1990. ANPP éd. V.3.: 889-899.
- 108 - Riba G. & C. Silvy, 1993. La lutte biologique et les biopesticides. Phytoma 452: 32.
- 109 - Hawlitzky N., 1992. La lutte biologique à l'aide de Trichogrammes. Courrier de la Cellule Environnement de l'INRA 16: 9-26.
- 110 - Lambert B. & M. Peferoen, 1992. *Bacillus thuringiensis*, un insecticide prometteur. Bioscience 42 (2).

- 111 - Ferron P., Fargues J. & G. Riba, 1993. Les champignons, agents de lutte microbiologique contre les ravageurs. Les dossiers de la Cellule Environnement de l'INRA (5) Lutte biologique. A. Fraval ed.: 65-92.
- 112 - Audemard H., 1992. Protection du verger de pommiers de l'an 2000. Les dossiers de la Cellule Environnement de l'INRA (5) Lutte biologique. A. Fraval ed.: 183-185.
- 113 - Briggs D.E.G. & R.A. Fortey, 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science* 246 : 241-243.
- 114 - Shear W.A., 1992. End of the 'Uniramia' taxon. *Nature* 359 : 477-478.
- 115 - Erwin D.H., 1991. Metazoan phylogeny and the cambrian radiation. *TREE* 6 : 131-134.
- 116 - Robison R.A., 1990. Earliest-known uniramous arthropod. *Nature* 343 : 163-164.
- 117 - Kristensen N.P., 1981. Phylogeny of insect orders. *Ann. Rev. Entomol.* 26 : 135-157.
- 118 - Kukalová-Peck J., 1987. New carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the Hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.* 65 : 2327-2345.
- 119 - Anonyme, 1989. Geographic distribution of arthropod-borne diseases and their principal vectors. World Health Organization. 134 p.
- 120 - Anonyme, 1993. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 1993. Collection FAO : Agriculture n°26. FAO Rome éd.
- 121 - Anonyme, 1994. Rapport et perspectives sur les produits 1993-94. Collection FAO : Développement économique et social n°52. FAO Rome éd.
- 122 - Colliot F. & L. Le Roux de Bretagne, 1993. Lutte contre les ravageurs - Evolution du marché mondial des produits. C.R. 3<sup>ème</sup> Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Montpellier, Décembre 1993. ANPP éd.: 1-9.
- 123 - Bergé J.B., 1993. Développements attendus de la connaissance des mécanismes de résistance des insectes aux insecticides. C.R. 3<sup>ème</sup> Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Montpellier, Décembre 1993. ANPP éd.: 1453-1460.
- 124 - French-Constant R.H., Rocheleau T.A., Steichen J.C. & A.E. Chalmers, 1993. A point mutation in a *Drosophila* GABA receptor confers insecticide resistance. *Nature* 363 : 449-451.
- 125 - Cauquil J., 1993. Maladies et ravageurs du cotonnier en Afrique au sud du Sahara. CIRAD-CA et CFDT ed. 92p.
- 126 - Gay P., 1993. Génie génétique et lutte contre les ravageurs du maïs, intégrer la solution dans la plante. C.R. 3<sup>ème</sup> Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Montpellier, Décembre 1993. ANPP éd.: 1481-1488.
- 127 - Burnell A.M., 1994. Molecular genetics of entomopathogenic nematodes. Proceedings VIth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control. Montpellier, August-September 1994. Society of Invertebrate Pathology ed.: 23-27
- 128 - Knight P., Nicholson M., Crickmore N., Van Rie J. & D. Ellar, 1994. Purification, cloning and characterisation of a *Bacillus thuringiensis* delta-endotoxin receptor. Proceedings VIth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control. Montpellier, August-September 1994. Society of Invertebrate Pathology ed.: 185-189.
- 129 - St. Leger R.J., 1994. Mycoinsecticides : An opportunity for genetic engineering. Proceedings VIth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control. Montpellier, August-September 1994. Society of Invertebrate Pathology ed.: 299-304.
- 130 - Bidochka M.T., 1994. Characterization of entomopathogenic fungi using molecular techniques. Proceedings VIth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control. Montpellier, August-September 1994. Society of Invertebrate Pathology ed.: 305-310.
- 131 - Riba G., Couteaudier Y., Maurer P. & C. Neuvéglise, 1994. Molecular methods offer a new challenge for fungal bioinsecticides. Proceedings VIth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control. Montpellier, August-September 1994. Society of Invertebrate Pathology ed.: 16-22.
- 132 - Jones K.A., 1994. Registration and use of microbial insecticides in developing countries. Proceedings VIth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control. Montpellier, August-September 1994. Society of Invertebrate Pathology ed.: 82-87.

- 133 - Telford M.J. & R.H. Thomas, 1995. Demise of the Atelocerata. *Nature* 376: 123-124.
- 134 - Boore J.L., Collins T.M., Stanton D., Daehler L.L. & W.M. Brown, 1995. Deducing the pattern of arthropod phylogeny from mitochondrial DNA rearrangements. *Nature* 376: 163-165.
- 135 - Friedrich M. & D. Tautz, 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature* 376: 165-167.
- 136 - Kristensen N.P., 1991. Phylogeny of extant Hexapods, in *The insects of Australia, A textbook for students and research workers*, 2nd ed., I.D. Nauman ed. CSIRO-Melbourne U. Press : 125-140.
- 137 - Kukulová-Peck J., 1991. Fossil history and the evolution of Hexapod structures, in *The insects of Australia, A textbook for students and research workers*, 2nd ed., I.D. Nauman ed. CSIRO-Melbourne U. Press : 141-179.
- 138 - Kingsolver J.G. & M.A.R. Koehl, 1994. Selective factors in the evolution of insect wings. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 425-51.
- 139 - Wootton R.J., 1981. Palaeozoic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 319-344.
- 140 - Anonyme, 1994. La lutte contre les maladies tropicales. OMS, Division de la lutte contre les maladies tropicales, CTD. Genève. 62 p.
- 141 - Silvy C., 1995. Quantifions le phytosanitaire II. *Courrier de l'Environnement de l'INRA* n°25. Sous presse.
- 142 - Tabashnik B.E., 1994. Evolution of resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 47-79.
- 143 - Carde R.T. & A.K. Minks, 1995. Control of moth pests by mating disruption: Successes and Constraints. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 559-85.
- 144 - Ramalho F.S., 1994. Cotton pest management: Part 4. A Brazilian perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 563-78.
- 145 - Greathead D.J., 1995. Benefits and risks of classical biological control. In *Biological control: Benefits and risks*, H.M.T. Hokkanen & J.M. Lynch ed., Cambridge U.P./OECD-OCDE: 53-63.
- 146 - Debach P. & D. Rosen, 1991. *Biological control by natural enemies*. 2nd ed. Cambridge U.P. 440 p.
- 147 - Waage J., 1995. The use of exotic organisms as biopesticides: some issues, in *Biological control: Benefits and risks*, H.M.T. Hokkanen & J.M. Lynch ed., Cambridge U.P./OECD-OCDE: 93-100.
- 148 - Mannion A.M., 1995. Agriculture, environment and biotechnology. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 53: 31-45.
- 149 - Cunningham J.C., 1995. Baculoviruses as biological insecticides, in *Novel approaches to integrated pest management*, R. Reuveni ed., Lewis/CRC Press publ.: 261-284.
- 150 - Zechendorf B., 1995. Biopesticides as integrated pest management strategy in agriculture, in *Novel approaches to integrated pest management*, R. Reuveni ed., Lewis/CRC Press publ.: 232-253.
- 151 - Mauchamp B. & C. Royer, 1993. Acquisitions récentes sur les modes d'action des insecticides. C.R. 3<sup>ème</sup> Conf. Int. sur les ravageurs en agriculture. Montpellier, Décembre 1993. ANPP éd. : 53-62.
- 152 - Crampton J.M., Galler R., Sinden R.E. & A. Crisanti, 1993. La lutte génétique contre les moustiques. *La recherche* 24 (259): 1219-1227.
- 153 - Sauvion N., Bonade-Bottino M., Jouanin L. & Y Rahbe, 1995. Les plantes transgéniques résistantes aux insectes. *INFO-Zoo, Bulletin d'information des zoologistes de l'INRA*, 10: 3-13.
- 154 - May R.M., 1993. Resisting resistance. *Nature* 361: 593-594.
- 155 - Sanchis V., Chaufaux J. & D. Lereclus, 1995. Utilisation de *Bacillus thuringiensis* en protection des cultures et résistance des insectes. *Cahiers Agricultures* 4. Sous presse.

# INDEX

## A

abeilles.....	37
acétylcholinestérase.....	68
Acrididae.....	9
Acronictinae.....	79
Afrique.....	37; 40; 43; 45; 47; 60; 86
Afrique du Nord.....	53
Afrique du Sud.....	37
Afrique Sub-Saharienne.....	45; 46; 53
Agromyzidae.....	65
Aleyrodidae.....	48
Allemagne.....	90
Alticinae.....	78
Amérique Centrale.....	77
Amérique du Sud.....	43; 77; 86
Amérique Latine.....	37; 42; 43; 45; 47; 53
<b>amétaboles</b> .....	11
amplification.....	69
Angiospermes.....	24
Annélides.....	17
Anoploures.....	32
Anthocorides.....	32
Antilles françaises.....	66
Aphelinidae.....	36
Aphides.....	10
Aphididae.....	48
Aphidoidea.....	9; 74
<b>apomorphes</b> .....	16
Aptérygotes.....	11
Arabie Séoudite.....	88
arbovirose.....	34
Archeognatha.....	7; 23
Argentine.....	43
ARN ribosomiaux.....	18; 22
Arthropoda.....	6
<b>ARTHROPODE</b> .....	15
Arthropodes.....	17; 19; 22; 25
arthropodisation.....	17
Asie.....	37; 40; 47; 99
<b>Atelocerata</b> .....	19; 22
Australie.....	67
auxiliaires.....	83; 85

## B

<i>B. t.</i> .....	71; 89; 96; 98
<i>Bacillus sphaericus</i> .....	71
<i>Bacillus thuringiensis</i> .....	54; 56; 70; 83; 88; 91; 92
bactéries.....	74; 79
baculovirus.....	72; 95; 98
Bangladesh.....	42
<i>Beauveria</i> .....	94
Bénin.....	77; 80
benzoylphénylurées.....	56
biopesticide.....	89; 98
Botswana.....	37
Braconidae.....	36
Brésil.....	50; 54; 64; 98
Bruchidae.....	60
Burkina Faso.....	77
Burundi.....	44

## C

cacao.....	41; 44; 45; 46; 55
café.....	41; 44; 45; 46; 55
Calliphoridae.....	35
Cambrien.....	18; 20
Cambrien moyen.....	19
<i>Cambropodus gracilis</i> .....	19
Cameroun.....	77; 83
Camphènes chlorés.....	56
Canada.....	47; 92
caoutchouc.....	41; 55
Carabides.....	32
Caraïbes.....	42; 43
carbamates.....	54; 56; 68; 69
Carbonifère.....	23; 28
Cecidomyiidae.....	9
CEE.....	41; 53; 57
Cerambycidae.....	60; 66
Cercopidae.....	48
cestodes.....	33
Chalcididae.....	36
champignons.....	74; 79; 94; 98
chéllicèrifformes.....	18
Chili.....	86
Chine.....	55; 90; 92; 94; 98
Chironomide.....	13
Chrysomelidae.....	62
Chrysopes.....	32
Cicadellidae.....	48; 62; 78
Cicadoidea.....	74
cigales.....	37
Cimicidae.....	33
CIRAD.....	103
<b>clade</b> .....	16
cladisme.....	16
<b>cladogrammes</b> .....	16
Clérides.....	32
CNRS.....	103
Coccinellidae.....	32
Coccinellides.....	32
cochenille du manioc.....	41
cœlome.....	17
Coleoptera.....	11
Coléoptères.....	29; 30; 32; 48; 78; 88; 92; 95
Collembola.....	21
Collemboles.....	20; 21
Colombie.....	43
confusion sexuelle.....	81; 96
connectifs péri-œsophagiens.....	8
<b>convergence</b> .....	15
<i>corpora allata</i> .....	10; 12
<i>corpora cardiaca</i> .....	8
Côte d'Ivoire.....	44; 45; 46; 49; 77
coton.....	41; 44; 46; 55
Crétacé inférieur.....	24
Crétacé moyen.....	24
cristal.....	91
Crustacea.....	19
Crustacés.....	18
Cryptogames.....	30

Culicidae .....	32; 33
culture cotonnière .....	46
cuticule .....	12
Cyclodiènes .....	56
Cynipidae .....	9
cytochrome P450 .....	70

## D

Darwin .....	26
DDT .....	56; 66; 73
<b>DÉGÂTS</b> .....	48
Delphacidae .....	48
delta-endotoxines .....	91; 92
dengue .....	33
<b>Deutérostomes</b> .....	17
Dévonien .....	23; 28
Dévonien inférieur .....	20; 21
diapause .....	12
Dictyoptera .....	11
Dictyoptères .....	32
Diplura .....	21; 22
Diplurata .....	21
Diptères .....	10; 30; 32; 33; 35; 36; 88; 92

## E

ecdysone .....	12
ecdystéroïdes .....	56
Echiurus .....	17
Ectognatha .....	21
ectoparasites .....	35
Ediacarien .....	16
Egypte .....	42; 67
Ellipura .....	22
Ellipurata .....	21
Embioptera .....	29
encéphalite japonaise .....	33; 35
Encyrtidae .....	36; 86
Enthognatha .....	21
Entognathes .....	21; 23
entomopathogènes .....	83
entomophages .....	83
Ephemerida .....	11
Ephemeroptera .....	28
Ephéméroptères .....	23
Espagne .....	54; 86
estérases .....	68

## É

États-Unis .....	47; 52; 57; 60; 64; 67; 71; 77; 90; 97
------------------	--

## E

<b>Eucaryotes</b> .....	16
<b>Eucœlomates</b> .....	17
Eulophidae .....	36; 88
<b>Eumetazoa</b> .....	17
<b>Euthycarcinoidea</b> .....	20; 21
ex URSS .....	92; 94
exites .....	25
exuviation .....	12

## F

facteur assistant de la transmission .....	75
--	----

facteurs climatiques .....	14
FAO .....	42; 43; 89
Fidji .....	88
fièvre jaune .....	33
filaires .....	33
filarioses .....	33
fongicides .....	52; 53; 54
forêts .....	92
fourmis .....	32; 37
France .....	54; 55; 62; 65; 86; 90; 96

## G

ganglion sous-œsophagien .....	8
Gasterophilidae .....	35
Gelechiidae .....	49; 79
génie génétique .....	92
<i>genitalia</i> .....	8; 9; 10
glandes prothoraciques .....	12
Glossines .....	10
glutathion S-transférase .....	69
Gracillariidae .....	78
Grande-Bretagne .....	63
granulose .....	95
guêpes .....	32; 37
Guinée Équatoriale .....	44

## H

Hawaii .....	66; 71
HCH .....	56
Heliothiinae .....	79
<b>hémimétaboles</b> .....	11
Hemiptera .....	13
Hémiptères .....	32; 88
hémocœle .....	17
hémolymphe .....	8
herbicides .....	52; 53; 54
hétérogonie .....	9
<b>hétérométaboles</b> .....	11
Heteroptera .....	11
Hétéroptères .....	10; 33; 48; 78
Heterorhabditidae .....	91
Hexapoda .....	6; 28
Hexapode .....	20; 21
<b>HEXAPODES</b> .....	20; 21; 22
Hippoboscidae .....	35
Holométaboles .....	29
<b>holométaboles</b> .....	11
<b>homologie</b> .....	15
<b>homoplasie</b> .....	15
Homoptères .....	48; 74; 78
hormone juvénile .....	12
hormone prothoracotrope .....	12
host races .....	31; 60
host-associated sibling species .....	31
Hyblaeidae .....	14
hybridizing sibling species .....	31
Hymenoptera .....	11
Hyménoptères .....	30; 36; 37; 88; 95
Hyménoptères .....	32
hyperparasitisme .....	36

## I

Ichneumonidae.....	36	Eriesthis.....	78
IITA.....	86	Erinyis ello (L.).....	62
Inde.....	54; 55; 98	Frankliniella.....	78
Indonésie.....	99	Frankliniella occidentalis (Pergande).....	66
INRA.....	86; 101; 103; 104	Frankliniella spp.....	78
Insectes.....	23	Gonimbrasia belina W.....	37
Acrocercops bifasciata Wlsm.....	78	Gonocephalum.....	78
Acromyrmex octospinosus (Reich.).....	65	Haemagogus.....	34
Aedes.....	34; 67	Heliothis.....	78; 81
Aedes aegypti.....	34	Heliothis amaricana.....	40
Agrotis.....	78	Heliothis armigera (Hüb.).....	67; 79; 83; 95
Agrotis ipsilon (Hfn.).....	78	Heliothis virescens (F.).....	67; 71; 95
Aleurothrix floccosus (Mask.).....	86	Heliothis zea (Boddie).....	49
Anomis flava (F.).....	49	Helopelthis.....	78
Anopheles.....	34; 67	Helopelthis schoudeteni Reuter.....	78
Anopheles gambiae.....	34	Henosepilachna sparsa (Herbst).....	88
Anopheles maculipennis.....	34	Henosepilachna vigintioctopunctata F.....	88
Anthonomus grandis Boh.....	64	Hoplochelus marginalis Fair.....	94
Anticarsia gemmatalis (Hb.).....	62	Hyblaea puera.....	14
Aonidiella aurantii (Mask.).....	88	Hylesia.....	31
Aonidiella orientalis (Newst.).....	88	Hyphantria cunea Drury.....	65
Aphis fabae Scop.....	32	Hypothenemus hampei (Ferr.).....	65
Aphis gossypii (Glov.).....	68; 70; 78; 82	<i>Icerya purchasi</i> Mask.....	85
Aphytis riyadhi De Bach.....	88	Iphisomus.....	78
Bemisia tabaci (Genn.).....	62; 67; 78; 81; 82	Leptinotarsa decemlineata (Say).....	64; 88
Brachytrupes membranaceus (Drury).....	78	Leucoptera scitella Zell.....	64
Brevicoryne brassicae (L.).....	13	Levuana iridescens Bak.....	88
Bruchus rufenianus Boh.....	63	Liriomyza.....	66; 67
Bucculatrix thurberiella Busck.....	78	Liriomyza huidobrensis (Blanchard).....	66
Cales noacki.....	86	Liriomyza orbona (Meigen).....	63
Calidea.....	79	Liriomyza trifolii (Burgess).....	65; 67
Campylomma.....	78	Lobesia bicinctana Duponchel.....	64
Catalalus.....	78	Lygus.....	78
Cerotoma ruficornis.....	62	Lymantria dispar L.....	52
Cnephasia communana H-S.....	64	Maliarpha separatella Rag.....	49
Coccinella septempunctata L.....	32	Mamestra brassicae (L.).....	83; 95
Cochliomyia hominivorax.....	36	Melolontha melolontha L.....	63
Coleotichus.....	89	Mocis latipes (Guenée).....	62
Corythucha ciliata Say.....	65	Myzus persicae (Sulz.).....	13; 67; 69; 70
Cosmophila flava (F.).....	78	Neocleonus.....	78
Cryptophlebia leucotreta (Meyr.).....	49; 79; 83	Nezara.....	79
Culex.....	67	Nezara viridula (L.).....	79
Culex pipiens L.....	69; 70	Nezara viridula (L.).....	89
Culex tritaeniorhynchus.....	35	Nilaparvata lugens (Stal.).....	59
Cydia pomonella (L.).....	85; 95	Oebalus poecilus Dallas.....	13
Cydia splendana.....	90	Oechalia.....	89
Dalbulus maidis.....	62	Opomyza florum (Fab.).....	63
Delia coarctata Fall.....	63	Ostrinia nubilalis (Hüb.).....	64; 90; 94
Diparopsis.....	79	Oxycarenus spp.....	79
Diparopsis castanea Hmps.....	79	Pachnoda.....	78
Diparopsis watersi (Rothschild).....	79; 83	Panstrongylus.....	33
Dociostaurus maroccanus (Thnb.).....	13	Parectopa robuniellea (Clemens).....	66
Dysdercus.....	79; 81	Pectinophora gossypiella (Saund.).....	49; 79; 81; 83
Dysdercus fasciatus Sign.....	79	Pediculus.....	33
Dysdercus voelkeri Sch.....	79	Pediculus h. humanus.....	33
Earias.....	79; 83	Pediobius foveolatus (Crawford).....	88
Earias Biplaga Wlk.....	79	Phalena gossypion.....	40
Earias insulana (Boisd.).....	79	Phenacoccus manihoti.....	64; 86; 87
Empoasca spp.....	78	Phoracantha semipunctata F.....	66
Epidinocarsis lopezi.....	86	Phthirus.....	33
Epilachna varivestris Muls.....	88	Phthorimaea operculella (Zeller).....	61; 72; 95
		Plodia interpunctella (Hüb.).....	71
		Plutella xylostella (L.).....	61; 65; 67; 71; 95

Podagrica spp.	78
Protenthes punctipennis	13
Rhagoletis pomonella (Walsh)	60
Rhodnius	33
Rhopalosiphum padi L.	75
Rodolia cardinalis Muls.	85
Scaphoïdus titanus Ball.	63
Schistocerca gregaria (Forsk.)	52
Simulium	34
Simulium damnosum	34
Simulium neavei	34
Sogatodes spp.	62
Sphenoptera	78
Spodoptera	78; 81
Spodoptera exigua (Hübner)	62; 78; 95; 99
Spodoptera frugiperda (J.E. Smith)	13; 61; 62
Spodoptera littoralis (Boisd.)	67; 78
Syagrus	78
Sylepta derogata (F.)	78; 83
Tenebrio molitor L.	88
Thaumetopoea pithyocampa Schiff.	31
Thrips	78
Thrips palmi	66
Thrips tabaci Lind.	63; 78
Triatoma	33
Viteus vitifoliae	64
Xanthodes spp.	78
Xenopsylla	33
Zonocerus variegatus L.	78
Zophosis	78
insecticides	52; 53; 54; 68; 80
IRAC	72; 73; 74
Italie	54
<b>J</b>	
Japon	66
Jurassique	24
<b>L</b>	
Lepidoptera	11
Lépidoptères	31; 37; 48; 59; 60; 78; 88; 92; 95
Lobopodia	17
LUTTE BIOLOGIQUE	85; 102
Lutte biologique classique	86; 87
lutte chimique	101
lutte étagée ciblée	83
LUTTE INTÉGRÉE	96; 98; 101
Lygaeidae	79
<b>M</b>	
Madagascar	44; 77; 80
maladie de Chagas	33
Malaisie	71; 98
Malawi	44
Mali	77
Mallophages	32
Malvacées	79
Mandibulata	19
MARCHÉS PHYTOSANITAIRES	52
mécanismes de résistance	68
méroïstique	9
mésentéron	8
Mésozoïque	24

métaboles	11
métamorphose	11; 28
Métazoaires	16
Mexique	38; 90
Millipède	20
Miridae	78
Mirides	32
Mollusques	17
monooxygénases	69
monophylétique	32
monophylie	16
Monoures	23
mue	12
Muscidae	35
mutation	69
Mymaridae	36
Myriapode	20
Myriapodes	18; 19; 20; 21; 22
<b>N</b>	
Nabides	32
nématodes	89
nématodes entomopathogènes	91
Némertes	17
Neoptera	28
Neuroptères	32
nicotine	55
Noctuidae	60; 79
Nouvelle-Calédonie	66
nouvelles associations	87; 88; 89
NPV	95; 99
Nycteribiidae	35
<b>O</b>	
Odonata	11; 28
Odonates	28; 32
OEPP	65
Oestridae	35
OILB	85
ommatidie	22
OMS	74
Onychophores	17; 18; 19
Ordovicien	21
organismes génétiquement modifiés	93
organophosphorés	54; 56; 69; 80
ORSTOM	101; 102; 104
Orthoptera	11
Orthoptères	61; 78
Ouganda	44; 46
ovaire	9
ovariole	9
<b>P</b>	
pædomorphose	20
Palaeoptera	29
Paléodictyoptères	23
Paleodictyopteroidea	24
Paleoptera	28
Paléoptères	23; 25
Paléozoïque	18; 19; 24; 25
paludisme	33
panoïstique	9
Paraguay	43

Parainsecta	21
<b>parallélisme</b>	15
Paraneoptera	29
<i>parasites</i>	32
<b>parcimonie</b>	16
<i>pars intercerebralis</i>	8; 10
parthénogenèse arrhénotoque	9
parthénogenèse théliotoque	9
<b>paurométaboles</b>	11
Pays-Bas	57
PED42; 45; 46; 47; 53; 55; 56; 57; 58; 86; 99; 101	
Pediculidae	32
Pentatomidae	13; 62; 79
Pentatomides	32
Permien	23; 24
peste	33
Phanérogames	30
phéromones	10
Philippines	55; 66; 71; 99
phylum Arthropoda	15; 17
phytonomas	74
<i>phytophages</i>	30
Plante	
arachide	55; 60
betterave	53; 54
blé	51; 53
céréales	54
cocotier	88
colza	53; 54
cotonnier	51; 53; 60; 66; 77; 84
figus	31
fougères	30
jute	41
maïs	40; 51; 53; 92
manioc	40
niébé	66
orge	51
palétuvier	14
pomme de terre	92
riz	40; 50; 53; 59; 92
robinier faux acacia	66
sésame	66
soja	53; 66
tabac	44; 66; 92
thé	44; 45; 55
tomate	92
tournesol	53; 54; 66
vigne	54
plantes transgéniques	71; 93
<i>Plasmodium</i>	32
Plecoptera	11
<b>plésiomorphes</b>	16
Pogonophores	17
Polyneoptera	29
polyphagie	60
polytrophique	9
pommier	60
populations allochroniques	30
populations allopatriques	30
Précambrien	16; 19
<i>prédateurs</i>	32
<b>Procaryotes</b>	16
Proche-Orient	43; 45; 53

proctodeum	8
protéine	68; 69
proto-ailes	26; 27
Protodonates	23
Protopterygotes	26
<b>Protostomes</b>	17
Protostomes	17
<b>Protozoaires</b>	16
Protura	21
Pterygota	21
Pterygotes	25
ptérygotes	21; 23
Pulicidae	33
pyrèthre	55
pyréthrinoides	54; 56; 69; 73; 80; 81; 95
Pyrhocoridae	79

## R

<b>RAVAGEUR</b>	59
RCA	77
récepteur GABA	69
Reduviidae	33
région néotropicale	36; 62
régulation de la transcription	70
<b>RÉSISTANCE</b>	66; 70; 71
<b>ressemblance</b>	15
Réunion	66
<b>réversion</b>	15
rickettsies	74
roténone	55

## S

<i>saprophages</i>	32
Sarcophagidae	35
Sarothripinae	79
schistes de Burgess	18
Scolytidae	60
sélection naturelle	26
Sénégal	77
Silurien	21; 23
Silurien inférieur	19
Silurien supérieur	20
<b>similitude</b>	15
Siphonaptères	33
Sipunculides	17
spéciation sympatrique	60
Staphilinides	32
<i>Steinernema feltiae</i>	89; 91
Steinemematidae	91
stigmates	25
stomodeum	8
Streblidae	35
Strepsiptères	29; 36
sucre	41
Surinam	40
<b>synapomorphie</b>	16
synapomorphies	21
Syrphes	32
Systématique	103; 104
systématique phylogénétique	16
système nerveux	68

## T

Tachinaires.....	10
Tachinidae.....	36
Tardigrades.....	17
Tchad.....	44; 77
télotrophique.....	9
Tephritidae.....	60
tergites.....	25
test ELISA.....	73; 75
testicules.....	10
Thaïlande.....	38; 71; 98
théorie diphylétique.....	18
théorie monophylétique.....	18
théorie paranotale.....	25
théorie pleurale.....	25
théorie polyphylétique.....	18; 19
Thripidae.....	66
Thysanoptères.....	48; 78
Thysanura.....	21
Togo.....	77; 83
Tortricidae.....	49; 79
toxines.....	93
trachées.....	8
<u>traitements biologiques</u> .....	89
Trias.....	24
Triatominae.....	33
Trichogrammatidae.....	36; 90

<i>Trichogrammes</i> .....	90; 91
Trilobites.....	18; 19
trilobitomorphes.....	18
tritocérébron.....	8
<i>Trypanosoma cruzi</i> .....	33
tubes de Malpighi.....	8; 20
Tungidae.....	33
typhus murin.....	33

## U

Uniramia.....	6; 18; 19; 20; 21
Uruguay.....	43

## V

<b>VECTION ENTOMOPHILE</b> .....	74
Vertébrés.....	35
Vestimentifères.....	17
virus.....	74; 83; 95

## X

<i>Xenorhabdus</i> .....	91
--------------------------	----

## Z

Zambie.....	37
Zimbabwe.....	37
Zygaenidae.....	78; 88
Zygentoma.....	7; 23

**DEA PHYSIOLOGIE DES INVERTÉBRÉS**

# **LES INSECTES**

## **PRÉSENTATION GÉNÉRALE IMPORTANCE ÉCONOMIQUE DANS LE DOMAINE AGRICOLE**

par

**J.F. SILVAIN**  
Chargé de Recherches en Entomologie  
à l'ORSTOM

CNRS, Populations, Génétique et Evolution  
91198 Gif-sur-Yvette

**2. FIGURES ET TABLEAUX**

octobre 1995

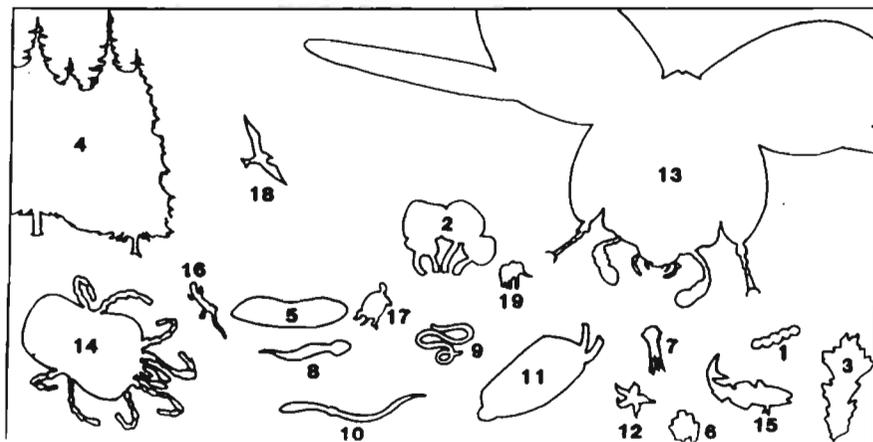
## PLAN DE L'EXPOSÉ

<b>Introduction générale</b> .....	p.4
<b>1- PRÉSENTATION DE QUELQUES ASPECTS DU MONDE DES INSECTES</b> .....	p.5
1.1.- POSITION SYSTÉMATIQUE ET CLASSIFICATION .....	p.6
1.2.- CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES INSECTES .....	p.7
1.2.1. Morphologie.....	p.7
1.2.2. Anatomie générale.....	p.8
1.2.3. La reproduction chez les insectes.....	p.9
1.2.3.1. Anatomie des organes génitaux.	
1.2.3.2. Rapprochement des sexes, fécondation et oviposition.	
1.2.3.3. Régulation de l'activité reproductrice.	
1.2.4. Le développement des insectes.....	p.11
1.2.4.1. Les grands types de développements post-embryonnaires.	
1.2.4.2. La mue.	
1.2.4.3. La vitesse de développement.	
1.2.5. Le potentiel de reproduction et les facteurs de régulation des populations d'insectes.....	p.13
1.3.- ORIGINE ET ÉVOLUTION DES INSECTES .....	p.15
1.3.1. Origine et phylogénie des Arthropodes .....	p.15
1.3.1.1. Quelques concepts de la systématique phylogénétique.	
1.3.1.2. L'origine des Arthropodes.	
1.3.1.3. La phylogénie des Arthropodes.	
1.3.2. Origine et phylogénie des Atelocerata .....	p.19
1.3.3. Origine et phylogénie des Hexapodes .....	p.20
1.3.4. Evolution et phylogénie des Insectes .....	p.23
1.3.4.1. L'apport des fossiles.	
1.3.4.2. L'apparition et l'évolution des structures alaires.	
1.3.4.3. L'apparition et l'évolution de la métamorphose.	
1.3.4.4. La phylogénie des insectes actuels.	
1.4.- LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET LA RELATION AVEC L'HOMME .....	p.30
1.5. UN AUTRE TYPE DE RELATIONS AVEC L'HOMME : L'INSECTE EN TANT QU'ALIMENT .....	p.37
<b>2- L'IMPORTANCE AGRONOMIQUE DES INSECTES LES PROBLÈMES POSÉS PAR LES INSECTES RAVAGEURS DES CULTURES DANS LES RÉGIONS TROPICALES ET ÉQUATORIALES; COMPARAISONS AVEC LES PROBLÈMES RENCONTRÉS DANS LES RÉGIONS TEMPÉRÉES</b>	
Introduction .....	p.40

2.1.- LES CULTURES TROPICALES ET LEUR IMPORTANCE POUR L'ÉCONOMIE DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT. COMPARAISON AVEC LA SITUATION OBSERVÉE DANS LES PAYS TEMPÉRÉS.....	p.42
2.1.1. Les cultures tropicales.....	p.42
2.1.2. L'importance des cultures tropicales dans l'économie des pays en développement.....	p.42
2.1.3. La contribution de la science et de la technologie au développement agricole.....	p.46
2.2.- LES DÉGÂTS DUS AUX INSECTES, LEURS COÛTS DIRECTS ET INDIRECTS.....	p.48
2.2.1. Nature des dégâts d'insectes.....	p.48
2.2.2. Incidence sur la production agricole : l'estimation des pertes de récolte.....	p.49
2.2.3. Estimation du coût de la lutte contre les insectes au travers de l'analyse des marchés phytosanitaires.....	p.52
2.3.- LES INSECTES DÉPRÉDATEURS DES CULTURES.....	p.59
2.3.1. La notion de ravageur.....	p.59
2.3.2. Classification des ravageurs.....	p.61
2.3.3. Quelques exemples d'insectes ravageurs des cultures.....	p.63
2.3.3.1. Cas d'un pays tempéré tel que la France.	
2.3.3.2. Cas des régions tropicales.	
2.3.4. Les introductions accidentelles de ravageurs.....	p.64
2.3.5. La résistance aux insecticides.....	p.66
2.3.5.1. Mode d'action des insecticides et mécanismes de résistance.	
2.3.5.2. La résistance aux bio-insecticides	
2.3.5.3. La gestion des phénomènes de résistance	
2.3.6. L'importance de la vexion entomophile.....	p.74
2.4.- L'EXEMPLE DE LA CULTURE DU COTONNIER EN AFRIQUE : RAVAGEURS ET MÉTHODES DE LUTTE .....	p.77
2.4.1. Introduction.....	p.77
2.4.2. Les insectes déprédateurs du cotonnier.....	p.77
2.4.2.1. Déprédateurs des semis, plantules, tiges et racines.	
2.4.2.2. Déprédateurs des feuilles.	
2.4.2.3. Les déprédateurs des organes florifères et des capsules.	
2.4.3. La lutte contre les ravageurs du cotonnier.....	p.80
2.4.3.1. Historique.	
2.4.3.2. Situation actuelle.	
2.4.3.3. Les problèmes rencontrés et les solutions envisageables: les nouvelles orientations de la lutte.	
2.4.4. Conclusion.....	p.84
2.5.- LA LUTTE BIOLOGIQUE ET MICROBIOLOGIQUE ET LA LUTTE INTÉGRÉE .....	p.85
2.5.1. Les stratégies d'utilisation des auxiliaires .....	p.85
2.5.1.1. La gestion des auxiliaires existants.	
2.5.1.2. L'acclimatation d'auxiliaires exotiques.	
2.5.1.3. Les traitements biologiques.	
2.5.2. Le concept de lutte intégrée .....	p.96
2.5.3. La lutte intégrée dans les pays en développement .....	p.98

2.6.- L'AVENIR DES RECHERCHES EN ENTOMOLOGIE AGRICOLE ....	p.101
BIBLIOGRAPHIE .....	p.106
INDEX.....	p.112

# **1- PRÉSENTATION DE QUELQUES ASPECTS DU MONDE DES INSECTES**



Size of individual organisms represents number of described species in major taxon.  
 Unit Area:  $\square$  = approximately 1,000 described species. *d'Après Wheeler, 1990*

FIGURE 0

Taxon		No. of Described Species
1	Monera (Bacteria, Blue-green Algae)	4,760
2	Fungi	46,983
3	Algae	26,900
4	Plantae (Multicellular Plants)	248,428
5	Protozoa	30,800
6	Porifera (Sponges)	5,000
7	Coelenterata	9,000
8	Platyhelminthes (Flatworms)	12,200
9	Nematoda (Roundworms)	12,000
10	Annelida (Earthworms etc.)	12,000
11	Mollusca (Mollusks)	50,000
12	Echinodermata (Starfish etc.)	6,100
13	Insecta	751,000
14	Non-insect Arthropoda (Mites, Spiders, Crustaceans etc.)	123,161
15	Pisces (Fish)	19,056
16	Amphibia (Amphibians)	4,184
17	Reptilia (Reptiles)	6,300
18	Aves (Birds)	9,040
19	Mammalia (Mammals)	4,000

Source of statistics: E.O. Wilson, Ed., 1988. *Biodiversity*. Nat. Acad. Sci. Press, Washington.

## L'ABONDANCE DES ANIMAUX

Ce tableau est une estimation du nombre d'espèces connues dans différents groupes d'animaux. Les spécialistes de certains groupes estiment que les espèces connues ne représentent qu'une petite fraction des espèces réellement existantes; ceci est vrai en particulier pour les Nématodes, les Insectes et certains groupes de Chélicérates, comme les Acariens.

Protozoa (35,000)	Priapula (15)	Mollusca (50,000)
Placozoa (1)	Acanthocephala (700)	Brachiopoda (335)
Mesozoa (100)	Entoprocta (150)	Ectoprocta (4,500)
Porifera (9,000)	Loricifera (9+)	Phoronida (15)
Cnidaria (9,000)	Annelida (15,000)	Chaetognatha (100)
Ctenophora (100)	Echiura (135)	Echinodermata (7,000)
Platyhelminthes (20,000)	Sipuncula (250)	Hemichordata (85)
Nemertea (900)	Pogonophora (135)	Chordata:
Gnathostomulida (80)	Vestimentifera (8)	Urochordata (3,000)
Rotifera (1,800)	Tardigrada (400)	Cephalochordata (23)
Gastrotricha (450)	Onychophora (80)	Vertebrata (47,000)
Kinorhyncha (150)	Arthropoda:	
Nematoda (12,000)	Cheliceriformes (65,000)	
Nematomorpha (230)	Crustacea (32,000)	
	Uniramia (860,000)	

TABLEAU 1, réf. 86

1. Bilateral, triploblastic protostomes	8. Circulatory system open; dorsal heart is a muscular pump with lateral ostia for blood return
2. Body segmented, both internally and externally; segments arise by teloblastic growth	9. Gut complete, with well developed stomodeum and proctodeum
3. Most groups have a strong tendency toward regional body specialization and tagmosis	10. Nervous system annelid-like, with dorsal (supraenteric) brain (= cerebral ganglia), circumenteric (circumesophageal) connectives, and paired, ganglionated, ventral nerve cords, the latter often fused to some extent
4. Cuticle forms well developed exoskeleton, generally with thick sclerotized plates (sclerites) consisting of dorsal tergites, lateral pleurites (in most groups), and ventral sternites; the chitinous cuticle is calcified in many groups	11. Functional cilia suppressed, except in sperm of a few groups
5. Each true body segment primitively bears a pair of segmented (jointed) appendages	12. Growth by process of ecdysis (molting); with cephalic ecdysial glands
6. Usually with a pair of lateral faceted (compound) eyes and one to several simple median eyes (although this is presumably the primitive arthropod condition, compound or simple eyes, or both, may be absent in some groups)	13. Muscles striated and arranged in isolated, segmental bands
7. Coelom reduced to portions of the reproductive and excretory systems; main body cavity is an open hemocoel	14. Most are gonochoristic; with direct, indirect, or mixed development

## T. 2: CARACTÈRES DU PHYLUM ARTHROPODA (réf. 86)

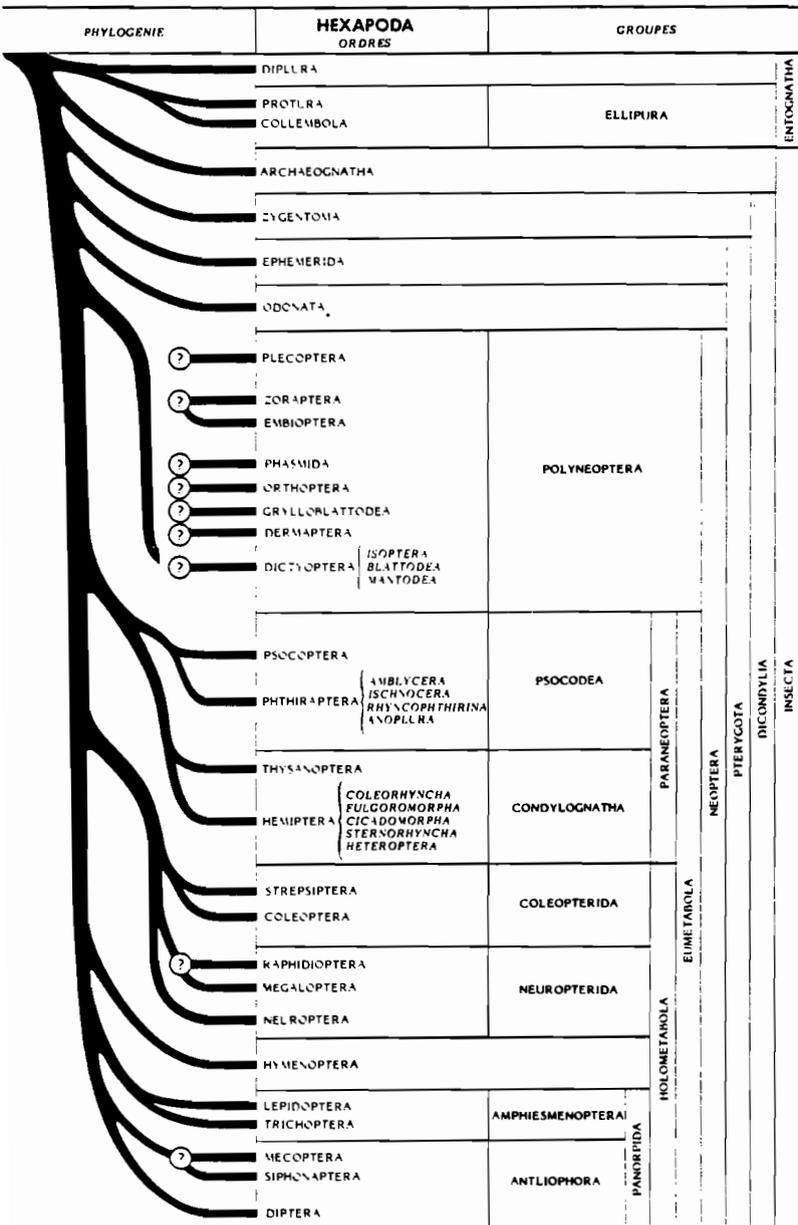
The geological time scale.			Age (Millions of years from start to present)	Major events in Earth history	
Era	Period	Epoch			
Cenozoic	Quaternary	Recent		Culmination of mountain-building, followed by erosion and minor invasions of the sea. Drake Passage opens; circumpolar circulation is established, and south polar ice cap forms (north polar ice cap forms in Pleistocene). Early warming trends reversed by middle of Tertiary to cooler and finally glacial conditions; distinct seasonality and latitudinal temperature gradients develop. Series of major glaciations in Pliocene-Pleistocene epochs alter sea levels 300-400 feet. Evolution of humans during last 5-8 million years.	
		Pleistocene	2		
	Tertiary	Pliocene	5		
		Miocene	24		
		Oligocene	38		
		Eocene	54		
Paleocene	65				
Mesozoic	Cretaceous	Late	100	Last great spread of epicontinental seas and shoreline swamps. Cool climates in late cretaceous. Angiosperm dominance begins. Extinction of archaic birds and many reptiles by the end of the period. Gondwana begins to split up.	
		Early	130		
	Jurassic		185	Climate warm and stable with little latitudinal or seasonal variation. Modern genera of many gymnosperms and advanced angiosperms appear. Reptilian diversity high in all habitats. First birds appear. Pangaea splits into northern (Laurasia) and southern (Gondwana) land masses.	
Triassic			225	Continents relatively high with few shallow seas. Climate warm; deserts extensive. Gymnosperms dominate; angiosperms first appear. Mammal-like reptiles replaced by precursors of dinosaurs; earliest true mammals appear. All continents joined as a single land mass (Pangaea).	
Paleozoic	Permian			265	Land generally higher than at any previous time. Climate cold at beginning of period but warming progressively toward Triassic. Glossopterid forests develop with decline of coal swamps. Mammal-like reptiles diverse; widespread extinction of amphibians at end of period.
	Carboniferous			355	Generally warm and humid, but some glaciation in Southern Hemisphere. Extensive coal-producing swamps with large arthropod faunas. Many specialized amphibians; first appearance of reptiles. Mountain-building produces locally arid conditions, but extensive lowland forests and swamps were beginnings of the great coal deposits. Extensive radiation of amphibians.
	Devonian			413	Land higher and climates cooler. Freshwater basins develop in addition to shallow seas. First forests appear. First winged insects. Explosive radiation of fishes, followed by disappearance of many jawless forms. Earliest tetrapods appear.
	Silurian			425	Land slowly being uplifted, but shallow seas extensive. Climate warm. Terrestrial plants radiate. Eurypterid arthropods at their maximum abundance in aquatic habitats; first terrestrial arthropods appear. First gnathostomes appear among a diverse group of marine and freshwater jawless fishes.
	Ordovician			475	Maximum recorded extent of shallow seas reached; warming of climate continues. Algae become more complex; vascular plants may have been present; a variety of large invertebrates present. Jawless fish fossils from this period widespread.
	Cambrian			550	Extensive shallow seas in equatorial regions; climate warm. Algae abundant, records of trilobites and brachiopods. First remains of vertebrates appear at the end of this period.
	Ediacaran			670	Multicelled invertebrates flourish, mostly soft-bodied creatures.
	Proterozoic (Precambrian)	Oldest definite fossils			3500
Oldest dated rocks			4000	Formation of earth and slow development of the lithosphere, hydrosphere, and atmosphere. Development of life in the hydrosphere.	
			5000		

## ÉCHELLE DES TEMPS GÉOLOGIQUES (réf 86)

Classification des Arthropoda

SUBPHYLA	CLASSES
TRILOBITA †	
CHELICERATA	MEROSTOMATA ARACHNIDA PYCNOGONIDA
CRUSTACEA	CRUSTACEA
UNIRAMIA	CHILOPODA SYMPHYLA HEXAPODA DIPLOPODA PAUROPODA
PENTASTOMIDA	PENTASTOMATA

T. 3, réf. 19



Phylogénie et classification des Hexapoda (insectes au sens large).

Tableau IV : Equivalences entre les noms d'ordres ou de termes supraordinaires dans les classifications traditionnelles et dans la classification adoptée dans le présent ouvrage.

Classification traditionnelle	Classification MINET et BOURGOIN 1986
<i>Insecta</i>	<i>Hexapoda</i>
<i>Entognatha</i>	<i>Entognatha</i>
<i>Diplura</i>	<i>Diplura</i>
<i>Protura</i>	<i>Protura</i>
<i>Collembola</i>	<i>Collembola</i>
<i>Apterygota</i>	(groupe non valide)
<i>Ectognatha</i>	<i>Insecta</i>
<i>Thysanura</i>	<i>Archaeognatha</i>
	+ <i>Zygentoma</i>
<i>Pterygota</i>	<i>Pterygota</i>
<i>Paleoptera</i>	(groupe non valide)
<i>Ephemeroptera</i> ou <i>Ephemerida</i>	<i>Ephemerida</i>
<i>Odonata</i> ou <i>Odonatoptera</i>	<i>Odonata</i>
<i>Neoptera</i>	<i>Neoptera</i>
<i>Polyneoptera</i> ou <i>Orthopteroida</i>	<i>Polyneoptera</i>
<i>Plecoptera</i>	<i>Plecoptera</i>
<i>Zoraptera</i>	<i>Zoraptera</i>
<i>Embioptera</i>	<i>Embioptera</i>
<i>Phasmida</i> ou <i>Phasmoptera</i> ou <i>Cheleutoptera</i>	<i>Phasmida</i>
<i>Orthoptera</i>	<i>Orthoptera</i>
<i>Grylloblattodea</i> ou <i>Grylloblattoptera</i>	<i>Grylloblattodea</i>
<i>Dermaptera</i>	<i>Dermaptera</i>
<i>Isoptera</i>	<i>Dictyoptera</i>
<i>Blattodea</i> ou <i>Blattoptera</i>	
<i>Mantodea</i> ou <i>Mantoptera</i>	
<i>Paraneoptera</i> ou <i>Hemipteroida</i>	<i>Paraneoptera</i>
<i>Psocoptera</i>	<i>Psocoptera</i>
<i>Mallophaga</i>	<i>Amblycera</i>
	<i>Ischnocera</i>
	<i>Rhyncophthirina</i>
<i>Anoplura</i>	
<i>Thysanoptera</i>	<i>Thysanoptera</i>
<i>Homoptera</i>	<i>Coleorrhyncha</i>
	<i>Fulgoromorpha</i>
	<i>Cicadomorpha</i>
	<i>Sternorhyncha</i>
<i>Heteroptera</i>	
<i>Holometabola</i>	<i>Holometabola</i>
<i>Strepsiptera</i>	<i>Strepsiptera</i>
<i>Coleoptera</i>	<i>Coleoptera</i>
<i>Raphidioptera</i>	<i>Raphidioptera</i>
<i>Megaloptera</i>	<i>Megaloptera</i>
<i>Neuroptera</i>	<i>Neuroptera</i>
<i>Hymenoptera</i>	<i>Hymenoptera</i>
<i>Lepidoptera</i>	<i>Lepidoptera</i>
<i>Trichoptera</i>	<i>Trichoptera</i>
<i>Mecoptera</i>	<i>Mecoptera</i>
<i>Siphonoptera</i>	<i>Siphonoptera</i>
<i>Diptera</i>	<i>Diptera</i>

Figure 1, réf. 19

CLÉ DES ORDRES D'HEXAPODA

T. 4, réf. 19

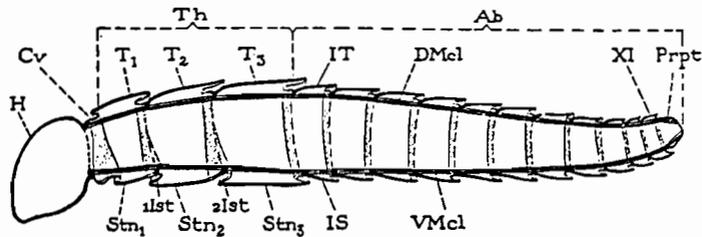


FIG. 37.—The body sections (tagmata) of an insect and their typical segmentation. Note free intersternites (1st, 2nd) in the thorax, and reversed overlapping of the thoracic sterna.

Fig. A réf. 53

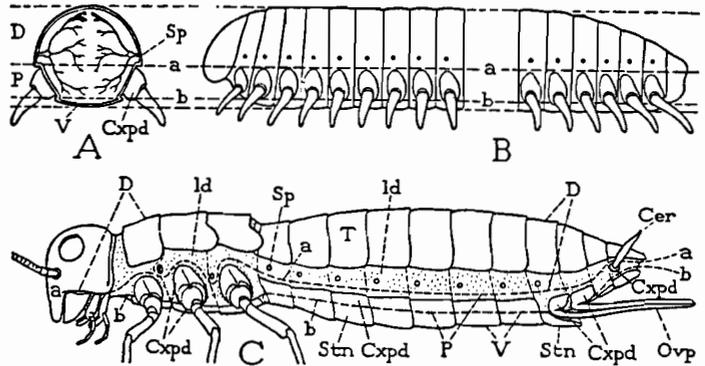
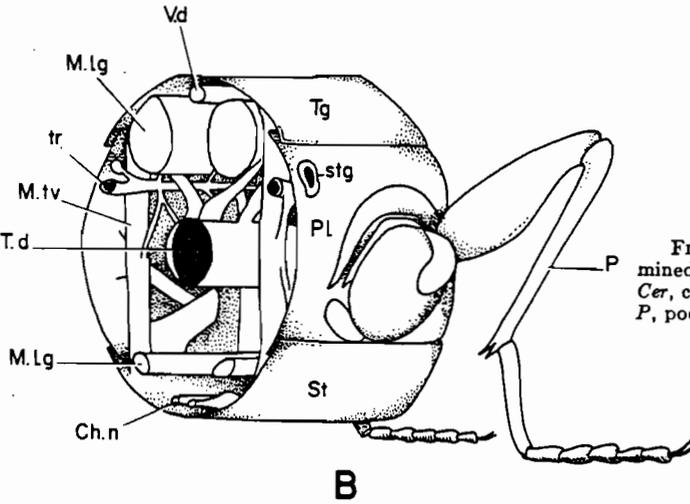


FIG. 35.—Diagrams showing the lengthwise regional divisions of an arthropod as determined by the position of the limb bases. a-a, dorso-pleural line; b-b, pleuro-ventral line; Cer, cercus; Cxpd, limb basis, or coxopodite; D, dorsum; ld, laterodorsum; Ovp, ovipositor; P, podial, or pleural, region; Sp, spiracle; Stn, sternum; T, tergum; V, venter.

Fig. B, réf. 53



B

B - Schéma d'un segment arthropodien (d'après R.M. FOX et J.W. FOX, 1964).

: : coxa ; Ch.n : chaîne nerveuse ; ch.n.l : chaîne nerveuse latérale ; gl.c : glande coxale ; M.lg : muscles longitudinaux ; M.lv.t-f : muscles levateurs du trochantéro-fémur ; M.st.c : muscles sterno-coxopodiaux ; M.tg.c : muscles tergo-coxopodiaux ; M.tg.st : muscles tergo-sternaux ; M.tv : muscles transversaux ; M.gl.c : orifice de la glande coxale ; P : patte ; Pl : pleure ; St : sternite ; stg : stigmate ; T.d : tube digestif ; M.lv.t-f : trochantéro-fémur ; Tg : tergite ; tr : trachée ; V.d : vaisseau dorsal.

Fig. C , réf 50

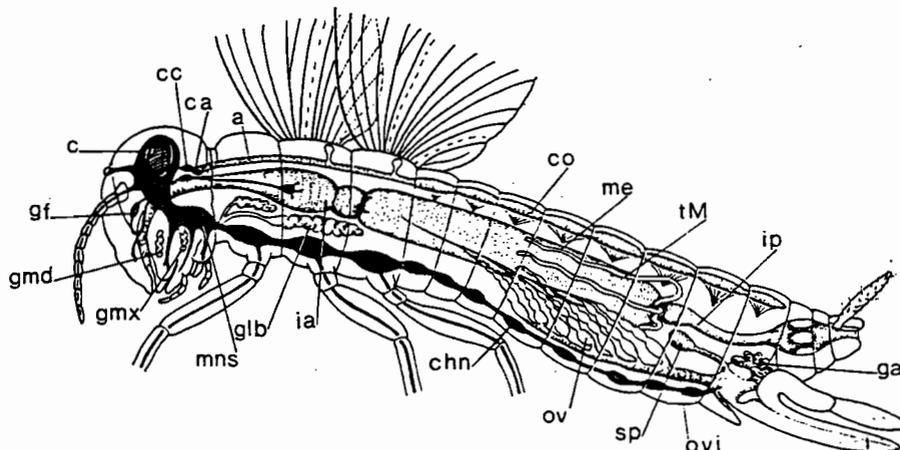


FIG. 1-1. — Plan d'organisation d'un Insecte Ptérygote femelle (d'après H. WEBER). a: aorte, c: cerveau, ca: corpus allatum, cc: corpus cardiacum, chn: chaîne nerveuse ventrale, co: coeur, ga: glande accessoire, gf: ganglion frontal, glb: glande labiale (salivaire), gmd: glande mandibulaire, gmx: glande maxillaire, ia: intestin antérieur, ip: intestin postérieur, me: mésentéron, mns: masse nerveuse sous-oesophagienne, ov: ovaire, ovi: oviducte, sp: spermatheque, tM: tube de Malpighi.

Fig. D , réf 52

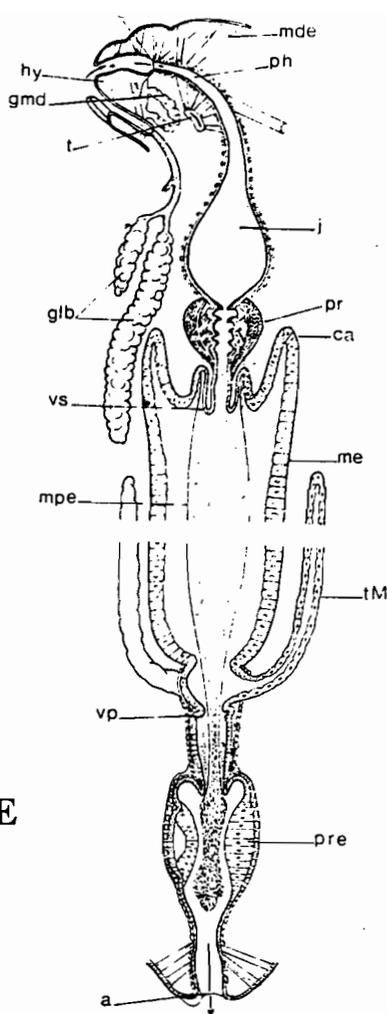


Fig. E

FIG. 9-1. — Structure fondamentale du tube digestif d'Insecte (d'après H. WEBER). a: anus, b: bouche, ca: caecum, glb, gmd: glandes labiale (salivaire) et mandibulaire, hy: hypopharynx, j: jabot, mde: muscle dilatateur extrinsèque du pharynx, me: mésentéron, mpe: membrane péritrophique, ph: pharynx, pr: proventricule, pre: papille rectale, t: tentorium, tM: tube de Malpighi, vp: valvule pylorique, vs: valvule stomodéale.

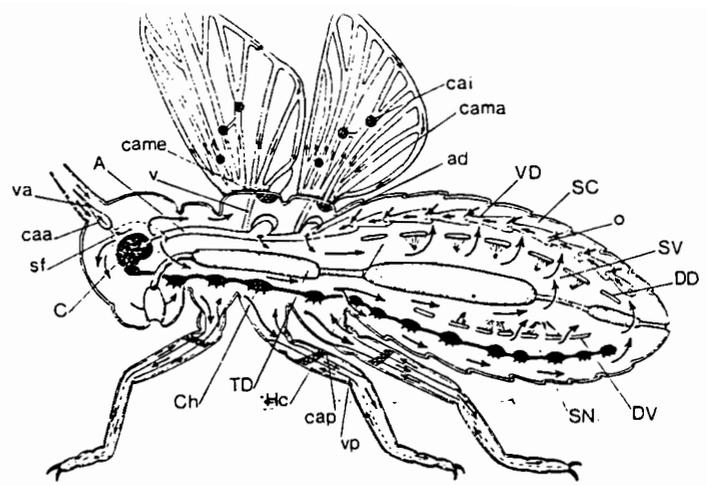


Fig. F

FIG. 7-5. — Schéma de la circulation de l'hémolymphe chez un Insecte Ptérygote (d'après J. A. HOFFMANN). A: aorte, ad: ampoule dorsale, C: cerveau, caa: coeur accessoire antennaire, cai: coeur accessoire intra-alaire, cama: coeur accessoire métatergal, came: coeur accessoire mésotergal, cap: coeur accessoire des pattes, Ch: chaîne nerveuse, DD: diaphragme dorsal, DV: diaphragme ventral, Hc: hémocoèle, o: ostiole, SC: sinus péricardique, sf: sinus frontal, SN: sinus péri-neural, SV: sinus péricardique, TD: tube digestif, v: vaisseau non contractile reliant l'aorte au coeur accessoire mésotergal et/ou métatergal, va: vaisseau antennaire, VD: vaisseau dorsal (partie cardiaque), vp: vaisseau non contractile intrafémoral.

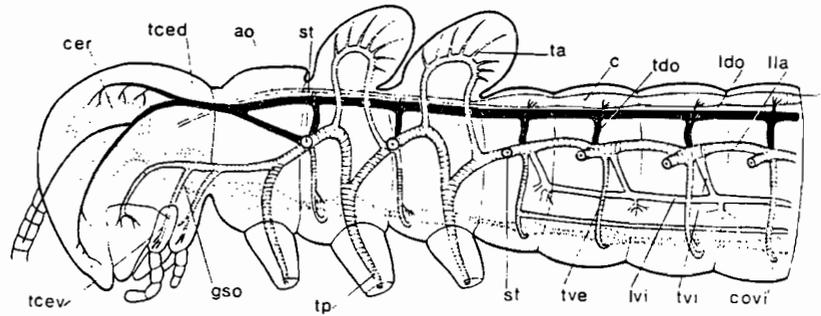


FIG. 8-2. — Système trachéen d'Insecte (d'après H. WEBER). ao: aorte, c: coeur, cer: cerveau, covi: connexion viscérale, gso: ganglion sous-oesophagien, ldo, lla, lvi: troncs trachéens longitudinal dorsal, latéral et viscéral, s: stigmate, ta: trachée de l'aile, tced, tcev: trachées céphaliques dorsale et ventrale, tdo, tp, tve, tvi: trachées dorsale, de la patte, ventrale et viscérale.

Fig. G

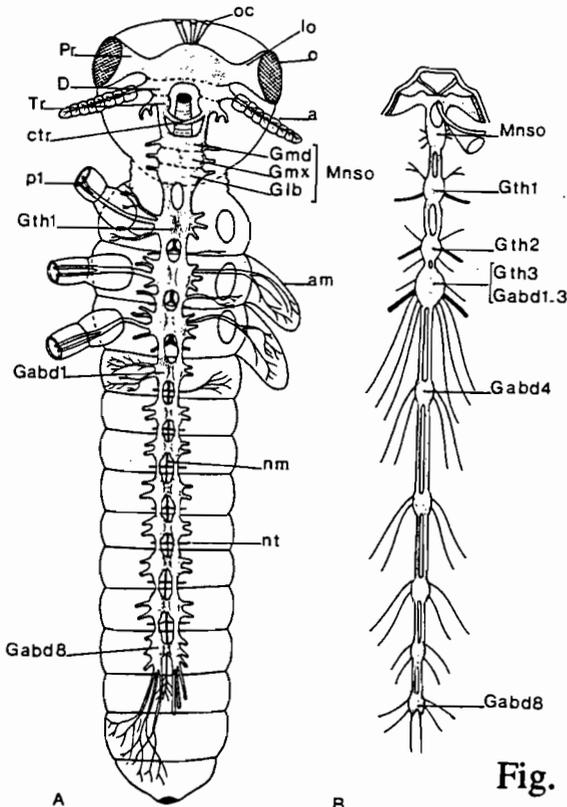


Fig. H

FIG. 5-1. — A: Organisation fondamentale du système nerveux (d'après H. WEBER), B: Système nerveux de *Dissosteira carolina*. a: antenne, am: aile mésothoracique, ctr: commissure tritocérébrale, D: deutocérébron, Gabd1, Gabd4, Gabd8: 1er, 4ème, 8ème ganglion abdominal, Gib, Gmd, Gmx: ganglions labial, mandibulaire, maxillaire, Gth1, Gth2, Gth3: ganglions pro-, méso-, métathoraciques, lo: lobe optique, MnSo: masse nerveuse sous-oesophagienne, nm: nerf médian, nt: nerf transverse, o: oeil composé, oc: ocelle, p1: patte prothoracique, Pr: protocérébron, Tr: tritocérébron.

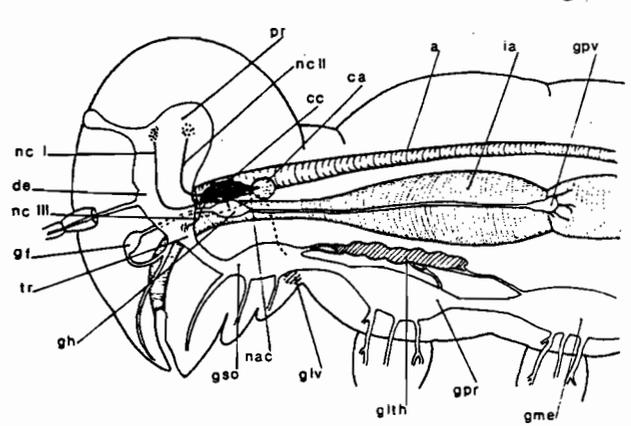


FIG. 6-1. — Système endocrine chez les Insectes (l'innervation secondaire du corpus allatum est indiquée en pointillé). a: aorte, ca: corpus allatum, cc: corpus cardiacum, de: deutocérébron, gf: ganglion frontal, gh: ganglion hypocérébral, glth: glande thoracique (glande de mue de divers Hétérométaboles et Holométaboles), glv: glande ventrale (glande de mue des Aptérygotes et de certains Hétérométaboles), gme: ganglion mésothoracique, gpr: ganglion prothoracique, gpv: ganglion proventriculaire, gso: ganglion sous-oesophagien, ia: intestin antérieur, nac: nerf allato-cardiaque, ncI, ncII, ncIII: nerfs cardiaques I, II, III, pr: protocérébron, tr: tritocérébron.

Fig. I

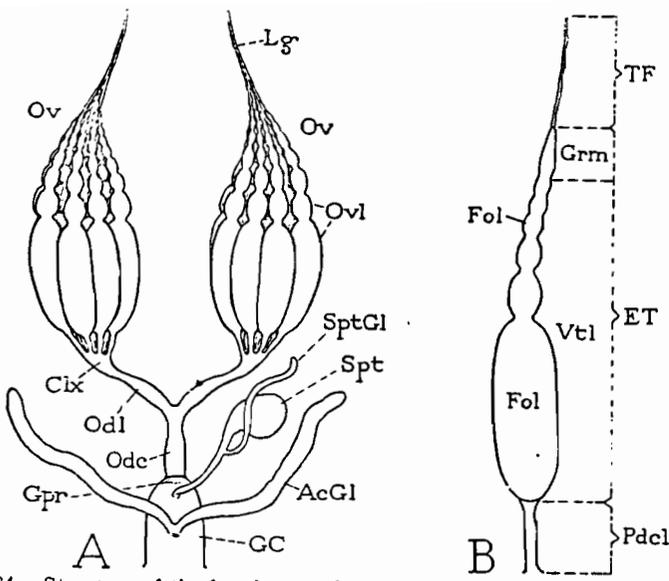


Fig. J , réf. 53

FIG. 284.—Structure of the female reproductive organs. A, diagram of the ovaries and associated ducts, and associated structures. B, diagram of an ovariole. *AcGl*, accessory gland; *Clx*, calyx; *ET*, egg tube; *Fol*, follicle, or egg chamber; *GC*, genital chamber (vagina); *Gpr*, gonopore; *Grm*, germarium; *Lgr*, ovarian ligament; *Odc*, oviductus communis; *Odl*, oviductus lateralis; *Ov*, ovary; *Ovl*, ovariole; *Pdcl*, ovariole pedicel; *Spt*, spermatheca; *SptGl*, spermathecal gland; *TF*, terminal filament; *Vtl*, vitellarium.

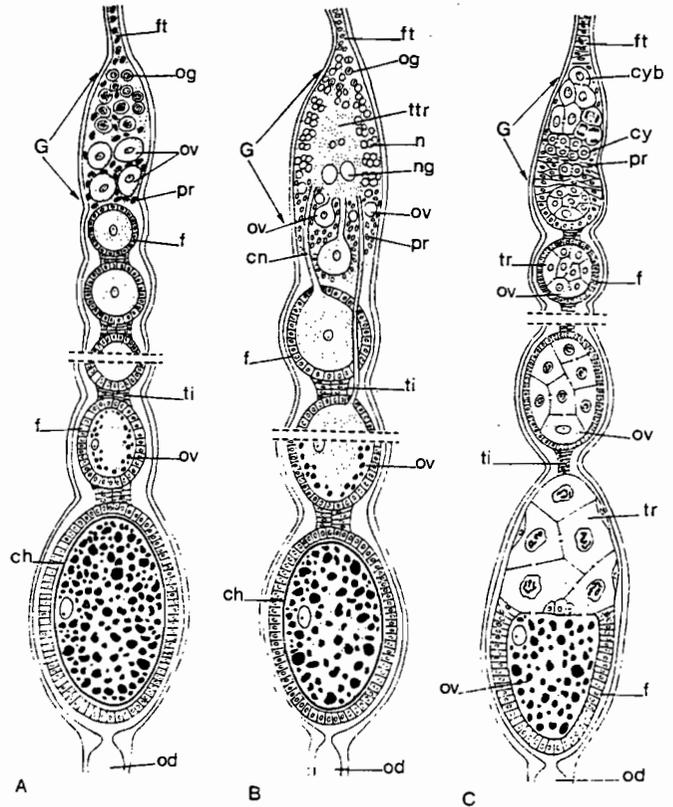


Fig. K  
, réf. 52

FIG. 12-3. — Les différents types d'ovarioles. A: panoïstique, B: méroïstique et télotrophique, C: méroïstique et polytrophique (chez *Drosophila*, d'après M. R. CUMMINGS et R. C. KING). ch: chorion, cn: cordon nourricier, cy: cystocyte, cyb: cystoblaste, f: cellule folliculaire, ft: filament terminal, G: germarium, n: noyau du tissu trophique, ng: noyau géant, od: pédicelle conduisant à l'oviducte, og: ovogonie, ov: ovocyte I, pr: cellule préfolliculaire, ti: tissu interfolliculaire, tr: trophocyte, trr: tissu trophique.

Fig. L , réf. 53

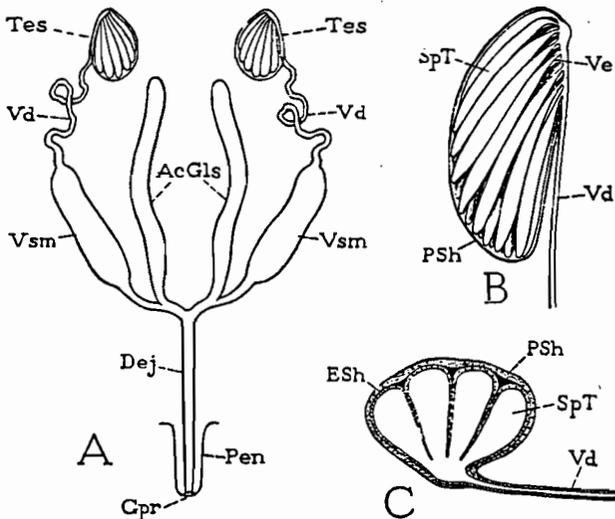


FIG. 292.—General structure of the male reproductive organs, diagrammatic. A, the male reproductive system. B, structure of a testis. C, section of a testis and duct. *AcGls*, accessory glands; *Dej*, ductus ejaculatorius; *ESh*, epithelial sheath; *Gpr*, gonopore; *Pen*, penis; *PSh*, peritoneal sheath; *SpT*, spermatic tube; *Tes*, testis; *Vd*, vas deferens; *Ve*, vas efferens; *Vsm*, vesicula seminalis.

Hormones	Organe de sécrétion	Fonctions physiologiques et concentrations dans l'hémolymphe			
		4 <sup>e</sup> stade larvaire	5 <sup>e</sup> stade larvaire	Chrysalide	Imago
HORMONE JUVENILE	CORPS ALLATES		METAMORPHOSE PUPALE	METAMORPHOSE IMAGINALE	MATURATION - glandes phéromonales - ovaires - glandes accessoires
ECDYSONE HORMONE PTTH (prothoracicotrophique)	GLANDE PROTHORACIQUE Cellules neurosécrétrices centrales	Programmation cellulaire	et apolyse		
HORMONE D'ECLOSION	CERVEAU	induit par le 2 <sup>ème</sup> pic d'ecdysone	provoque	l'exuviation	
BURSICON	GANGLIONS ABDOMINAUX	Tannage	des	protéines	cuticulaires

réf. 23

Figure M Concentrations sanguines et fonctions physiologiques des principales substances endocrines et neuroendocrines au cours du développement d'un insecte holométabole (d'après Retnakaran *et al.*, 1985).

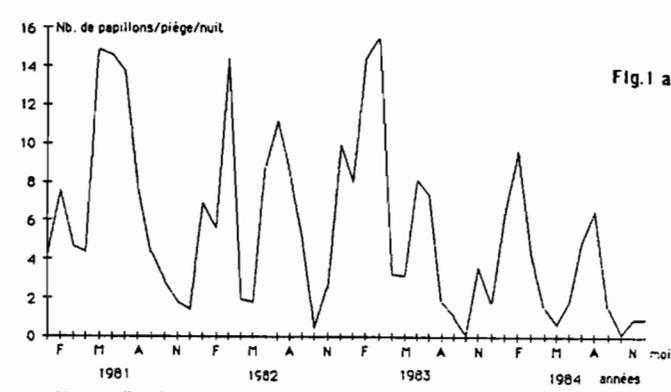


Fig. 1 a

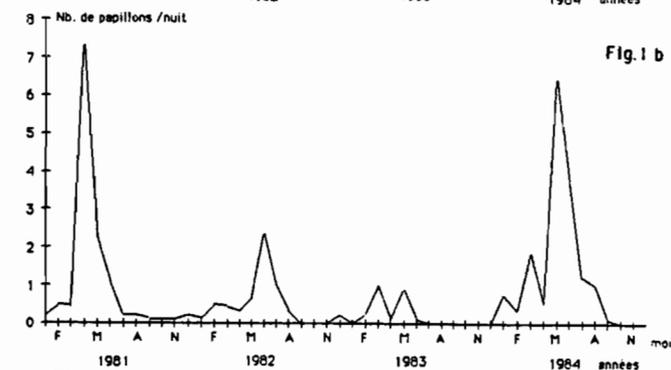


Fig. 1 b

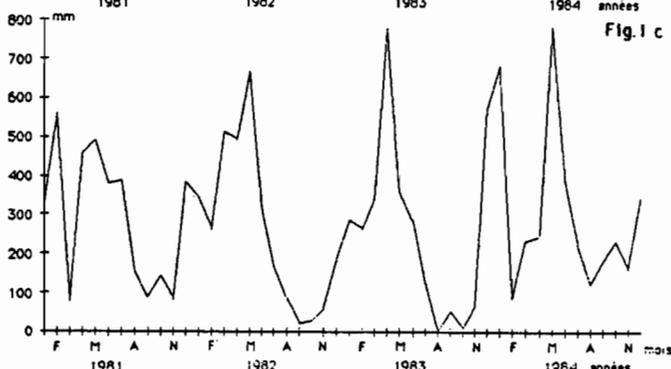
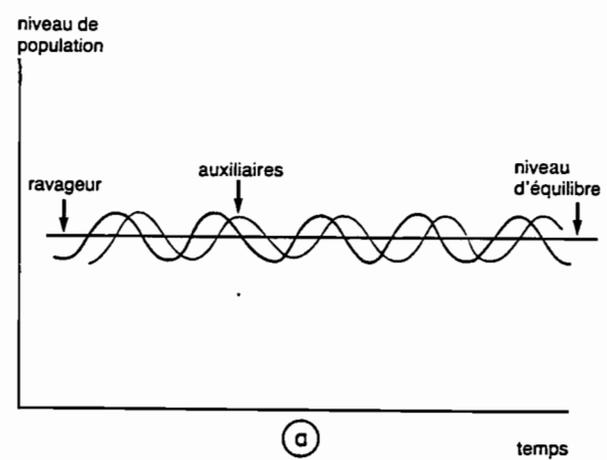
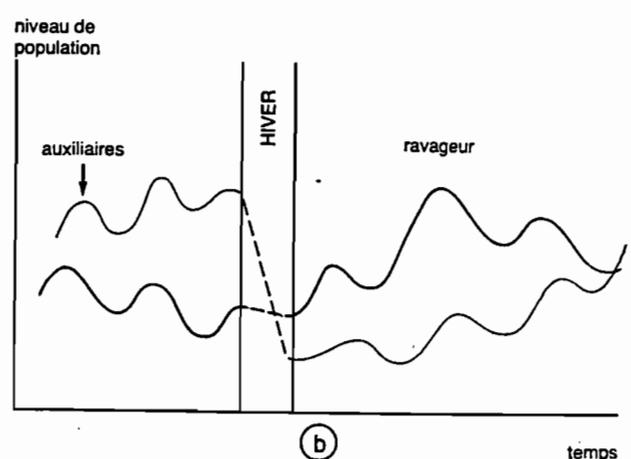


Fig. 1 c

Fig. 1 a : Nombre moyen de papillons de *Spodoptera frugiperda*, capturés par piège et par nuit aux pièges sexuels, chaque mois, pendant la période janvier 1981- décembre 1984, à Matoury en Guyane française.  
 Fig. 1 b : Nombre moyen de papillons de *Mocis latipes*, capturés par nuit au piège lumineux, chaque mois à Matoury.  
 Fig. 1 c : Pluviométrie mensuelle à Matoury.



(a)

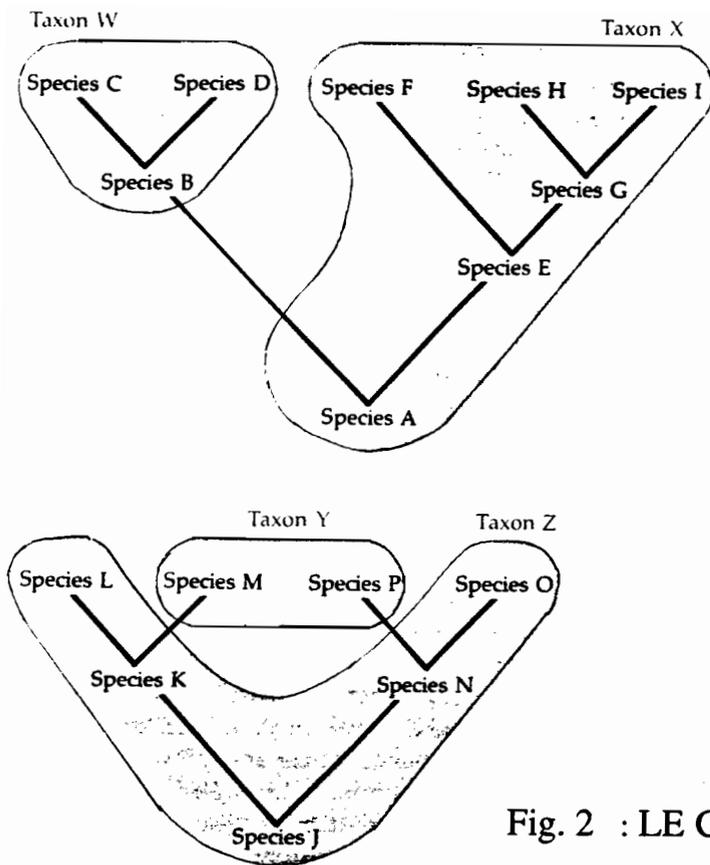


(b)

Figure O Situations d'équilibre ou de déséquilibres entre la population d'un ravageur et celle d'un auxiliaire (parasites, prédateurs ou pathogènes). a : situation d'équilibre ; b : situation de déséquilibre due à la disparition hivernale de nombreux auxiliaires.

Fig. N , réf. 56

réf. 23



Deux dendrogrammes représentant trois sortes de taxa. Le taxon **W**, composé de trois espèces, est **monophylétique** car il contient tous les descendants (C et D) et leur ancêtre commun le plus proche (B). Le taxon **X** est **paraphylétique** car il comprend un ancêtre (A) mais seulement certains de ses descendants (E à I). Le taxon **Y** est **polyphylétique** car il contient des taxa ne descendant pas d'un ancêtre commun proche. Les espèces **M** et **P** peuvent présenter un niveau élevé de ressemblance, du fait de phénomènes de convergence ou de parallélisme, ce qui a conduit à leur placement erroné dans un même taxon. Le taxon **Z** est **paraphylétique**. Dans ce dernier cas, un travail ultérieur devrait révéler les véritables relations entre ces taxa et donc le regroupement de l'espèce **M** avec **K** et **L** et le regroupement de **P** avec **N** et **O**.

Fig. 2 : LE CONCEPT DE MONOPHYLIE (d'après 86)

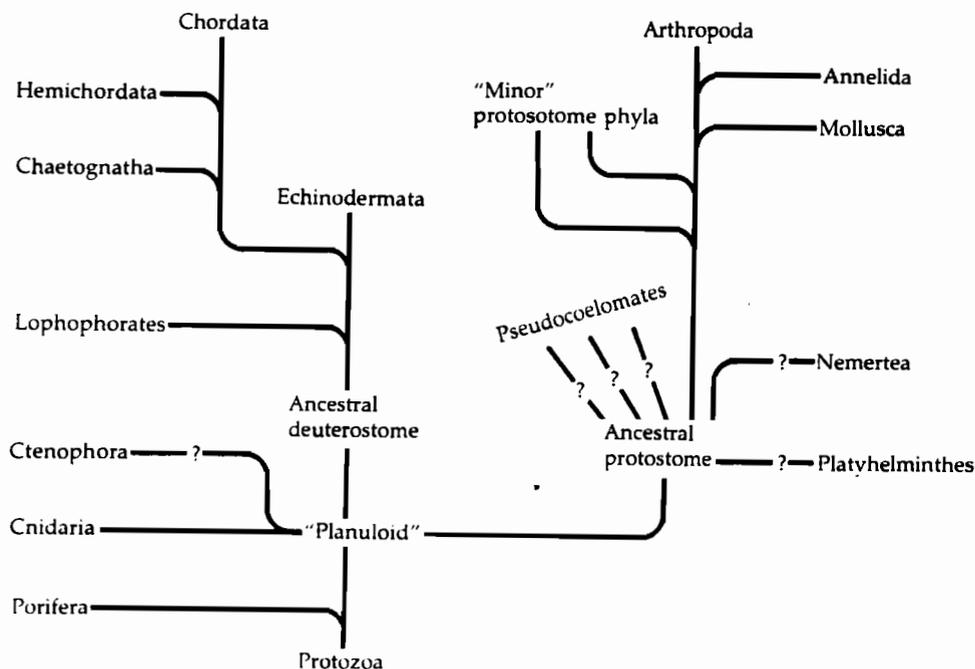


Fig. 3 : SCHÉMA POSSIBLE D'ÉVOLUTION DES MÉTAZOAIRES (réf. 86)

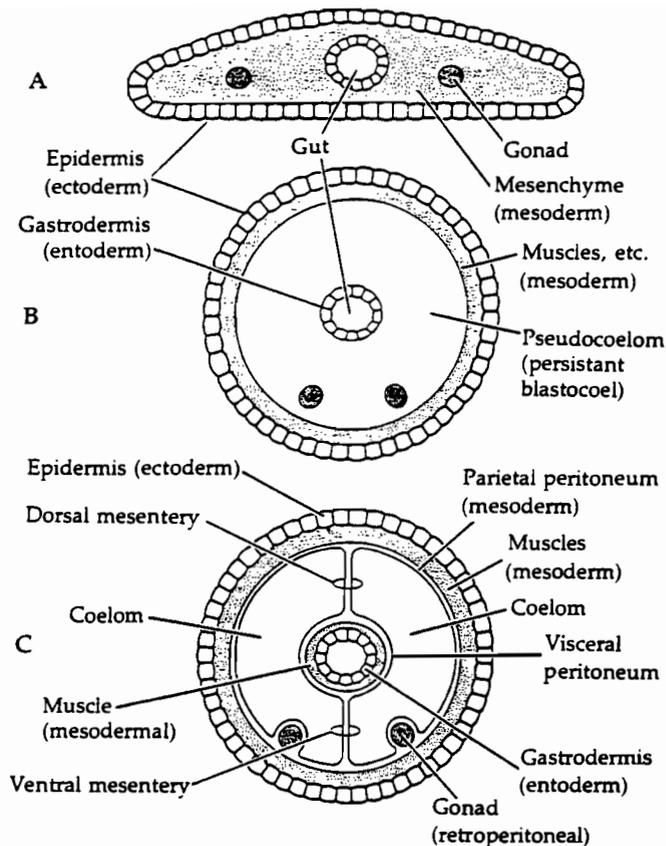


Fig. 4 : PRINCIPAUX PLANS D'ORGANISATION DES MÉTAZOAIRES  
 A - PLAN D'ORGANISATION DES ACÉLOMATES  
 B - PLAN D'ORGANISATION DES PSEUDOCÉLOMATES  
 C - PLAN D'ORGANISATION DES EUCELOMATES (réf. 86)

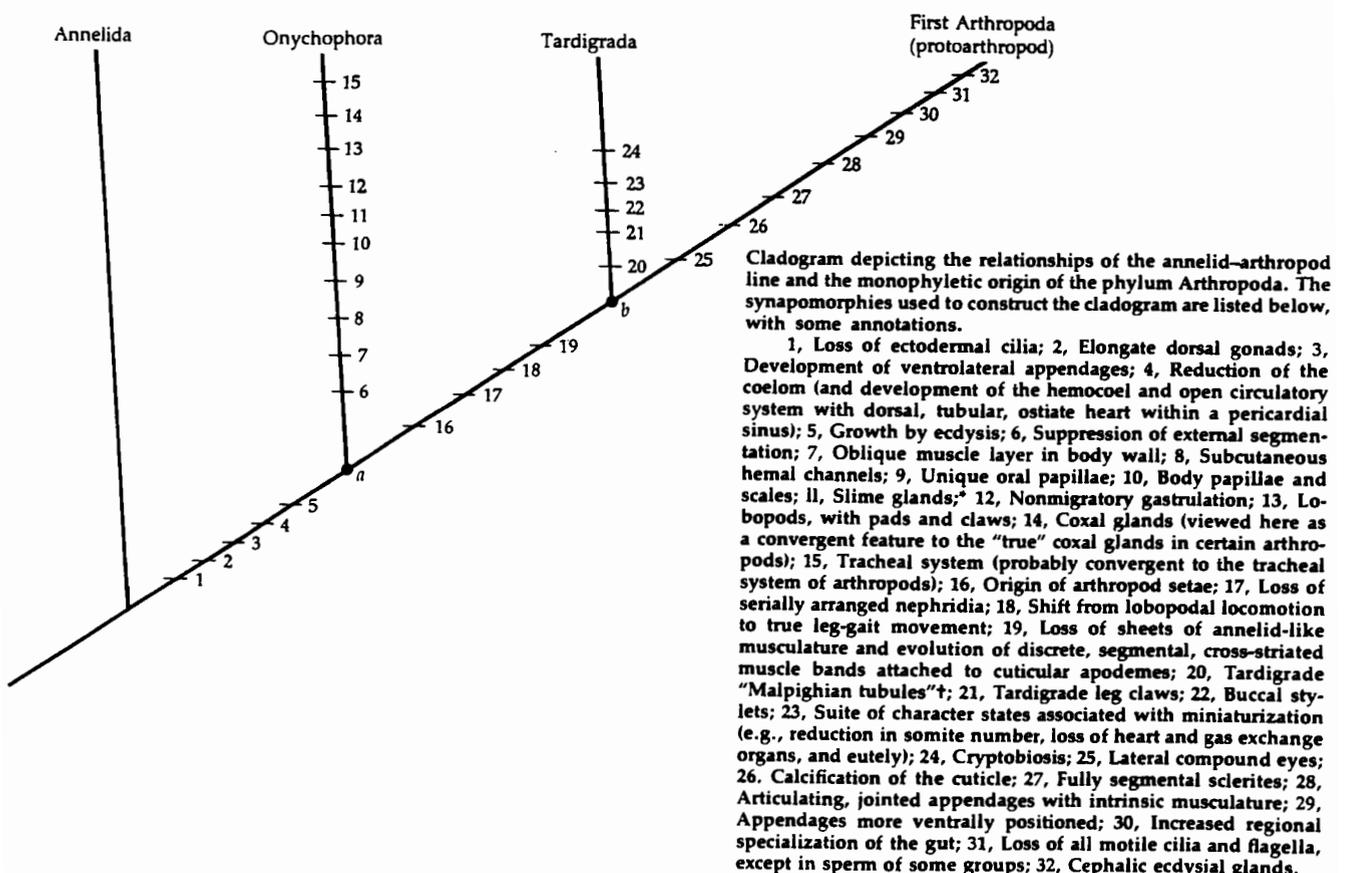


Fig.5: RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE ARTHROPODES ET ANNÉLIDES (réf. 86)

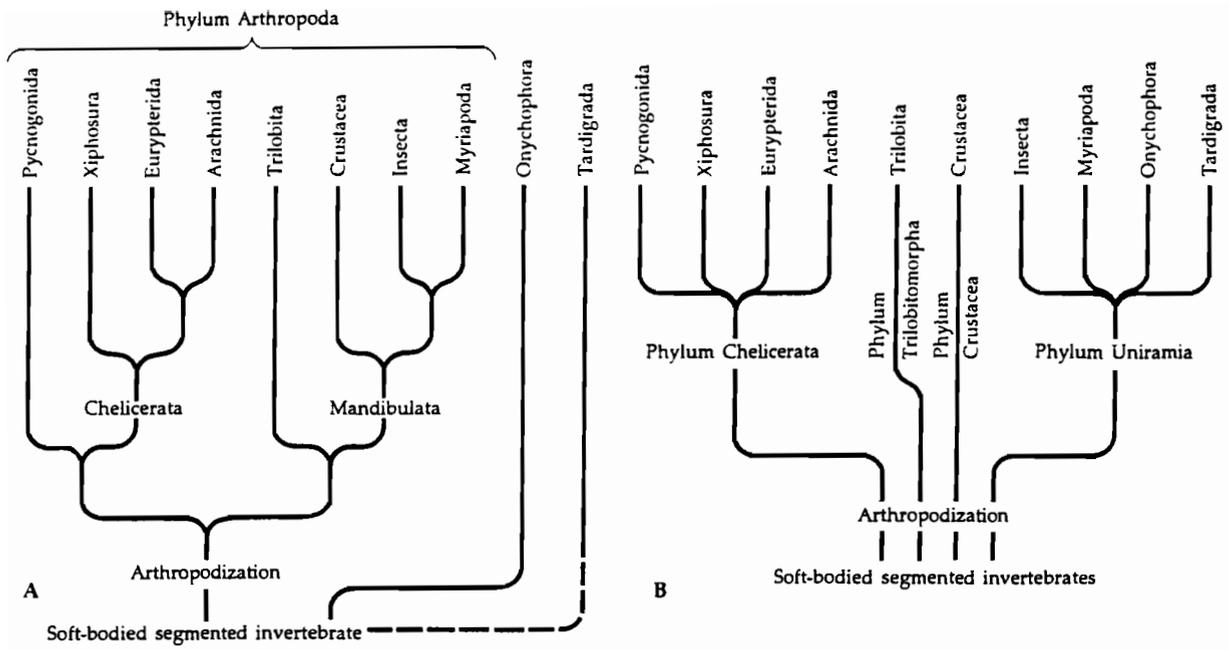


Fig. 6 : ORIGINE ET PHYLOGÉNIE DES ARTHROPODES; REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES THÉORIES MONOPHYLÉTIQUES (A) ET POLYPHYLÉTIQUES (B) DE L'ORIGINE DES ARTHROPODES (réf. 86)

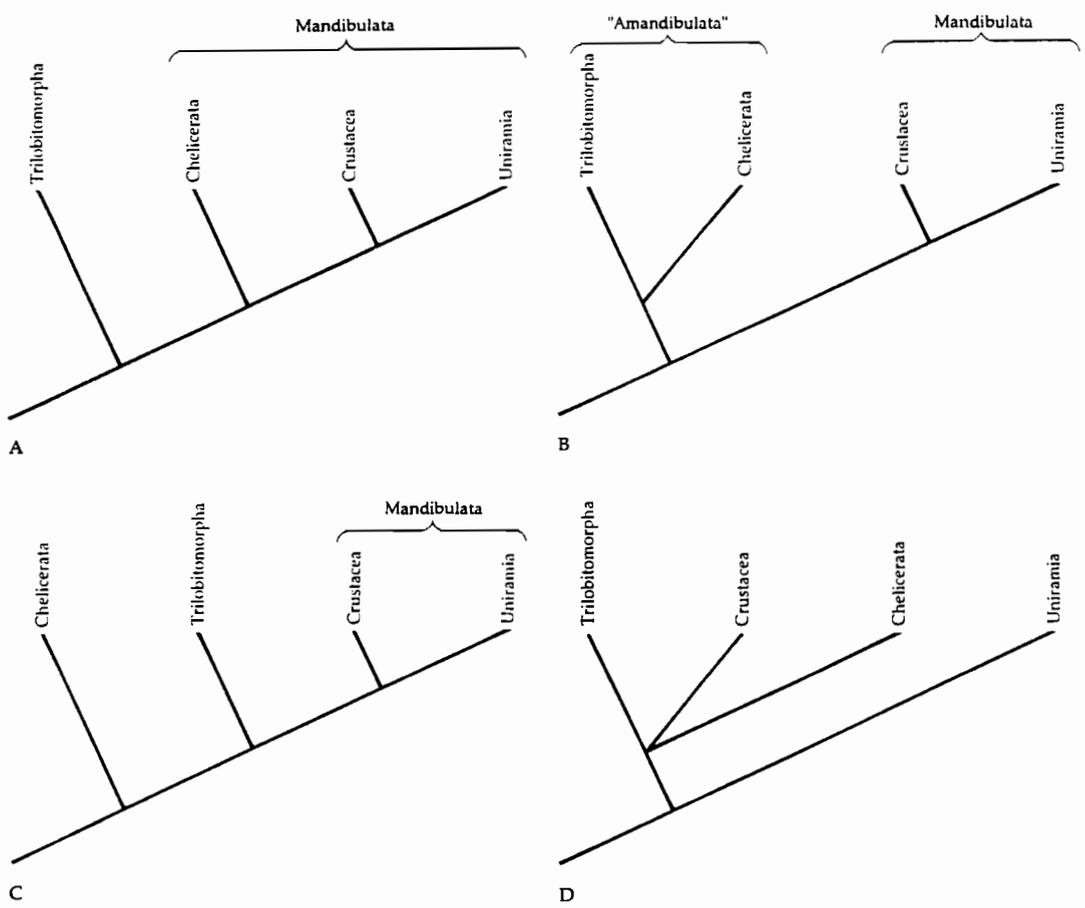
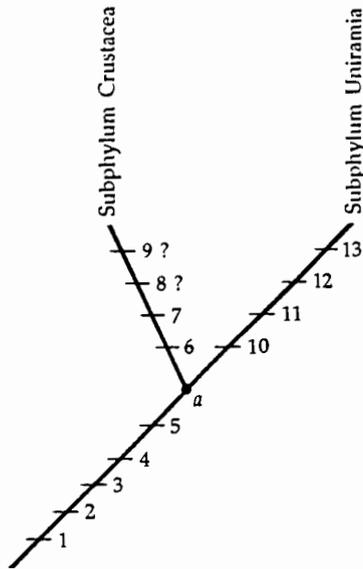


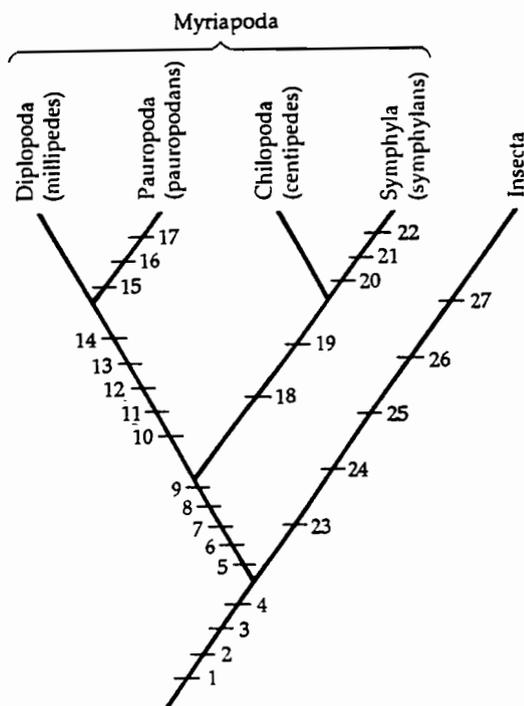
Fig. 7: REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES 4 HYPOTHÈSES RÉSUMANT LES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES 4 PRINCIPAUX TAXA D'ARTHROPODES (réf. 86)



A cladogram depicting the relationships of the two mandibulate subphyla, Crustacea and Uniramia. This cladogram views the Crustacea and Uniramia as sister-groups, united as a monophyletic clade by the presence of numerous unique, shared, derived features (synapomorphies) that define their common ancestor ("a"): (1) a fundamental "mandibulate" ommatidial structure; (2) a tripartite brain; (3) mandibles present as appendages of the third postacronal head somite; (4) two pairs maxillae present on postacronal head somites four and five; and, (5) all head appendages except antennules used for feeding at some stage in life history. Crustaceans are distinguished by a nauplius larva (6) and "gnathobasic" mandibles (7). The presence of stalked compound eyes (eyes elevated off the head on a stalk) (8), and biramous second antennae (9), may also be unique synapomorphies of crustaceans, although the primitive versus derived nature of these features is uncertain. The uniramians lost the second pair of antennae (10), developed "whole-limb" mandibles (11), and possess ectodermally derived Malpighian tubules (12), and a unique tracheal respiratory system (13).

Numerous modifications of the primitive (ancestral) *Bau-pläne* that have occurred define subgroups within both subphyla, particularly with regards to body tagmosis and the appendages of the head and body. The origin of biramous appendages may be viewed as either a unique synapomorphy of the crustacean lineage or as an additional feature arising prior to ancestor *a*. In the latter case, uniramous limbs arose secondarily on the uniramian line. Characters defining the various uniramian and crustacean subgroups are discussed in Chapters 17 and 18.

Fig. 8: RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE CRUSTACEA ET UNIRAMIA (réf. 86)



A cladogram depicting the phylogeny of the subphylum Uniramia. In this cladogram, the insects and myriapods are hypothesized to be monophyletic sister-groups. Defining synapomorphies are indicated on the cladogram and listed below.

The subphylum Uniramia is characterized by the possession of at least four unique synapomorphies: (1) mandibles are whole-limb jaws; (2) gas exchange system is tracheal; (3) Malpighian tubules are ectodermally derived; and (4) one pair of antennae (probably the second antennae) is lost. A fifth possible synapomorphy of uniramians is loss of the carapace; Uniramia is the only arthropod subphylum in which a carapace or distinct head shield does not occur. The question of uniramous limbs is addressed in Chapter 19.

The class Myriapoda is characterized by the following synapomorphies: (5) presence of organs of Tömösvary; (6) presence of myriapod repugnatorial glands; (7) loss of the endodermally derived digestive ceca; (8) loss of the compound eyes (at least in extant species); and (9) loss of palps on the first and second maxillae. Within the Myriapoda, the subclasses Diplopoda and Paupoda are hypothesized to form a sister-group to the subclasses Chilopoda and Symphyla. The Diplopoda-Paupoda line is distinguished by (10) fusion of the first maxillae to form a gnathochilarium; (11) loss of the second maxillae; (12) suppression of the anterior pair of trunk appendages; (13) tendency to form diplosegments; and (14) modification of the first trunk segment into a collum. Paupodans are distinguished by having branched antennae (15); loss of the eyes (16); and loss of the circulatory system (17).

The Chilopoda-Symphyla line is distinguished by (18) medial coalescence of both pairs of maxillae and (19) modification of the first pair of trunk appendages into raptorial poison fangs (maxillipeds). Symphylans are characterized by (20) fusion of the second maxillae to form a labium; (21) loss of the eyes; and (22) the presence of spinnerets on the thirteenth trunk segment.

The class Insecta is distinguished by the following synapomorphies: (23) fusion of the second maxillae as a labium (a condition also seen in the Symphyla, hypothesized by this cladogram to be an evolutionary convergence); (24) loss of the articulating endite on the mandible; (25) formation in the postcephalic region of a distinct three-segmented thorax and an abdomen; (26) fixation of the number of abdominal somites at 11 (or fewer by reduction); and (27) loss of all abdominal appendages.

No doubt other characters exist that can be used to test these cladistic hypotheses. Other such characters might corroborate the relationships depicted in this tree, or they might suggest changes in the tree that would yield more parsimonious hypotheses.

Fig. 9: RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES DIFFÉRENTES CLASSES D'UNIRAMIA (réf. 86)

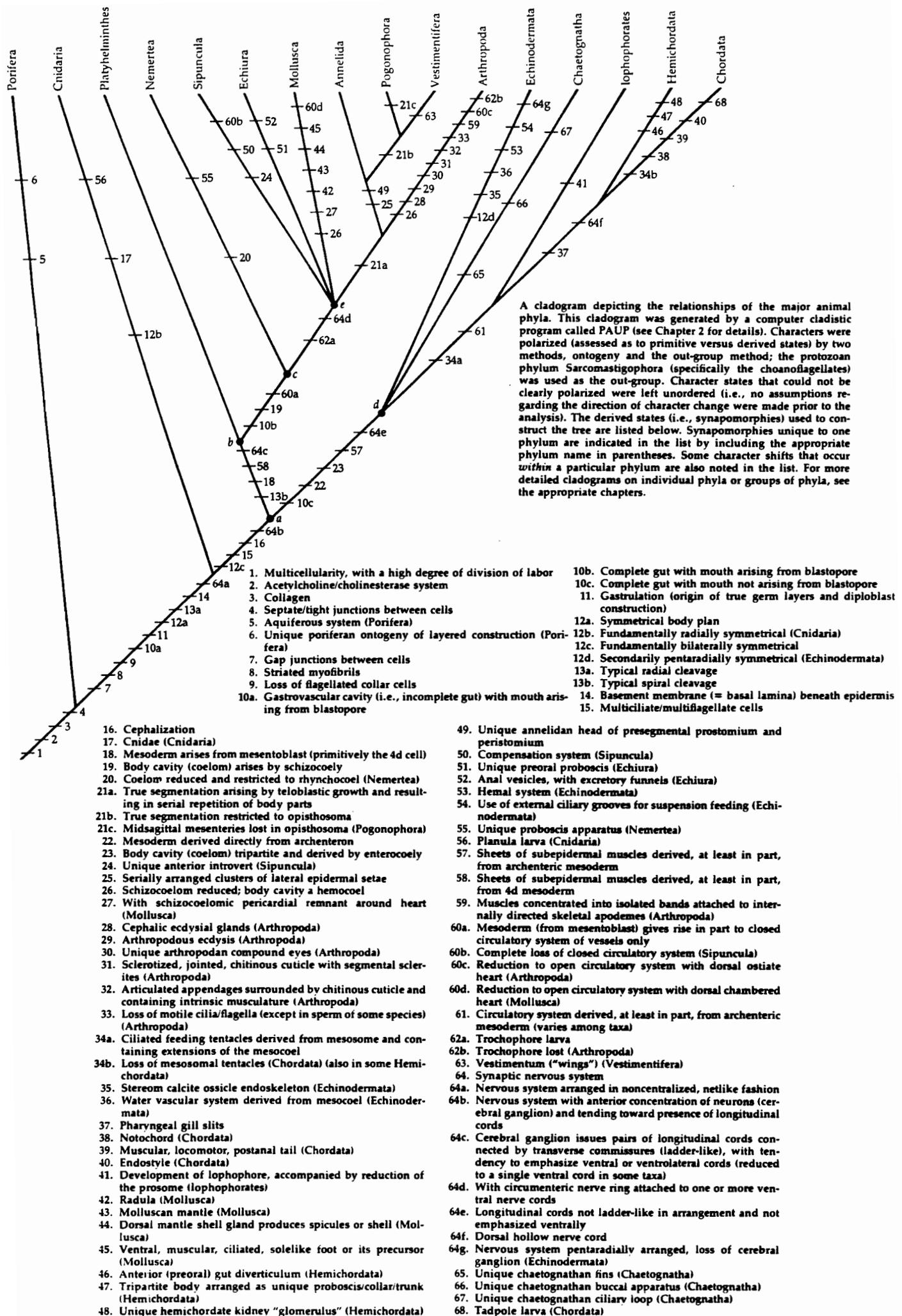
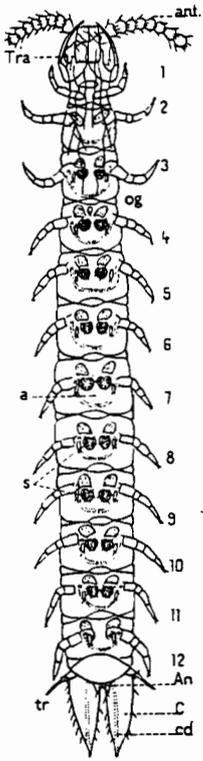


Fig. 10: CLADOGRAMME DÉCRIVANT LES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES PRINCIPAUX PHYLUMS ANIMAUX (réf. 86)



Symphyle  
(Myriapode)  
Réf. 69

Fig. 11

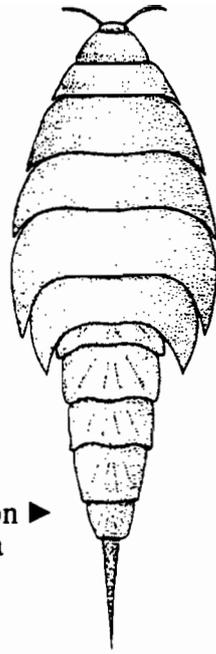
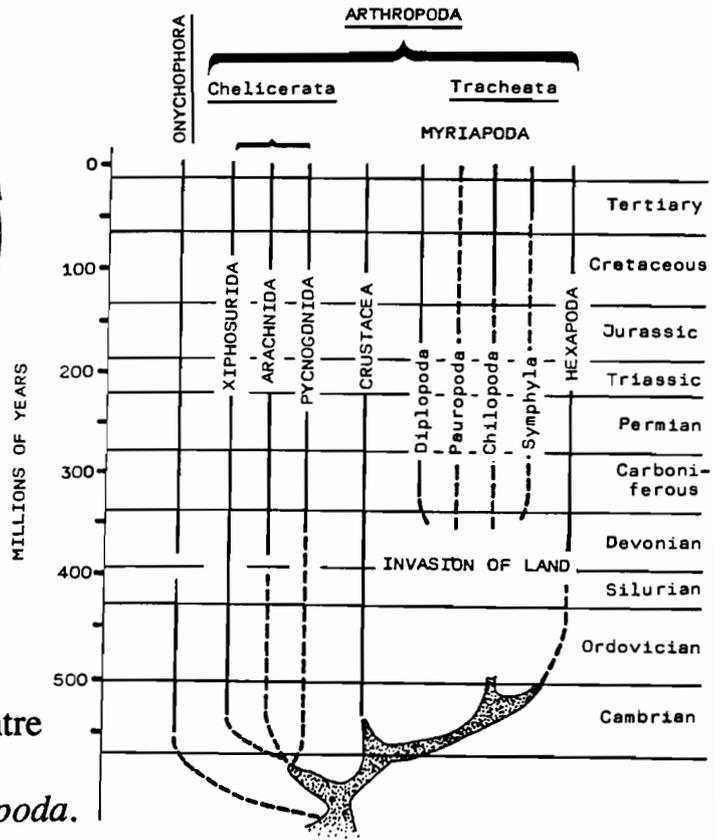


Fig. 12: Représentation  
d'un Euthycarcinoidea  
(d'après McNamara)

Fig. 13

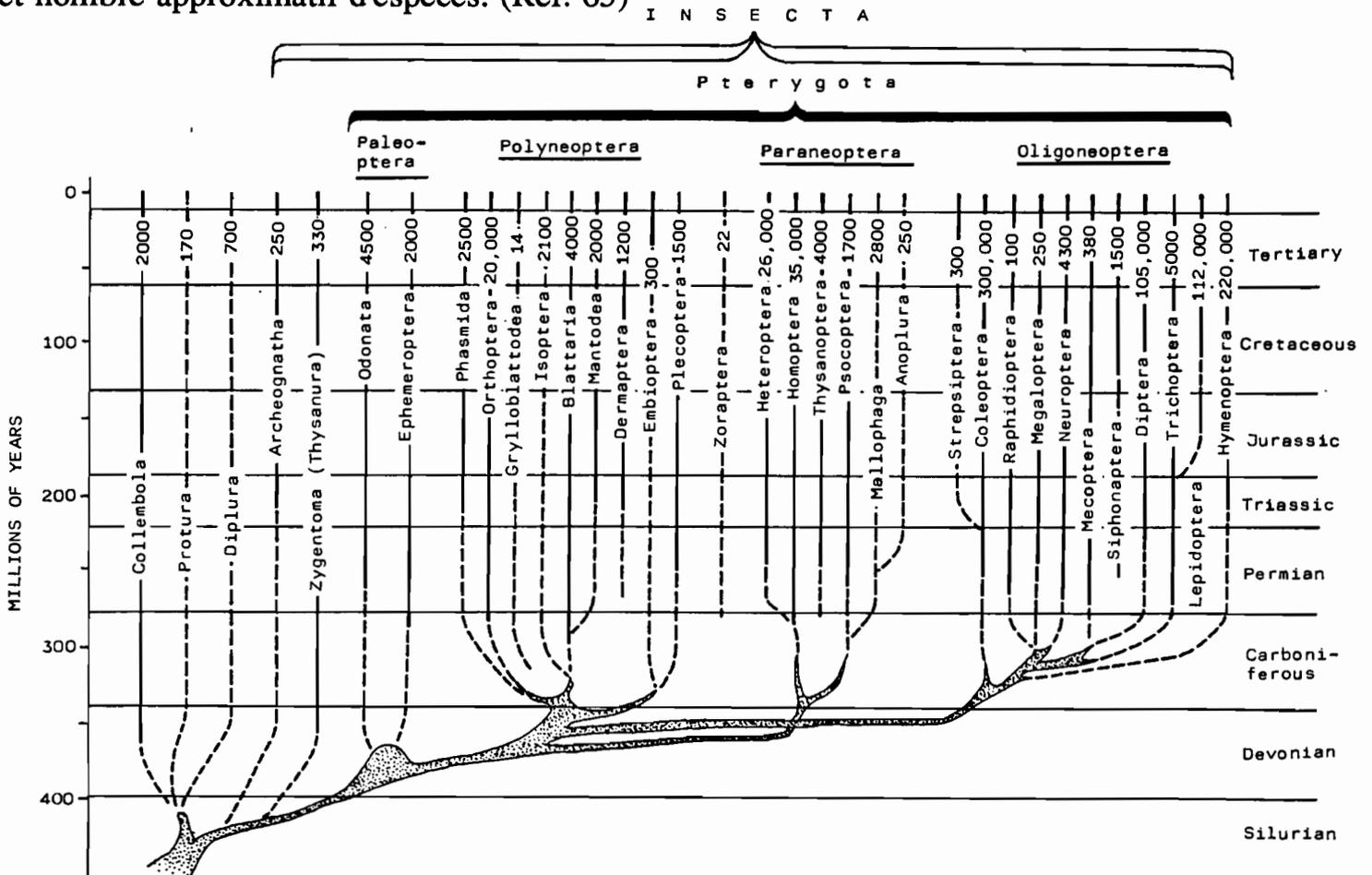
Relations phylogénétiques entre  
les *Onychophora* et  
les classes actuelles d'*Arthropoda*.

Réf. 65



Phylogenetic relations between Onychophora and extant orders of Arthropoda. Full lines indicate periods of paleontological record, interrupted lines suggest the course of earlier evolution. Prepared after Boudreaux, H. (1979).

Fig. 14 Phylogénie des ordres actuels d'*Hexapoda*  
et nombre approximatif d'espèces. (Réf. 65)

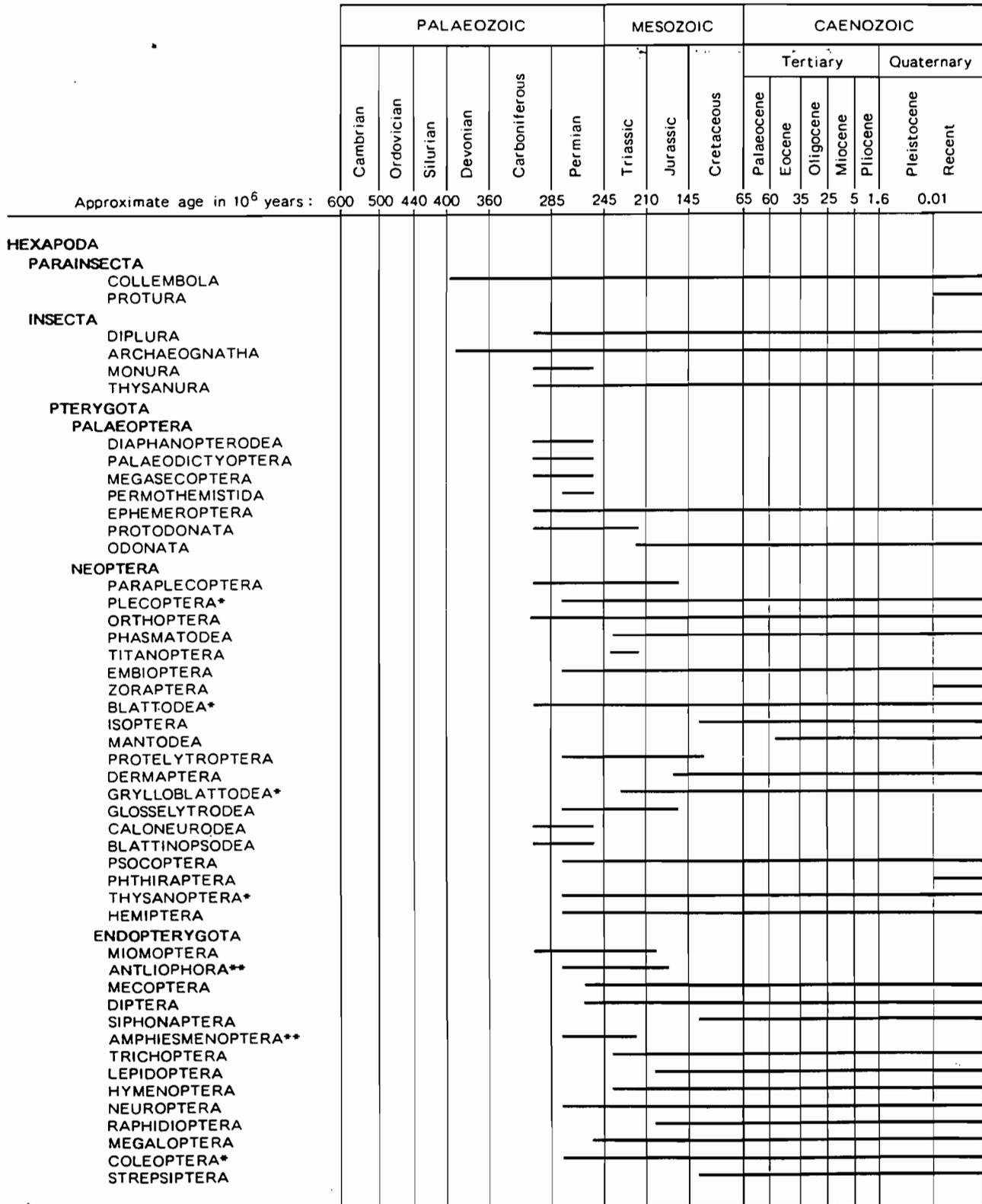


Phylogeny of extant orders of Hexapoda and approximate numbers of living species. Evolution documented by paleontological findings is indicated with solid lines. Note that Pterygota divide into Palaeoptera and Neoptera, whereas "exopterygotes" (Paleoptera, Polyneoptera and Paraneoptera) are not a natural taxon. The chart is a slight modification of a proposal made by Drs J. Kukulová-Peck and F. M. Carpenter.

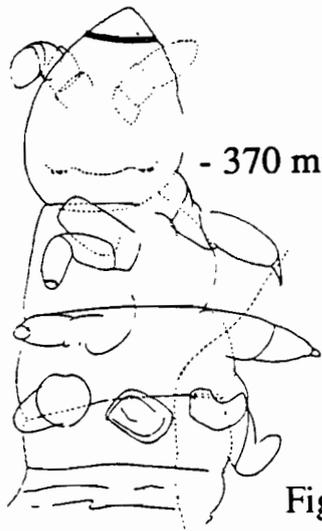
The Geological History of Hexapods

For all generally recognised 'orders' continuous lines indicate extent of occurrence in the fossil record.

\* = stem group included; \*\* = stem group.



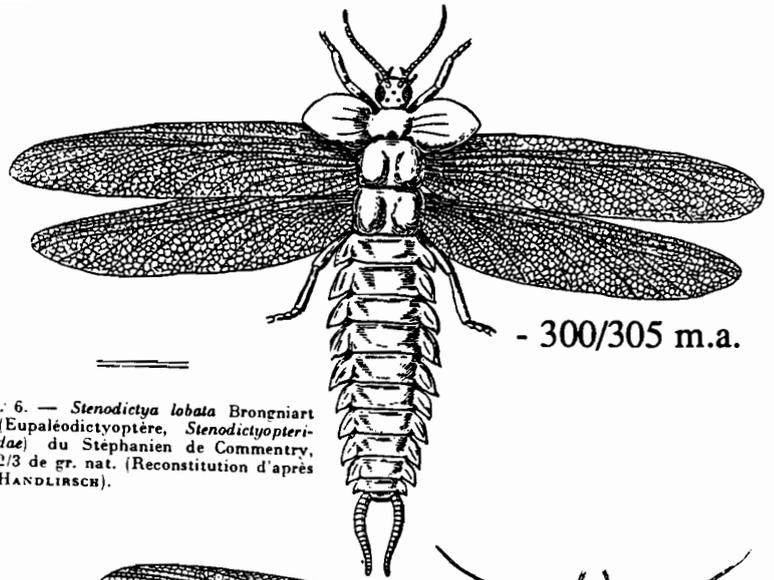
HISTOIRE GÉOLOGIQUE DES HEXAPODES  
Fig. 14-2, Réf. 137



- 370 millions d'années

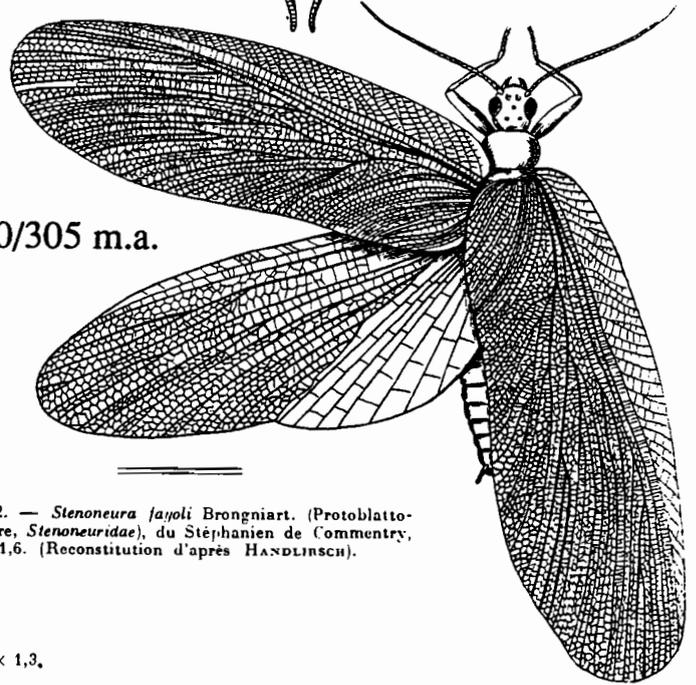
Fig. 15, réf. 68

FIG. 3. — *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik (Collembole), du Dévonien moyen de l'Écosse (d'après SCOURFIELD).



- 300/305 m.a.

FIG. 6. — *Stenodictya lobata* Brongniart (Eupaléodictyoptère, *Stenodictyopteriidae*) du Stephanien de Commentry, 2/3 de gr. nat. (Reconstitution d'après HANDLIRSCH).



- 300/305 m.a.

FIG. 42. — *Stenoneura fayoli* Brongniart. (Protoblattoptère, *Stenoneuridae*), du Stephanien de Commentry, x 1,6. (Reconstitution d'après HANDLIRSCH).

- 315 m.a.

- 300/305 m.a.

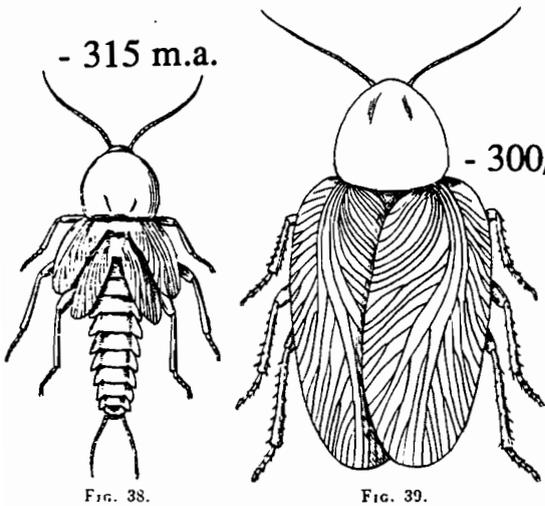


FIG. 38.

FIG. 39.

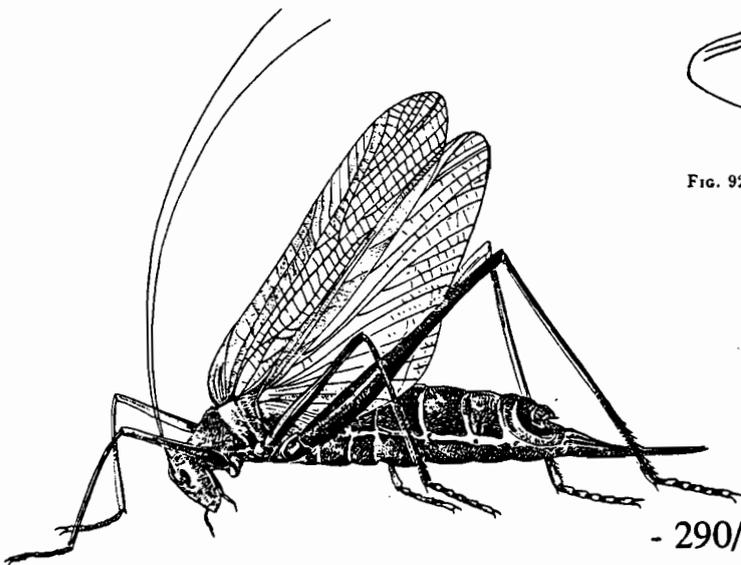
FIG. 38. — Larve d'un Archimylacride primitif (Dictyoptère), du Westphalien d'Angleterre, x 1,3. (Reconstitution d'après HANDLIRSCH).

FIG. 39. — *Phylloblatta carbonaria* Germar (Dictyoptère, *Archimylacridae*), du Stéphanien supérieur d'Allemagne, x 2. (Reconstitution d'après HANDLIRSCH).



- 140 m.a.

FIG. 92 bis. — *Eocicada microcephala* Oppenheim (Homoptère, *Palaeontinidae*), du Jurassique supérieur de Bavière. Gr. nat. (Reconstitution d'après HANDLIRSCH).

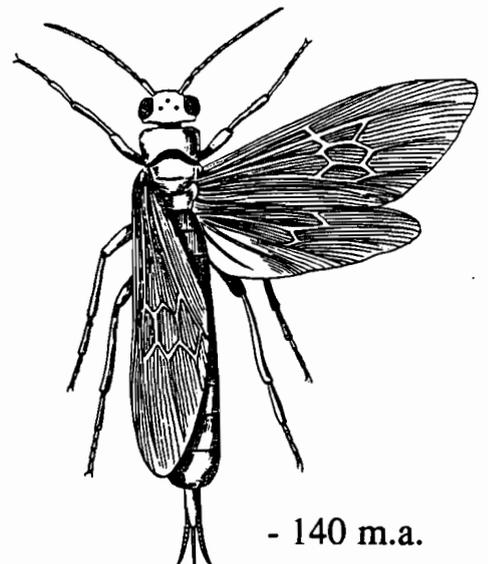


- 290/295 m.a.

FIG. 56. — *Metoedischia* sp. (Orthoptère, *Oedischtiidae*). (Reconstitution par MARTYNOV, avec des éléments appartenant au *M. longipes* Mart. et au *M. magna* Mart., des gisements permien de Russie).

Fig. 16

## RECONSTITUTION DE QUELQUES INSECTES FOSSILES (in Grassé, 1949) (Réf. 68)



- 140 m.a.

FIG. 83. — *Pseudosirez* sp. (Hyménoptère, *Pseudosiricidae*), du Jurassique supérieur de Bavière, x 1,5 (d'après HANDLIRSCH).

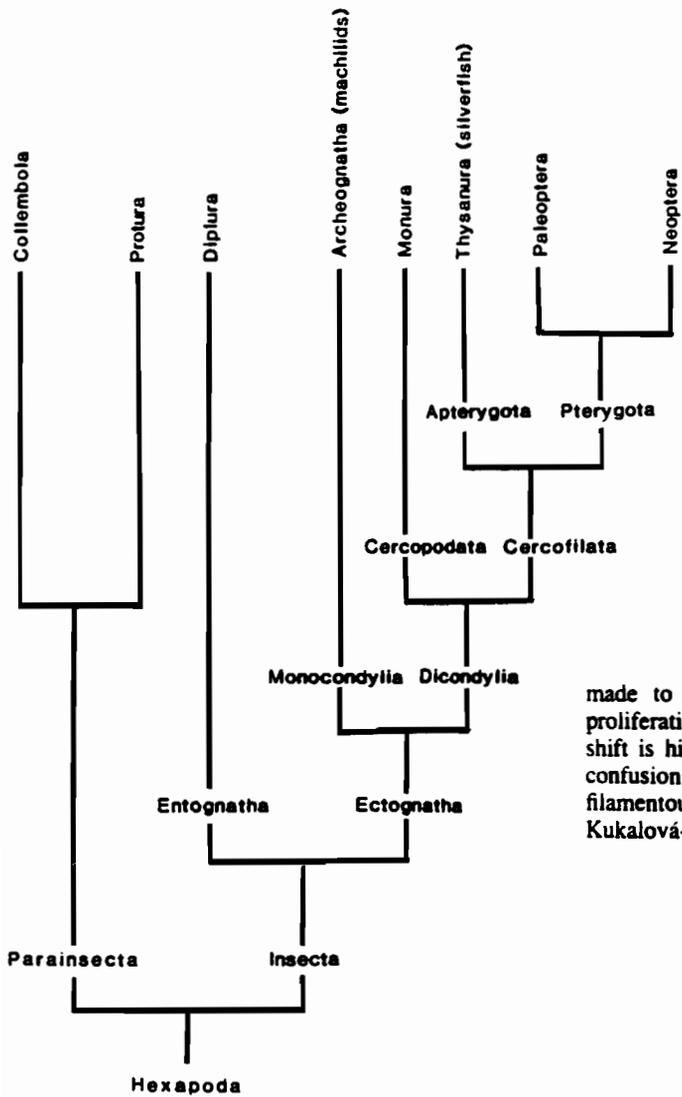
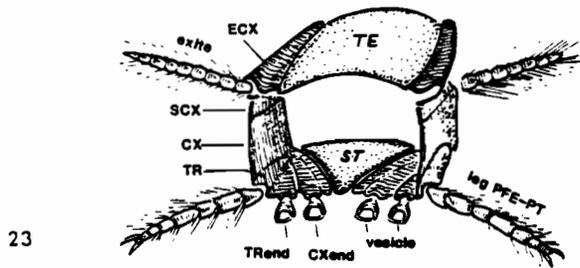
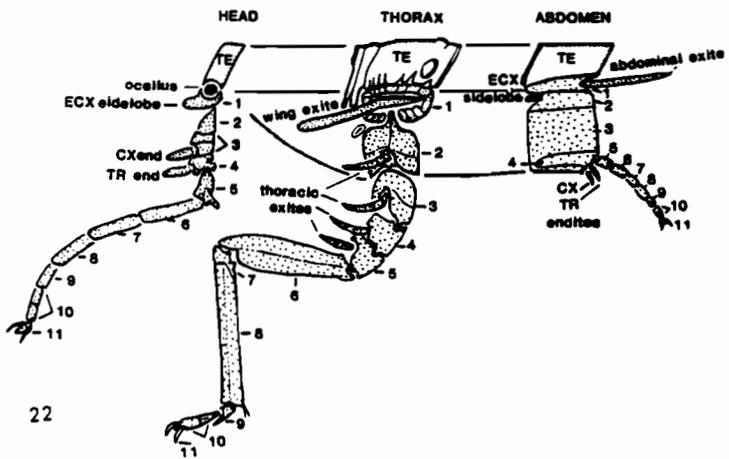


Fig. 15 bis, réf 118

Basic phylogeny of Hexapoda and Insecta. Effort has been made to preserve the well-known taxonomic names. Unbridled proliferation of little-known names for higher taxa with each taxonomic shift is highly undesirable and adds to, rather than subtracts from, confusion. Cercopodata (with cercal legs) and Cercofilata (with filamentous cerci) are new group names previously documented by Kukulová-Peck (1985).



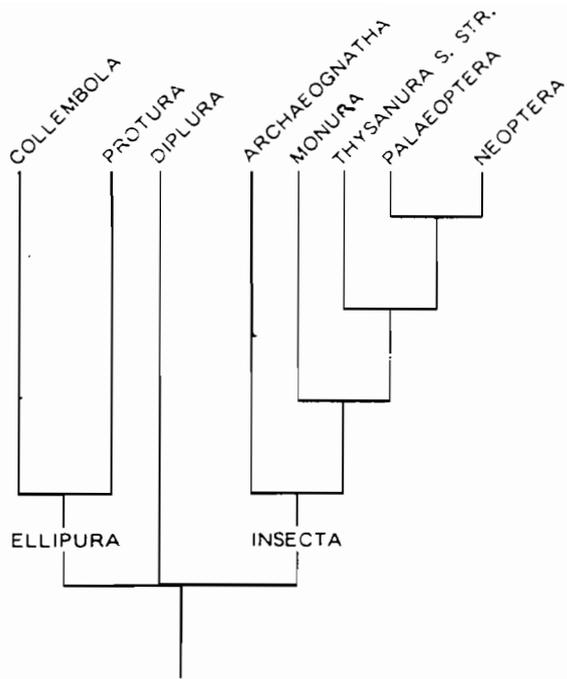
23



22

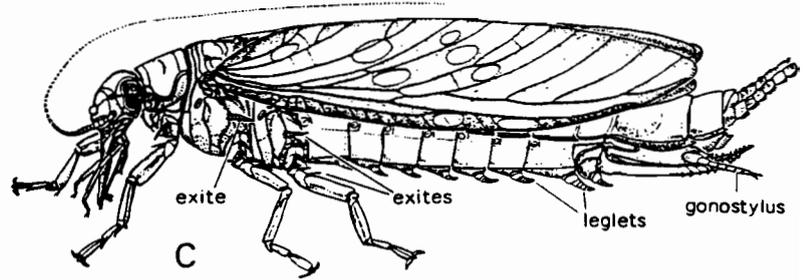
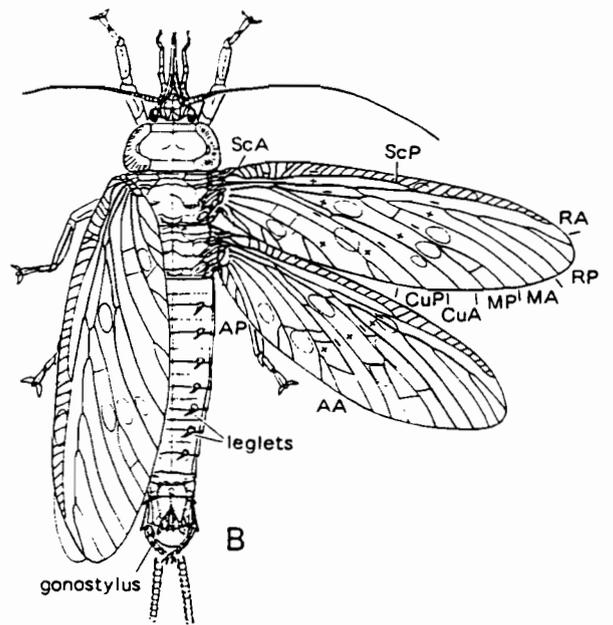
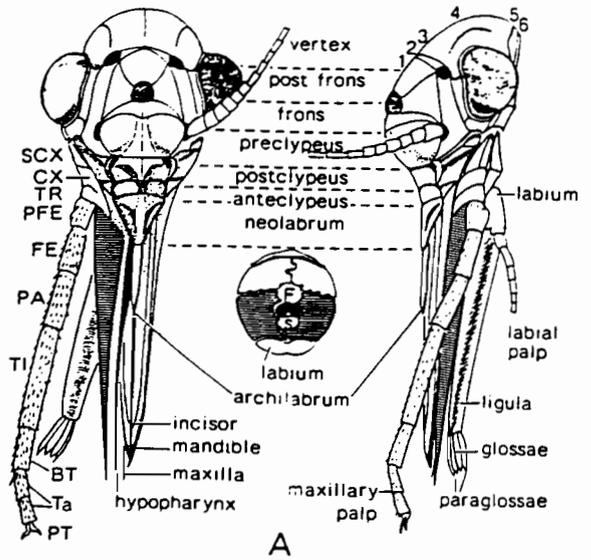
Fig. 15 ter, réf 118

Insecta, occurrence and homology of leg segments in the head (maxilla), thorax, and abdomen. Leg segments, exites and endites stippled. Dorsal and pleural regions connected by lines: 1, epicoxa; 2, subcoxa; 3, coxa (sometimes subdivided); 4, trochanter; 5, prefemur; 6, femur; 7, patella; 8, tibia; 9, basitarsus; 10, tarsus (primitively two subsegments); 11, posttarsus (primitively with two claws). Leg segments reinforce the body sides as follows: epicoxa, the head; epicoxa and subcoxa, the thorax; and epicoxa, subcoxa, and trochanter, the abdomen. FIG. 23. Hypothetical abdominal segment of "Protoinsecta," unknown common ancestor of Insecta-Entognatha (=Diplura) and Insecta-Ectognatha, showing ultraprimitive arrangement of features. Each segment had eight leg-derived appendages: epicoxal exites, legs, and two pairs of endites (four vesicles, or two gonapophyses and two penes). Epicoxa was ridged and separated by two sutures. Abdominal pleuron contained subcoxa (SCX), coxa (CX), and trochanter (TR). Pleuron extended posteroventrally, vesicles articulated posteriorly, and sternum (ST) was triangular. Both schemes are partly based upon unpublished comparative study of insects with other arthropods by Dr. E. L. Smith, CAS, and partly on compiled primitive features in Paleozoic fossil insects. Both original drawings.



Proposed phylogeny of the major groups of extant Hexapoda.

**PHYLOGÉNIE DES PRINCIPAUX GROUPES D'HEXAPODES ACTUELS**  
**Fig. 15 bis-2, Réf. 136**

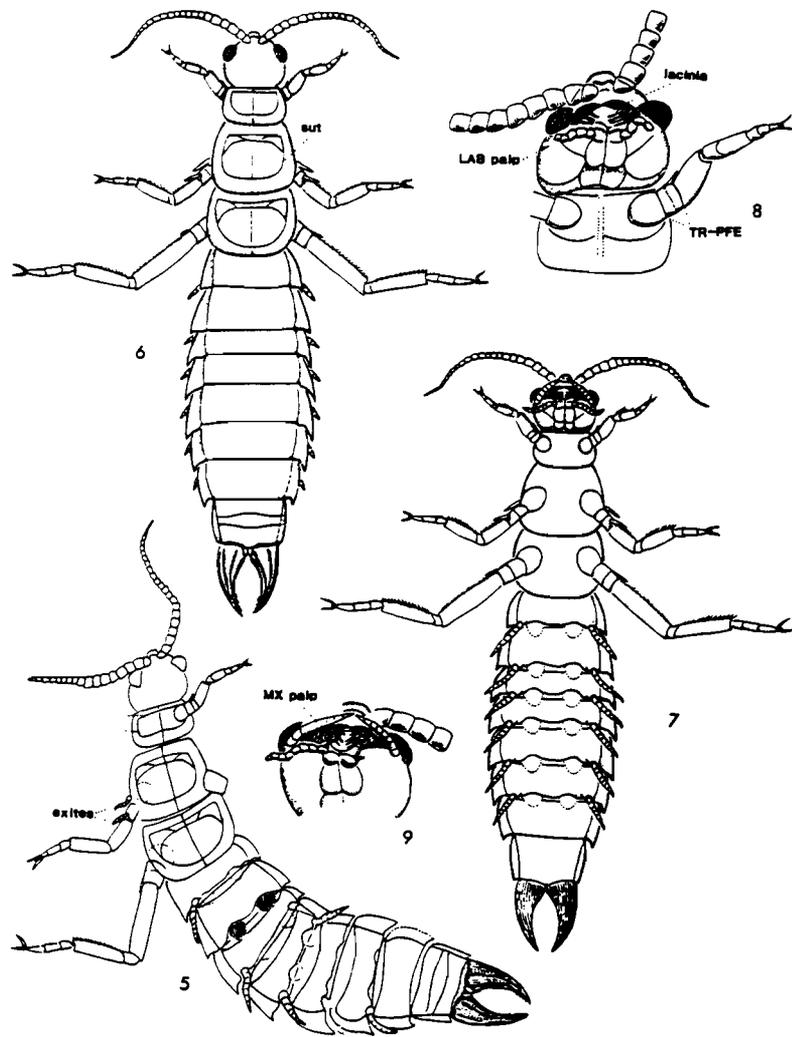


**RECONSTITUTION D'UN DIAPHANOPTERODEA PALÉODICTYOPTÈRE FOSSILE DU PERMIEN**  
**Fig. 16-4, Réf. 137**



Palaeodictyoptera: *Homaloneura lehmani*, U. Carboniferous of France, feeding on a Cordaitales cone. [J. Kukulová]

**REPRÉSENTATION D'UN PALAEOICTYOPTERA FOSSILE DU CARBONIFÈRE SUPÉRIEUR**  
**Fig. 16-3, Réf. 137**



Figs. 5-9. *Testajapyx thomasi* n. gen., n. sp. (Diplura, Insecta-Ectognatha) showing common morphological ground plan with Insecta-Ectognatha. Fig. 5. Holotype, features combined from imprint and counterimprint. Figs. 6 and 7. Reconstruction from holotype, dorsal and ventral characters separated (nonpreserved ventral features omitted). Segmented palps and legs, and broad, well-sclerotized abdominal side lobes, as in primitive Ectognatha; length without antennae 47.5 mm. Figs. 8 and 9. Head with comb-like lacinae as in japygids, but more exposed. Paleozoic testajapygids were probably active predators in loose litter. Upper Carboniferous, Westphalian D, Illinois. All original drawings.

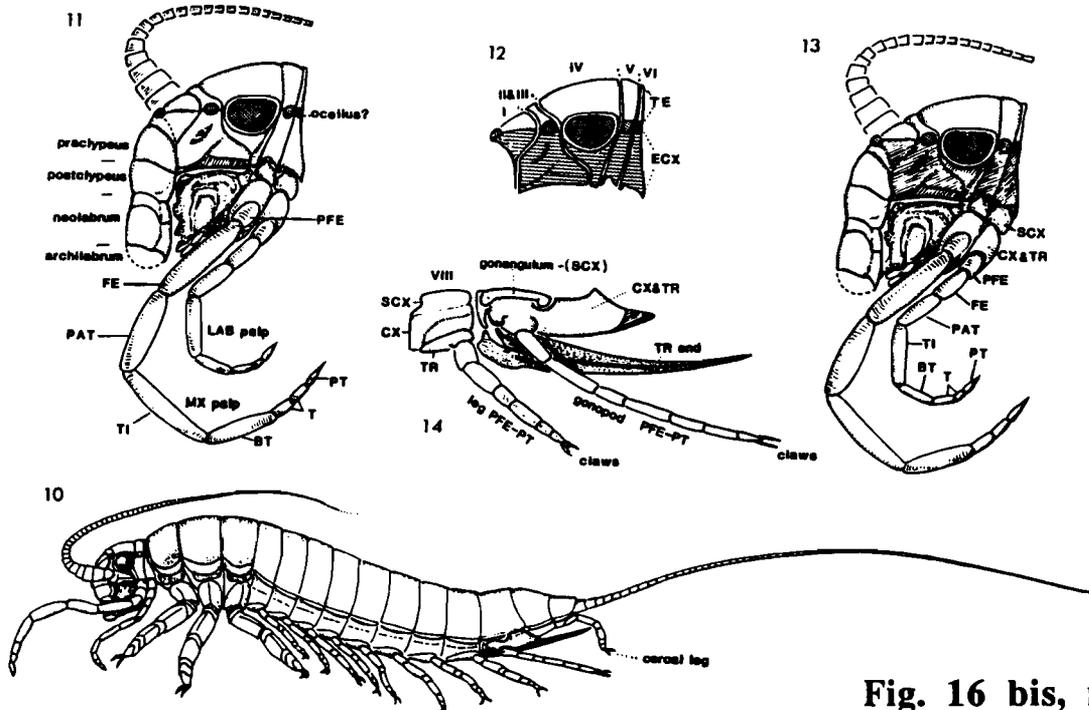
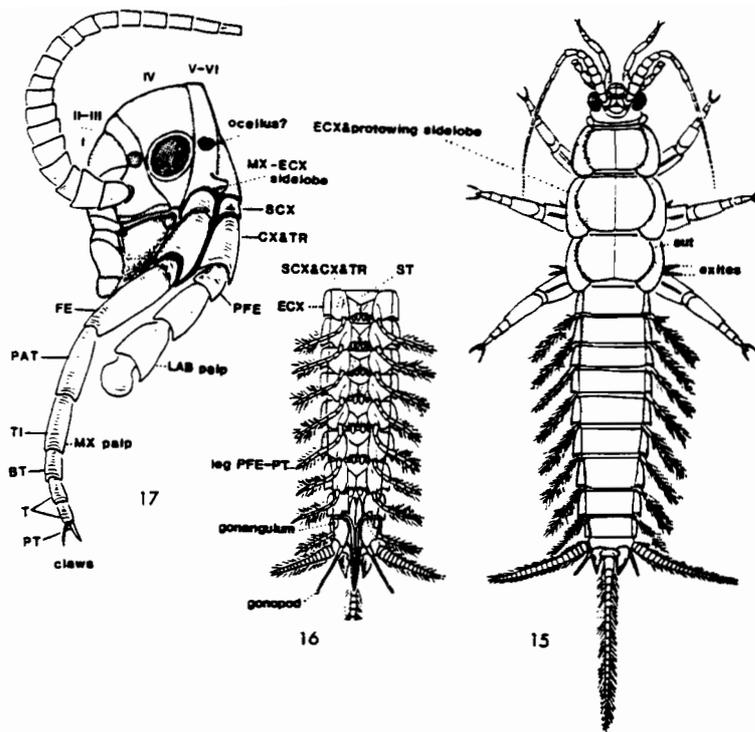
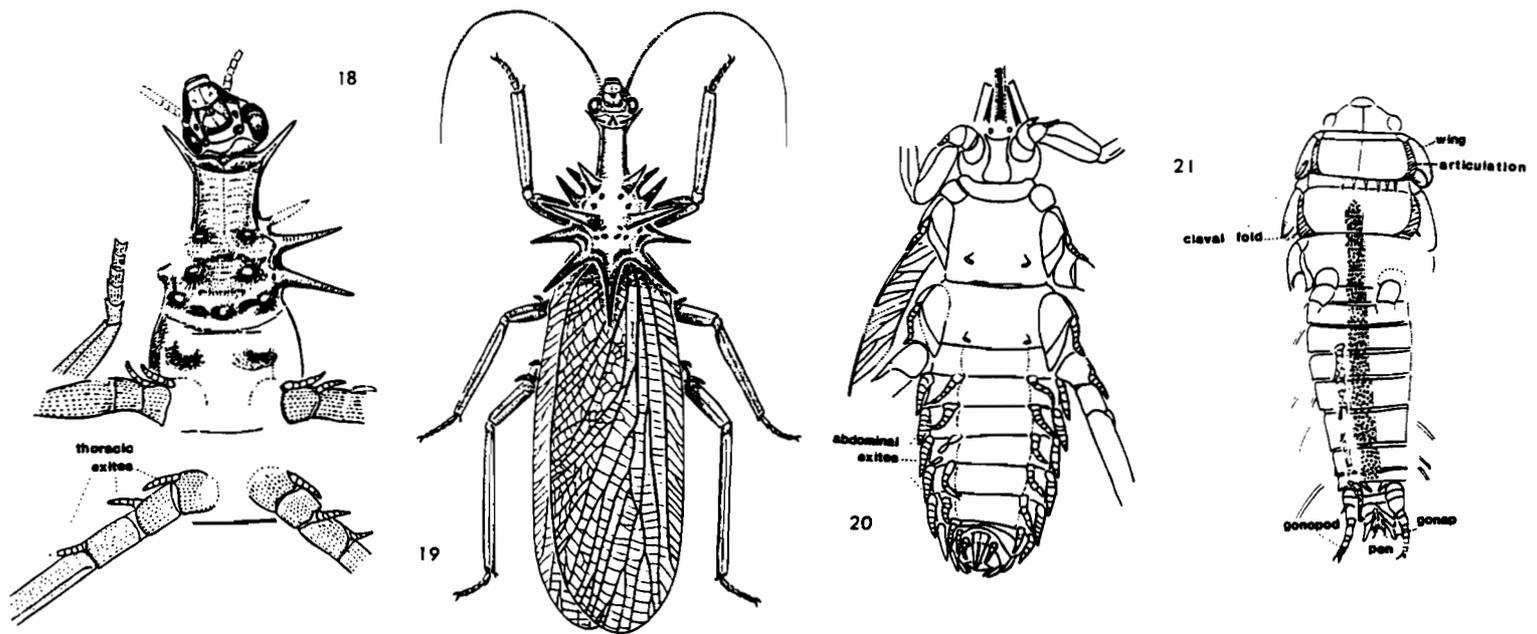


Fig. 16 bis, réf 118

Figs. 10-14. *Dasyteptus* (probably an undescribed genus and species) (Monura), with primitive cercal legs instead of cerci. Body densely covered by bristles. Thoracic side lobes (= reduced protowings fused with epicoxae) separated by suture; subcoxa forms thoracic pleuron; double-clawed abdominal legs, as in other fossil orders. Fig. 10. Reconstruction, based mainly on specimens 1987/1, 1987/2, Carleton (Lietz coll.); and P11A757, priv. (Cozart coll.). Length without antenna and paracercus ca. 35 mm. Figs. 11-14. Head, based mainly on specimens 1987/1, Carleton (Lietz coll.); KSR 1388, priv. (Ramsdell coll.); MCP 99, NE III, U. (Ramsdell coll.); and TVT 1290, priv. (Testa coll.). Fig. 11. Head: pleurostoma shaded, hypostoma absent; mandible bearing a sliding, nonpermanent anterior articulation; "ocellus" is either a maxillary ocellus or a suture delimiting maxillary and labial terga. Fig. 12. Head capsule (mouthparts starting with subcoxa removed) showing six horse shoe-shaped segments; terga (TE) unshaded, epicoxa (ECX) shaded; ocelli and eye probably rest on dividing suture. Fig. 13. Head: mouthparts articulate by subcoxa followed by fused coxotrochanter; segmentation of palps same as in abdominal legs (PFE-PT). Fig. 14. Female: abdominal segments VIII and IX, showing ovipositor with gonangulum (combined subcoxa IX and intersternite VII-IX and sternum IX); gonocoxite (coxa and trochanter); thin, very proximally articulated gonopod (PFE-PT); and smooth, tapering valves (TR end). Pleuron VIII composed of fused subcoxa (SCX), coxa (CX), and trochanter (TR). Reconstruction based upon specimens 1987/1, 1987/2, Carleton (Lietz coll.); 1987/3, Carleton (Agazzi coll.); 1984/4, Carleton (Piecko coll.); PE 39888, Field Mus.; and P11A757, priv. (Cozart coll.). Monura have similar body form to that of the Archeognatha (machilids), but share the derived characters of gonangulum, thoracic pleuron, and dicondylous mandible with Thysanura-Pterygota. Upper Carboniferous, Westphalian D, Illinois. All original reconstructions.



FIGS. 15-17. *Ramsdelepidion schusteri* n. gen., n. sp. (Thysanura), a primitive, gigantic silverfish, differs from related living *Tricholepidion gertschi* in maxillary palps, legs, exites, and vesicles being much closer to the morphological ground plan of Insecta, and in thoracic side lobes (reduced, fused protowings, and epicoxae) being separated by sutures (*sut*) from terga. Fig. 15. Reconstruction, based mainly on the holotype MCP 100, NE III. U. (Ramsdell coll.); and specimens MCP 448, NE III. U. (Piecko coll.); and Schuster 1401, 973, priv. (Schuster coll.). Body length without appendages, ca. 60 mm. Fig. 16. Abdomen, ventral view, showing triangular sterna (ST) and four openings where coxal (outer) and trochanteral (inner) vesicles articulated. All pregenital segments carry vesicles and bristle-covered, eight-segmented legs. Gonangulum, gonopod, and ovipositor with cutting ridges present. Fig. 17. Head with pleurostoma (shaded) on segments II and III above mandible, and epicoxal side lobe (ECX) preceding hypostoma, above maxilla (MX). Labial palps are similar to those in Recent *Tricholepidion*. "Ocellus?" is either maxillary ocellus or a suture delimiting maxillary tergum. Upper Carboniferous, Westphalian D, Illinois. All original drawings.



FIGS. 18 and 19. *Gerarus danielesi* Handlirsch, 1906 (Paraneoptera, Geraridae), a very large, stem-group hemipteroid with inflated postclypeus, short cerci, ridged ovipositor, and sculptured prothorax with 16 heavy spines. Fig. 18. Incomplete specimen 491, Field Mus. (Wolff coll.); dorsal view, basal leg segments exposed; thoracic exites are well preserved as a series; undulating line beyond eyes is mandibular carina; head length 6.8 mm; prothorax length 13 mm; exite length 3 mm. Fig. 19. Reconstruction based on specimens PE 28729, PE 32029, PE 5276, and PE 31973, Field Mus. (Herdina coll.); and 491, Field Mus. (Wolff coll.). Total length without antennae ca. 75 mm. Fig. 20. Carboniferous pterygote, female (order uncertain) showing thoracic as well as abdominal exites and complete series of abdominal legs, possibly with weak double claws. Specimen PE 30370, Field Mus. (Baird coll.). Total length 40.7 mm. Fig. 21. Young terrestrial nymph of Diaphanoptera, probably of *Prochoroptera calopteryx* Handlirsch, 1911 (only Paleoptera capable of flexing their wings backwards); serial abdominal legs bear double claws (on legs IV, VIII, and IX), annulated gonapophyses (*gonap*; coxal endites), and penes (*pen*; trochanteral endites); gut is full of spores. Nymphal wings are probably similar to ancient protowings in their broad, band-like articulation, shape, and ability to be flexed backward and folded. Length 17.5 mm; LOA 1762, priv. (Osterberger coll.). Upper Carboniferous, Westphalian D, Illinois. All original drawings.

Fig. 16 bis

RECONSTITUTION D'HEXAPODES FOSSILES (in Kukalova-Peck, 1986, réf. 118)

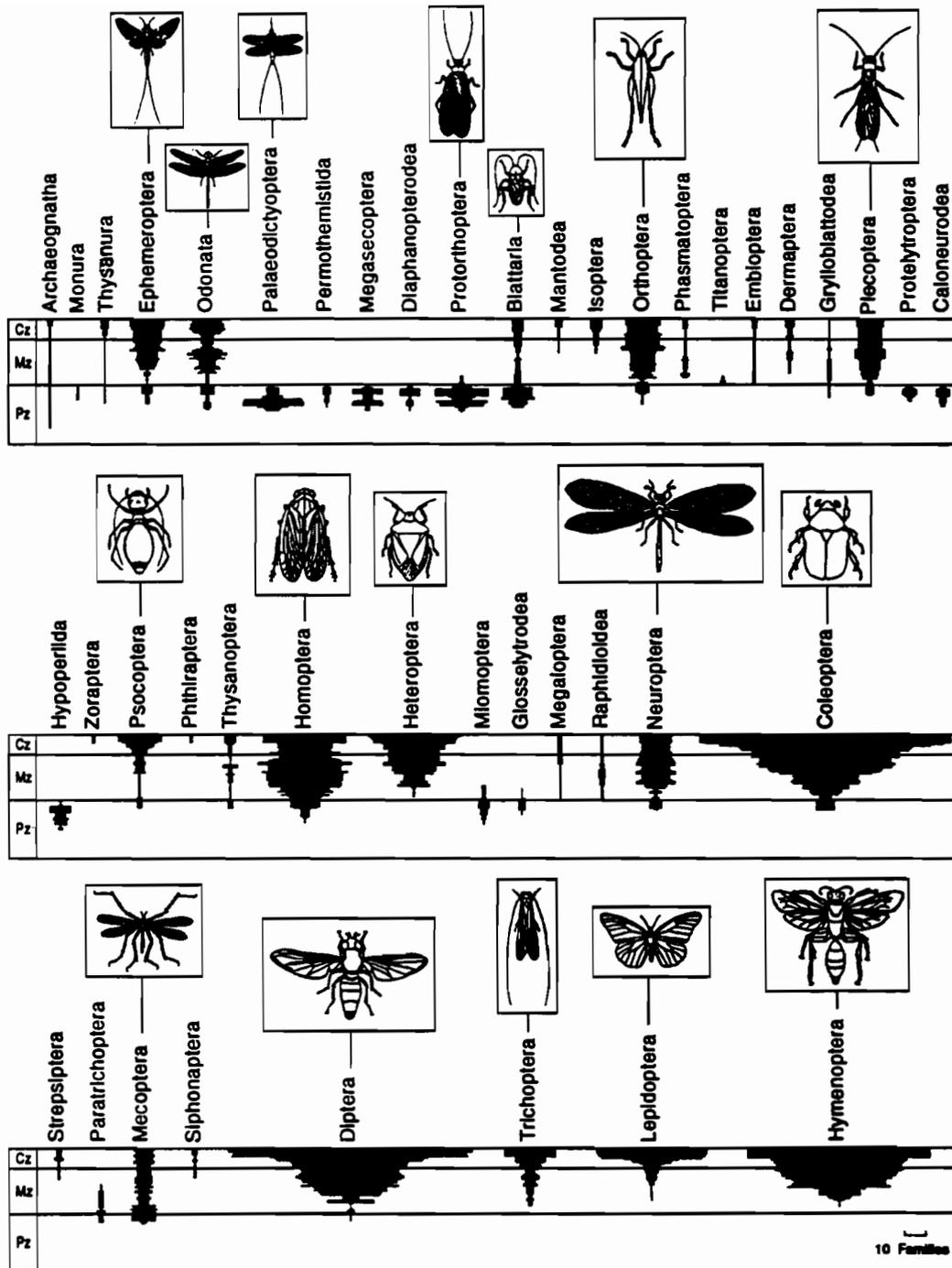


Diagramme montrant les diversités familiales des différents ordres d'insectes au cours du Phanérozoïque. L'échelle est donnée en bas à droite, Dz = Paléozoïque ; Mz = Mésozoïque ; Cz = Cénozoïque. Les plantes à fleurs apparaissent au 2/3 du Mésozoïque soit approximativement juste au dessus du "M" de Mz. (D'après LABANDEIRA et SEPKOSKI, 1993).

Fig. 18, réf 87 (modifiée par Rasplus, 1993)

Lignées	Caractères dérivés propres à chaque lignée
<i>Hexapoda</i>	corps formé de 3 tagmes : tête, thorax et abdomen ; tête résultant de la fusion de plusieurs segments primitifs, en particulier de 3 segments gnathaux portant respectivement 1 paire de mandibules, 1 paire de maxilles et un labium ; ce dernier résulte de la fusion de la deuxième paire de maxilles primitives ; ultrastructure particulière du spermatozoïde ; présence de deux cellules pigmentaires à l'intérieur de chaque ommatidie, etc.
<i>Entognatha</i>	pièces buccales non visibles de l'extérieur car situées dans une cavité orale, formée à partir de replis latéraux de la tête prenant naissance au niveau de la géna et de la postgéna.
<i>Insecta</i>	nombreux caractères dérivés, dont (a) présence d'un organe particulier, l'organe de Johnston sur le scape antennaire ; (b) flagelle dépourvu de muscles ; (c) tarsi plurisegmentés ; (d) valves de l'ovipositeur formées, chez la femelle, à partir des gonapophyses VIII et IX.
<i>Dicondylia</i>	mandibule pourvue de deux articulations avec la capsule céphalique (1).
<i>Pterygota</i>	présence de deux paires d'ailes membraneuses insérées respectivement sur le méso- et le métathorax.
{ <i>Odonata</i> + { <i>Neoptera</i>	disparition du stade subimago (2) ; femelle présentant un seul gonopore (3) ; nervures R et Rs présentant un tronc commun (4).
<i>Neoptera</i>	articulation alaire de type évolué : la structure des sclérites axillaires autorise la combinaison de mouvements horizontaux et verticaux ; l'aile peut se replier sur la face dorsale du corps, soit horizontalement, soit dans un plan incliné (5) ; une connexion nerveuse entre <i>corpora allata</i> et <i>corpora cardiaca</i> .
<i>Polyneoptera</i>	présence de pelotes vésiculeuses, les <i>plantulae</i> , sous les tarsomères.
<i>Paraneoptera</i>	nombre réduit d'articles tarsaux ; concentration de la chaîne nerveuse, avec notamment un seul ganglion abdominal ; spermatozoïdes à double flagelle ; absence de cerques.
<i>Psocodea</i>	structure particulière du cibarium (cavité antérieure de la bouche).
<i>Condylognatha</i>	mandibules transformées en stylets ; anneaux sclérifiés présents entre les flagellomères.
<i>Holometabola</i>	présence d'un stade nymphal différencié ; bourgeons alaires à l'intérieur du corps chez les larves ; ailes formées par dévagination de ces bourgeons au moment de la mue imaginale.
{ <i>Neuropterida</i> + { <i>Coleopterida</i>	premières valves de l'ovipositeur modifiées et soudées chez la femelle ; cerques non articulés ou absents.
<i>Coleopterida</i>	vol assuré par les ailes postérieures.
<i>Neuropterida</i>	fusion de la troisième paire de valves de l'ovipositeur chez la femelle et apparition d'une musculature propre à l'intérieur de l'organe ainsi formé.
{ <i>Hymenoptera</i> { + <i>Panorpida</i>	larves de type éruciforme ; glandes labiales des larves séricigènes.
<i>Panorpida</i>	transformation de certains muscles soit chez la larve, soit chez l'adulte.
<i>Amphiesme- noptera</i>	membrane alaire recouverte de soies ou d'écaillés ; à l'inverse des autres animaux, chromosomes sexuels identiques chez le mâle et différents chez la femelle.
<i>Antliophora</i>	absence de certains muscles labiaux ; tendance à la réduction de la mandibule ; transformations au niveau de l'articulation alaire.

(1) Ceci s'oppose au caractère primitif que l'on retrouve chez les *Entognatha* et les *Archaeognatha* ; chez ces derniers la mandibule ne présente qu'une seule articulation.

(2) Chez les *Ephemerida* un stade particulier, le subimago, ailé, s'intercale entre le dernier stade larvaire (les larves sont aquatiques) et le stade imaginal proprement dit ; durant ce stade, l'insecte reste immobile.

(3) Chez les *Ephemerida*, les femelles présentent deux gonopores, caractère considéré comme primitif à l'intérieur des *Pterygota*.

(4) Chez la plupart des *Ephemerida*, les deux rameaux R et Rs sont libres ; ils présentent un tronc commun chez certaines espèces, mais il s'agit alors d'une convergence avec les *Odonata* + *Neoptera*.

(5) Chez les *Ephemerida* et les *Odonata*, l'articulation alaire est de type primitif car elle n'autorise les mouvements que dans un seul plan. Les ailes sont disposées de part et d'autre de l'insecte au repos, ou quelquefois réunies le long de leur face dorsale, mais jamais repliées horizontalement.

## T 5: CARACTÈRES DÉRIVÉS DES *HEXAPODA* ET DE LEURS DIFFÉRENTES LIGNÉES ( réf. 19)

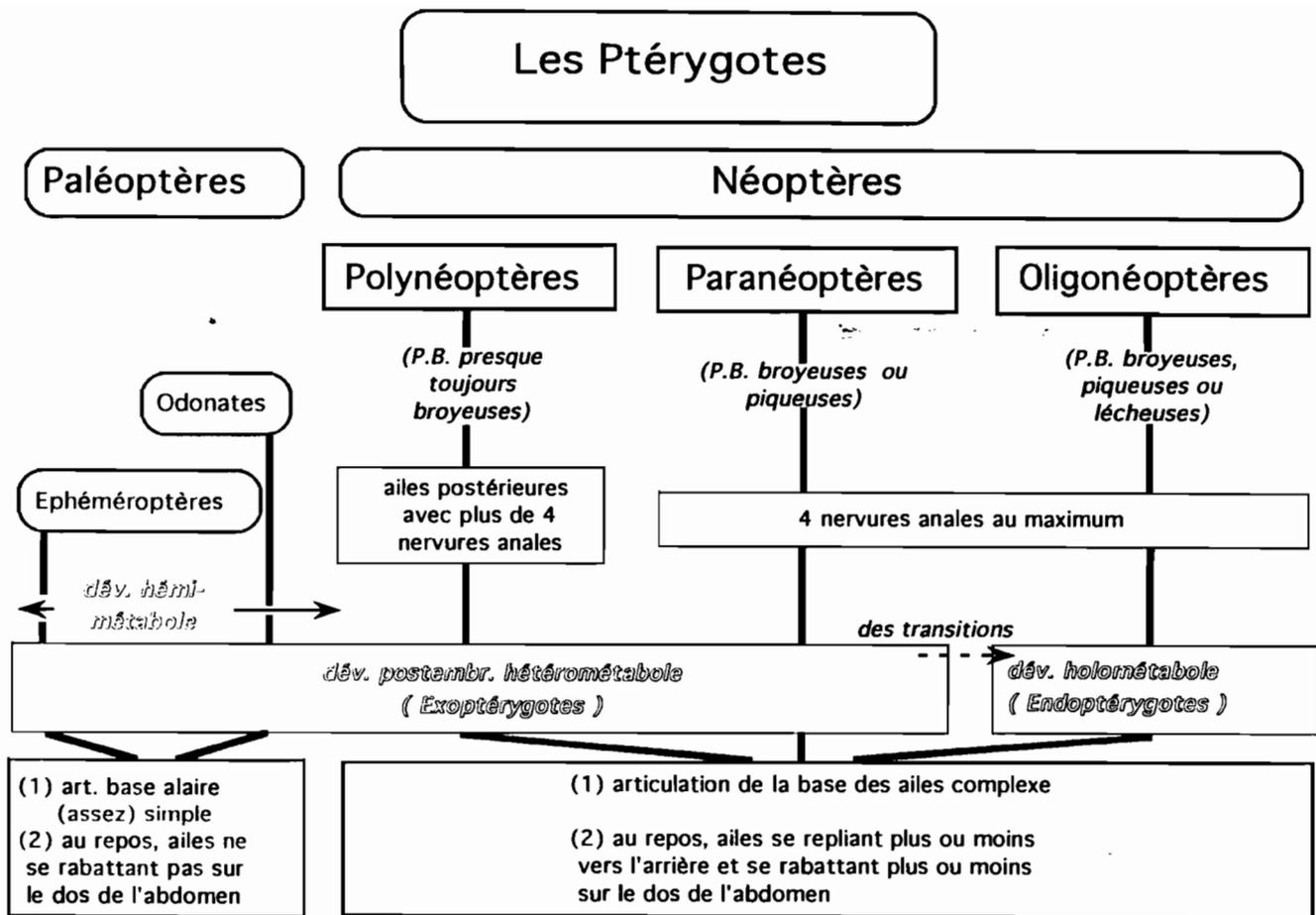


FIGURE 1 Bis-2

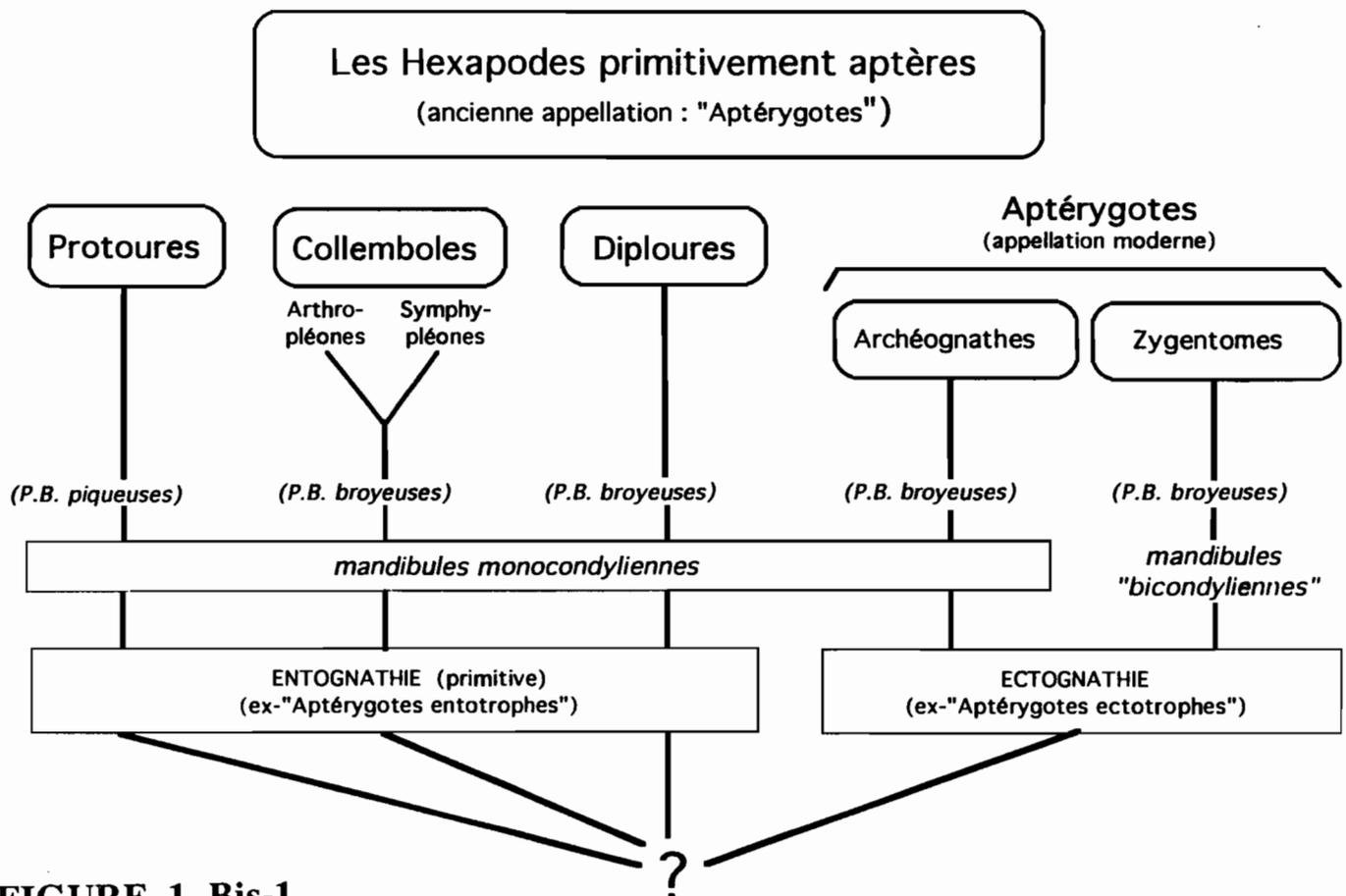


FIGURE 1 Bis-1

# Les Polynéoptères

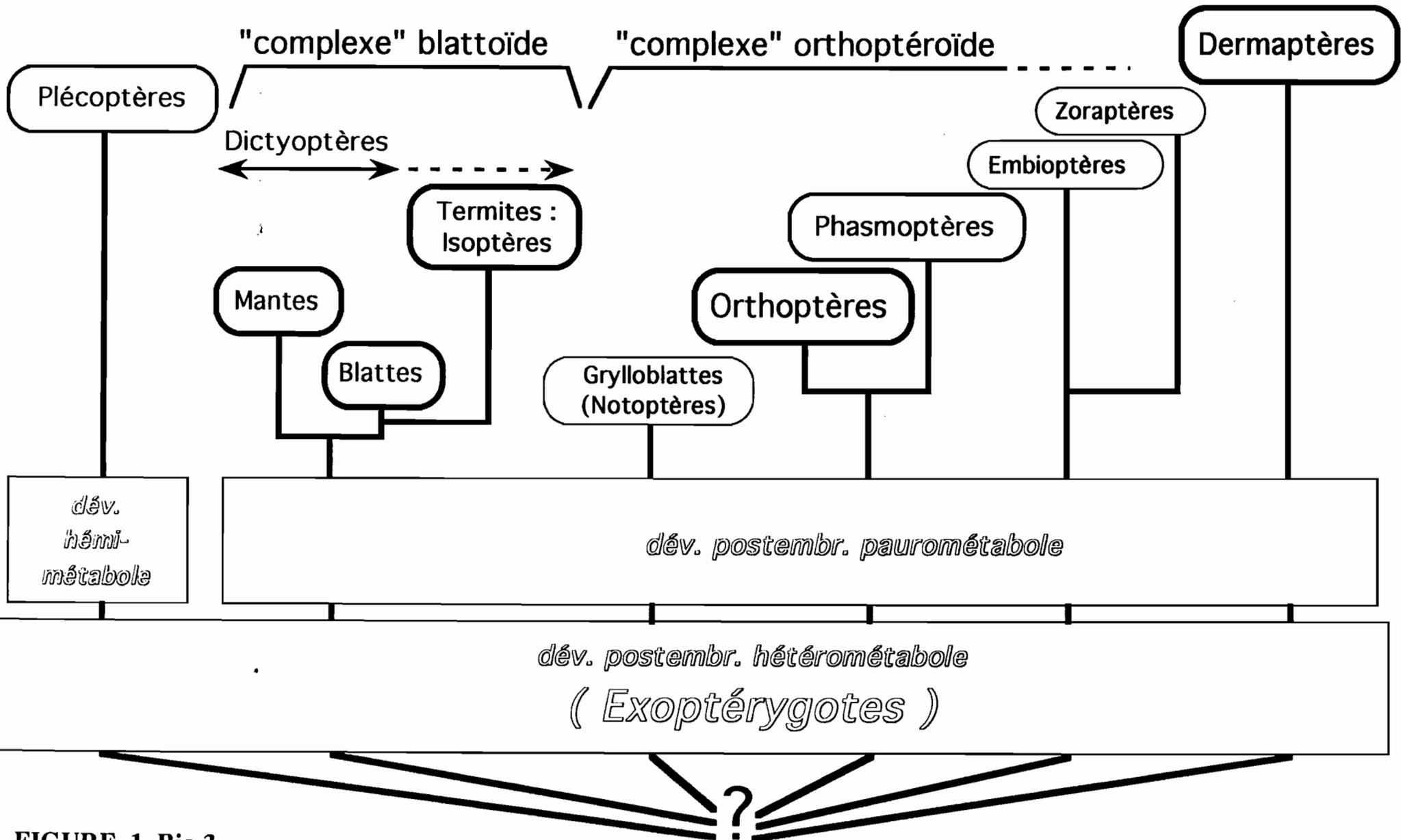


FIGURE 1 Bis-3

# Les Paranéoptères

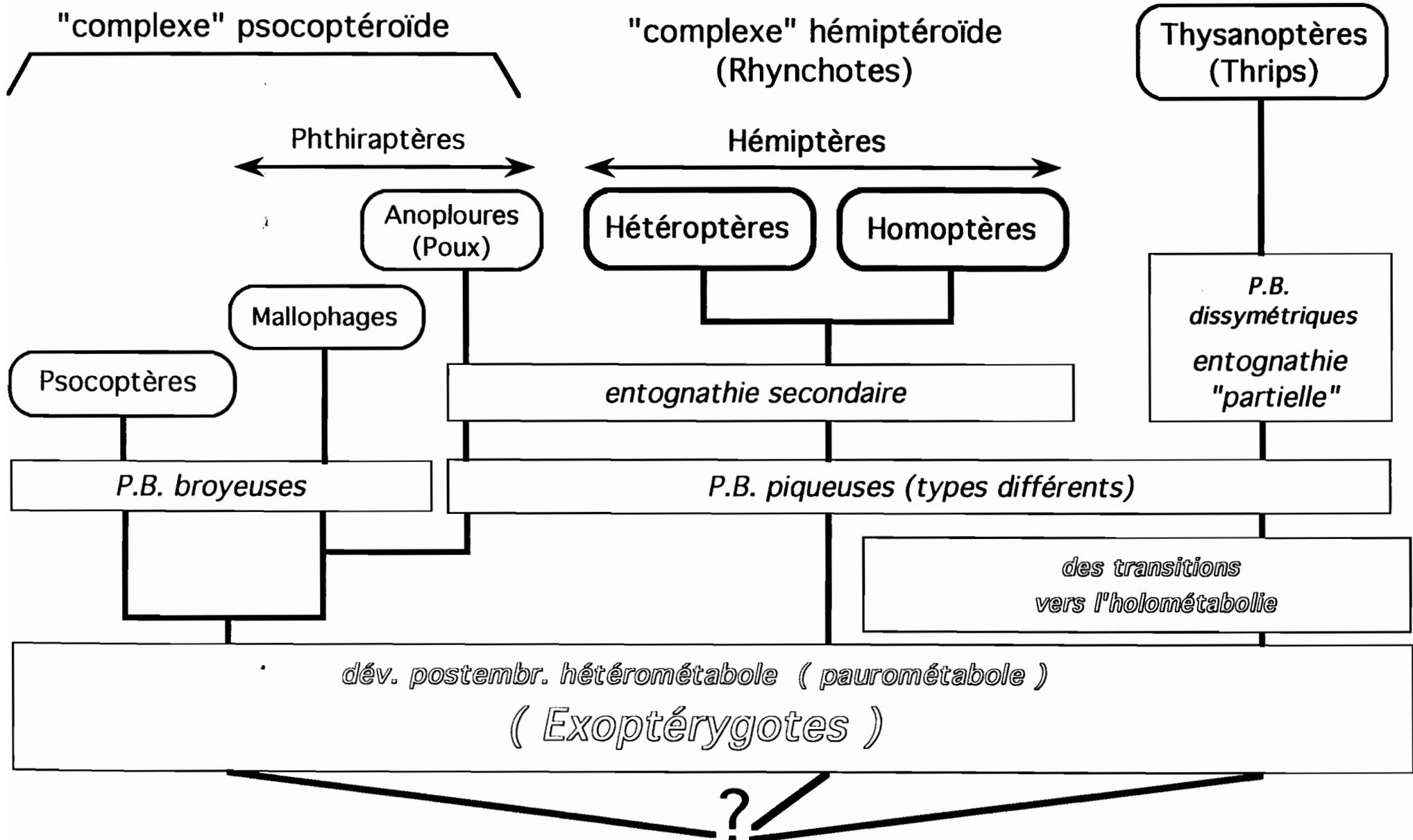


FIGURE 1 Bis-4

# Les Oligonéoptères

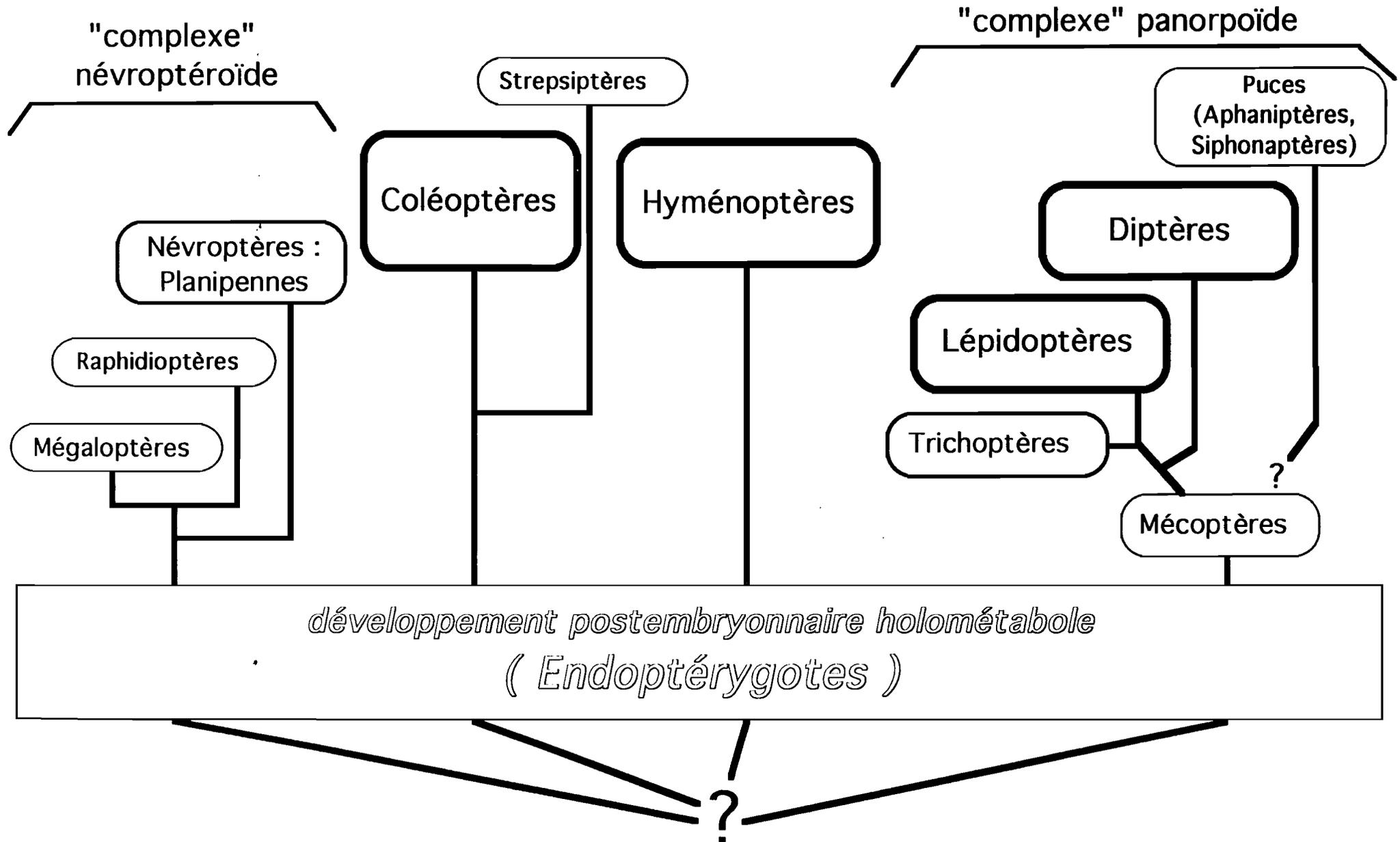
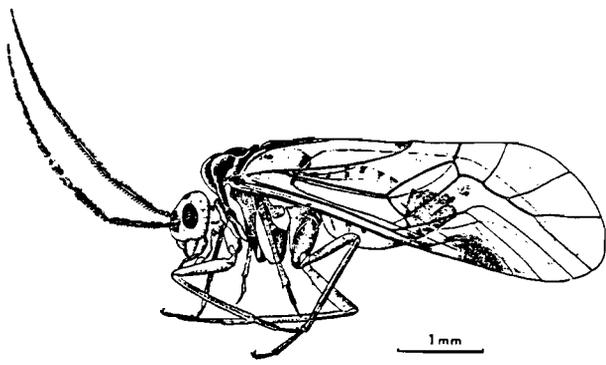
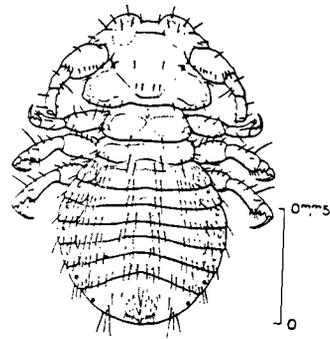


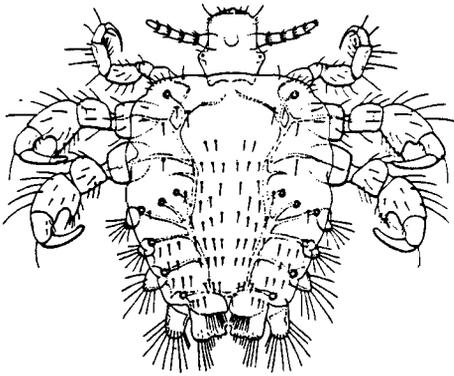
FIGURE 1 Bis-5



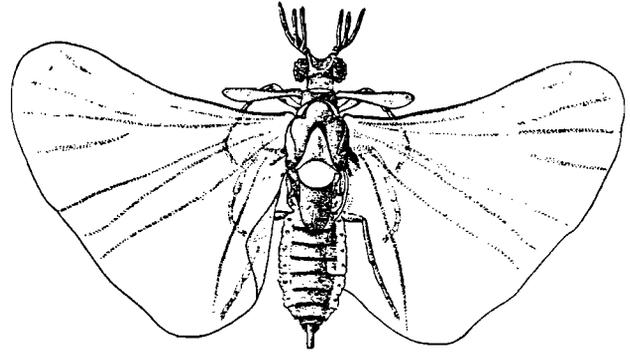
**PSOCOPTERA**



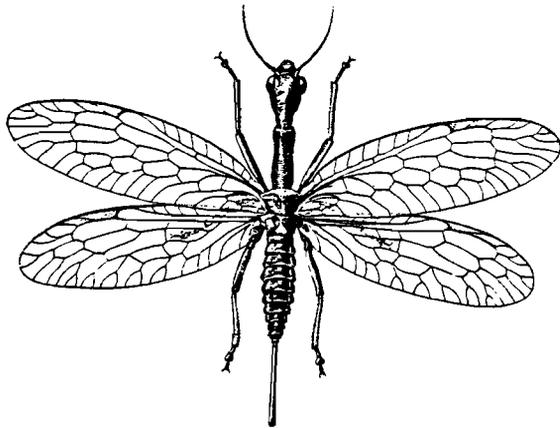
**PHTHIRAPTERA  
(MALLOPHAGA)**



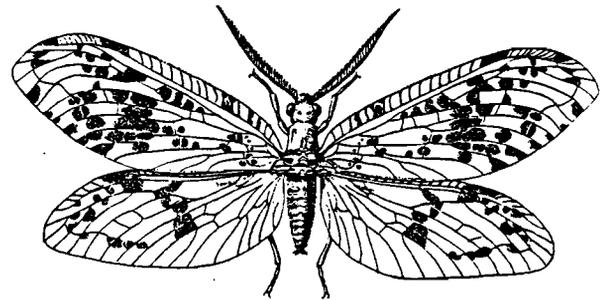
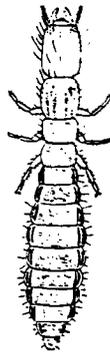
**PHTHIRAPTERA (ANOPLURA)**



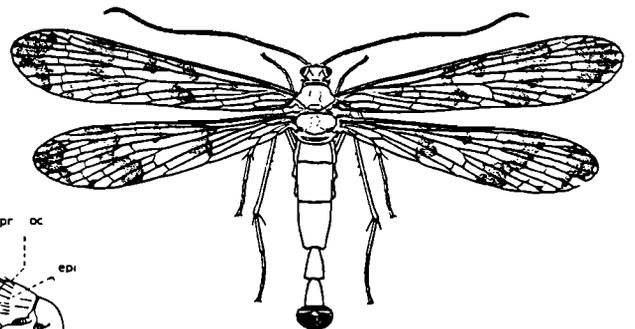
**STREPSIPTERA**



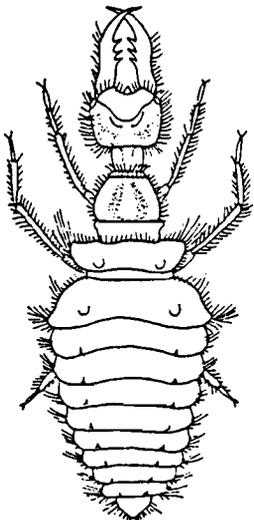
**RAPHIDIOPTERA**



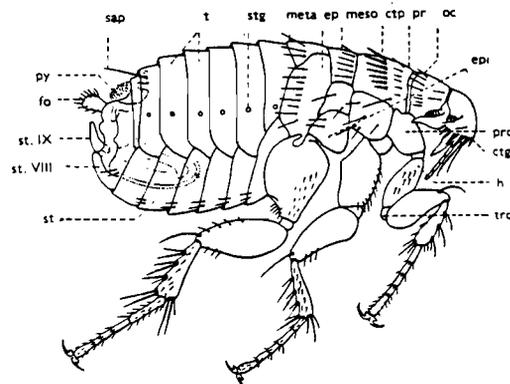
**MEGALOPTERA**



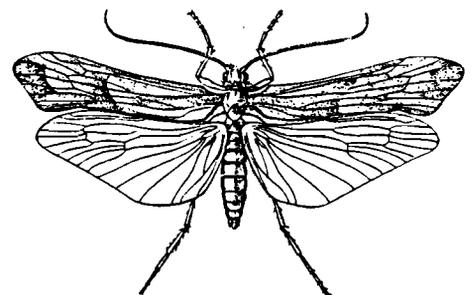
**MECOPTERA**



**NEUROPTERA**



**SIPHONAPTERA**



**TRICHOPTERA**

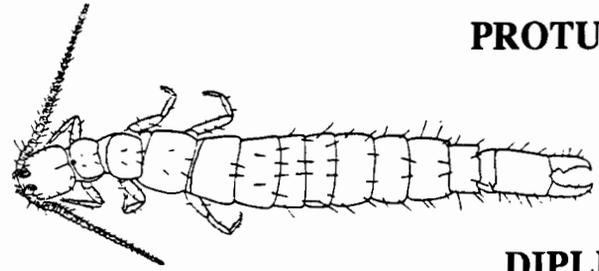
Fig. 17 : Silhouettes d'insectes appartenant à différents ordres  
(Réf. 68, 69 et 50)



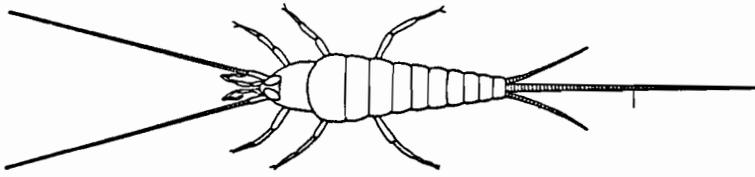
**COLLEMBOLA**



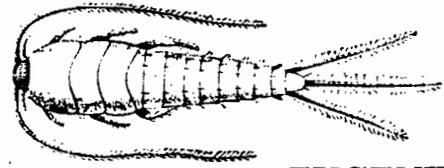
**PROTURA**



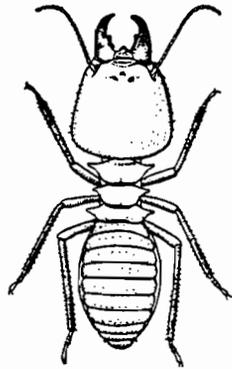
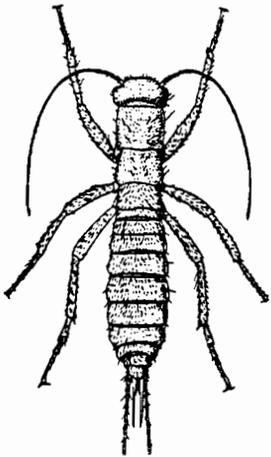
**DIPLURA**



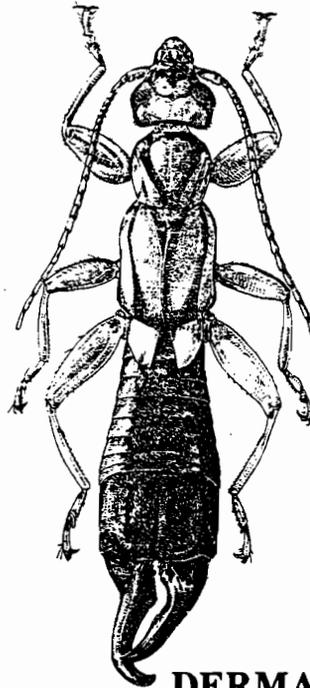
**ARCHAEOGNATHA**



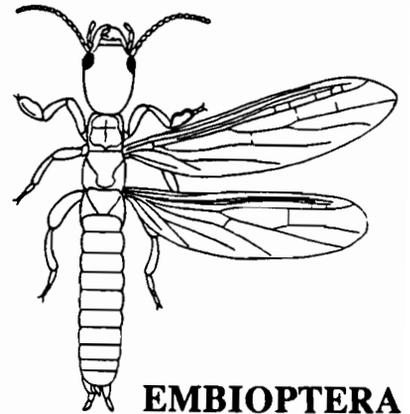
**ZYGENTOMA**



**DICTYOPTERA**

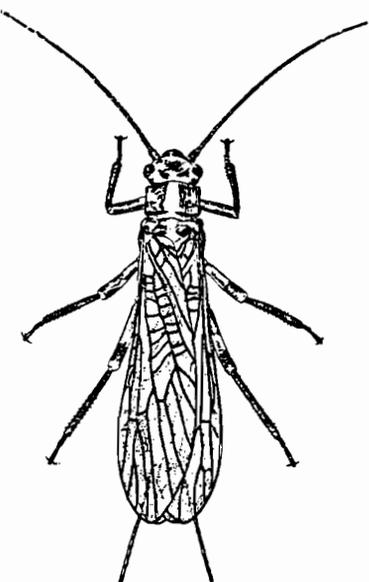


**DERMAPTERA**

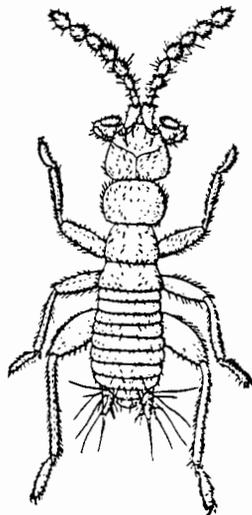


**EMBIOPTERA**

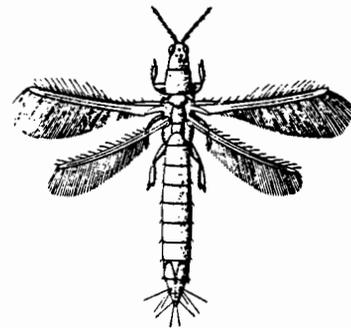
**GRYLLOBLATTODEA**



**PLECOPTERA**



**ZORAPTERA**



**THYSANOPTERA**



**Fig. 17**

Tableau 6 : Parasites et maladies transmis par les Diptères à l'homme et au bétail.

Espèce vectrice	Famille	Parasite ou maladie transmise	Groupe taxonomique du parasite	Maladie	Hôte	Région concernée
<i>Phlebotomus</i> spp.	Psychodidae	<i>Leishmania donovani</i> <i>Leishmania brasiliensis</i>	Protozoaires	Kala-azar Leishmaniose forestière américaine	Homme	Amérique du Sud
<i>Phlebotomus</i> spp.	Psychodidae	<i>Leishmania tropica</i>	Protozoaires	Bouton d'Orient	Homme	Afrique et Amérique du Sud
<i>Phlebotomus</i> spp.	Psychodidae	<i>Bartonella bacilliformis</i>	Rickettsies	Verruga péruvienne	Homme	Amérique du Sud
<i>Phlebotomus</i> spp.	Psychodidae		Virus	Fièvre Pappataci	Homme	Région méditerranéenne
<i>Culex</i> , <i>Anopheles</i> , <i>Mansonia</i>	Culicidae	<i>Wuchereria bancrofti</i> et <i>Microfilaria malayi</i>	Helminthes	Filariose	Homme	Toutes régions tropicales
<i>Anopheles</i>	Culicidae	<i>Plasmodium vivax</i> , <i>Plasmodium falciparum</i> , <i>Plasmodium malariae</i>	Protozoaires	Malaria	Homme	Toutes régions tropicales
<i>Aedes aegypti</i>	Culicidae		Virus	Fièvre jaune	Homme	Afrique et Amérique du Sud
<i>Aedes aegypti</i> et <i>Aedes albopictus</i>	Culicidae		Virus	Dengue	Homme	Toutes régions tropicales
<i>Culex</i> et <i>Aedes</i> spp.	Culicidae		Virus	Encéphalite	Homme et cheval	Amérique du Sud
<i>Culicoides</i> spp.	Ceratopogonidae	<i>Mansonella</i> spp.	Helminthes	Filariose	Homme	Afrique et Amérique du Sud
<i>Culicoides</i> spp.	Ceratopogonidae	<i>Onchocerca</i> spp.	Helminthes	Onchocercose	Bétail	Afrique, Asie, Australie
<i>Culicoides</i> spp.	Ceratopogonidae	Arbovirus	Virus	Arboviroses	Homme et bétail	Amérique du Sud, Afrique, Asie
<i>Simulium</i> spp.	Simuliidae	<i>Onchocerca volvulus</i>	Helminthes	Onchocercose	Homme	Afrique et Amérique Centrale
<i>Chrysops</i> spp.	Tabanidae	<i>Loa loa</i>	Helminthes	Loaiose	Homme	Afrique
<i>Tabanus</i> spp.	Tabanidae	<i>Bacillus anthracis</i>	Bactéries	Anthrax	Homme et bétail	Toutes régions
<i>Musca domestica</i>	Muscidae	<i>Eberthella typhosa</i>	Bactéries	Typhoïde	Homme	Toutes régions
<i>Glossina</i> spp.	Glossinidae	<i>Trypanosoma gambiense</i> et <i>T. rhodesiense</i>	Protozoaires	Maladie du sommeil	Homme et bétail	Afrique
<i>Glossina</i> spp.	Glossinidae	<i>Trypanosoma brucei</i>	Protozoaires	Nagana	Bétail	Afrique

Estimations concernant les principales maladies tropicales dans le monde

Maladie	Population exposée	Population touchée	Nombre de pays d'endémie	Mortalité	Morbidité/incapacité
Paludisme	2 milliards 400 millions	Plus de 500 millions	90	1,5- 2,7 millions de décès par an, dont 1 million d'enfants de moins de cinq ans	300 à 500 millions de cas cliniques par an, dont 90 % en Afrique
Dracunculose	100 millions	Moins de 2 millions	18	Exceptionnelle	Très incapacitante
Maladie de Chagas	90 millions	18 millions	21	45 000 décès par an, dont 10 % dans la tranche d'âge 15-35 ans	3 millions
Schistosomiase	600 millions	200 millions	74	20 000 décès par an	20 millions
Trématodoses d'origine alimentaire	750 millions	40 millions	100 ou plus	Pas d'estimations disponibles	Maladies du foie ou diarrhée
Filariose lymphatique	750 millions	75 millions	70	Surmortalité parmi les patients atteints d'éléphantiasis	5 millions souffrent d'incapacité chronique
Onchocercose	100 millions	17 millions	34	Surmortalité parmi les aveugles	270 000 aveugles
Leishmaniose : viscérale (LV) cutanée (LC)	350 millions	12 millions	88	LV : élevée LC : très faible	LV : très élevée LC : lésions multiples
Dengue et dengue hémorragique	2 milliards	Indéterminée - millions de cas	Plus de 100	1-5 % : dizaines de milliers de décès	Millions de cas
Trypanosomiase africaine	55 millions	275 000	36	Non traitée : 100 % Traitée : 5- 10 %	Plus de 50 000 cas. Très incapacitante

TABLEAU 6-2, Réf. 140



Fig. 19, réf. 119

Fig. 20, réf. 119

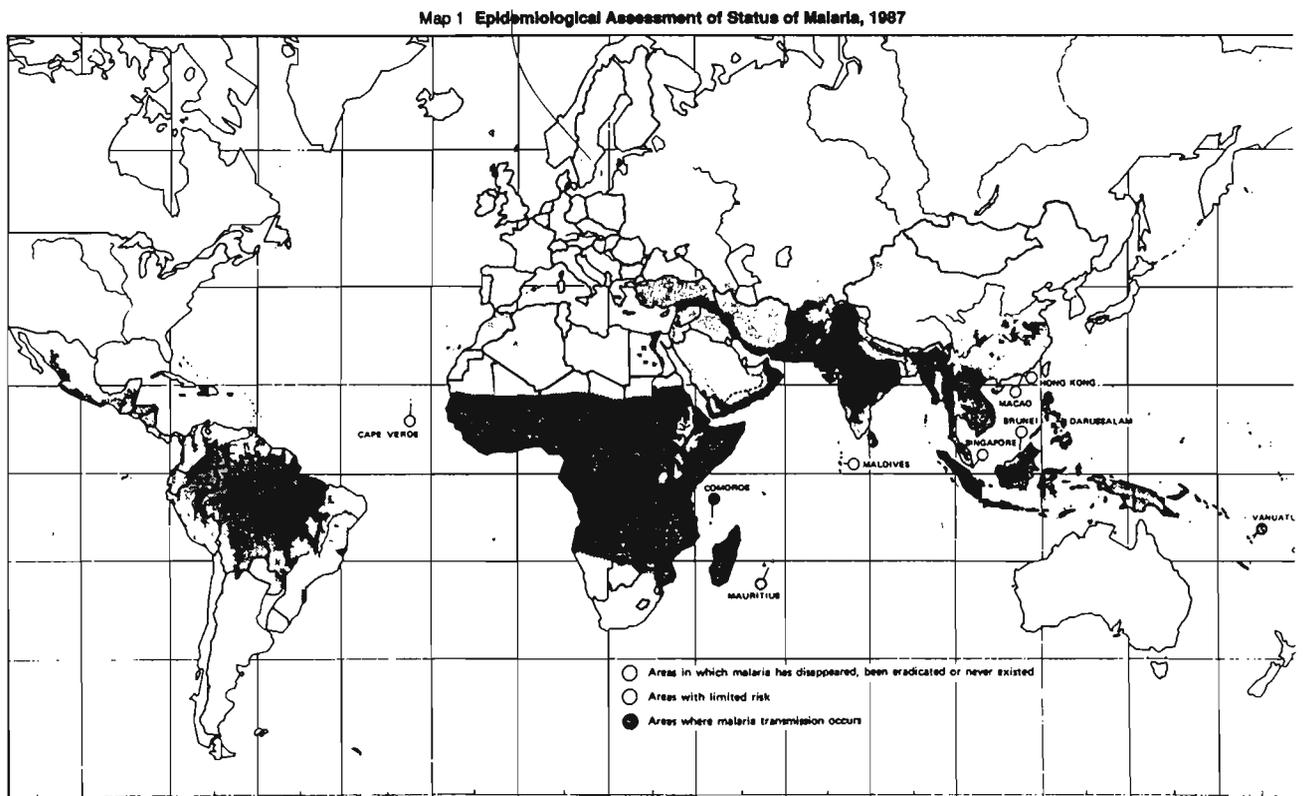


Table 1. Malaria vectors of the world

A: *Anopheles*, C: *Cellia*, K: *Kerteszia*, N: *Nyssorhynchus*, names of subgenera. The main species of vectors are printed bold, others are local or secondary vectors. Incidental vectors are omitted. Species no longer active as vectors are put in parentheses. Malariological zones are based on Macdonald (1957).

Tab. 6bis, réf. 119

Zones	Vectors	
1. North American	<i>(A.(A.)freeborni)</i> <i>(A.(A.)quadrimaculatus)</i>	<i>(A.(N.)albimanus)</i>
2. Central American	<i>A.(A.)aztecus</i> <i>A.(A.)punctimacula</i> <i>A.(N.)albimanus</i> <i>A.(N.)albitarsis</i>	<i>A.(N.)aquasalis</i> <i>A.(N.)argyritarsis</i> <i>A.(N.)darlingi</i>
3. South America	<i>A.(A.)pseudopunctipennis</i> <i>A.(A.)punctimacula</i> <i>A.(K.)bellator</i> <i>A.(K.)cruzii</i> <i>A.(N.)albimanus</i> <i>A.(N.)albitarsis</i> <i>A.(N.)aquasalis</i>	<i>A.(N.)argyritarsis</i> <i>A.(N.)braziliensis</i> <i>A.(N.)darlingi</i> <i>A.(N.)nuneztovari s.l.</i> <i>A.(N.)benarrochi</i> <i>A.(N.)trannulatus</i>
4. North Eurasian	<i>(A.(A.)atroparvus)</i> <i>(A.(A.)messeae)</i> <i>A.(A.)sacharovi</i>	<i>A.(A.)sinensis</i> <i>A.(C.)pattoni</i>
5. Mediterranean	<i>A.(A.)atroparvus</i> <i>A.(A.)claviger</i> <i>A.(A.)labranchiae</i> <i>A.(A.)messeae</i>	<i>A.(A.)sacharovi</i> <i>A.(C.)hispaniola</i> <i>A.(C.)superpictus</i>
6. Afro-Arabian (Desert)	<i>A.(C.)culicifacies</i> <i>A.(C.)fluviatilis</i> <i>A.(C.)hispaniola</i>	<i>A.(C.)multicolor</i> <i>A.(C.)pharoensis s.l.</i> <i>A.(C.)sergentii</i>
7. Afrotropical	<i>A.(C.)arabiensis</i> <i>A.(C.)funestus</i> <i>A.(C.)gambiae</i> <i>A.(C.)melas</i>	<i>A.(C.)merus</i> <i>A.(C.)moucheti</i> <i>A.(C.)nili</i> <i>A.(C.)pharoensis s.l.</i>
8. Indo-Iranian	<i>A.(A.)sacharovi</i> <i>A.(C.)annularis</i> <i>A.(C.)culicifacies s.l.</i> <i>A.(C.)fluviatilis</i>	<i>A.(C.)pulcherimus</i> <i>A.(C.)stephensi</i> <i>A.(C.)superpictus</i> <i>A.(C.)tessellatus</i>

Zones	Vectors	
9. Indo-Chinese hills	<i>A.(A.)nigerrimus</i> <i>A.(C.)annularis</i> <i>A.(C.)culicifacies s.l.</i> <i>A.(C.)dirus s.l.</i>	<i>A.(C.)fluviatilis</i> <i>A.(C.)maculatus s.l.</i> <i>A.(C.)minimus</i>
10. Malaysian	<i>A.(A.)campestris</i> <i>A.(A.)donaldi</i> <i>A.(A.)letifer</i> <i>A.(A.)nigerrimus</i> <i>A.(A.)whartoni</i> <i>A.(C.)aconitus</i> <i>A.(C.)balabacensis</i> <i>A.(C.)dirus s.l.</i>	<i>A.(C.)leucosphyrus</i> <i>A.(C.)ludlowae</i> <i>A.(C.)maculatus s.l.</i> <i>A.(C.)minimus</i> <i>A.(C.)philippinensis</i> <i>A.(C.)subpictus s.l.</i> <i>A.(C.)sundaicus</i>
11. Chinese	<i>A.(A.)lesteri anthropophagus</i> <i>A.(A.)sinensis</i>	<i>A.(C.)pattoni</i>
12. Australasian	<i>A.(A.)bancrofti</i> <i>A.(C.)annulipes s.l.</i> <i>A.(C.)farauti s.l.</i> <i>A.(C.)karwari</i>	<i>A.(C.)koliensis</i> <i>A.(C.)punctulatus</i> <i>A.(C.)subpictus s.l.</i>

Map 14 Distribution of *Aedes aegypti* in 1930 and 1980

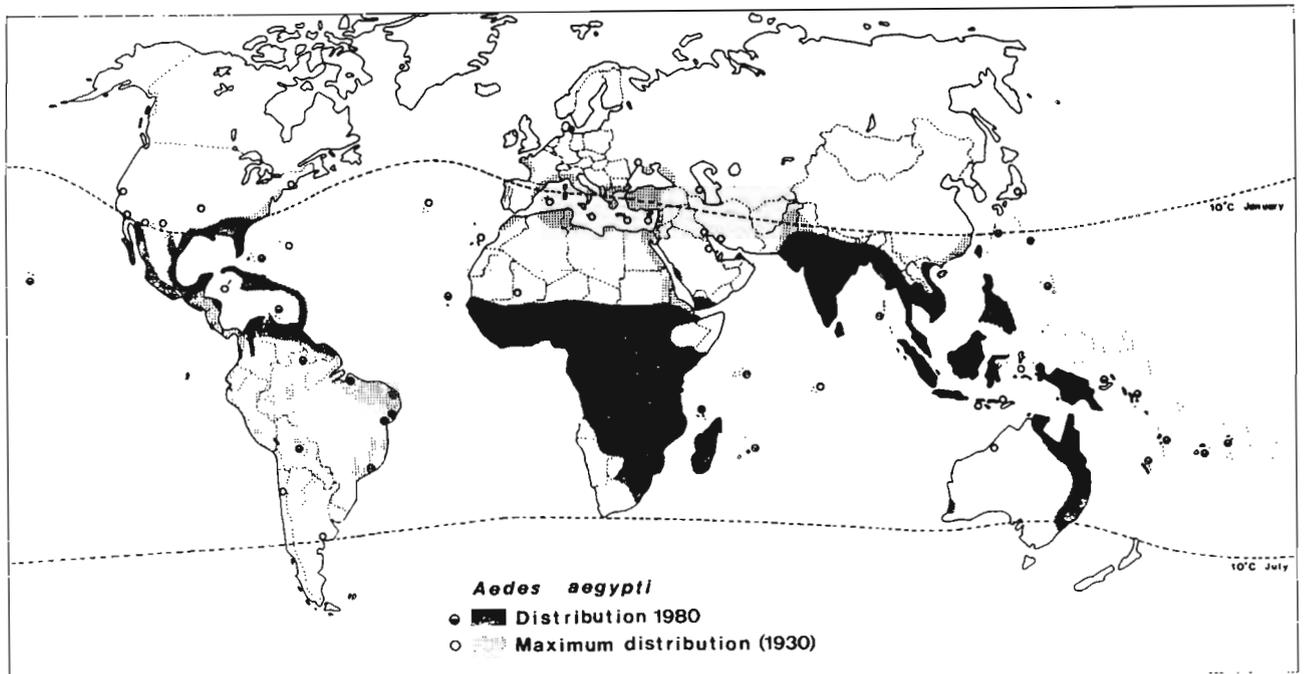


Fig. 21, réf. 119

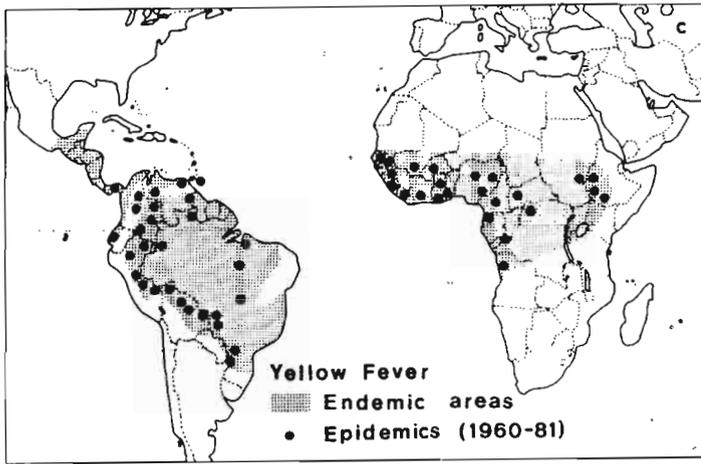


Fig. 22, réf. 119

Yellow Fever Endemic Areas

Extent of Dengue and Dengue Haemorrhagic Fever Outbreaks

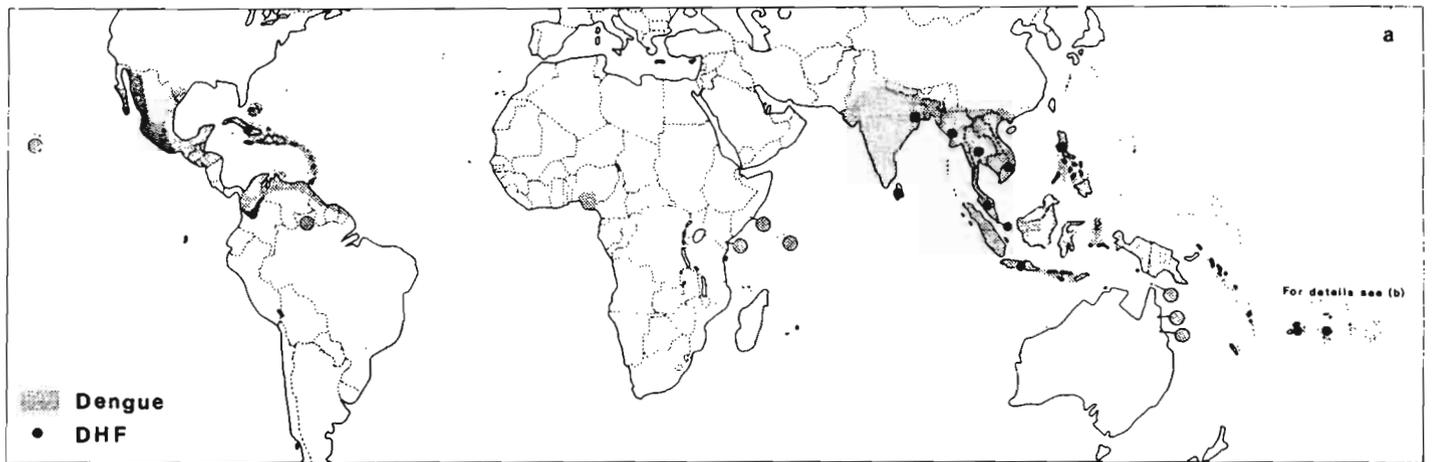


Fig. 23, réf. 119

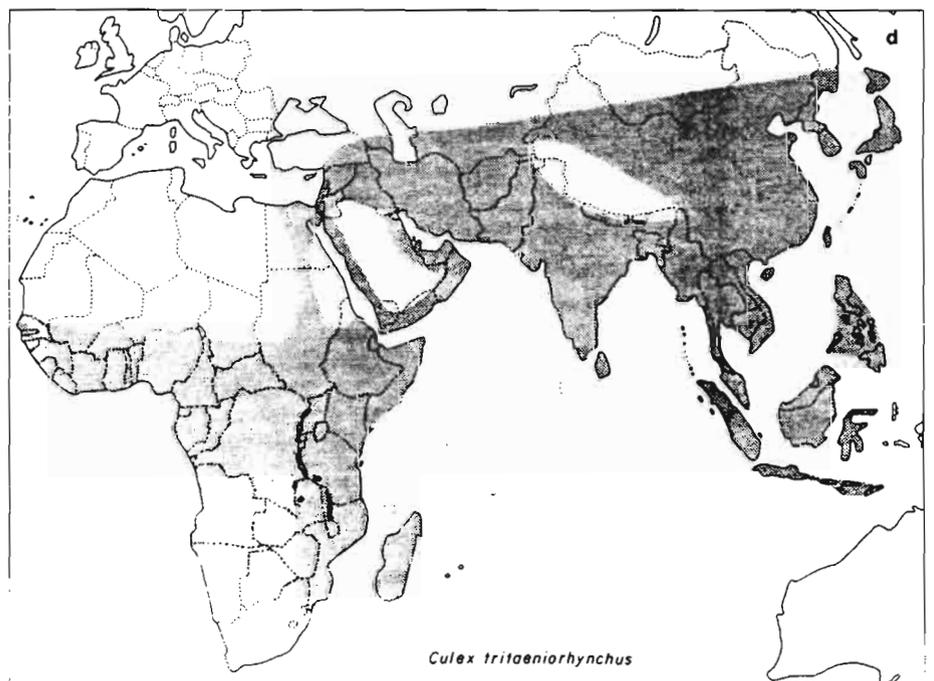
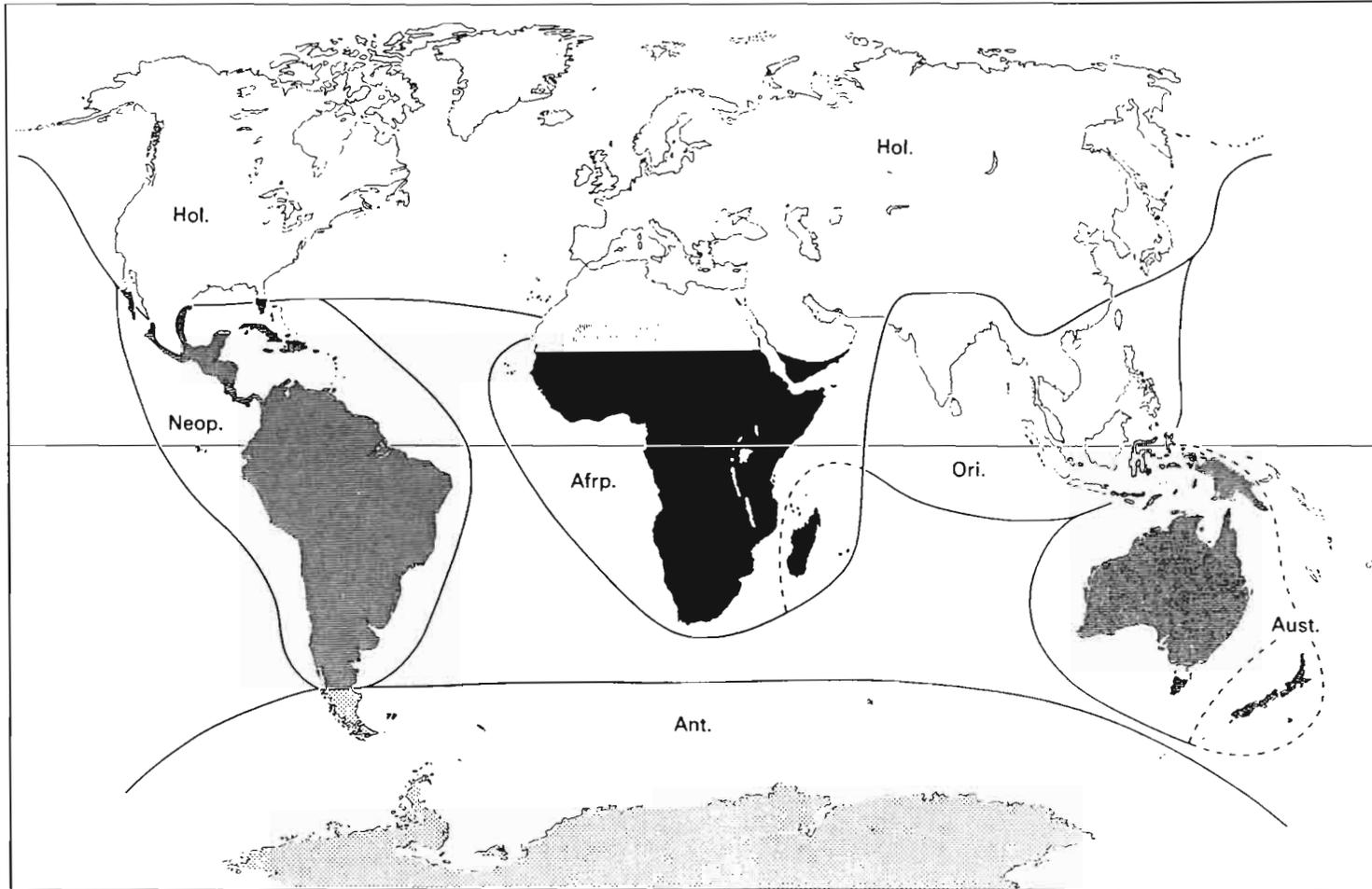


Fig. 24, réf. 119 Extent of Japanese Encephalitis Endemicity, and Distribution of the Vector

## **2- L'IMPORTANCE AGRONOMIQUE DES INSECTES**



**Fig. 26** : Les grandes régions zoogéographiques du globe. **Afrp.** Région afrotropicale. **Ant.** Région antarctique. **Aust.** Région australienne. **Hol.** Région holarctique. **Neop.** Région néotropicale. **Ori.** Région orientale. En hachures verticales, zones de transition entre deux régions.

## 11. IMPORTANCE DE L'AGRICULTURE DANS L'ÉCONOMIE

PAYS	POPULATION AGRIC EN % DE LA	EXPORT. AGRICOLES EN % DES	IMPORT. AGRICOLES EN % DES	EXPORT. AGRICOLES EN % DES
	POPULATION TOTALE 1986	EXPORT. TOTALES 1986	IMPORT. TOTALES 1986	IMPORT. TOTALES 1986
ALGERIE	26	1	20	1
ANGOLA	71	5	16	7
ARABIE SAOUDITE	65	53	19	16
BOTSWANA	66	9	14	11
BURUNDI	85	69	29	22
BURUNDI	92	94	13	77
CAMBODGE	65	57	12	48
CAP-VERT	47	19	35	1
REP. CENTRAFRICAINE	67	38	19	42
ICHAO	78	78	11	65
COMORES	81	60	29	30
CONGO	61	1	13	2
COTE-D'IVOIRE	60	79	21	132
GUINEE	79	34	34	1
EGYPTE	43	10	33	7
GUINEE EQUATORIALE	60	69	12	62
ETHIOPIE	77	85	30	40
GABON	71	71	14	1
GAMBIE	82	38	48	17
GHANA	53	51	11	65
GUINEE	77	7	17	9
GUINEE-BISSAU	80	68	23	25
KENYA	79	74	11	55
LESOTHO	82	93	36	5
LIBERIA	72	27	47	46
LIBYE	14	86	24	69
MADAGASCAR	70	86	17	88
MALAIE	79	9	4	79
MALI	83	84	15	38
MAURITANIE	67	10	44	17
BAURICB	25	42	16	42
BAHOC	40	17	18	11
MALABRIQUE	83	39	29	8
MARSHALL	38	38	12	12
NIGER	89	20	24	21
NIGERIA	66	2	15	3
REPUBLIQ.	14	83	21	9
BRASILE	92	86	12	34
SAO TOME ET-PRINCIPE	69	43	21	27
SENEGAL	79	17	28	12
SEYCHELLES	79	4	18	1
SIERRA LEONE	65	42	37	29
SOMALIE	72	85	38	22
AFRIQUE DU SUD	17	6	5	9
Soudan	65	84	17	44
SWAZILAND	70	71	17	53
TANZANIE	81	86	12	35
TOGO	73	52	25	31
TUNISIE	28	10	15	6
UGANDA	81	92	5	131
ZAMBIE	68	38	23	39
ZAMBIE	71	1	7	3
ZIMBABWE	70	51	4	55
BARBADE	8	15	14	7
BELIZE	35	57	23	34
BENNUDES	3	20	20	20
CANADA	4	8	6	8
COSTA RICA	27	70	6	65
CUBA	21	79	12	63
DOMINIQUE	30	83	17	37
REP. DOMINICAINE	40	44	16	16
EL SALVADOR	40	64	10	44
GRENADE	30	55	10	20
GUADALOUPE	11	86	22	12
GUATEMALA	53	86	11	86
HAWAII	63	35	23	16
HONDURAS	59	88	8	69
JAMAIQUE	31	24	19	15
MARTINIQUE	10	67	21	16
MEXIQUE	31	16	13	21
MICRONASIA	81	65	9	16
PANAMA	27	44	11	11
TRINITÉ-ET-TOBAGO	8	3	22	4
ETATS-UNIS	3	14	6	8
ARGENTINE	11	67	6	97
BOLIVIE	43	5	13	4
BRESIL	27	35	13	56
CHILI	14	16	6	21
COLOMBIE	36	70	7	80
EQUATEUR	14	37	7	44
GRUYERE FRANCAISE	28	6	19	1
GUAYANA	24	49	7	32
PAGUAY	49	90	7	36

## 11. IMPORTANCE DE L'AGRICULTURE DANS L'ÉCONOMIE (fin)

PAYS	POPULATION AGRIC EN % DE LA	EXPORT. AGRICOLES EN % DES	IMPORT. AGRICOLES EN % DES	EXPORT. AGRICOLES EN % DES
	POPULATION TOTALE 1986	EXPORT. TOTALES 1986	IMPORT. TOTALES 1986	IMPORT. TOTALES 1986
PEROU	39	17	22	16
SURINAM	18	13	10	13
URUGUAY	14	86	9	68
VENEZUELA	12	2	10	2
AFGHANISTAN	57	39	15	23
BANGLADESE	71	20	22	6
BHOUTAN	91	17	17	17
BURUNDI	55	55	8	55
BIRMANIE	49	51	8	13
CHINE	70	10	6	13
CYPRUS	23	45	15	18
HONG-KONG	1	5	11	5
INDE	64	27	8	17
INDONESIE	48	17	8	23
IRAN	30	2	21	2
ISRAEL	24	12	41	1
JAPON	8	18	16	9
JORDANIE	7	18	6	25
KAMPUCCHIA DEMOCRATIQUE	72	70	16	8
CORÉE, REP. POP. DEMOCR.	37	1	7	1
CORÉE, REP. DE	26	2	10	2
KORÉIT	2	1	18	1
LAOS	73	29	8	15
LIBAN	4	11	16	4
MALAISIE	34	24	13	37
MALDIVES	66	14	14	14
MONGOLIE	34	16	5	11
NEPAL	92	25	13	14
ORAN	44	1	15	1
PAKISTAN	55	33	20	18
PHILIPPINES	48	24	10	22
KATAR	2	20	20	2
ARABIE SAOUDITE, ROYAUME	43	8	7	7
SINGAPOUR	5	47	16	31
SRI LANKA	52	16	16	6
SURINAM	27	16	15	6
THAÏLANDE	63	40	6	39
TURQUIE	48	32	7	21
EMIRATS ARABES UNIS	3	1	13	2
VIENTIANE	63	58	65	46
YEMEN, REP. ARABE DU	65	80	29	1
YEMEN DEMOCRATIQUE	35	1	13	1
AUTRICHE	6	7	7	3
BELGIQUE-LUXEMBOURG	2	11	12	11
BELGIQUE	14	12	8	12
TCHÉCOSLOVAQUIE	11	3	9	3
DANEMARK	6	27	10	25
FINLANDE	10	4	7	5
FRANCE	9	17	12	15
REP. DEMOCR. ALLEMANDE	2	2	8	2
ALLEMAGNE, REP. FEDERALE	4	5	14	7
GRECE	24	32	17	16
HONGRIE	14	20	9	20
ISLANDE	7	2	11	2
ISLANDE	15	26	13	28
ITALIE	4	8	7	7
JAPON	4	5	13	3
PAYS-BAS	4	23	15	23
NORVEGE	7	2	6	1
POLOGNE	21	8	12	9
PORTUGAL	21	7	15	6
ROUMANIE	21	7	9	18
ESPAGNE	13	15	12	12
SURINAM	5	2	7	3
SUISSE	4	4	8	3
ROYAUME-UNI	2	8	13	7
URSS	15	3	17	3
TOSGOSLAVIE	24	9	10	8
AUSTRIE	6	36	6	36
FIDJI	42	37	18	23
POLYNESIE FRANCAISE	14	7	18	18
KIRIBATI	16	6	26	2
NOUVELLE-CALÉDONIE	48	19	19	19
NOUVELLE-ZÉLANDE	10	55	6	53
PAPOUASIE NOUV. GUINEE	71	31	15	34
ILES SALOMON	16	19	16	19
TONGA	16	60	34	8
TURKIE	48	17	12	14

Tab. 2, réf. 120

PRODUCTION AGRICOLE PAR PRINCIPALES DENRÉES  
1991-1992

<sup>1</sup> Campagne agricole commençant durant l'année indiquée.  
Source: FAO

Denrées	Pays développés			Pays en développement			Monde		
	1991	1992	1991-1992 Variation	1991	1992	1991-1992 Variation	1991	1992	1991-1992 Variation
	(...millions de tonnes...)		(%) (...millions de tonnes...)			(%) (...millions de tonnes...)			(%)
Total céréales	835.7	890.7	6.6	1 044.5	1 068.6	2.3	1 880.2	1 959.3	4.2
-Blé	305.0	320.5	5.1	241.5	245.0	1.4	546.5	565.5	3.5
-Riz, paddy	24.2	26.6	9.9	495.9	501.2	1.1	520.1	527.8	1.5
-Céréales secondaires	506.5	543.6	7.3	307.1	322.4	5.0	813.6	866.0	6.4
Plantes-racines	179.8	187.5	4.3	386.7	398.6	3.1	566.6	586.1	3.4
Total légumineuses	17.2	19.3	12.2	39.5	38.2	-3.3	56.7	57.5	1.4
Matières grasses	38.2	39.5	3.4	44.1	45.4	2.9	82.3	84.9	3.2
Sucrecentrifugé (brut) <sup>1</sup>	42.5	41.4	-2.6	74.1	68.7	-7.3	115.6	110.0	-4.8
Total viande	103.2	100.9	-2.2	76.0	80.0	5.3	179.2	180.9	0.9
Total lait	366.4	349.3	-4.7	160.1	163.8	2.3	526.5	513.1	-2.5
Œufs de poule	18.9	18.5	-2.1	17.0	17.6	3.5	35.8	36.1	0.8
Fèves de cacao	-	-	-	2.3	2.4	4.3	2.3	2.4	4.3
Café vert	-	-	-	6.0	5.7	-5.0	6.0	5.7	-5.0
Thé	0.222	0.208	-6.3	2.4	2.3	-4.2	2.6	2.5	-3.8
Fibres végétales	7.6	7.0	-7.9	19.1	16.9	-11.5	26.7	23.9	-10.5
-Fibre de coton	7.0	6.4	-8.6	13.7	12.0	-12.4	20.7	18.4	-11.1
-Jute et fibres apparentées	-	-	-	3.6	3.1	-13.9	3.6	3.1	-13.9
Tabac	1.9	1.9	0.0	5.7	5.9	3.5	7.6	7.8	2.6
Caoutchouc naturel	-	-	-	5.4	5.6	3.7	5.4	5.6	3.7

	Indice (1979-1981 = 100)			Variation		Taux annuel de variation 1986-1987 (%)
	1985	1986	1987	1985-1986 (%)	1986-1987 (%)	
<b>PRODUCTION VIVRIÈRE</b>						
<b>Pays en développement à économie de marché</b>						
Afrique	114	119	118	4,5	-0,9	2,6
Extrême-Orient	121	122	119	1,6	-2,8	2,9
Amérique latine	113	112	117	-1,1	4,7	2,1
Proche-Orient	113	118	119	5,0	0,9	2,4
Pays d'Asie à économie planifiée	128	134	137	4,7	2,9	5,0
Ensemble des pays en développement	120	123	124	2,5	1,0	3,3
<b>Pays développés à économie de marché</b>						
Amérique du Nord	109	104	100	-4,2	-4,2	0,5
Océanie	107	107	106	0,2	-1,0	1,8
Europe occidentale	107	107	107	0,6	-0,1	1,0
Europe orientale et URSS	110	118	118	7,7	-0,4	2,8
Ensemble des pays développés	108	109	108	1,1	-1,4	1,4
Monde	114	116	116	1,9	-0,2	2,4

<b>PRODUCTION NON VIVRIÈRE</b>						
<b>Pays en développement à économie de marché</b>						
Afrique	115	118	127	2,3	7,7	3,2
Extrême-Orient	122	114	114	-6,3	-0,7	2,7
Amérique latine	110	91	102	-17,2	11,8	0,4
Proche-Orient	107	102	105	-4,3	3,0	0,8
Pays d'Asie à économie de marché	168	135	150	-19,4	10,9	5,5
Ensemble des pays en développement	127	111	119	-12,0	6,6	2,7
<b>Pays développés à économie de marché</b>						
Amérique du Nord	96	73	93	-23,5	26,9	-1,3
Océanie	119	119	120	0,1	0,8	2,9
Europe occidentale	125	128	118	2,6	-8,2	3,7
Europe orientale et URSS	106	103	103	-2,8	-0,4	0,2
Ensemble des pays développés	105	97	102	-8,2	5,7	0,3
Monde	119	106	113	-10,8	6,3	1,9

T. 3, réf 1

Production vivrière et non vivrière, 1985-1987

## T. 4 bis, réf 121 Valeur des exportations de produits agricoles, des pêches et des forêts

**TABLEAU 1.3 Valeur des exportations mondiales de produits agricoles<sup>1</sup>, aux prix courants et à prix constants**

	Variation annuelle				
	Moyenne 1963-1965	1988	1987	Moyenne 1971-1980	1986-1987
	milliards de dollars		pourcentage		
<b>Aux prix courants</b>					
Monde	278	308	351	16,1	14,0
Pays développés	194	216	256	16,1	18,0
Pays en développement	84	92	95	16,2	4,3
<b>A prix constants</b>					
Monde	319	299	302	4,0	0,3
Pays développés	222	210	220	4,0	4,8
Pays en développement	97	89	83	4,0	-6,8

<sup>1</sup> Y compris les produits de la pêche et des forêts.  
Note: On a utilisé comme déflateur l'indice des Nations Unies de la valeur unitaire des exportations de produits manufacturés (1980 = 100).

	1988-90	1991	1992	1991-92
	Moyenne		Variation	
	milliards de dollars		pourcentage	
<b>Prix courants</b>				
Total mondial	432	466	491	5
Pays en développement	116	122	124	1
Pays développés	316	343	368	7
	milliards de dollars (1979-1981)			
<b>Prix réels<sup>1</sup></b>				
Total mondial	356	377	384	2
Pays en développement	96	99	96	-2
Pays développés	260	277	287	4

<sup>1</sup> Calculés en fonction de la hausse des prix des articles manufacturés et du pétrole brut depuis la période 1979-1981 (voir tableau 2).  
Source: Division de la statistique et Division des produits et du commerce international, FAO.

### T. 4, réf.6

**TABLEAU 5. Valeur des exportations de produits de l'agriculture, des pêches et des forêts**

	Total mondial			Pays en développement			Pays développés					
	1991	1992	1991-92	1991	1992	1991-92	1991	1992	1991-92			
	Variation		Variation		Variation		Variation		Variation			
	milliards de dollars		pourcentage		milliards de dollars		pourcentage		milliards de dollars		pourcentage	
<b>Total mondial</b>	<b>466,4</b>	<b>491,4</b>	<b>5</b>	<b>122,3</b>	<b>123,6</b>	<b>1</b>	<b>343,1</b>	<b>367,8</b>	<b>7</b>			
Produits halieutiques	38,6	39,3	2	17,5	17,7	1	21,2	21,6	2			
Produits forestiers	99,0	100,4	1	14,4	13,6	-6	83,6	86,8	4			
Produits agricoles	328,8	351,7	7 <sup>1</sup>	90,4	92,3	2	238,3	259,4	9			
<b>Boissons, sucre et autres produits</b>	<b>26,3</b>	<b>25,0</b>	<b>-5</b>	<b>20,4</b>	<b>19,2</b>	<b>-6</b>	<b>6,6</b>	<b>6,4</b>	<b>-3</b>			
Café	6,6	5,4	-18	6,2	5,0	-19	0,4	0,4	0			
Cacao <sup>1</sup>	3,7	3,8	3	2,7	2,6	-4	1,1	1,2	9			
Thé <sup>2</sup>	2,0	1,8	-10	2,1	1,8	-14	-	-	-			
Sucre	10,5	10,6	1	6,2	6,6	6	4,3	4,0	-7			
Bananes	2,9	2,9	0	2,8	2,8	0	0,3	0,3	0			
Poivre <sup>3</sup>	0,6	0,5	-17	0,4	0,4	0	0,1	0,1	0			
<b>Oléagineux, matières grasses et dérivés</b>	<b>30,2</b>	<b>32,1</b>	<b>6</b>	<b>13,5</b>	<b>14,3</b>	<b>6</b>	<b>16,7</b>	<b>18,0</b>	<b>8</b>			
Graines oléagineuses	10,2	10,2	0	3,1	2,8	-10	7,0	7,4	6			
Matières grasses et huiles végétales <sup>4</sup>	13,3	14,5	9	6,4	7,1	11	7,0	7,5	7			
Tourteaux et fannes <sup>5</sup>	6,7	7,4	10	4,0	4,4	10	2,7	3,1	15			
<b>Céréales</b>	<b>33,6</b>	<b>38,8</b>	<b>15</b>	<b>5,7</b>	<b>7,1</b>	<b>25</b>	<b>27,8</b>	<b>31,8</b>	<b>14</b>			
Riz	4,5	5,1	13	2,7	3,2	19	1,8	1,9	6			
Blé	15,9	19,0	19	1,1	1,6	45	14,7	17,5	19			
Céréales secondaires	13,2	14,7	11	1,9	2,3	21	11,3	12,4	10			
<b>Viande et animaux sur pied</b>	<b>46,2</b>	<b>50,0</b>	<b>8</b>	<b>7,4</b>	<b>7,2</b>	<b>-3</b>	<b>38,8</b>	<b>42,8</b>	<b>10</b>			
Bovins	21,0	22,7	8	3,1	2,9	-6	17,9	19,8	11			
Ovins et caprins	3,0	3,2	7	0,8	0,7	-13	2,2	2,5	14			
Porcins	13,9	15,1	9	1,9	1,8	-5	12,0	13,3	11			
Volaille	6,0	6,7	12	1,3	1,4	8	4,7	5,3	13			
Autres	2,3	2,3	0	0,3	0,4	33	2,0	1,9	-5			
<b>Lait et produits laitiers</b>	<b>20,7</b>	<b>23,8</b>	<b>15</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	<b>0</b>	<b>20,1</b>	<b>23,2</b>	<b>15</b>			
Beurre	3,4	3,5	3	0,1	0,1	0	3,3	3,4	3			
Fromage et caillé	8,2	9,3	13	0,1	0,1	0	8,1	9,2	14			
Lait en poudre et autres produits	9,1	11,0	21	0,4	0,4	0	8,7	10,6	22			
<b>Matières premières</b>	<b>16,9</b>	<b>15,8</b>	<b>-7</b>	<b>7,4</b>	<b>7,1</b>	<b>-4</b>	<b>9,4</b>	<b>8,7</b>	<b>-7</b>			
Coton fibre	7,8	6,6	-15	3,4	2,9	-15	4,4	3,7	-16			
Jute et fibres apparentées	0,1	0,1	0	0,1	0,1	0	-	-	-			
Fibres dures <sup>6</sup>	0,1	0,1	-11	0,1	0,1	13	-	-	-			
Caoutchouc naturel	3,5	3,6	3	3,3	3,5	6	0,1	0,1	0			
Cuirs et peaux <sup>7</sup>	5,4	5,4	0	0,5	0,5	0	4,9	4,9	0			
<b>Agrumes, vin et tabac</b>	<b>18,1</b>	<b>19,0</b>	<b>5</b>	<b>4,1</b>	<b>3,9</b>	<b>-5</b>	<b>13,9</b>	<b>15,0</b>	<b>8</b>			
Agrumes	4,0	4,1	3	0,9	0,8	-11	3,1	3,2	3			
Vin, vermouth, etc.	8,3	9,0	8	0,2	0,2	0	8,1	8,8	9			
Tabac en feuilles	5,8	5,9	2	3,0	2,9	-3	2,7	3,0	11			
<b>Autres exportations agricoles</b>	<b>136,8</b>	<b>147,2</b>	<b>8</b>	<b>31,3</b>	<b>32,9</b>	<b>4</b>	<b>105,0</b>	<b>113,5</b>	<b>8</b>			

<sup>1</sup> Y compris les produits à base de cacao. <sup>2</sup> Pays exportateurs nets. <sup>3</sup> Y compris le poivre de la Jamaïque, le piment doux et le piment fort.  
<sup>4</sup> Non compris le beurre (qui fait l'objet d'une rubrique distincte) et les huiles mères (comprises dans les produits halieutiques).  
<sup>5</sup> Non compris la farine de poisson (qui figure dans les produits halieutiques). <sup>6</sup> En provenance des pays producteurs de fibres uniquement. Tous types de cuirs et peaux.  
Source: Division de la statistique et Division des produits et du commerce international, FAO.

TABLEAU 1.4 Valeur des importations mondiales de produits agricoles<sup>1</sup>, aux prix courants et à prix constants

	Variation annuelle			
	Moyenne 1963-1985	1986	1987	Moyenne 1986-1987
	milliards de dollars		pourcentage	
<b>Aux prix courants</b>				
Monde	308	348	389	16,3 11,8
Pays développés	228	274	309	15,3 12,8
Pays en développement	78	74	80	20,4 8,0
<b>A prix constants</b>				
Monde	350	338	335	4,1 -1,0
Pays développés	260	266	266	3,2 0,0
Pays en développement	90	72	69	7,8 -4,2

<sup>1</sup> Y compris les produits de la pêche et des forêts.  
 Note: On a utilisé comme déflateur l'indice des Nations Unies de la valeur unitaire des exportations de produits manufacturés (1980 = 100).

T. 6, réf. 6

Tableau 2  
 Parts mondiales des exportations de produits agricoles des pays en voie de développement par région (en %)

Année	Tous produits alimentaires Pays en développement			
	Total	Afrique	Amérique	Sud et Sud-Est asiatique
1970.....	32,4	7,6	15,6	6,6
1975.....	29,2	5,1	14,6	7,7
1985.....	31,5	3,8	15,6	9,6
Année	Matières premières agricoles Pays en développement			
	Total	Afrique	Amérique	Sud et Sud-Est asiatique
1970.....	30,9	7,2	5,6	15,1
1975.....	25,2	5,4	4,6	12,8
1985.....	25,5	3,7	4,5	14,9

Source : CNUCED, ONU.

T. 7, réf. 8

	1969-1971	1979-1981	1989-1991
	(..... %.....)		
<b>Part des pays exportateurs de produits agricoles dans:</b>			
- les exportations de produits agricoles de tous les pays en développement	49	56	51
- les exportations mondiales de produits agricoles	18	17	14
<b>Part des pays exportateurs de produits agricoles, par région, dans les exportations agricoles de tous les pays en développement</b>			
- Afrique	14	12	9
- Asie et Pacifique	10	13	15
- Amérique latine et Caraïbes	31	36	28

Tab. 7bis, réf. 120 Part des pays exportateurs de produits agricoles

### Indices des prix à l'exportation des Nations Unies

	1988-90 Moyenne	1991	1992	1993
1979-1981 = 100				
<b>Produits de l'agriculture, des pêches et des forêts<sup>1</sup></b>				
Total mondial	98	94	95	89
Pays en développement	87	79	78	75
Pays développés	104	102	104	96
<b>Groupe I</b>				
Total mondial	95	93	95	90
Pays en développement	82	73	70	70
Pays développés	102	103	107	98
Produits pour boissons	66	53	49	53
Sucre	65	51	51	56
Céréales	90	91	98	88
Viande	108	111	110	109
Produits laitiers	112	112	117	111
Produits des pêches	118	126	129	118
<b>Groupe II</b>				
Total mondial	103	97	94	88
Pays en développement	95	89	89	84
Pays développés	109	101	97	91
Graines oléagineuses	83	76	77	80
Fibres textiles	101	89	73	66
Caoutchouc naturel	79	65	68	67
Cuir et peaux	172	126	120	132
Produits forestiers	117	115	114	101
<b>Autres produits</b>				
Pétrole brut	68	61	59	52
Articles manufacturés	130	137	144	140
Articles manufacturés et pétrole brut <sup>2</sup>	121	124	128	124

<sup>1</sup> L'indice concernant les produits de l'agriculture, des pêches et des forêts est calculé à partir des indices des Nations Unies pour les groupes I et II ci-dessus.

<sup>2</sup> L'indice pour les articles manufacturés et le pétrole brut est calculé à partir de ces mêmes indices (la pondération étant corrigée de la variation des volumes exportés).

Source: Bulletin mensuel de statistique des Nations Unies.

Tab. 8, réf. 121

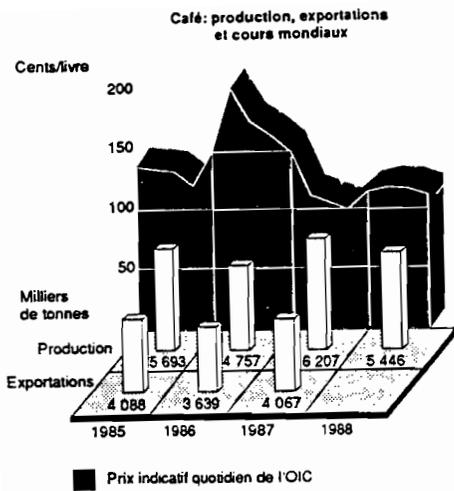


Fig. 1

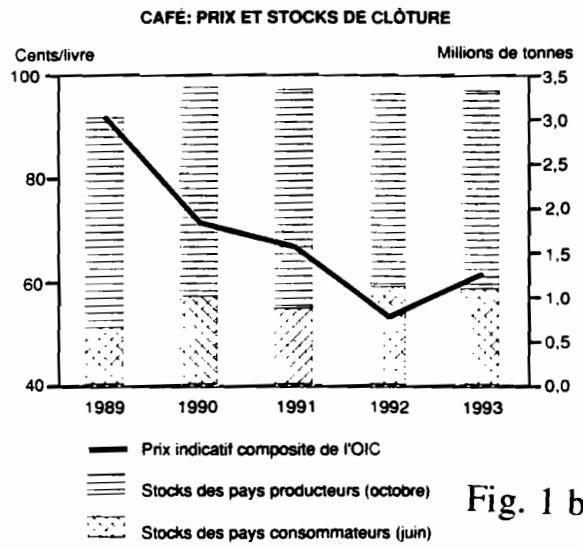


Fig. 1 bis

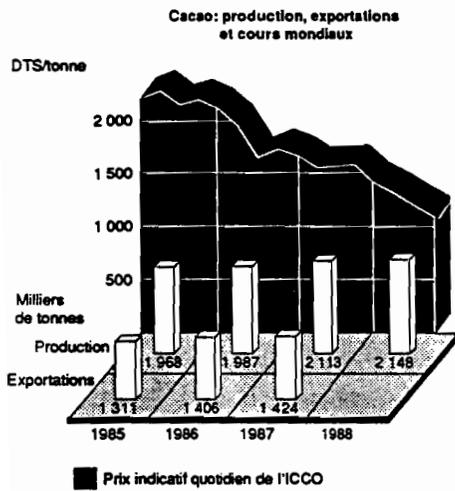


Fig. 2

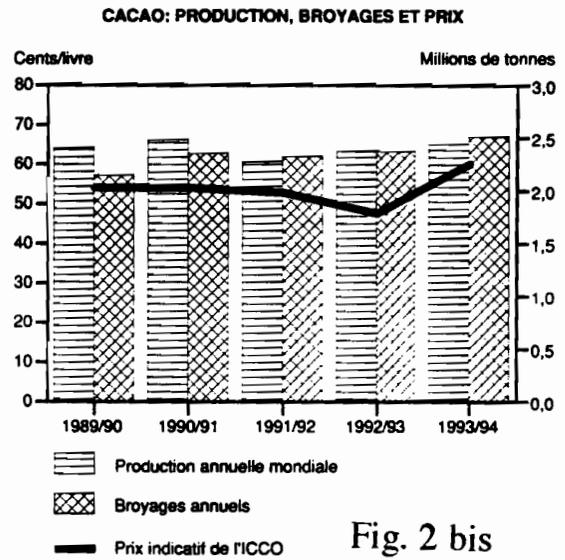


Fig. 2 bis

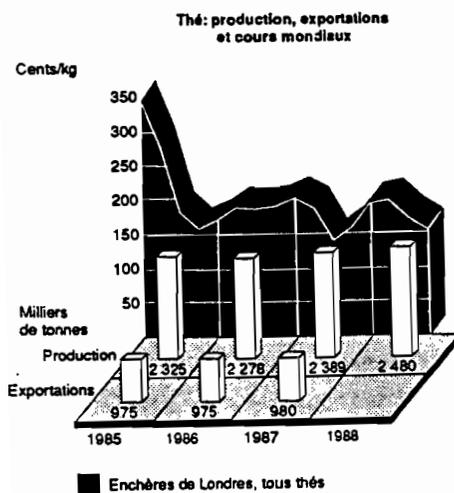


Fig. 3 réf. 6

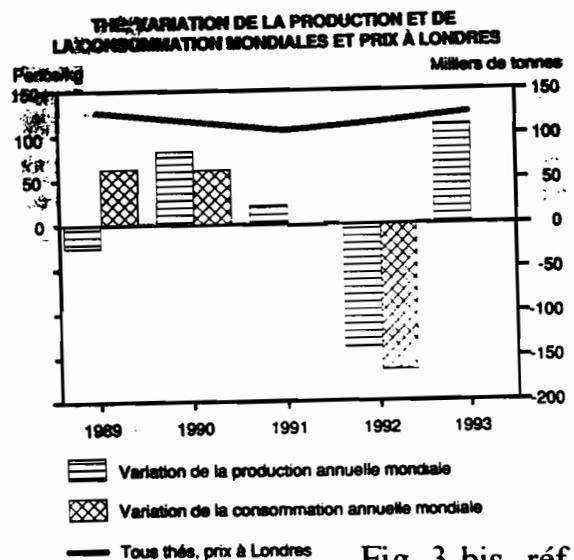


Fig. 3 bis, réf 121

Variations de la production vivrière par habitant dans les différents pays, 1991-1992

Variation en pourcentage	Pays en développement				Pays développés	
	Afrique	Asie et Pacifique	Amérique latine et Caraïbes	Proche-Orient		
Plus de 5	Nigéria	Laos	El Salvador	Chypre	Australie	
	Tchad	Vanuatu	Equateur	Iraq	Etats-Unis	
		Viet Nam	Guadeloupe	Rép. arabe syrienne	Irlande	
			Uruguay	Soudan	Yémen	
3,01 à 5	Congo		Brésil	Jamahiriya arabe libyenne	France	
			Jamaïque			
			Paraguay			
0,1 à 3	Ghana	Bhoutan	Argentine	Rép. islamique d'Iran	Belgique/Luxembourg	
	Maurice	Chine	Guyana	Jordanie	Espagne	
		Corée, Rép.	Panama		Grèce	
		Fidji	Porto Rico		Islande	
		Indonésie			Japon	
		Malaisie			Malte	
		Myanmar			Nouvelle-Zélande	
		Papouasie-Nouvelle-Guinée			Suisse	
		Iles Salomon				
		Tonga				
	0 à -3	Algérie	Brunéi Darussalam	Belize	Egypte	Israël
		Angola	Corée, Rép. pop. dém.	Chili	Turquie	Italie
Burkina Faso		Inde	Guatemala		Royaume-Uni	
Burundi		Maldives	Honduras			
Ethiopie		Pakistan	Martinique			
Gabon		Philippines	Mexique			
Guinée-Bissau		Sri Lanka	Nicaragua			
Madagascar			Venezuela			
Namibie						
Niger						
Ouganda						
République centrafricaine						
Réunion						
Sierra Leone						
Togo						
Zaire						
-3,01 à -5		Cameroun	Bangladesh	Colombie		Autriche
		Cap-Vert	Samoa	République dominicaine		Ex-URSS
		Comores	Thaïlande	Trinité-et-Tobago		
	Libéria					
-5,01 à -10	Bénin	Cambodge	Barbade	Royaume d'Arabie saoudite	Albanie	
	Côte d'Ivoire		Bolivie	Liban	Bulgarie	
	Guinée		Costa Rica		Canada	
	Kenya		Pérou		Danemark	
	Mali				Norvège	
	Mauritanie				Pays-Bas	
	Sao Tomé-et-Principe				Portugal	
	Sénégal				Ex-Tchécoslovaquie	
	Swaziland					
	Rép.-Unie de Tanzanie					
Au-delà de -10	Botswana	Mongolie	Cuba	Afghanistan	Afrique du Sud	
	Gambie	Népal	Haïti		Finlande	
	Lesotho	Singapour	Suriname		Hongrie	
	Malawi				Pologne	
	Moroc				Roumanie	
	Mozambique				Suède	
	Somalie				Ex-Yougoslavie	
	Tunisie					
	Zambie					

LA DETTE ET SON SERVICE DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT (en % des exportations et services)					
	1981	1985	1986	1987	1988
- Dette (%)	95,8	150,8	170,8	158,7	141,9
(en milliards \$ US)	751,9	1 023,0	1 114,1	1 230,9	1 239,7
Afrique	119,3	191,3	244,9	249,2	248,9
Asie	73,8	101,8	103,0	89,1	76,1
Amérique latine	209,8	296,9	353,0	346,3	305,0
- Service de la dette (%)	16,2	21,3	23,0	20,3	19,6
(en milliards \$ US)	127,0	144,7	150,1	157,6	171,3
Afrique	17,0	29,1	25,4	28,8	
Asie	9,9	14,4	14,5	14,8	11,4
Amérique latine	43,9	42,1	47,2	37,0	41,6

Source : FMI, World economic outlook, oct. 88

T. 9, réf. 8

Tableau 3 Parts individuelles des produits agricoles exportés par les pays d'ASS dans les exportations agricoles totales (en %)								
Années	Café	Cacao	Thé	Coton	Tabac	Sucre	Huile d'arachide	Huile de palme
1961-63...	15,8	15,9	1,9	10,6	5,1	4,2	10,6	2,7
1971-73...	22,0	18,6	2,5	11,8	3,2	3,7	5,4	1,0
1984-86...	30,2	24,2	4,3	7,8	4,4	4,5	1,3	0,5

Source : FAO.

T. 11, réf. 8

Amérique latine et Caraïbes	Extrême-Orient et Pacifique	Afrique subsaharienne
Argentine	Sri Lanka	Côte d'Ivoire
Paraguay	Thaïlande	Malawi
Honduras	Afghanistan	Zimbabwe
Cuba	Viet Nam	Mali
Uruguay	Malaisie	Soudan
Brésil		Madagascar
Guatemala		Burundi
Costa Rica		Cameroun
Colombie		Ghana
Saint-Vincent-et-les Grenadines		Libéria
Equateur		Ouganda
Guyana		Kenya
Belize		Ethiopie
Dominique		Rwanda
Nicaragua		Swaziland
El Salvador		Maurice
Rép. dominicaine		Rép. centrafricaine
Sao Tomé-et-Principe		Rép.-Unie de Tanzanie
		Tchad
		Burkina Faso
		Somalie
		Bénin
		Guinée-Bissau
		Gambie

Note: Les critères adoptés pour la définition de ces groupes sont expliqués dans La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 1992, p. 11-12.

T. 11 bis, réf. 120

Economies fortement tributaires des exportations agricoles

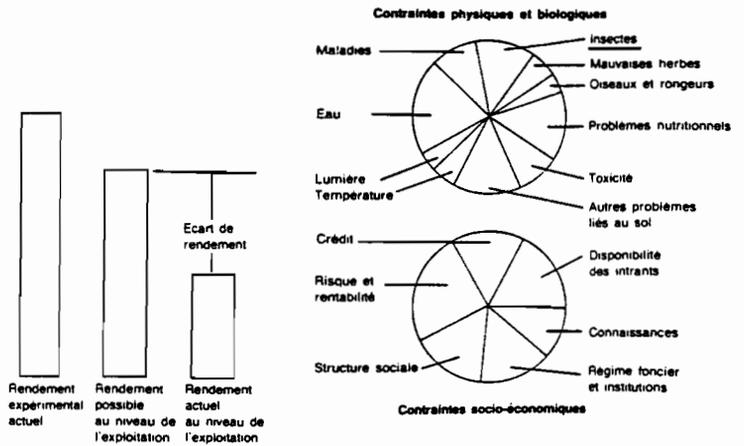
TABLEAU 3.1. La réorientation de la recherche et du développement agricoles

Objectif passé	Nouvelle priorité
<b>PRODUCTION VÉGÉTALE</b>	
Cultures de rente non vivrières	Amélioration des cultures vivrières de subsistance
Grandes exploitations	Petites exploitations
Bonnes terres	Terres marginales
Accroissement de la productivité	Production durable
Cultivars à haut rendement	Cultivars résistant au stress
Mécanisation	Culture attelée
Monoculture	Cultures intercalaires
Irrigation	Agriculture pluviale
Engrais minéraux	Recyclage des éléments nutritifs
Traitements chimiques	Lutte intégrée contre les ravageurs
Petit nombre de cultures	Diversification des cultures
<b>ELEVAGE</b>	
Bovins	Petits ruminants et autre petit bétail/volaile
Grandes unités	Petites unités
Pâturage traditionnel	Pâturage aride amélioré
Production capitalistique	Production extensive
	Amélioration quantitative et qualitative des aliments
<b>PÊCHES</b>	
Pêche hauturière	Pêche côtière et continentale, aquaculture
Accroissement de la production	Reconstitution des stocks
	Accroissement de l'efficacité de la pêche
	Limitation des pertes après récolte
Perfectionnement des embarcations et des engins	Meilleur suivi des stocks
	Amélioration du milieu marin
	Propulsion au moyen d'énergies nouvelles
<b>FORÊTS</b>	
Plantations pures	Plantations polyvalentes
Foresterie industrielle	Foresterie communautaire, agroforesterie
Exploitation mécanisée	Traction animale
	Aménagement des bassins versants
	Amélioration de l'environnement
	Aménagement des zones protégées
	Produits forestiers pour les femmes

Source: FAO.

T. 12, réf. 1

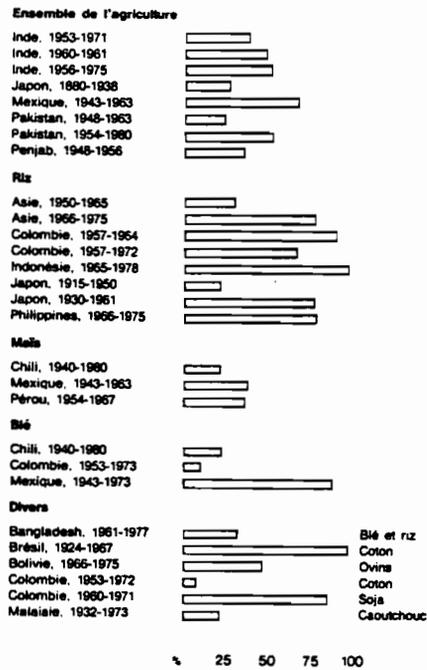
Figure 3.3 FACTEURS CONTRIBUANT À L'ÉCART ENTRE LES RENDEMENTS POSSIBLES ET LES RENDEMENTS ACTUELS EN RIZ



Source: M.S. Swaminathan, «Today's research and tomorrow's food production prospects», Impact of Science on Society, 142, 105-116.

Fig. 4, réf. 1

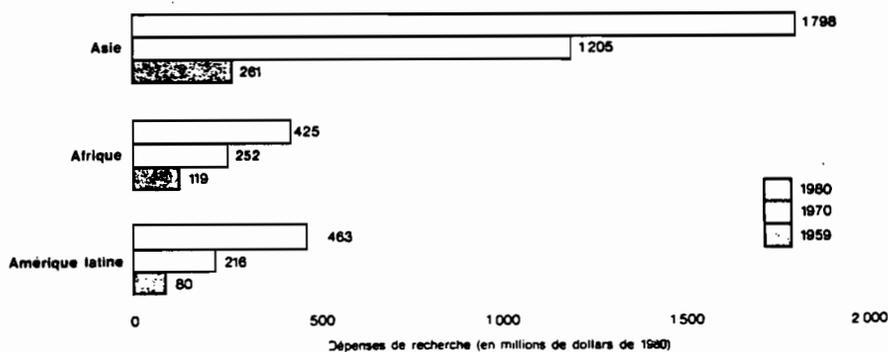
RENDEMENTS ANNUELS DE L'INVESTISSEMENT DANS LA RECHERCHE



Source: GCRAI, Summary of International Agricultural Research Centers: a study of achievements and potential. Washington, 1985.

Fig. 5, réf. 1

Figure 3.7 DÉPENSES DE RECHERCHE PAR RÉGION



Source: R.E. Evenson, The importance of agricultural research during a period of farm surpluses. Préparé pour le Forum 1986 de la Philadelphia Society for Promoting Agriculture.

Fig. 6, réf. 1

	Riz	Mais	Ble	Canne à sucre	Coton
Potential des cultures (en milliers de tonnes)	715 800	563 016	578 400	1603 200	63 172
Récolte 1978 (en milliers de tonnes)	378 645	362 582	437 236	737 483	41 757
Pertes (%) dues aux :					
- mauvaises herbes	10,6	13,0	9,8	15,1	5,8
- maladies	9,0	9,6	9,5	19,4	12,4
- insectes	27,5	13,0	5,1	19,5	16,0
Total des pertes (%) (en milliers de tonnes)	47,1 337 155	35,6 200 434	24,4 141 164	54,0 865 717	33,9 21 415
Valeur (millions de dollars US)	132 839	22 048	17 646	17 314	13 813

T. 13, réf. 32

	Amérique du Sud	Amérique Centrale	Afrique Tropicale	Asie du Sud-Est
Mais	22	inconnu	22	11
Coton	16	17	20	17
Riz	4	4	22	34
Tabac	17	13	14	11
Canne à sucre	17	11	22	27
Café	13	13	17	11
Cacao	6	6	17	11

	Insectes	Maladies	Mauvaises herbes	Total
Afrique	18	12,9	15,7	46,6
Asie	20,7	11,3	11,3	43,3
Pacifique	7,0	12,6	8,3	27,9

	Insectes	Maladies	Mauvaises herbes	Rongeurs	Nématodes
Coton	xxx		xx		
Riz	xxx	xx	xxx	x	x
Canne à sucre	x	x	xx	x	
Café	xx	xx	xx		
Cacao	xxx	xx	x		
Hévéa		x	x		
Palmier à huile	x	x	x	x	
Bananes	xx	xxx	xx		xxx
Ananas	xx	x	xx		xx
Mais	x	x	xxx		
Légumes	xx	xxx	xx		xxx
Sorgho			xx		
Citrus	x	xxx	x		

T. 14, réf. 33

Culture	Dégâts d'insectes (%)
Blé	5
avoine	7
Seigle	2
Orge	4
Riz	28
Sorgho	10
Maïs	13
P. de terre	6
Betterave	8
Canne	20
C.fruitières	7
Vigne	3
Caféier	13
Cacaoyer	13
Thé	8
Tabac	10
Olivier	18
Cocotier	12
Soja	5
Arachide	18
Cotonnier	13
Colza	13
Hévéa	5

Tableau 15 Réf.28

Culture	Dégâts d'insectes au Brésil (%)
Cotonnier	37
Arachide	43
Riz	55
Caféier	34
Canne	15
Orge	7
Citrus	20
Haricot	33
Tabac	31
Tournesol	79
Maïs	23
Pâturages	25
Soja	26
Sorgho	65
Blé	24

Tableau 16 Réf. 28

Nom	Ordre	Cultures	Pertes	Réf.
<i>Schistocerca gregaria</i>	O	Diverses	80000T/jour	23
<i>Frankliniella schulzei</i>	T	Arachide	90%	14
<i>Stenocoris southwoodi</i>	H	Riz	10-40%	14
<i>Leptocorisa acuta</i>	H	Riz	10-40%	14
Miridae	H	Cacaoyer	30-80%	31
<i>Sogatodes oryzicola</i>	H	Riz	50%	25
<i>Aperitmetus brunneus</i>	C	Thé	30-50%	14
<i>Cochliotus melolonthoides</i>	C	Canne	réd.de110-195T/ha à 24T	14
<i>Oulema oryzae</i>	C	Riz	20-30%	14
<i>Diabrotica undecimpunctata</i>	C	Arachide	80%	14
<i>Chilo suppressalis</i>	L	Riz	100%	14
<i>Contarinia sorghicola</i>	D	Sorgho	4-50%	31,25
<i>Orseola oryzae</i>	D	Riz	30-50,100%	14
<i>Messor barbarus</i>	Hy	Graminées	10-20%	14

Tableau 17

**Tableau - Géographie et causes des pertes de récolte pour le riz de 1988 à 1990 (%).**

Régions	Maladies	Ravageurs	Mauvaises herbes	Pertes totales actuelles	Pertes sans protection des plantes
Afrique	15,5	17,6	22,6	55,7	83,1
Amériques	22,3	14,6	21,4	58,2	86,4
Asie	15,8	22,1	16,9	54,8	83,1
Europe	9,3	13,0	13,7	36,1	74,5
CEI	12,7	12,7	16,9	42,2	70,0
Océanie	5,7	5,2	14,1	25,0	60,4
Monde	15,9	21,5	17,2	54,6	83,2
Monde 1965*	8,9	26,7	10,8	46,4	

\* Données de Cramer.

T. 18

**Tableau - Pertes de récolte pour le blé de 1988 à 1990 (%).**

Régions	Causes			Comparaisons	
	Maladies	Ravageurs	Mauvaises herbes	Pertes totales actuelles	Pertes sans protection des plantes
Afrique	7,6	12,2	20,1	39,9	53,2
Amériques	13,8	10,4	11,0	35,0	49,7
Asie	13,5	8,9	15,2	37,8	50,8
Europe	9,5	7,6	9,4	26,5	52,7
CEI	17,0	10,2	14,4	41,6	55,4
Océanie	17,2	10,3	11,2	38,6	60,7
Monde	13,3	9,3	13,1	35,7	51,9
Monde 1965*	9,1	5,0	9,8	23,9	

\* Données de Cramer.

T. 19

**Tableau - Pertes en récolte d'orge dues aux ennemis des cultures de 1988 à 1990 (%).**

Régions	Causes			Comparaisons	
	Maladies	Ravageurs	Mauvaises herbes	Pertes totales actuelles	Pertes sans protection des plantes
Afrique	10,3	10,8	24,5	45,7	58,7
Amériques	11,5	9,1	10,0	30,6	45,8
Asie	11,2	9,9	14,3	35,4	48,1
Europe	7,7	7,7	7,1	22,6	46,2
CEI	10,6	8,8	13,2	32,7	43,9
Océanie	17,1	14,0	9,9	41,8	57,4
Monde	9,9	8,8	11,0	29,7	46,5
Monde 1965*	7,8	3,8	8,6	20,2	

\* Données de Cramer.

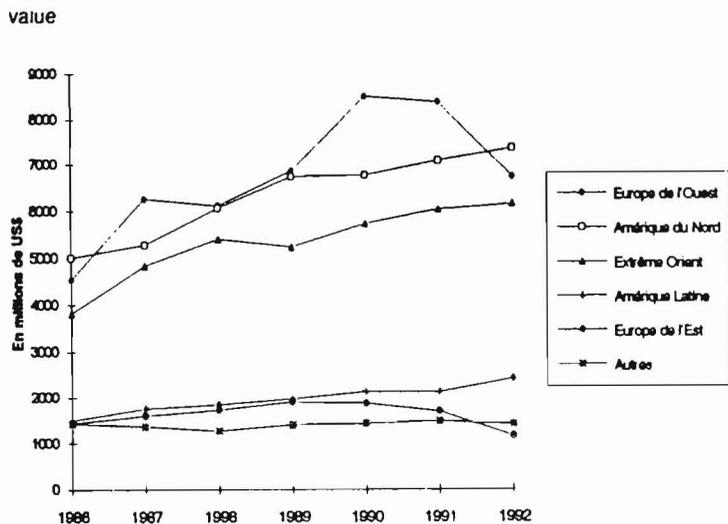
T. 20

**Tableau - Pertes sur culture de maïs de 1988 à 1990 (%).**

Régions	Maladies	Ravageurs	Mauvaises herbes	Pertes totales actuelles	Pertes sans protection des plantes
Afrique	15,7	19,6	17,5	52,8	71,6
Amériques	9,7	12,3	13,3	35,4	57,9
Asie	12,0	18,4	12,0	42,5	60,8
Europe	6,4	9,1	9,3	24,8	51,9
CEI	12,7	12,7	15,3	40,8	57,4
Océanie	7,4	8,5	8,5	24,4	51,9
Monde	10,8	14,5	13,1	38,3	59,5
Monde 1965*	9,4	12,4	13,0	34,8	

\* Données de Cramer.

T. 21 réf. 93



Marché mondial des produits phytosanitaires - Répartition par zones

Fig. 7bis, réf. 122

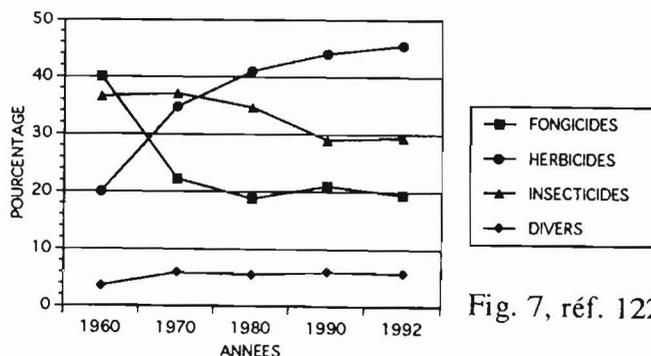


Fig. 7, réf. 122

Marché mondial des produits phytosanitaires Répartition et évolution

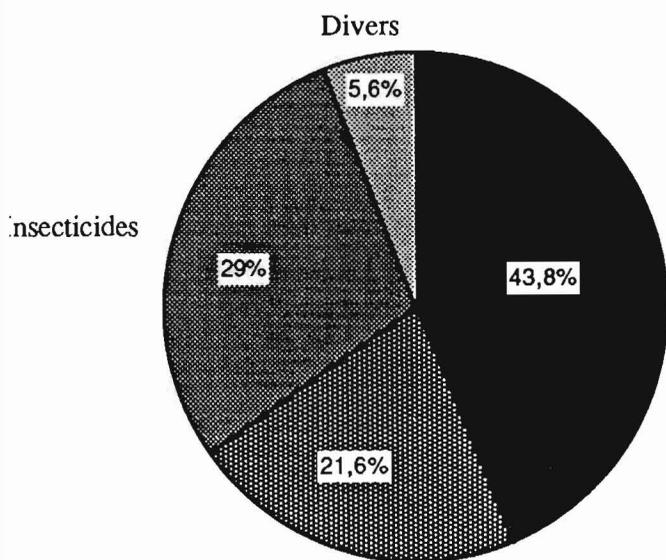


Fig.8a: Marché phytosanitaire mondial 1990 Répartition par produits (réf.46)

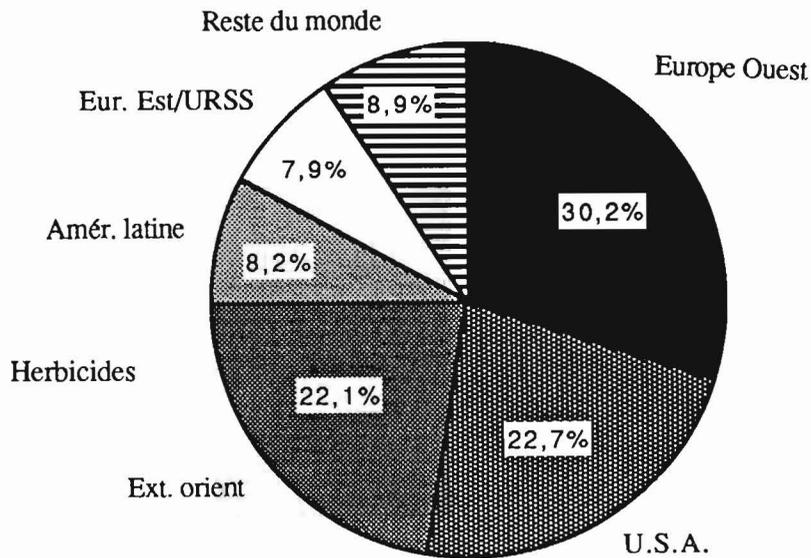


Fig.8b: Marché phytosanitaire mondial 1990 Répartition par régions (réf. 46)

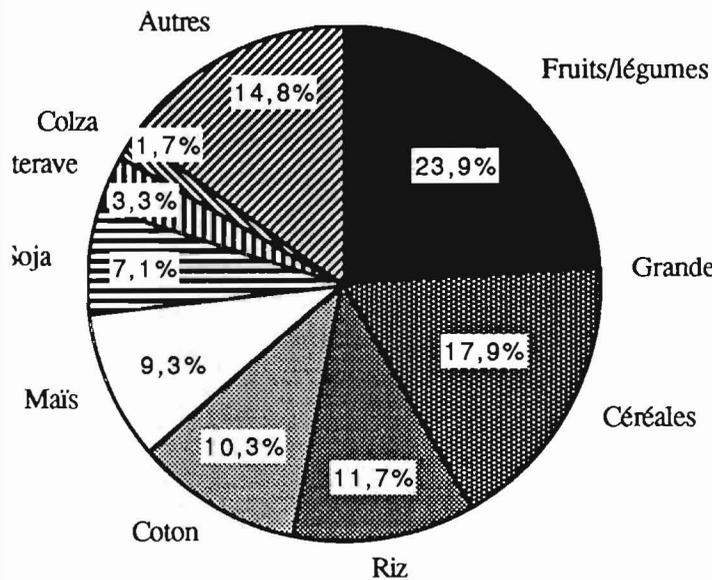


Fig.8c: Marché phytosanitaire mondial 1990 Répartition par cultures (réf. 46)

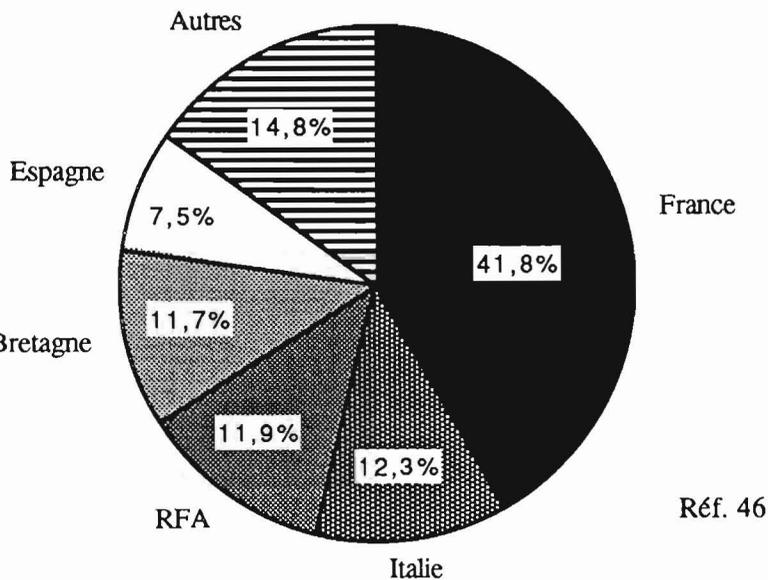


Fig. 8 d : Le marché européen des produits phytosanitaires en 1990 (CEE)

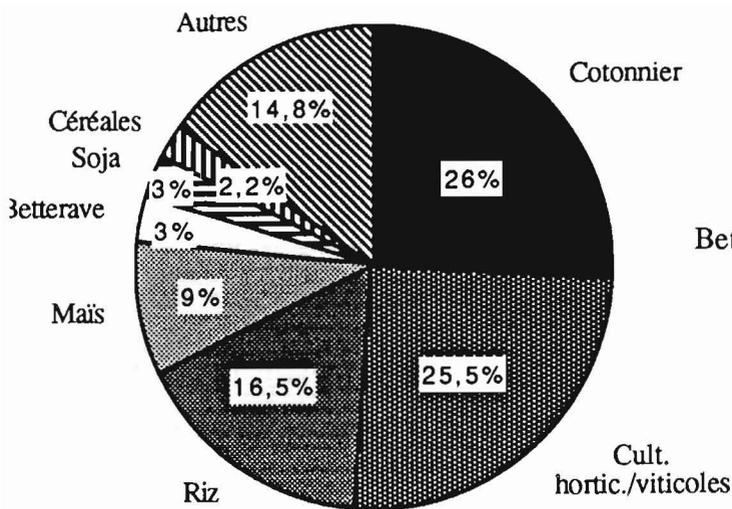


Fig.9: Répartition par cultures du marché insecticide mondial 1986 (réf. 23)

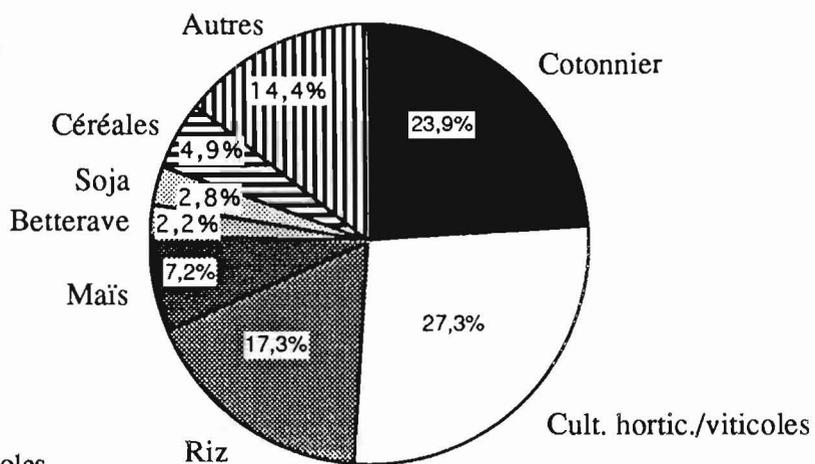


Fig. 9 b.: Répartition par cultures du marché insecticide mondial 1992 (réf. 122)

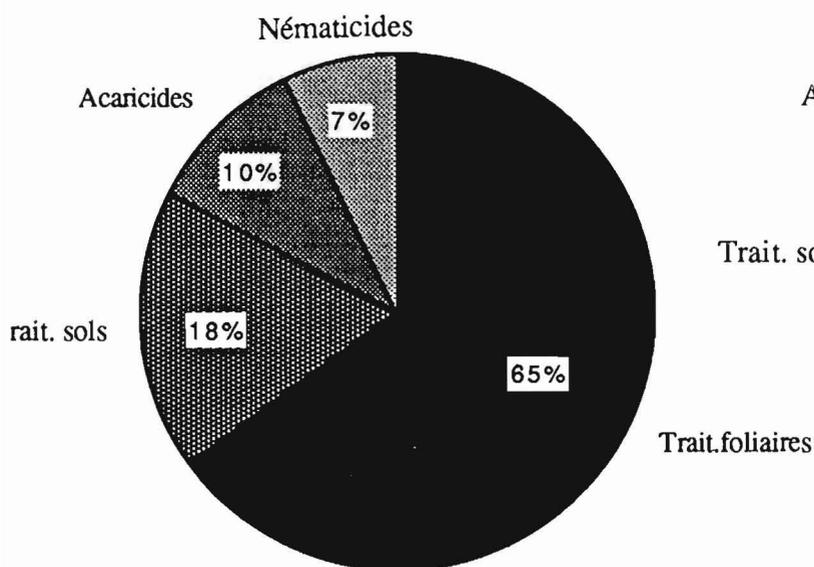


Fig.10: Marché insecticide mondial 1986 Répartition par types d'applications (réf.34)

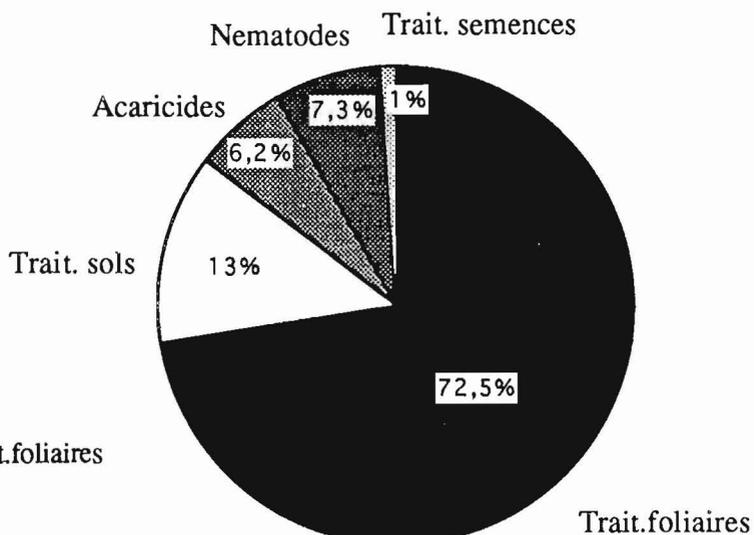


Fig. 10b.: Marché insecticide mondial 1992 Répartition par types d'applications (réf. 122)

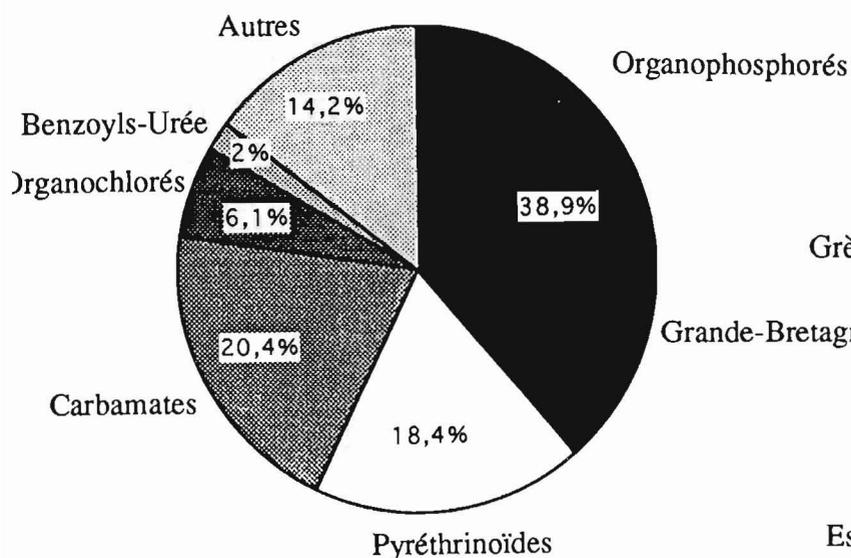


Fig. 10d : Marché mondial 1992 des insecticides par familles de produits (réf. 122)

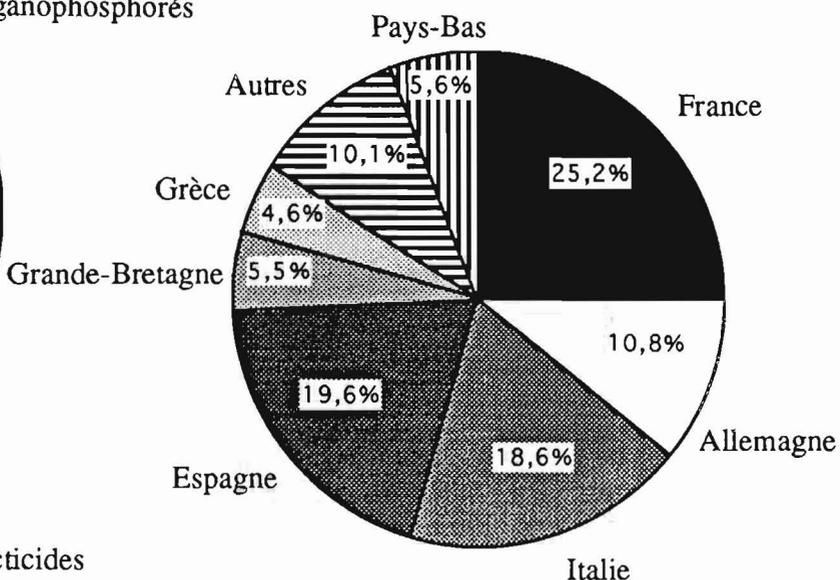


Fig. 10c : Marché insecticide européen 1992 répartition par pays (réf. 122)

Familla/Culture	Valeur en milliards de dollars US
Herbicides / Maïs	1,47
Herbicides / Soja	1,40
Herbicides / Céréales	1,40
Insecticides / Coton	1,20
Fongicides / Arboriculture, Vigne, Cultures légumières	1,10
Insecticides / Riz	0,70
Herbicides / Riz	0,50
Fongicides / Céréales	0,50
Fongicides / Riz	0,40
Insecticides / Maïs	0,40
Herbicides / Betteraves à sucre	0,30

Pays	Valeur en milliards de dollars US
USA	4,67
Japon	1,54
France	0,96
URSS	0,68
Brésil	0,67
Canada	0,53
Grande-Bretagne	0,45
R.F.A.	0,37
Inde	0,36
Australie	0,30

T. 22, réf. 35

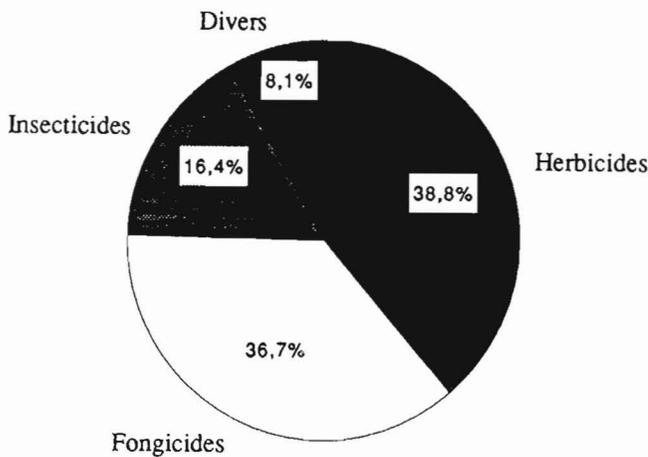


Fig. 12: Le marché français des produits phytosanitaires en 1990 (réf. 73)

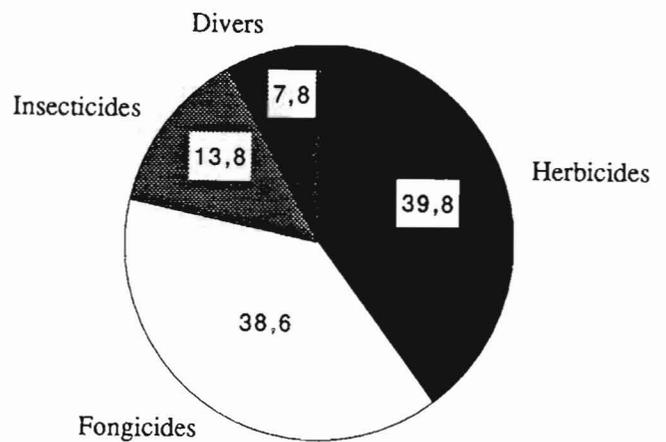


Fig. 13: Le marché français des produits phytosanitaires en 1992 (réf. 95)

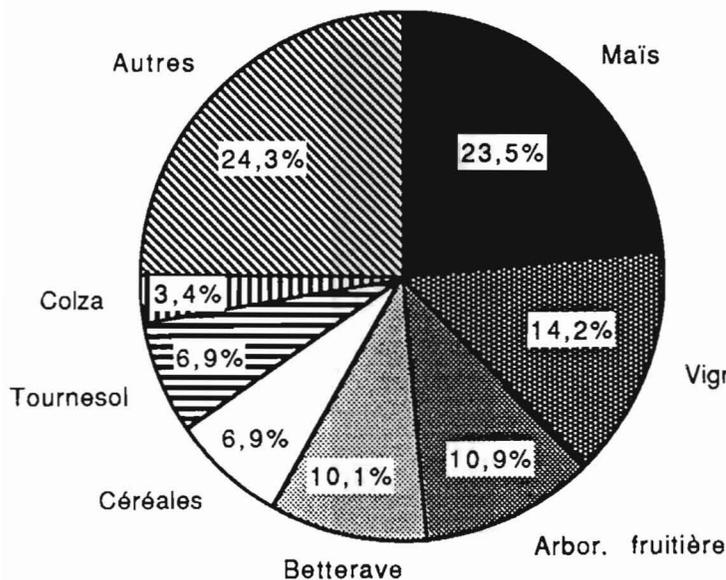


Fig. 11 : Répartition par cultures du marché insecticide français 1986 (réf.23) .

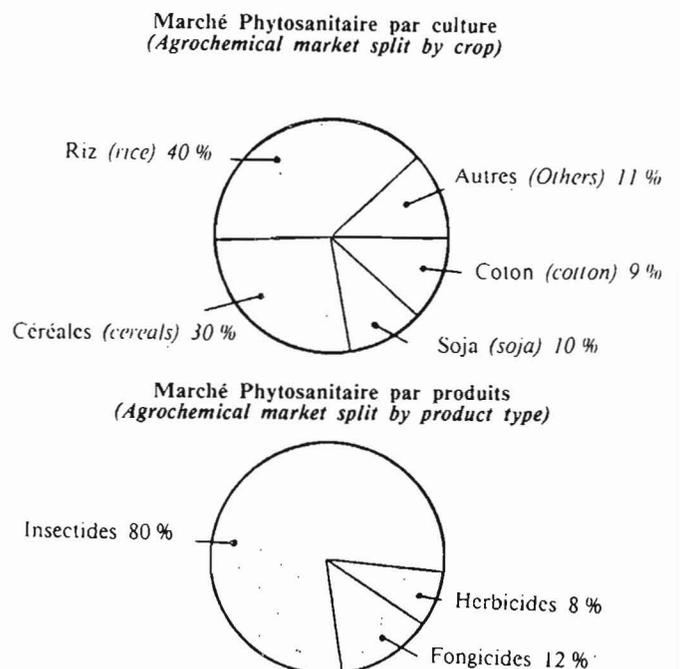
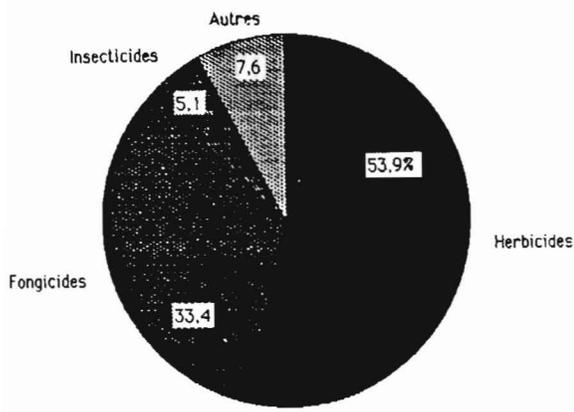
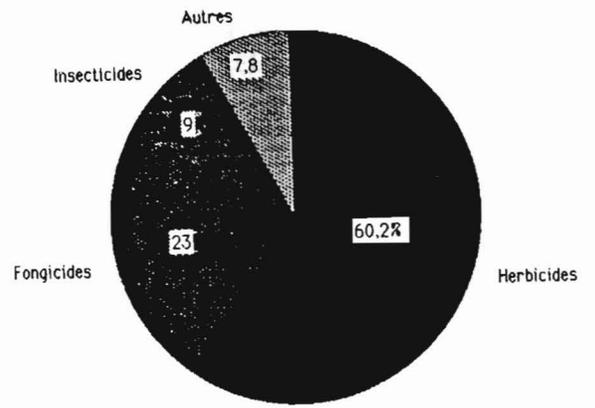


Fig. 14, réf. 36

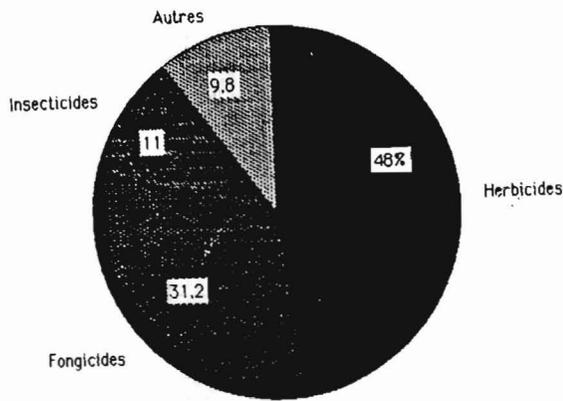
	Volume (tonnes)	% du total	Valeur en (\$ million)	% du total
Insecticides	13,350	60	18,3	48
Herbicides	7,100	32	6,8	18
Fongicides	1,800	8	13,2	34



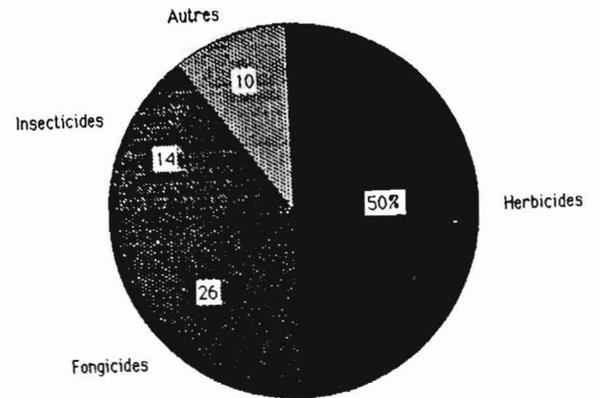
RFA 1989



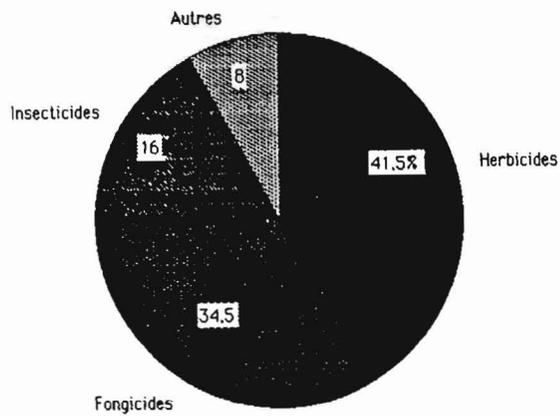
Danemark 1988



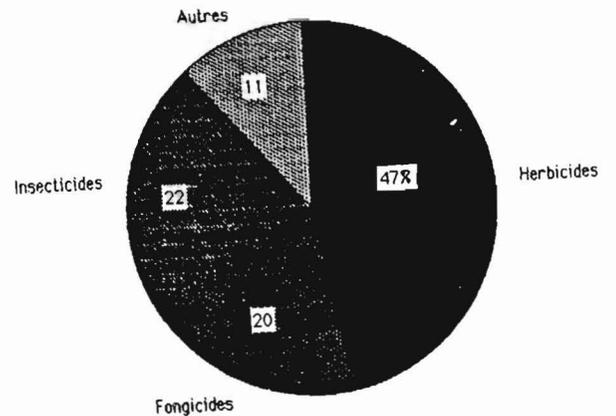
Grande-Bretagne 1989



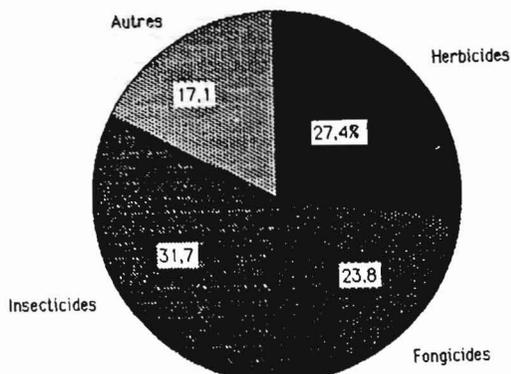
Belgique 1988



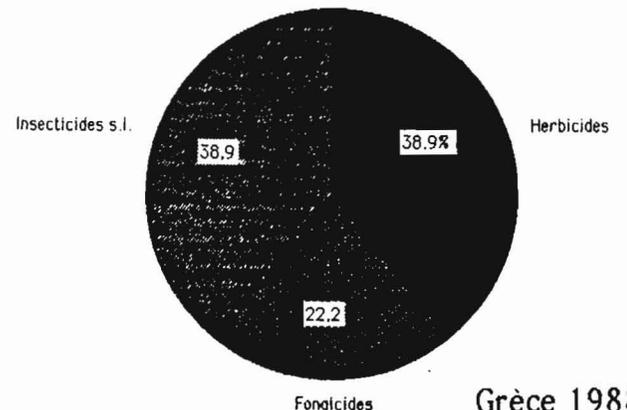
France 1988



Pays-Bas 1988

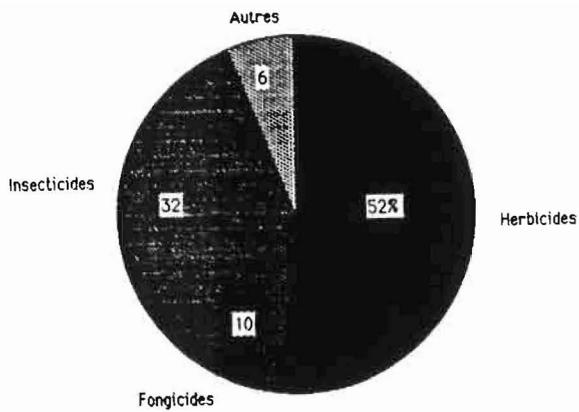


Espagne 1989

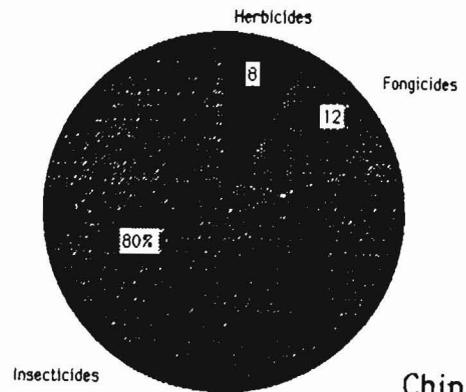


Grèce 1988

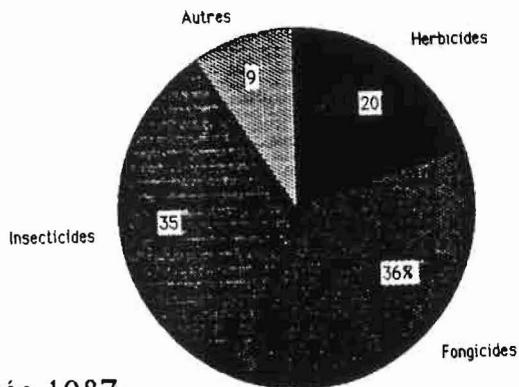
Fig. 15 : Quelques exemples de marchés phytosanitaires



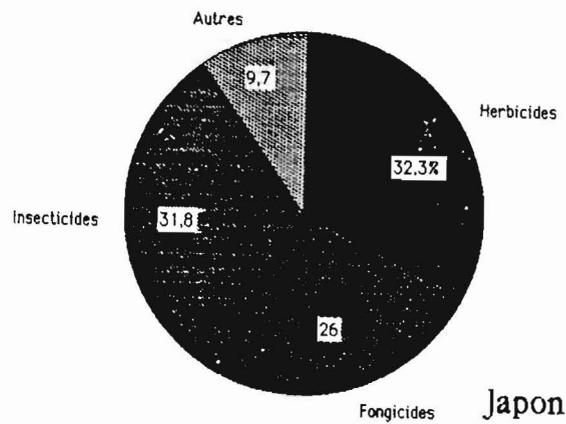
URSS, années 80



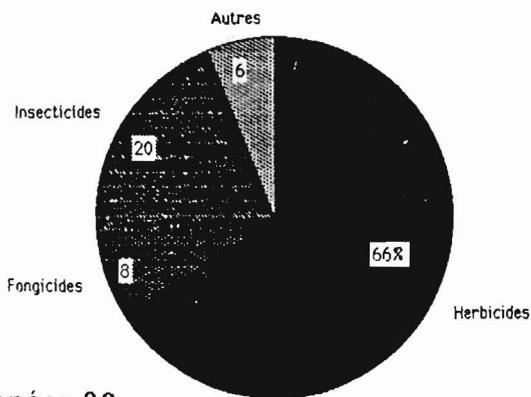
Chine, 1984



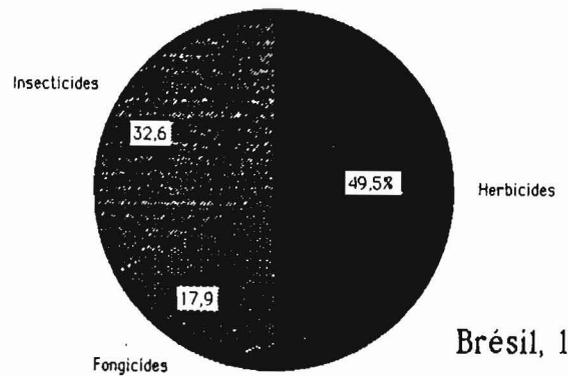
Corée 1987



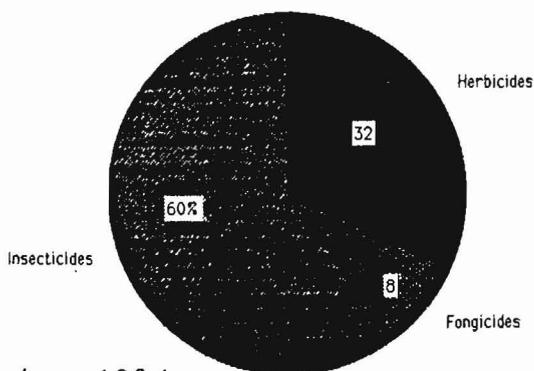
Japon, 1989



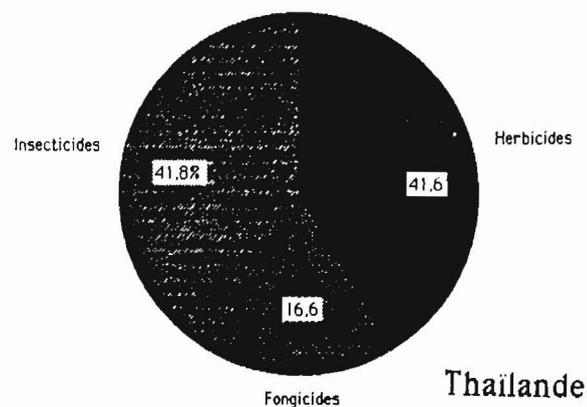
USA, années 80



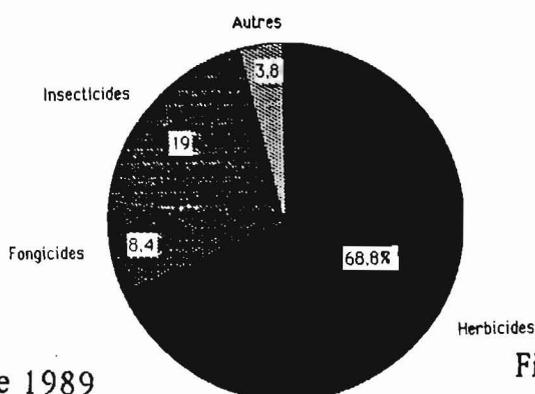
Brésil, 1988



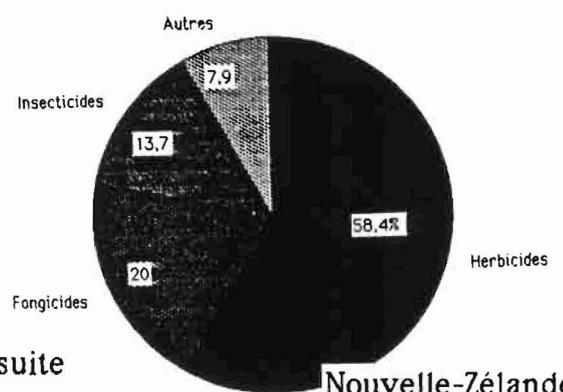
Philippines, 1984



Thaïlande, 1987



Australie 1989



Nouvelle-Zélande, 1989

Fig. 15

suite

## LES PRINCIPALES CULTURES TROPICALES<sup>2</sup>

Nom	Nom scientifique	Famille	Origine	Répartition
Ananas	<i>Ananas cosmosus</i>	Bromeliaceae	N	Pantrop.
Anacardier	<i>Anacardium occidental</i>	Anacardiaceae	N	Pantrop.
Arachide	<i>Arachis hypogaea</i>	Leguminosae	N	Pantrop.
Arbre à pain	<i>Artocarpus altilis</i>	Moraceae	Polynésie	Pantrop.
Aréquier	<i>Areca catechu</i>	Palmae	O	A, O, Au
Aubergine	<i>Solanum melongena</i>	Solanaceae	O	Pantrop.
Avocat	<i>Persea americana</i>	Lauraceae	N	Pantrop.
Bambou	<i>Bambusa</i> spp.	Gramineae	O?	Pantrop.
Bananier	<i>Musa</i> spp.	Musaceae	O, Au	Pantrop.
Bétel	<i>Piper betle</i>	Piperaceae	O	A,O,Au
Blé	<i>Triticum sativum</i>	Gramineae	Hol	Cert.régions.trop.
Cacao	<i>Theobroma cacao</i>	Sterculiaceae	N	Pantrop.
Caféier	<i>Coffea</i> spp.	Rubiaceae	A	Pantrop.
Cannellier	<i>Cinnamomum zeylandicum</i>	Lauraceae	O	O,N,A
Canne à sucre	<i>Saccharum officinarum</i>	Gramineae	O?	Pantrop.
Cardamone	<i>Elettaria cardamomum</i>	Zingiberaceae	Inde	O,Au,N
Carthame	<i>Carthamus tinctorius</i>	Compositae	Inde	Trop.faihl.hum.
Chanvre	<i>Cannabis sativa</i>	Cannabinaceae	Hol	Pantrop.
Chanvre de M.	<i>Musa textilis</i>	Musaceae	?	O,Au
Chou caraïbe	<i>Xanthosoma sagittifolium</i>	Araceae	N	Pantrop.
Citrus	<i>Citrus</i> spp.	Rutaceae	O	Pantrop.
Cocotier	<i>Cocos nucifera</i>	Palmae	N	Pantrop.
Cognassier	<i>Cydonia oblonga</i>	Rosaceae	Hol	Subtrop.
Cola	<i>Cola</i> spp.	Sterculiaceae	A	A
Cotonnier	<i>Gossypium</i> spp.	Malvaceae	Pantrop.	Pantrop.
Crucifères	<i>Brassica</i> spp.	Cruciferae	Europ.	Pantrop.
Cucurbitacées	Nbres espèces	Cucurbitaceae	Selon esp.	Pantrop.
Dolique de Chine	<i>Vigna sinensis</i>	Leguminosae	?	Pantrop
Dolique lablab	<i>Lablab niger</i>	Leguminosae	O	O
Figuier	<i>Ficus carica</i>	Moraceae	Hol	Médit.,Calif.
Fruit de la passion	<i>Passiflora edulis</i>	Passifloraceae	N	Pantrop.
Gingembre	<i>Zingiber officinale</i>	Zingiberaceae	O	Pantrop.
Giroflier	<i>Eugenia caryophyllus</i>	Myrtaceae	O	Pantrop.
Gombo	<i>Hibiscus esculentus</i>	Malvaceae	A	Pantrop.
Goyavier	<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	N	Pantrop.
Graminées (f.)	Nbrs espèces	Gramineae	Pantrop.	Pantrop.
Grenadier	<i>Punica granatum</i>	Punicaceae	Iran	Trop.faihl.hum.
Haricots	<i>Phaseolus</i> spp.	Leguminosae	N,O	Pantrop.

<sup>2</sup> D'après Hill, 1983

Hevea	<i>Hevea brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	N	N,A,O
Igname	<i>Dioscorea esculenta</i>	Dioscoreaceae	O,A	A,O,N
Jambosier	<i>Eugenia jambos</i>	Myrtaceae	O	Pantrop.
Jujubier	<i>Zizyphus mauritiana</i>	Rhamnaceae	O,Hol	O,Hol
Jute	<i>Corchorus</i> spp.	Tiliaceae	O	N,O
Kapok	<i>Ciba pentendra</i>	Bombacaceae	N	N,A,O
Kenaf	<i>Hibiscus cannabinus</i>	Malvaceae	A	A,O
Lentille	<i>Lens esculenta</i>	Leguminosae	O	O,A,Hol
Litchi	<i>Litchi chinensis</i>	Sapindaceae	O	O
Longan	<i>Euphoria longana</i>	Sapindaceae	O	O
Loquat	<i>Eriobotrya japonica</i>	Rosaceae	O	O
Madere	<i>Colocasia esculenta</i>	Araceae	O	Pantrop.
Maïs	<i>Zea mays</i>	Gramineae	N	Pantrop.
Manguier	<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	O	Pantrop.
Manioc	<i>Manihot esculenta</i>	Euphorbiaceae	N	Pantrop.
Mil	Plus. genres	Gramineae	Diff.suiv.les gen.	A,O
Murier	<i>Morus</i> spp.	Moraceae	O	A,O
Noix muscade	<i>Myristica fragrans</i>	Myristicaceae	O	Pantrop
Noyer	<i>Juglans regia</i>	Juglandaceae	Iran	O,Hol
Noyer de Queensl.	<i>Macadamia terhifolia</i>	Proteaceae	Au	Au,N,A
Oignon	<i>Allium</i> spp.	Amaryllidaceae	?	Subtrop.
Olivier	<i>Olea europaea</i>	Oleaceae	Médit.	Médit.
Pacancier	<i>Carya illinoensis</i>	Juglandaceae	S.USA,Mex.	USA
Palmier à huile	<i>Elaeis guineensis</i>	Palmae	A	Pantrop.
Palmier datier	<i>Phoenix dactyliferae</i>	Palmae	Hol,O	Hol,O
Papayer	<i>Carica papaya</i>	Caricaceae	N	Pantrop.
Patate douce	<i>Ipomoea batatas</i>	Convolvulaceae	N	Pantrop.
Pavot	<i>Papaver somniferum</i>	Papaveraceae	Hol	Hol,O
Pêcher	<i>Prunus persicae</i>	Rosaceae	Hol	Subtrop.
Piment	<i>Capsicum</i> spp.	Solanaceae	Perou	Pantrop.
Pistache	<i>Pistacia vera</i>	Anacardiaceae	Hol	Médit.,O,Calif.
Pois	<i>Pisum sativum</i>	Leguminosae	Europe	Pantrop.
Pois chiche	<i>Cicer arietinum</i>	Leguminosae	O	O
Pois d'Angole	<i>Cajanus cajan</i>	Leguminosae	A,O	Pantrop.
Poivrier	<i>Piper nigrum</i>	Piperaceae	O	O
Pomme cannelle	<i>Annona squamosa</i>	Annonaceae	N	Pantrop.
Pomme de terre	<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae	N	Trop. d'altitude
Pyréthre	<i>Chrysanthemum cinerariifolium</i>	Compositae	Yougosl.	Pantrop.
Quinquina	<i>Cinchona</i> spp.	Rubiaceae	N	N,A,O,
Ramboutan	<i>Nephelium lappaceum</i>	Sapindaceae	O	O
Riz	<i>Oryza sativa</i>	Gramineae	O	Pantrop.
Ricin	<i>Ricinus communis</i>	Euphorbiaceae	Hol	Pantrop.

Safran	<i>Curcuma domestica</i>	Zingiberaceae	O	O
Sapotillier	<i>Achras zapota</i>	Sapotaceae	N	N,O
Sesame	<i>Sesamum indicum</i>	Pedaliaceae	A	A,O
Sisal	<i>Agava sisalana</i>	Agavaceae	N	Pantrop.
Soja	<i>Glycine max</i>	Leguminoseae	O	Pantrop.
Sorgho	<i>Sorghum bicolor</i>	Gramineae	A	Pantrop
Tabac	<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae	N	Pantrop.
Tamarinier	<i>Tamarindus indica</i>	Caesalpiniaceae	A,O	Trop. secs
Théier	<i>Thea sinensis</i>	Theaceae	O	O, N,A
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i>	Solanaceae	N	Pantrop.
Tournesol	<i>Helianthus annuus</i>	Compositae	Hol	Hol,A,O,Au
Vanillier	<i>Vanilla flagrans</i>	Orchidaceae	N	Pantrop.

**Abréviations** : A: Région afrotropicale; Au : R. australienne; Hol : R. holartique; N : R. néotropicale; O : R. orientale; Pantrop.: aire de distribution couvrant la majeure partie des régions tropicales et subtropicales du globe.

## QUELQUES EXEMPLES D'INSECTES NUISIBLES AUX CULTURES TROPICALES

ORDRES	FAMILLES	NOMS	CULTURES	RZ
<b>ORTHOPTERA</b>				
S/O ENSIFERA	Gryllotalpidae	<i>Gryllotalpa africana</i>	Riz	Hol,A,O
S/O CAELIFERA	Pyrgomorphidae	<i>Zonocerus variegatus</i>	Man.,mil	A
	Acrididae	<i>Locusta migratoria</i>	diverses	A
		<i>Oedalus senegalensis</i>	Mil	A
		<i>Schistocerca gregaria</i>	diverses	A,O
<b>DICTYOPTERA</b>				
S/O ISOPTERA	Hodotermitidae	<i>Hodotermes mossambicus</i>	Gram. f.	A
	Termitidae	<i>Macrotermes</i> spp.	Diverses	A,O
		<i>Odontotermes</i> spp.	Diverses	A,O
<b>THYSANOPTERA</b>				
S/O TEREBRANTIA	Thripidae	<i>Baliothrips biformis</i>	Riz	O
		<i>Frankliniella schulzei</i>	Arach.coton.	A
		<i>Thrips tabaci</i>	Diverses	Cosmo.
		<i>Thrips palmi</i>	Diverses	Cosmo.
<b>HEMIPTERA</b>				
S/O FULGOROMORPHA	Delphacidae	<i>Nilaparvata lugens</i>	Riz	O,Au
		<i>Peregrinus maidis</i>	Maïs,riz	Pantrop.
		<i>Perkinsiella saccharicida</i>	Canne	N,A,O,Au
		<i>Sogatodes oryzicola</i>	Riz	N
		<i>Sogatella furcifera</i>	Riz	Hol,O,Au
S/O CICADOMORPHA	Cercopidae	<i>Aeneolamia</i> spp.	Gram.f.,canne	N
		<i>Deois</i> spp.	Gram.f.	N
		<i>Zulia entreriana</i>	Gram.f.	N
	Cicadellidae	<i>Dalbulus maidis</i>	Maïs	N
S/O STERNORHYNCHA	Psyllidae	<i>Diaphorina citri</i>	Citrus	O,N
	Aleyrodidae	<i>Bemisia tabaci</i>	Man.div.	Pantrop.
	Aphididae	<i>Aphis craccivora</i>	Arachid.	Cosmo.
		<i>Aphis gossypii</i>	Coton.	Cosmo.
		<i>Myzus persicae</i>	Diverses	Cosmo.

		<i>Rhopalosiphum ruftabdominalis</i>	Riz	Cosmo.
		<i>Toxoptera citricida</i>	Citrus	Pantrop.
Margarodidae		<i>Icerya purchasi</i>	Citrus	Cosmo.
Diaspididae		<i>Aonidiella aurantii</i>	Citrus	Pantrop
		<i>Aspidiotus destructor</i>	Cocot.	Pantrop
		<i>Aulacaspis tegalensis</i>	Canne	A,O
		<i>Chrysomphalus aonidum</i>	Citrus	Pantrop
		<i>Quadraspidiotus perniciosus</i>	Diver.	A,Hol,O,Au,A
		<i>Lepidosaphes beckii</i>	Citrus	Pantrop
		<i>Pseudolacaspis pentagona</i>	Man.	Cosmo.
Coccidae		<i>Parasaissetia nigra</i>	Citrus	Hol,A,O,Au
		<i>Pulvinaria iceryi</i>	Canna	A,O,Au,Hol.
		<i>Saissetia coffeae</i>	Caféier	Cosmo.
Pseudococcidae		<i>Dysmicoccus brevipes</i>	Ananas	A,O,N
		<i>Ferrisia virgata</i>	Café.,cacao	Pantrop
		<i>Phenacoccus manihoti</i>	Man.	N,A
		<i>Saccharicoccus sacchari</i>	Canne	A,O,Au,N
S/O HETEROPTERA	Miridae	<i>Distantiella theobroma</i>	Cacao.	A
		<i>Helopeltis schoutedeni</i>	Coton.	A
		<i>Sahlbergella singularis</i>	Cacao.	A
		<i>Taylorilygus vosseleri</i>	Coton.	A
	Tingidae	<i>Leptopharsa gibbicarina</i>	Palmier	N
		<i>Stephanitis typica</i>	Banan.	O,Au
	Coreidae	<i>Acanthomia tomentosicollis</i>	Legum.	A
		<i>Stenocoris southwoodi</i>	Riz	A
	Alydidae	<i>Leptocorisa</i> spp.	Riz	O,Au
	Lygaeidae	<i>Blissus leucopterus</i>	Riz,maïs	N
		<i>Oxycarenus hyalipennis</i>	Coton.	A,Hol,O
	Pyrrhocoridae	<i>Dysdercus voelkeri</i>	Coton.	A
	Pentatomidae	<i>Antestiopsis</i> spp.	Caféier	A
		<i>Bagrada</i> spp.	Crucif.	A,Hol,O
		<i>Calidea</i> spp.	Coton.	A
		<i>Oebalus poecilus</i>	Riz	N
		<i>Nezara viridula</i>	Soja,riz	Cosmo.
		<i>Tesseratoma papillosa</i>	Litchi	O
<b>COLEOPTERA</b>				
S/O POLYPHAGA	Scarabaeidae	<i>Cochliotus melolonthoides</i>	Canne	A
		<i>Heteronychus</i> spp.	Maïs,blé	A,Au
		<i>Hoplochelus marginalis</i>	Canne	A
		<i>Oryctes boas</i>	Cocotier	A

	<i>Oryctes monoceros</i>	Cocotier	A
	<i>Oryctes rhinoceros</i>	Cocot.	O,Au
	<i>Phyllophaga</i> spp.	Diverses	N
	<i>Prionoryctes caniculus</i>	Igname	A
	<i>Schizonycha</i> spp.	Diverses	A
Buprestidae	<i>Agrilus</i> spp.	Citrus	O
Coccinellidae	<i>Epilachna</i> spp.	Cucur.,solanac.,Haric.	S..sp
Cerambycidae	<i>Anthores leuconotus</i>	Cafeiers	A
Bruchidae	<i>Acanthoscelides obtectus</i>	Haric.	A,Au,N
	<i>Callosobruchus</i> spp.	D.de Chine	Hol,A,Au,N
	<i>Caryedon serratus</i>	Arachid.	A
Chrysomelidae	<i>Cerotoma</i> spp.	Legum.	N
	<i>Coelaenomenodera elaeidis</i>	Palmiers	A
	<i>Diabrotica</i> spp.	Diverses	N
	<i>Dicladispa armigera</i>	Riz	O
	<i>Megalognatha rufiventris</i>	Maïs	A
	<i>Oulema oryzae</i>	Riz	O,Hol.
	<i>Trichispa sericea</i>	Riz	A
Curculionidae	<i>Anthonomus grandis</i>	Coton.	N
	<i>Aperitmetus brunneus</i>	Thé	A
	<i>Cosmopolites sordidus</i>	Ban.	Pantrop.
	<i>Cylas formicarius</i>	Patat.d.	Pantrop.
	<i>Cyrtotrachelus longimanus</i>	Bambou	O
	<i>Graphognathus</i>	Arachide	A,Au,Hol,N
	<i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	Cocot,palm.	O,Au
	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Palm.,cocot.	N
	<i>Rhynchophorus phoenicis</i>	Cocot,palm	A
Scolytidae	<i>Hypothenemus hampei</i>	Café.	Pantrop.
	<i>Xyleborus fornicatus</i>	Thé	S.sp.

## HYMENOPTERA

S/O APOCRITA	Formicidae	<i>Atta</i> spp.	Diverses	N
		<i>Acromyrmex</i> spp.	Diverses	N

## LEPIDOPTERA

S/O GLOSSATA	Psychidae	<i>Mahasena corbetti</i>	Cocot.,palm.	O,Au
	Gracillariidae	<i>Conopomorpha cramerella</i>	Cacao.	O
	Bucculatricidae	<i>Bucculatrix thurberiella</i>	Coton.	N
	Glyphipterigidae	<i>Sagalassa valida</i>	Palmier	N
	Yponomeutidae	<i>Plutella xylostella</i>	Crucif.	Cosmo.
	Gelechiidae	<i>Pectinophora gossypiella</i>	Coton.	Pantrop
		<i>Phthorimaea operculella</i>	P.de t	Cosmo.

	<i>Sitotroga cerealella</i>	Maïs	Cosmo.
Cossidae	<i>Zeuzera coffeae</i>	Caféier	O,Au
Castniidae	<i>Castnia licus</i>	Canne	N
	<i>Castnia dedalus</i>	Palmier	N
Tortricidae	<i>Cydia molesta</i>	Pêcher	Hol,O,Au,N
	<i>Cryptophlebia leucotreta</i>	Citrus,coton.	A
	<i>Eucosma nereidopa</i>	Caféier	A
	<i>Homona coffearia</i>	Thé	Hol,O,Au
Limacodidae	<i>Sibine fusca</i>	Palmier	Pantrop.
Pyralidae	<i>Acigona ignefusalis</i>	Mil;sorgho	A
	<i>Chilo partellus</i>	Riz,maïs,sorgho	O,A
	<i>Chilo polychrysa</i>	Riz	O
	<i>Chilo sacchariphagus</i>	Canne	A,O
	<i>Chilo zacconius</i>	Riz	A
	<i>Chilo suppressalis</i>	Riz	O,Au
	<i>Crociodolomia binotalis</i>	Chou	A,O,Au
	<i>Diatraea saccharalis</i>	Canne,riz	N
	<i>Eldana saccharina</i>	Canne, céréales	A
	<i>Maruca testulalis</i>	Légum.	Pantrop.
	<i>Maliarpha separatella</i>	Riz	A
	<i>Nymphula depunctalis</i>	Riz	N,A,O
	<i>Ostrinia furnacalis</i>	Maïs	Hol,O,Au
	<i>Palpita spp.</i>	Cucurbit.	N
	<i>Sylepta derogata</i>	Coton.	A,O,Au
	<i>Tryporyza incertulas</i>	Riz	O
	<i>Tryporyza innotata</i>	Riz	O,Au
Drepanidae	<i>Epicampoptera spp.</i>	Café.,cacao.	A
Sphingidae	<i>Erinnyis ello</i>	Man.	N
	<i>Agrius convolvuli</i>	Patat.d.	Hol,A,O,Au
Hesperiidae	<i>Erionota thrax</i>	Ban.	O
Papilionidae	<i>Papilio spp.</i>	Citrus	A,N
Lycaenidae	<i>Virachola bimaculata</i>	Caféier	A
Nymphalidae	<i>Acraea acerata</i>	Patat.douce	A
	<i>Brassolis sophorae</i>	Cocot.,palm.	N
Arctiidae	<i>Amsacta moloneyi</i>	Niébé,mil	A
Noctuidae	<i>Mocis latipes</i>	Gram.f.,riz	N
	<i>Anticarsia gemmatalis</i>	Soja	N
	<i>Alabama argillacea</i>	Coton.	N
	<i>Anomis flava</i>	Coton.	A,O,Au
	<i>Pseudoplusia includens</i>	Soja,haric.	N
	<i>Trichoplusia ni</i>	Crucif.	N
	<i>Earias biplaga</i>	Cacao.	A

<i>Earias insulana</i>	Coton.	A,O
<i>Diparopsis watersi</i>	Coton.	A
<i>Busseola fusca</i>	Maïs,sorgho	A
<i>Sesamia calamistis</i>	Maïs, Gramin. cult.	A
<i>Spodoptera exigua</i>	Diverses	Cosmo.
<i>Spodoptera exempta</i>	Gram.f.,riz	A,O,AU
<i>Spodoptera frugiperda</i>	Maïs, riz	N
<i>Spodoptera littoralis</i>	Coton, légum.	A
<i>Spodoptera litura</i>	Riz, légum.	O,Au
<i>Spodoptera mauritia</i>	Riz	A,O,Au
<i>Mythimna separata</i>	Riz	O,Au
<i>Heliothis armigera</i>	Coton.	A,O,Au
<i>Heliothis virescens</i>	Coton.	N
<i>Heliothis zea</i>	Maïs	N
<i>Heliocheilus albipunctella</i>	Mil	A
<i>Agrotis ipsilon</i>	Diverses	Cosmo.
<i>Agrotis segetum</i>	Diverses	Hol,A,O
<i>Agrotis subterranea</i>	Diverses	N

## DIPTERA

S/O NEMATOCERA	Cecidomyiidae	<i>Contarinia sorghicola</i>	Sorgho	panthrop.	
		<i>Geromyia penniseti</i>	Mil	A,O	
		<i>Orseolia oryzae</i>	Riz	O	
		<i>Orseolia oryzivora</i>	Riz	A	
S/O BRACHYCERA	Tephritidae	<i>Anastrepha manihoti</i>	Man.	N	
		<i>Ceratitis capitata</i>	Cult.fruit.	Hol,A,Au,N	
		<i>Ceratitis rosa</i>	Pêch.citrus	A	
		<i>Dacus cucurbitae</i>	Melon	A,O,Au	
		<i>Dacus dorsalis</i>	Diverses	O,Au	
		<i>Dacus oleae</i>	Oliv.	Hol.,A	
		Diopsidae	<i>Diopsis thoracica</i>	Riz	A
		Agromyzidae	<i>Ophiomyia phaseoli</i>	Haricot	A,O,Au
			<i>Liriomyza</i> spp.	Diverses	Cosmop.
		Ephydriidae	<i>hydrellia griseola</i>	Riz	N,A,O
		Anthomiidae	<i>Delia arambourgi</i>	Orge	A
			<i>Delia platura</i>	Haric.,maïs	Cosmop.
Muscidae	<i>Atherigona</i> spp.	Graminées	A,O		

**Abréviations** : RZ : Régions zoogéographiques. A: Région afrotropicale; Au : R. australienne; Hol : R. holartique; N : R. néotropicale; O : R. orientale; Panthrop.: aire de distribution couvrant la majeure partie des régions tropicales et subtropicales du globe. S. sp.: diffère selon les espèces. Café. : caféier; Cocot. : cocotier; Coton. : cotonnier; Crucif. :

crucifères; Cucurbit. : cucurbi-taceae; D. de chine : Dolique de Chine; Gram. f. : graminées fourragères; Legum. : Leguminosae; Man.: manioc; Palm. : palmier (à huile); Pêch. : pêcher; P. de t.: pomme de terre;

Références - Classification : 19  
- Insectes déprédateurs : 9,13,14,15,16,17,18,20,49

## QUELQUES EXEMPLES D'INSECTES NUISIBLES AUX CULTURES EN FRANCE

ORDRES	FAMILLES	NOMS	CULTURES
<b>ORTHOPTERA</b>			
S/O ENSIFERA	Gryllotalpidae	<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> Courtilière	C. légumières
<b>THYSANOPTERA</b>			
S/O TEREBRANTIA	Thripidae	<i>Frankliniella robusta</i> Thrips du pois <i>Thrips angusticeps</i> Thrips du lin & des céréales <i>Thrips linarius</i> Thrips du lin <i>Thrips tabaci</i> Thrips du tabac	Pois  Lin et céréales  Lin  Polyphage
<b>HEMIPTERA</b>			
S/O STERNORHYNCHA	Psyllidae	<i>Psylla piri</i> Psylle commun du poirier	Poirier
	Aleyrodidae	<i>Trialeurodes vaporariorum</i> <i>Bemisia tabaci</i> Aleurode des serres	C. sous serres " "
	Aphididae	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Puceron vert du pois <i>Aphis fabae</i> Puceron noir de la fève et de la betterave <i>Aphis pomi</i> Puceron vert du pommier <i>Brevicoryne brassicae</i> Puceron cendré du chou <i>Dysaphis plantaginea</i> Puceron cendré du pommier <i>Macrosiphum rosae</i> Puceron vert du rosier <i>Myzus persicae</i> Puceron vert du pêcher <i>Sitobion avenae</i> Puceron des céréales	pois, haricot, ...  Fève, Haric., Better. Pommier, Poirier ...  Colza, chou  Pommier  Rosier en serres  Pêcher, C. sous serres  Céréales

	Pemphigidae	<i>Eriosoma lanigerum</i> Puceron lanigère	Pommier
	Phylloxeridae	<i>Viteus vitifoliae</i> Phylloxéra	Vigne
	Diaspididae	<i>Pseudaulacaspis pentagona</i> Cochenille du mûrier <i>Epidiaspis leperii</i> Cochenille rouge du poirier <i>Lepidosaphes ulmi</i> Cochenille virgule du pommier <i>Quadraspidiotus perniciosus</i> Pou de san José <i>Quadraspidiotus piri</i>	Pêcher Poirier, pêcher Arbres fruitiers Arbres fruitiers Arbres fruitiers
	Cochenille jaune	<i>Quadraspidiotus ostreaeformis</i> Cochenille ostréiforme	" "
	Coccidae	<i>Eulecanium corni</i> Cochenille du cornouiller <i>Eulecanium persicae</i> Cochenille du pêcher <i>Saissetia oleae</i> Cochenille noire de l'olivier	Arbres fruitiers, vigne Arbres fruitiers, vigne Olivier
S/O HETEROPTERA	Pentatomidae	<i>Eurydema</i> spp. Punaises du chou	Crucifères
<b>COLEOPTERA</b>			
S/O POLYPHAGA	Nitidulidae	<i>Meligethes aeneus</i> Méligèthe du colza <i>Meligethes aeneus</i> <i>Meligethes viridescens</i> Méligèthes	Colza Colza Colza
	Elateridae	<i>Agriotes lineatus</i> <i>Agriotes obscurus</i> <i>Agriotes sputator</i> Taupins	Céréal., Bette., Pom. de terre " " " "
	Cryptophagidae	<i>Atomaria linearis</i> Atomaire	Betterave
	Bruchidae	<i>Acanthoscelides obtectus</i> Bruche du haricot <i>Bruchus lentis</i> Bruche de la lentille	Haricot Lentille

	<i>Bruchus pisorum</i>	Pois
	Bruche du pois	
Chrysomelidae	<i>Aphthona euphorbiae</i>	Lin
	<i>Longitarsus parvulus</i>	" "
	Altises du lin	
	<i>Chaetocnema tibialis</i>	Betterave
	Altise de la betterave	
	<i>Colaspidema atrum</i>	Luzerne
	Négril de la luzerne	
	<i>Crioceris asparagi</i>	Asperge
	<i>Crioceris duodecimpunctata</i>	" "
	Criocères de l'asperge	
	<i>Psylliodes chrysocephala</i>	Colza
	Grosse altise du colza	
	<i>Oulema lichenis</i>	Céréales
	<i>Oulema melanopus</i>	Céréales
	Criocères des céréales	
	<i>Phyllotreta</i> spp.	Crucif., colza, navet...
	Altises des crucifères	
Curculionidae	<i>Anthonomus pomorum</i>	Pommier
	Anthonome du pommier	
	<i>Curculio nucum</i>	Noisetier
	Balanin des noisettes	
	<i>Ceuthorhynchus assimilis</i>	Colza
	Charançon des siliques du colza	
	<i>Ceuthorhynchus napi</i>	Colza
	Charançon de la tige du colza	
	<i>Hypera nigrirostris</i>	Trèfle, légum.
	<i>Hypera postica</i>	Légumineuses
	<i>Hypera variabilis</i>	Luzerne, légum.
	Phytonomes	
	<i>Otiorynchus sulcatus</i>	Fraisier
	<i>Sitona</i> spp.	Légum. fourrag.
	Sitones	
Apionidae	<i>Apion pisi</i>	Légum. fourrag.
	Apion des bourgeons	
Scolytidae	<i>Scolytus rugulosus</i>	Arbres fruitiers
	<i>Xyleborus dispar</i>	Arbres fruitiers

## HYMENOPTERA

S/O SYMPHYTA

Tenthredinidae	<i>Athalia rosae</i>	Crucifères
	Tenthrede de la rave	

		<i>Caliroa cerasi</i>	Cerisier, poirier
		Tenthède limace	
		<i>Hoplocampa brevis</i>	Poirier
		Hoplocampe du poirier	
		<i>Hoplocampa flava</i>	Prunier
		Hoplocampe du prunier	
		<i>Hoplocampa testudinea</i>	Pommier
		Hoplocampe du pommier	
		<i>Janus compressus</i>	Poirier
		Cèphe du poirier	
<b>LEPIDOPTERA</b>			
S/O GLOSSATA			
	Hepialidae	<i>Hepialus humuli</i>	Houblon, Chanvre
		<i>Korscheltellus lupulinus</i>	Fraisier, laitue,...
		Hépiques	
	Yponomeutidae	<i>Acrolepiopsis assectella</i>	Poireau
		Teigne du poireau	
		<i>Hyponomeuta malinellus</i>	Pommier
		Hyponomeute du pommier	
		<i>Plutella xylostella</i>	Crucif.
		Teigne des crucifères	
		<i>Prays oleae</i>	Olivier
		Teigne de l'olivier	
	Gelechiidae	<i>Phthorimea operculella</i>	P. de terre
		Teigne de la pomme de terre	
		<i>Scrobipalpa ocellatella</i>	Betterave
		Teigne de la betterave	
	Cossidae	<i>Cossus cossus</i>	Arbres fruitiers
		Cossus gâte-bois	
		<i>Parahypopta caestrum</i>	Asperge
		Chenille à fourreau de l'asperge	
		<i>Zeuzera pyrina</i>	Pommier, poirier,...
		Zeuzère du poirier	
	Tortricidae	<i>Adoxophyes orana</i>	Pomacées fruitières
		<i>Pandemis heparana</i>	Pomacées fruitières
		Tordeuses de la pelure	
		<i>Cnephasia pumicana</i>	Céréales
		Tordeuse des céréales	
		<i>Cydia funebrana</i>	Prunier
		Carpocapse des prunes	
		<i>Cydia molesta</i>	Pêcher, poirier,...
	Tordeuse orientale du pêcher		
		<i>Cydia nigricana</i>	pois, lentille
		Tordeuse du pois	

		<i>Cydia pomonella</i>	Pommier, poirier, cognassier...
		Carpocapse des pommes et des poires	
		<i>Eupoecilia ambiguella</i>	Vigne
		<i>Lobesia botrana</i>	Vigne
		Tordeuses de la grappe	
Geometridae		<i>Operophtera brumata</i>	Arbres fruit. ou forest.
		Cheimatobie	
Noctuidae		<i>Agrotis ipsilon</i>	P.de t., céréales, tabac...
		Noctuelle ipsilon	
		<i>Agrotis segetum</i>	Cult. légum., bet., céréales...
		Noctuelle des moissons	
		<i>Autographa gamma</i>	Bet., P. de t., céréales, lin
		Noctuelle gamma	
		<i>Cerapteryx graminis</i>	Graminées fourragères
		Noctuelle des graminées	
		<i>Euxoa nigricans</i>	Chou, P. de t., haricot,...
		Vers gris	
		<i>Gortyna xanthenes</i>	Artichaut
		Noctuelle de l'artichaut	
		<i>Mamestra brassicae</i>	Crucif., bet., lin, tabac, salad.
		Noctuelle du chou	
		<i>Mythimna unipuncta</i>	Gram. fourragères
		<i>Sesamia nonagrioides</i>	Maïs
		Sésamie	
		<i>Tholera decimalis</i>	Gram. fourragères
		Noctuelle des fourrages	

## DIPTERA

S/O NEMATOCERA

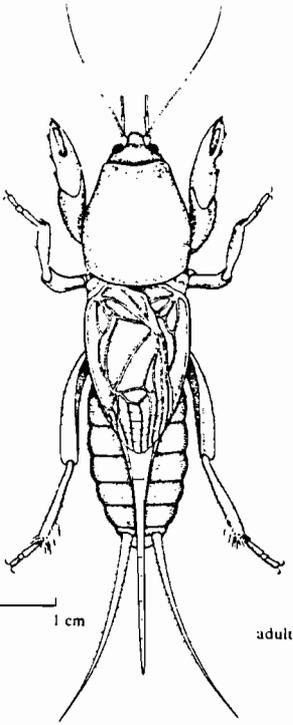
Tipulidae	<i>Tipula</i> spp.	Gram. fourragères
	Tipules	
Cecidomyiidae	<i>Contarinia lentis</i>	Lentille
	Cécidomyie des fleurs	
	<i>Contarinia medicaginis</i>	Luzerne
	Cécidomyie des fleurs de la luzerne	
	<i>Contarinia pirivora</i>	Poirier
	Cécidomyie des poirettes	
	<i>Contarinia tritici</i>	Blé, orge, seigle.
	Cécidomyie des fleurs de blé	
	<i>Dasineura brassicae</i>	Colza
	Cécidomyie du colza	
	<i>Dasineura ignorata</i>	Luzerne
	Cécidomyie des bourgeons de la luzerne	

		<i>Dasineura pyri</i>	Poirier
		Cécidomyie des feuilles du poirier	
S/O BRACHYCERA	Tephritidae	<i>Ceratitis capitata</i>	Fruits
		Cératite (Mouche méditerranéenne des fruits)	
		<i>Dacus oleae</i>	Olivier
		Mouche de l'olive	
		<i>Platyparea poeciloptera</i>	Asperge
		Mouche de l'asperge	
		<i>Rhagoletis cerasi</i>	Cerisier
		Mouche de la cerise	
	Psilidae	<i>Psila rosae</i>	Carotte
		Mouche de la carotte	
	Agromyzidae	<i>Agromyza megalopsis</i>	Céréales
		<i>Agromyza nigrella</i>	" "
		Mineuses des feuilles de céréales	
		<i>Napomyza cichorii</i>	Endive
		<i>Ophiomyia pinguis</i>	" "
		Mouches de l'endive	
	Chloropidae	<i>Oscinella frit</i>	Céréales
		<i>Oscinella pusilla</i>	" "
		Oscinies des céréales	
	Anthomiidae	<i>Delia antiqua</i>	Oignons, échalotes, poireaux,...
		Mouche de l'oignon	
		<i>Delia coarctata</i>	Céréales
		Mouche grise des céréales	
		<i>Delia platura</i>	Soja, asperge, haricot...
		Mouche des semis	
		<i>Delia radicum</i>	Chou, navet
		Mouche du chou	
	Muscidae	<i>Pegomyia betae</i>	Betterave, épinard,...
		Mouche de la betterave	

Références : - Classification : 19, 24

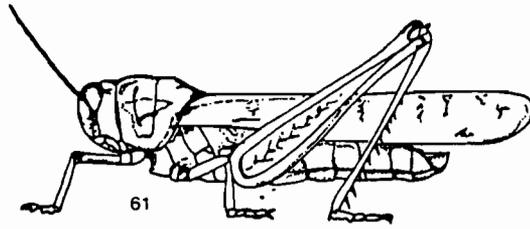
- Insectes déprédateurs : 47,48

**ORTHOPTERA**

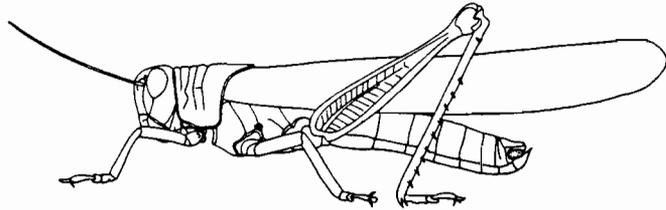


*Grylotalpa africana* Pal.

**GRYLLOTALPIDAE**



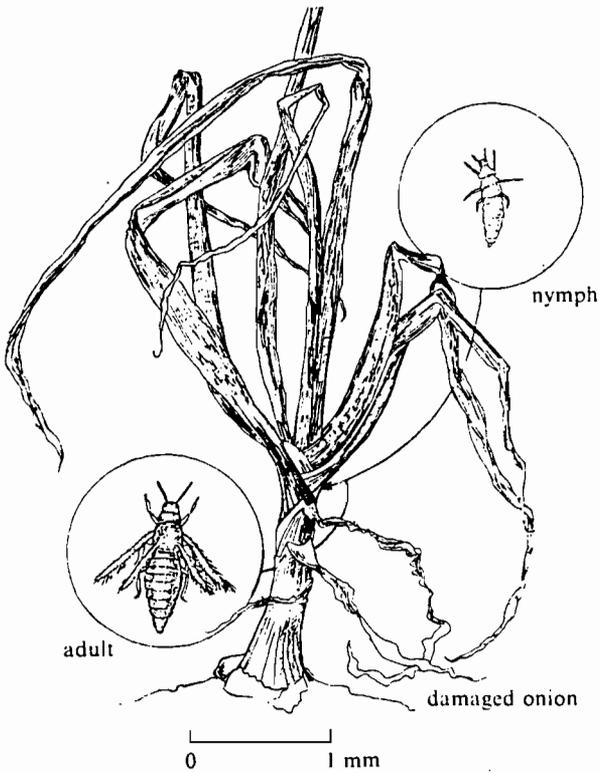
*Locusta migratoria*.



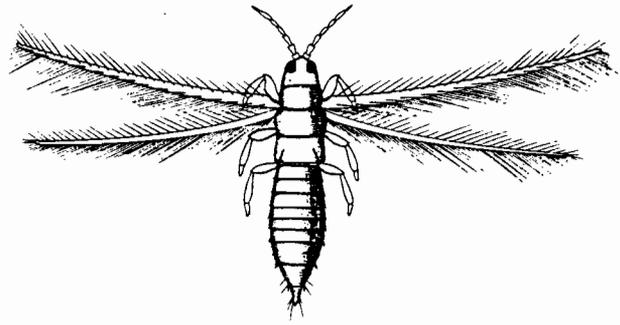
*Schistocerca gregaria*.

**ACRIDIDAE**

**THYSANOPTERA**

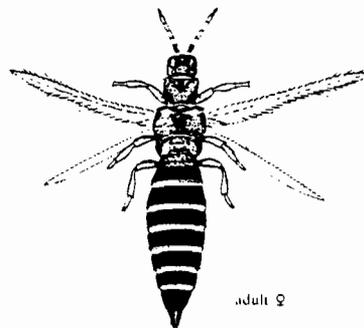


*Thrips tabaci* Lind.



0.0 0.4mm

*Baliothrips biformis* (Thysanoptera: Thripidae)



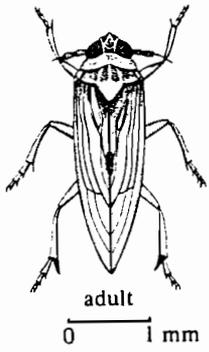
0 0.4 mm

*Frankliniella schulzei* (Trybom)

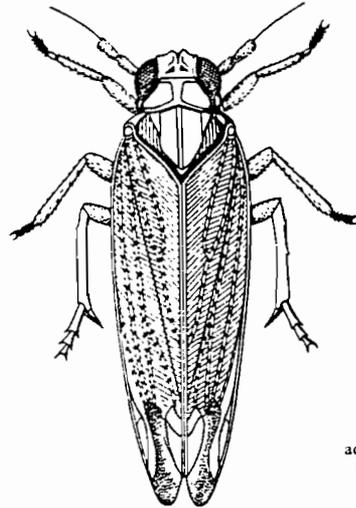
**THRIPIDAE**

# HEMIPTERA

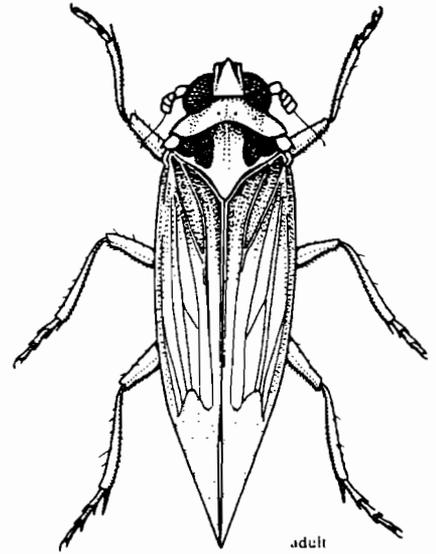
## FULGOROMORPHA



adult  
0 1 mm  
*Nilaparvata lugens* (Stal)



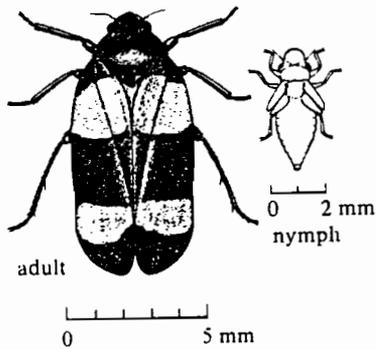
adult ♀  
0 2 mm  
*Perkinsiella saccharicida* (Ckll.)



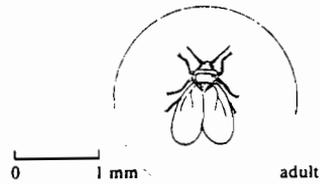
adult  
0 2 mm  
*Sogatella furcifera* (Horv.)

## DELPHACIDAE

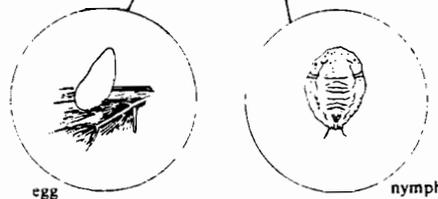
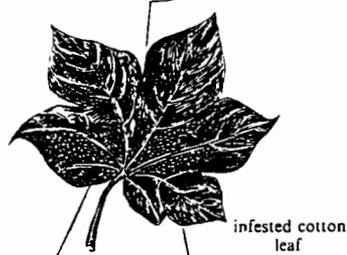
## CICADOMORPHA



adult  
0 5 mm  
*Tomaspis* spp.  
*Aeneolamia* spp.

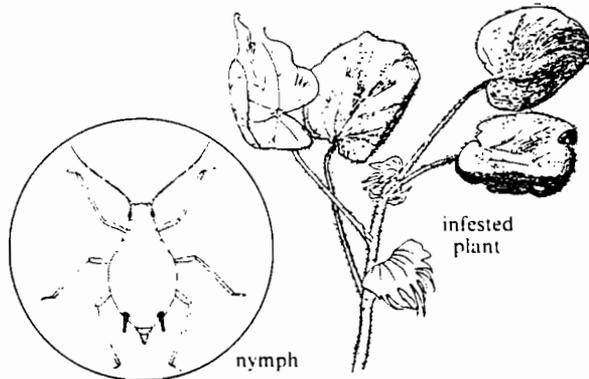
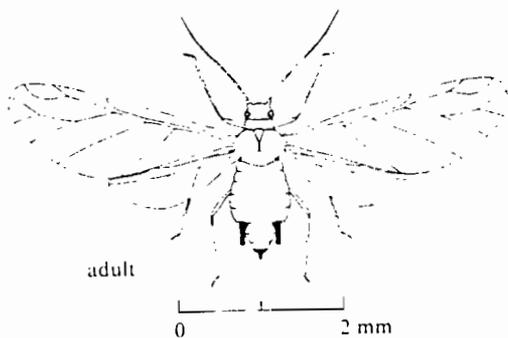


## STERNORHYNCHA



egg nymph  
*Bemisia tabaci* (Genn.)

## ALEYRODIDAE

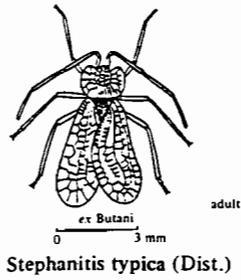
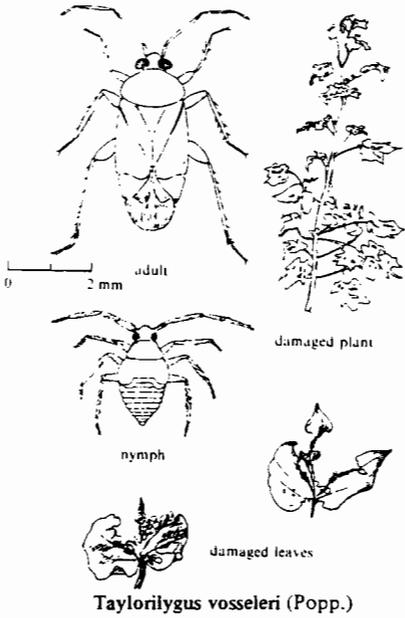


adult  
0 2 mm  
*Aphis gossypii* Glover

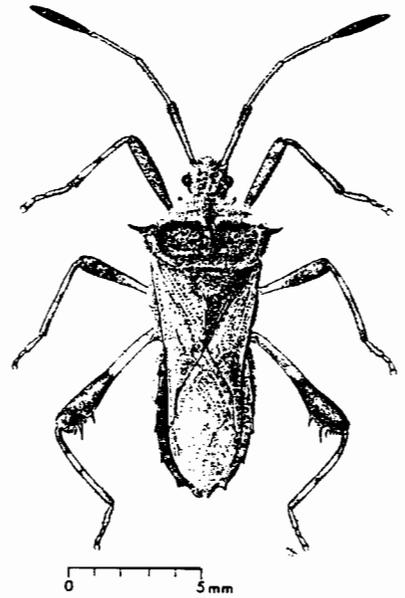
## APHIDIDAE

# HEMIPTERA

## HETEROPTERA

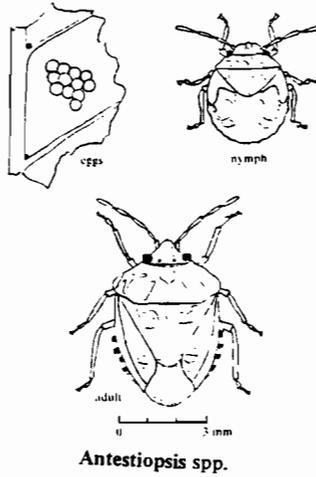
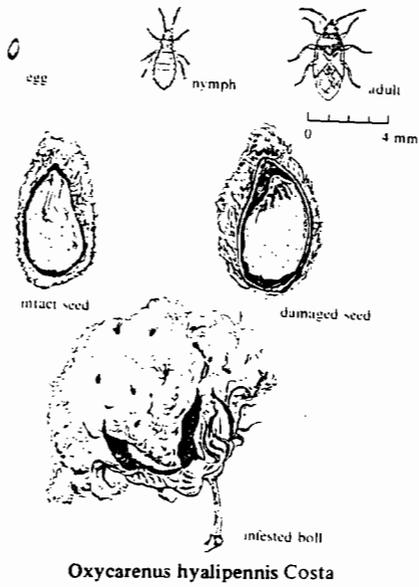


## TINGIDAE

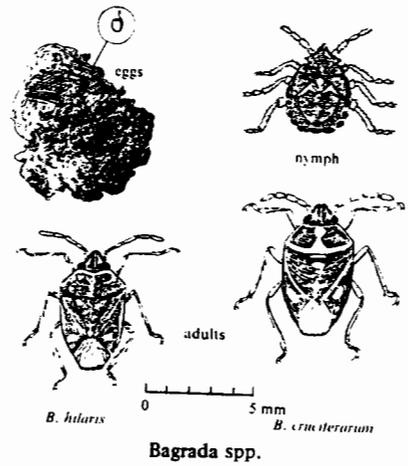


*Acanthomia tomentosicollis* sometimes a serious pest of legume crops in parts of Africa. (L.H.)

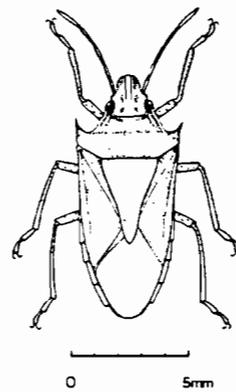
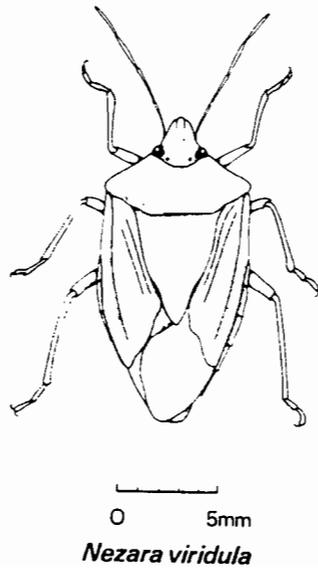
## MIRIDAE



## COREIDAE



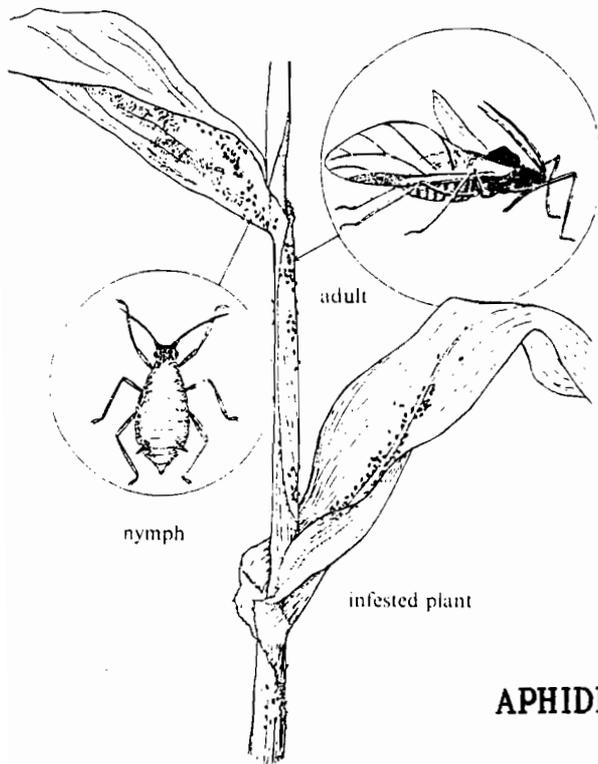
## LYGAEIDAE



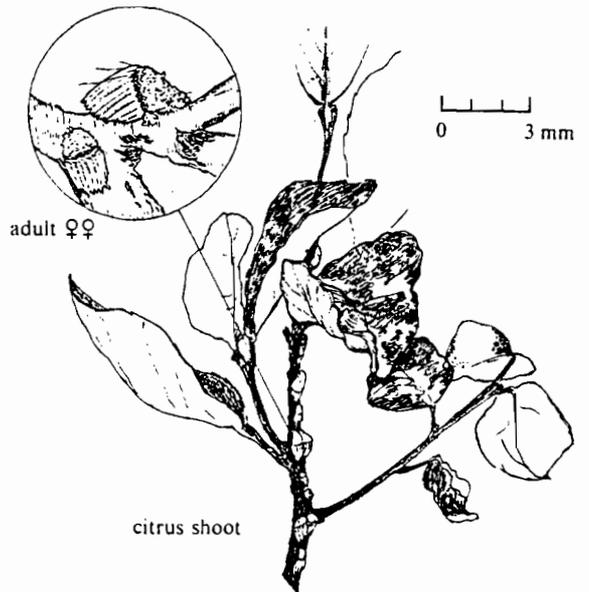
*Oebalus pugnax* (Hemiptera: Pentatomidae)

## PENTATOMIDAE

**HEMIPTERA**



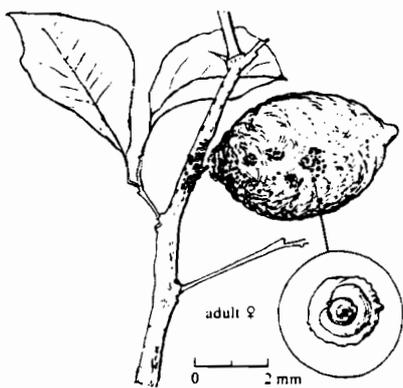
*Rhopalosiphum maidis* (Fitch)



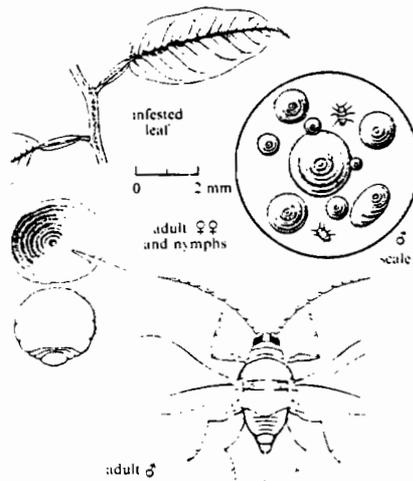
*Icerya purchasi* Mask.

**APHIDIDAE**

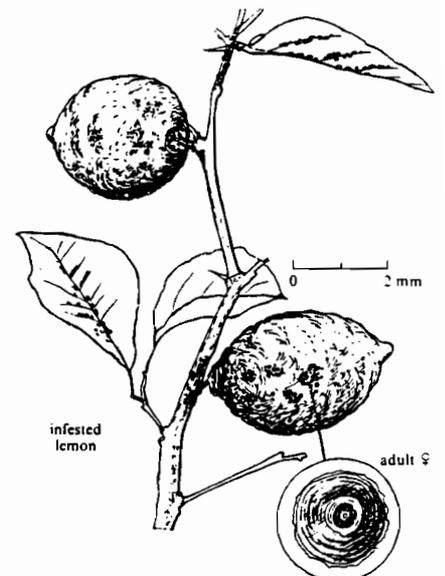
**MARGARODIDAE**



*Aonidiella aurantii* (Maskell)

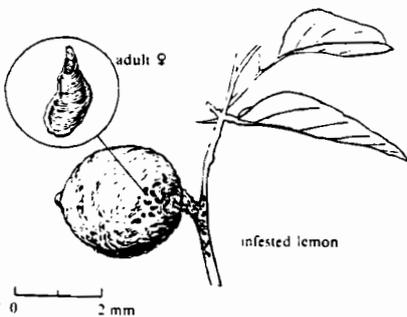


*Quadraspidiotus perniciosus* (Comst.)

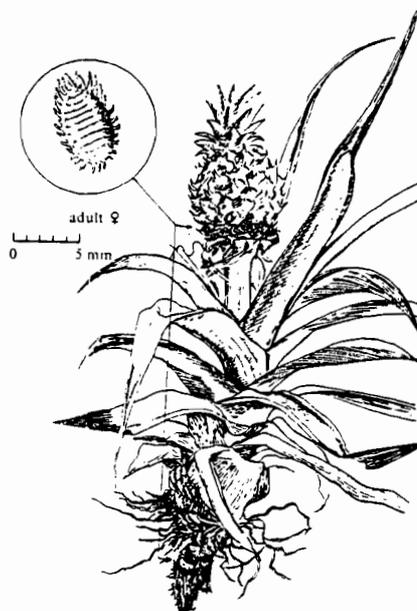


*Chrysomphalus aonidum* (L.)

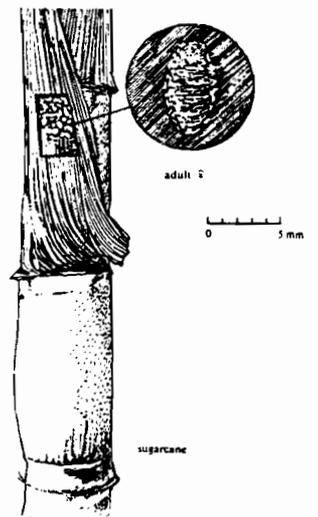
**DIASPIDIDAE**



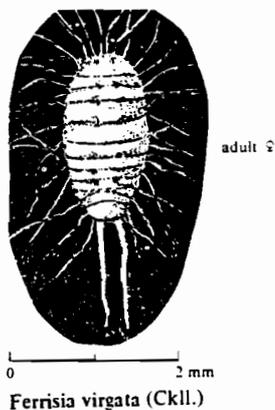
*Lepidosaphes beckii* (Newman)



*Dysmicoccus brevipes* (Ckll.)



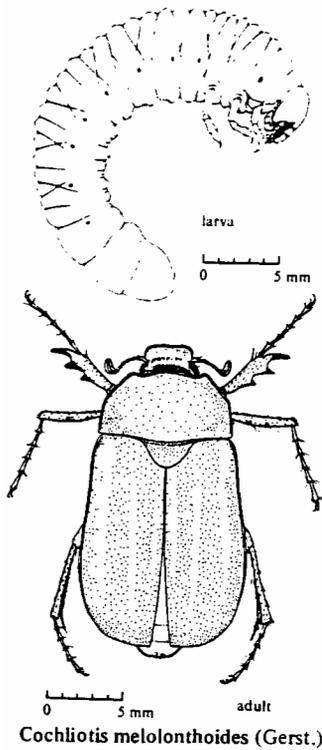
*Saccharicoccus sacchari* (Ckll.)



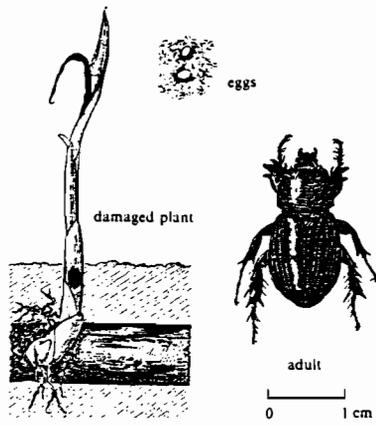
*Ferrisia virgata* (Ckll.)

**PSEUDOCOCCIDAE**

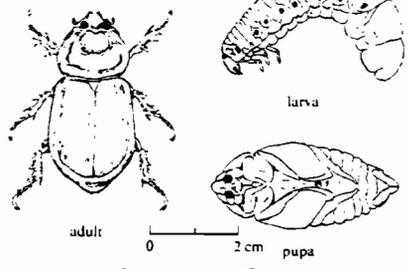
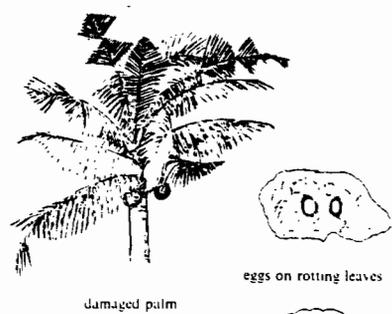
**COLEOPTERA**



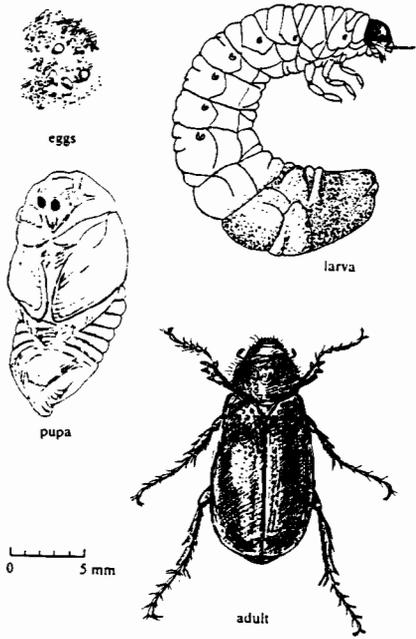
*Cochliotus melolonthoides* (Gerst.)



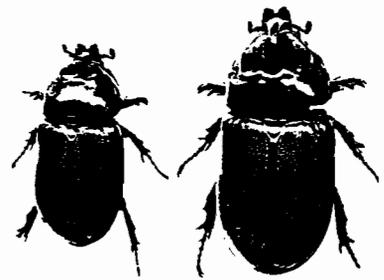
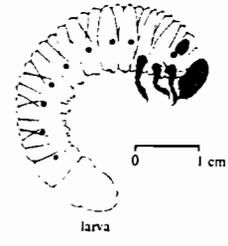
*Heteronychus* spp.



*Oryctes boas* (F.)

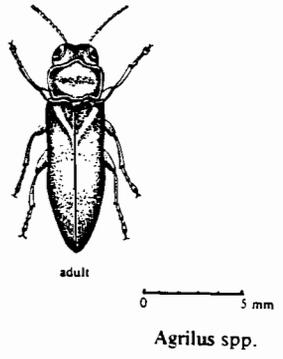


*Schizonycha* spp.



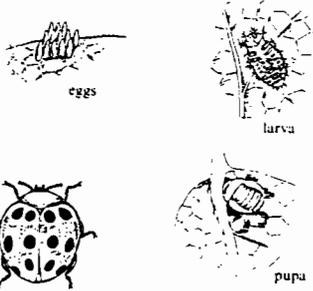
*Oryctes monoceros* (Oliver)

**SCARABAEIDAE**



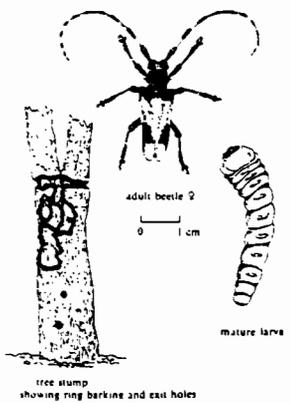
*Agrilus* spp.

**BUPRESTIDAE**



*Epilachna* spp.

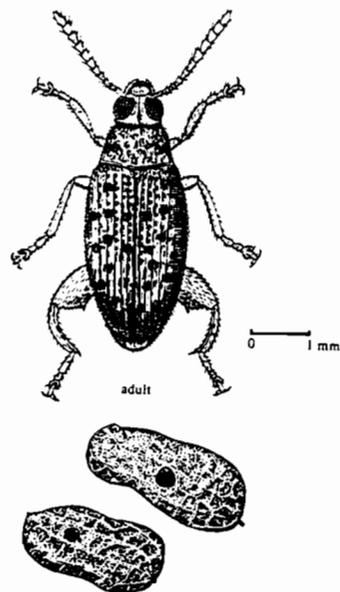
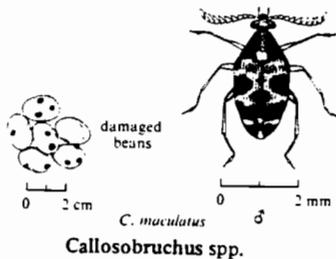
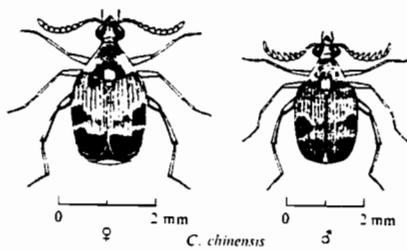
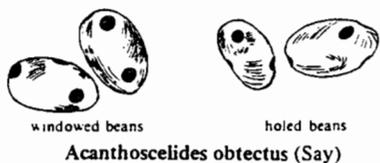
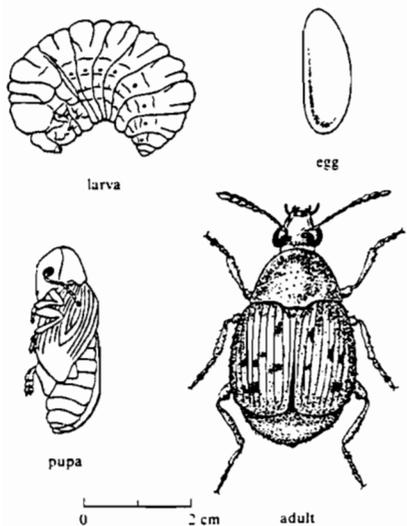
**COCCINELLIDAE**



*Anthores leuconotus* Pasc.

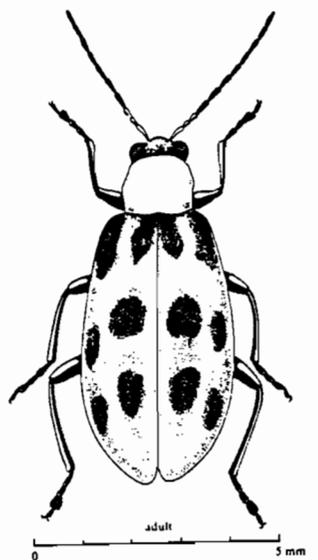
**CERAMBYCIDAE**

**COLEOPTERA**

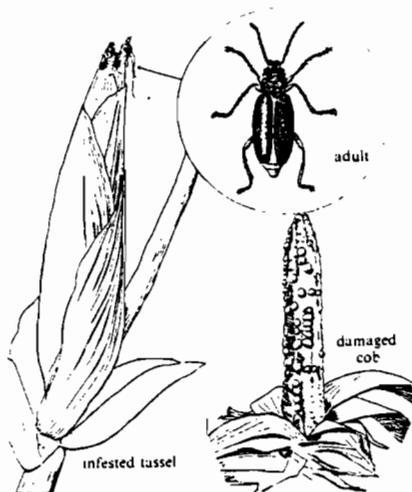


attacked groundnuts showing adult emergence holes  
**Caryedon serratus (Ol.)**

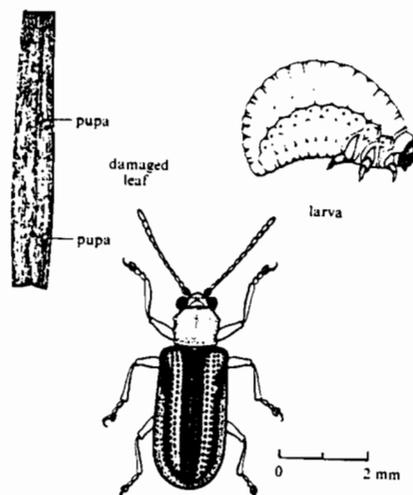
**BRUCHIDAE**



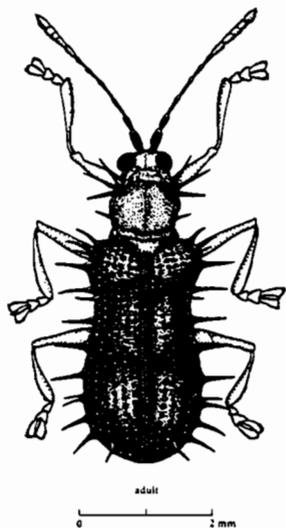
**Diabrotica undecimpunctata Mann.**



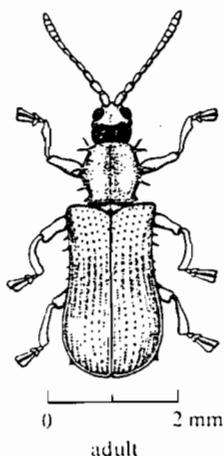
**Megalognatha rufiventris Baly**



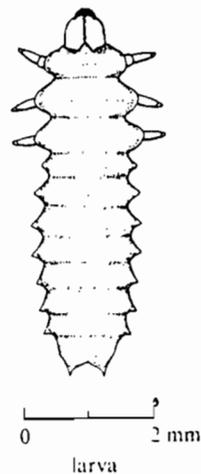
**Oulema oryzae (Kuw.)**



**Dicladispa armigera (Ol.)**



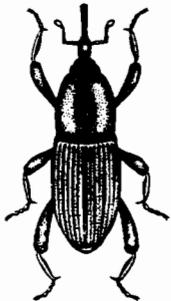
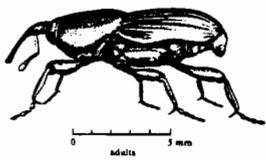
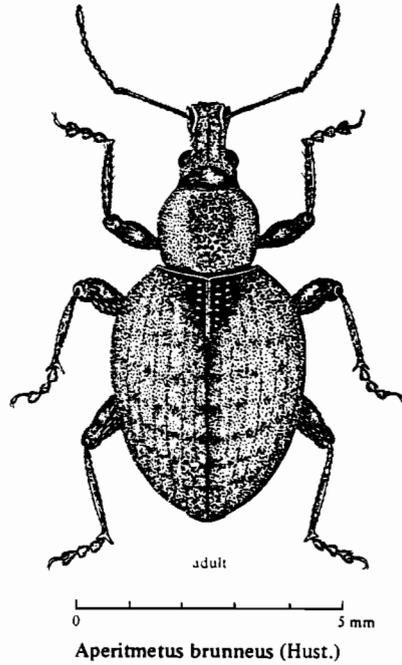
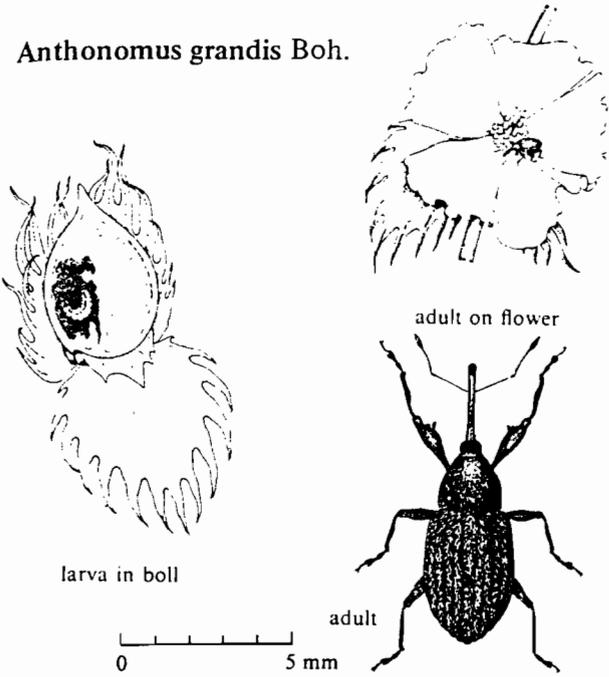
**Trichispa sericea (Guérin)**



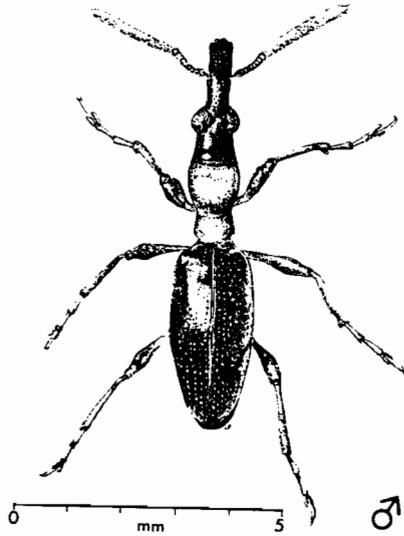
**CHRYSOMELIDAE**

COLEOPTERA

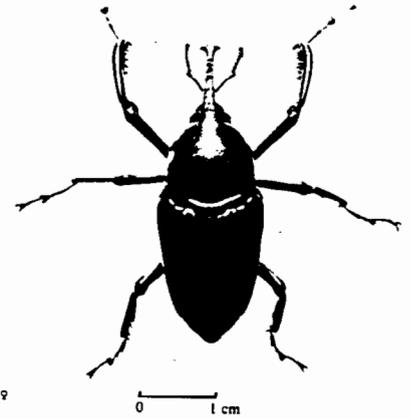
*Anthonomus grandis* Boh.



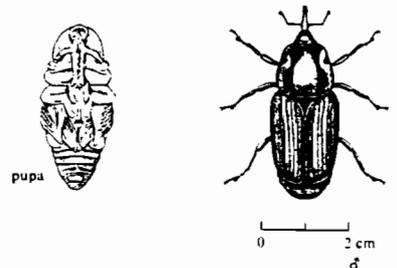
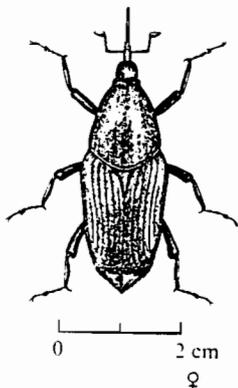
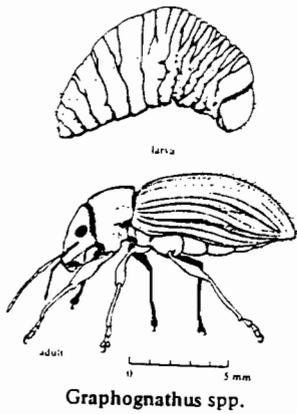
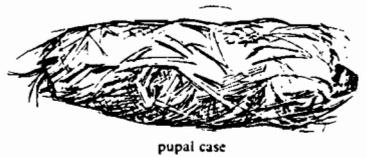
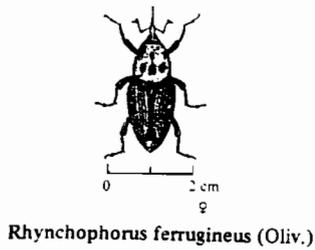
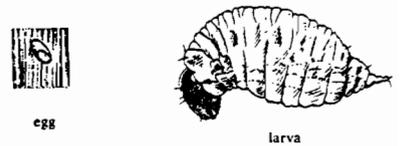
*Cosmopolites sordidus* (Germ.)



*Cylas formicarius*, sweet potato weevil. (L.H.)

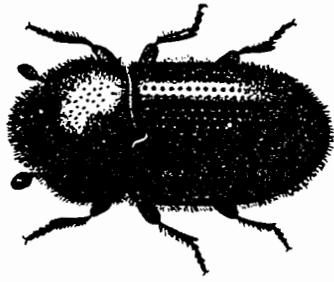


*Cyrtotrachelus longimanus*



CURCULIONIDAE

**COLEOPTERA**

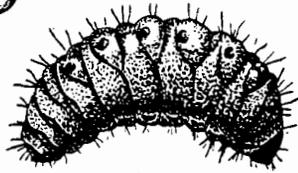


0 3 mm

adult

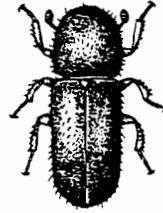


pupa



larva

*Hypothenemus hampei* (Ferr.)

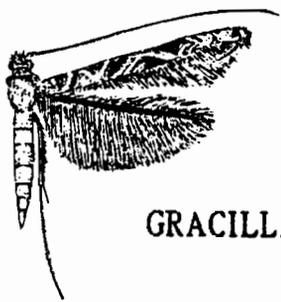


adult ♀  
0 2 mm

*Xyleborus fornicatus* (Eichh.)

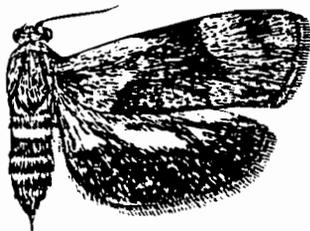
**SCOLYTIDAE**

**LEPIDOPTERA**



**GRACILLARIIDAE**

*Conopomorpha cramerella*



*lassa valida*  
**GLYPHIPTERIGIDAE**



adult moth 0 3 mm



caterpillar  
**YPONOMEUTIDAE**  
*Plutella xylostella* (L.)



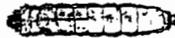
moth 0 5 mm



egg



eggs



larva



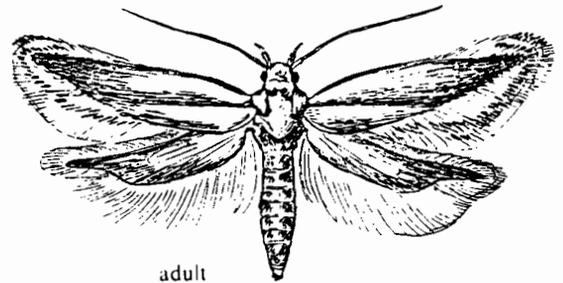
pupa



larva in mine



damaged potato



adult

0 5 mm



larva

**Sitotroga cerealella** (Ol.)



caterpillar



section of infested boll

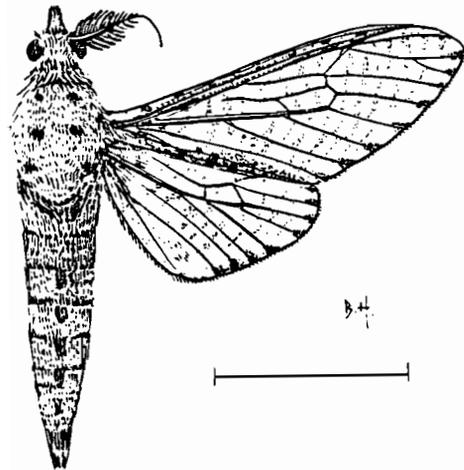


pupa

**Pectinophora gossypiella** (Saunders)

**Phthorimaea operculella** (Zeller)

**GELECHIIDAE**



*Zeuzera coffeae*

**COSSIDAE**



ex Butani

adult

0 1 cm

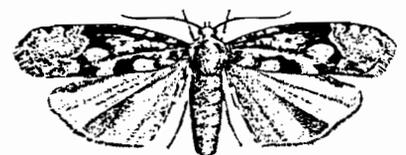


*Castnia licoides*

**CASTNIIDAE**



damaged plant



0 4 mm adult moth

**Eucosma nereidopa** Meyr.



larva



rolled tea leaf

**Homona coffearia** (Nietn.)

**TORTRICIDAE**



adult

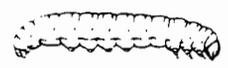
0 5 mm

**Cydia molesta** (Busck)



0 5 cm

larva in fruit

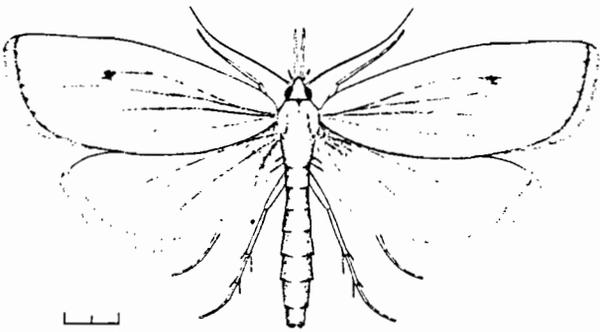


larva

0 2 mm

**TORTRICIDAE**

LEPIDOPTERA



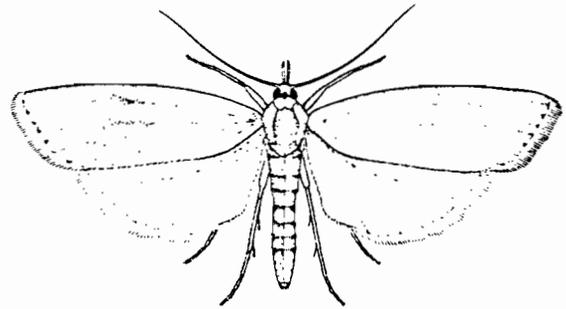
adult ♀

*Chilo partellus* (Swinhoe)



larva

0 5 mm



adult

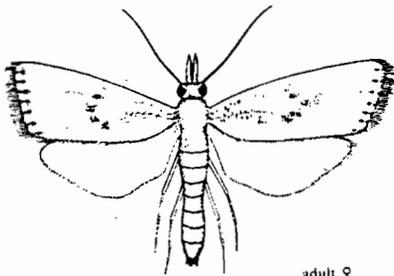
0 5 mm

*Chilo suppressalis* (Wlk.)



larva

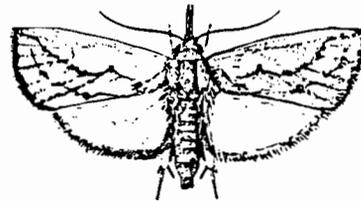
0 5 mm



adult ♀

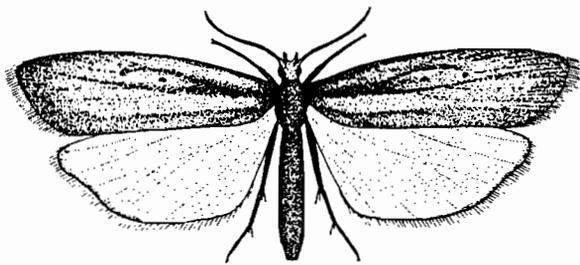
0 5 mm

*Chilo polychrysa* (Meyr.)



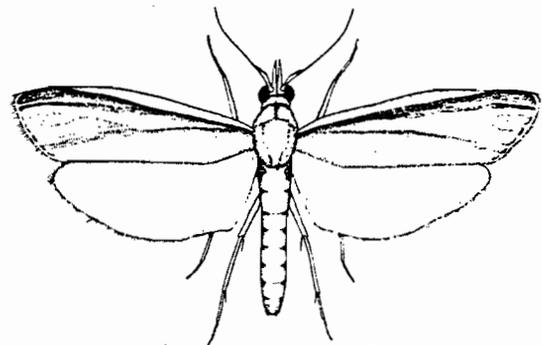
*Diatraea saccharalis*

0 1 cm



adult ♀

*Eldana saccharina* Wlk.



0 2 cm

*Maliarpha separatella* (Lepidoptera: Pyralidae)



néonate



dernier stade

*Eldana saccharina* WLK.



néonate

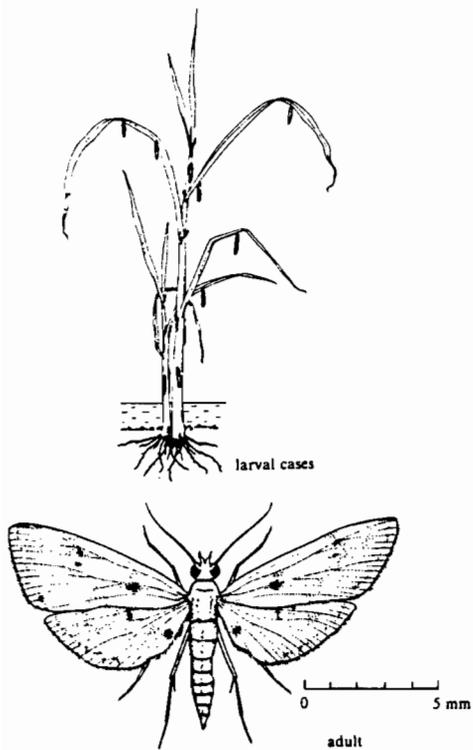


dernier stade

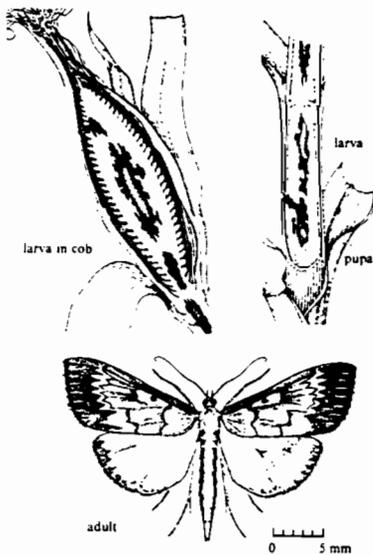
*Maliarpha separatella* RAG.

PYRALIDAE

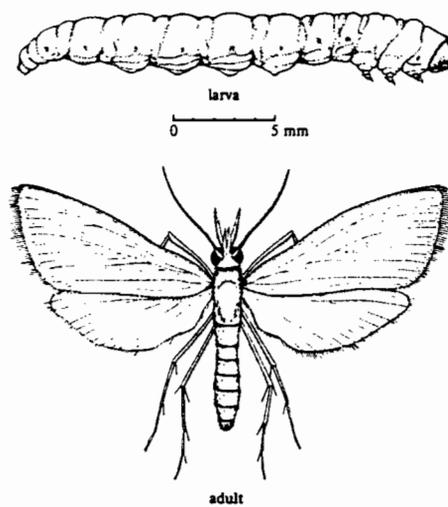
**LEPIDOPTERA**



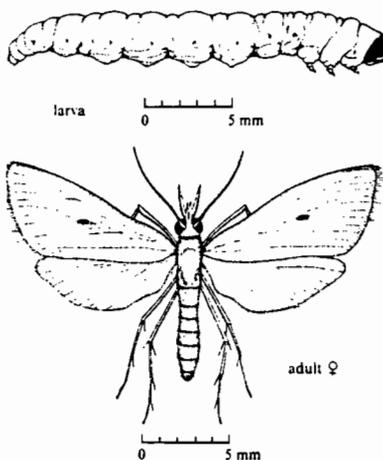
*Nymphula depunctalis* Gn.



*Ostrinia furnacalis* (Gn.)

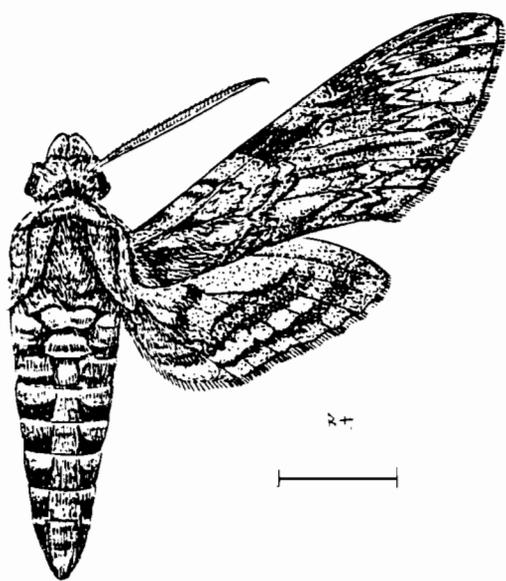


*Tryporyza innotata* (Wik.)

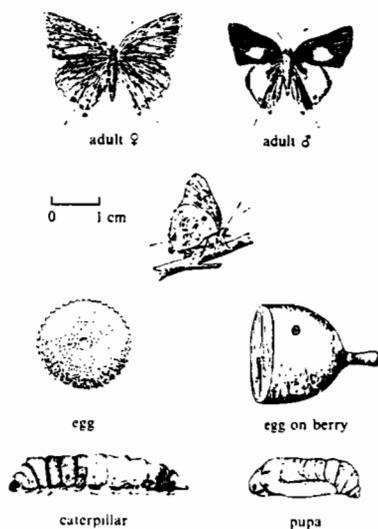


*Tryporyza incertulas* (Wik.)

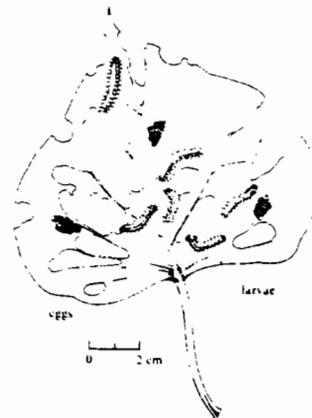
**PYRALIDAE**



*Agrius convolvuli*



*Virachola bimaculata* (Hew.)



**SPHINGIDAE**

**LYCAENIDAE**

**NYMPHALIDAE**

LEPIDOPTERA

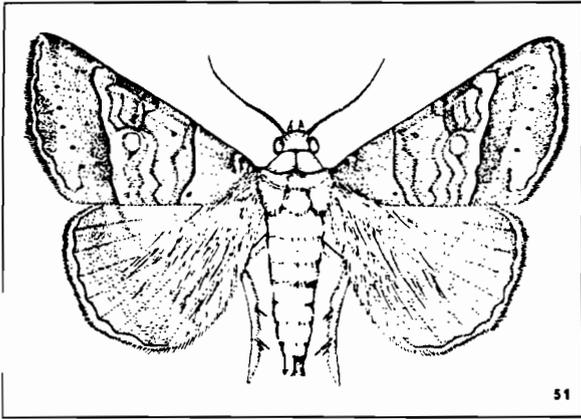
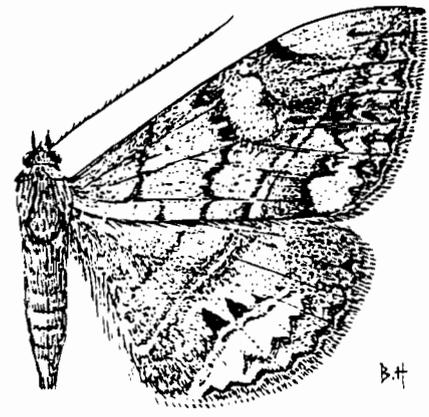
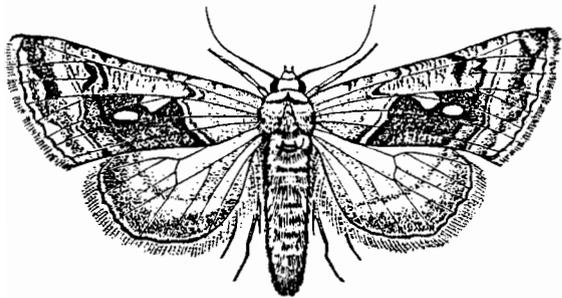


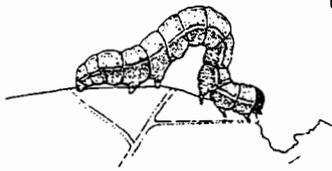
Fig. 51 *Moxis letipes* (Guen.) (Noctuidae) (Dessin: S. Fonge)



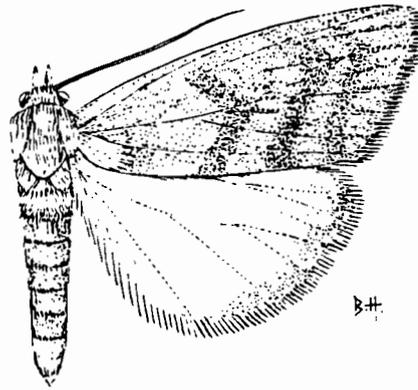
*Anticarsia gemmatalis*



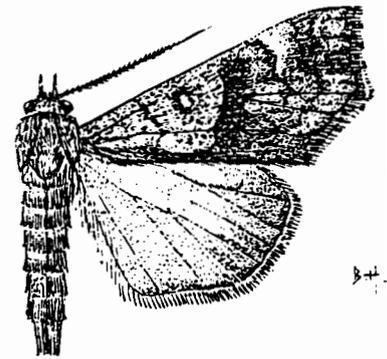
0 1 cm



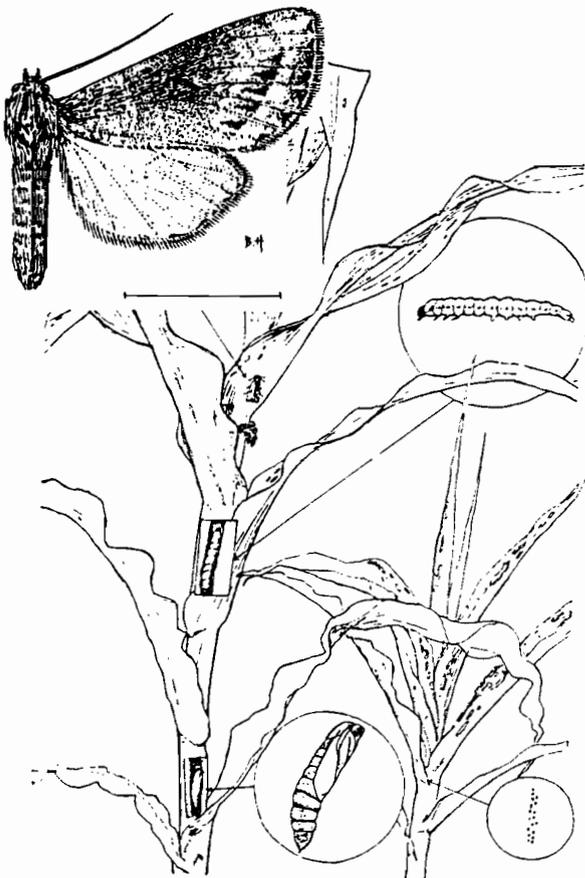
*Trichoplusia ni* (Hb.)



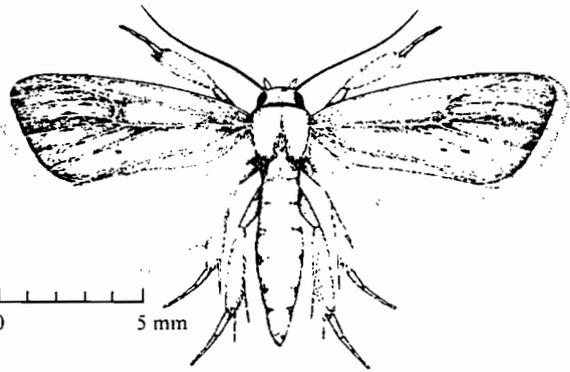
*Earias insulana*



*Anomis flava*



*Busseola fusca* (Fuller)



adult  
*Sesamia calamistis* Hamp.



néonate



dernier stade  
*Sesamia calamistis* HMPS.

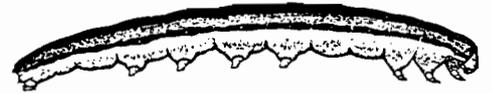
NOCTUIDAE

# LEPIDOPTERA



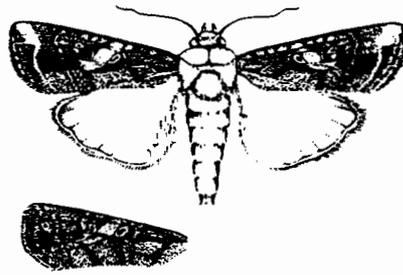
larva

0 5 mm

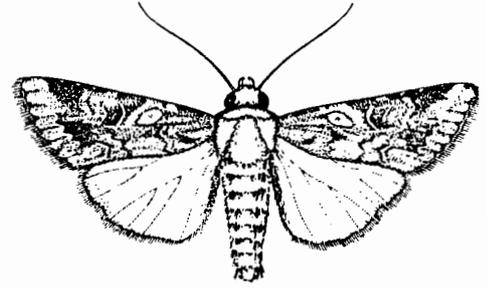


0 2 cm

larva



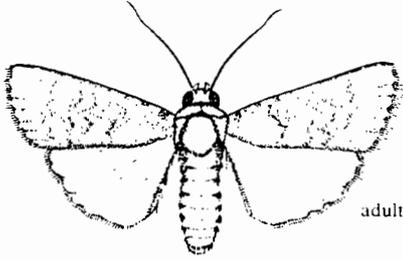
*Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Noctuidae) (Dessin: S. Fonge)



0 2 cm

adult

*Spodoptera exempta* (Wlk.)



adult

0 2 cm



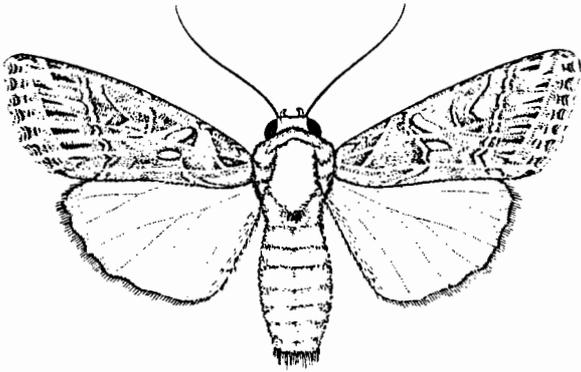
0 2 cm

larva



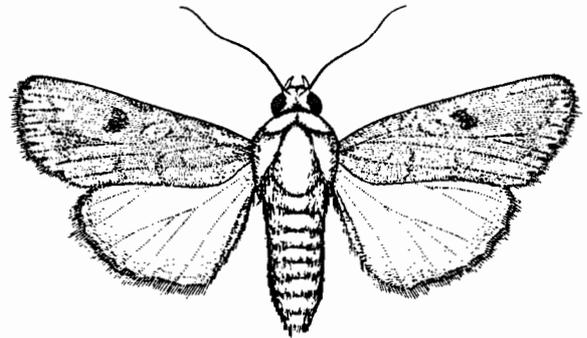
0 2 cm

larva



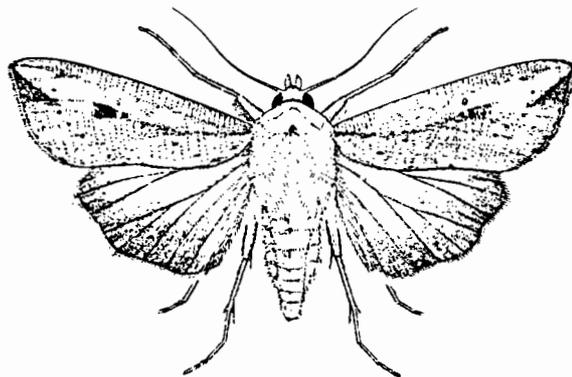
adult

*Spodoptera littoralis* (Boisd.)



adult

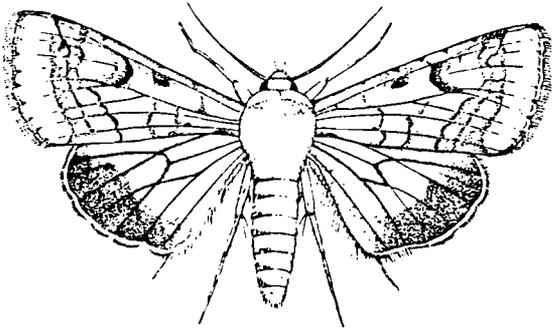
*Spodoptera mauritia* (Boisd.)



*Mythimna separata* (Wlk.)

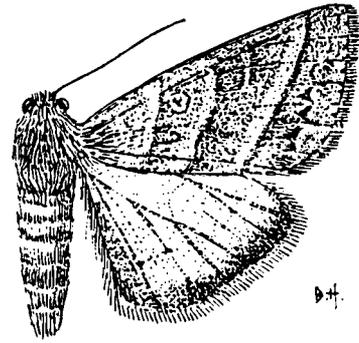
# NOCTUIDAE

LEPIDOPTERA

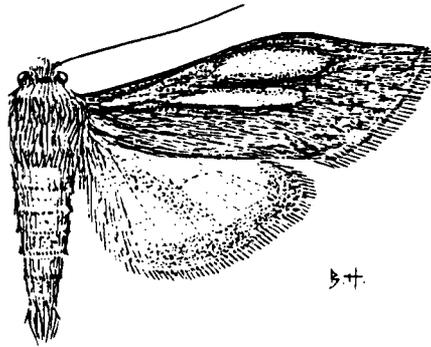


0 1 cm adult moth

*Heliiothis zea* (Boddie)



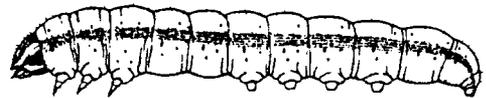
*Heliiothis virescens*



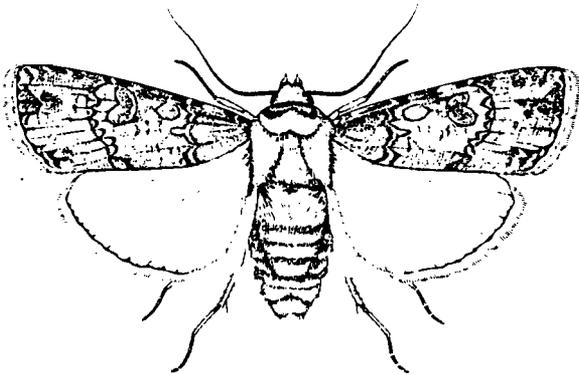
*Heliocheilus albipunctella*



larva

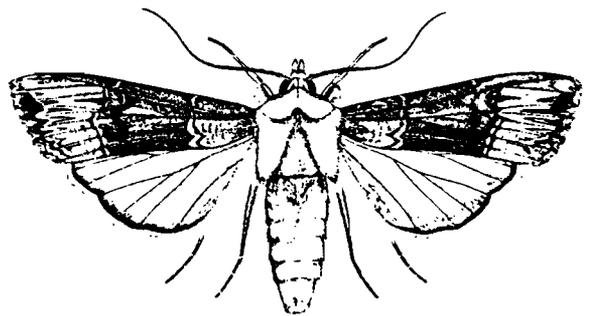


larva



0 2 cm adult ♂

*Agrotis segetum* (D. & S.)

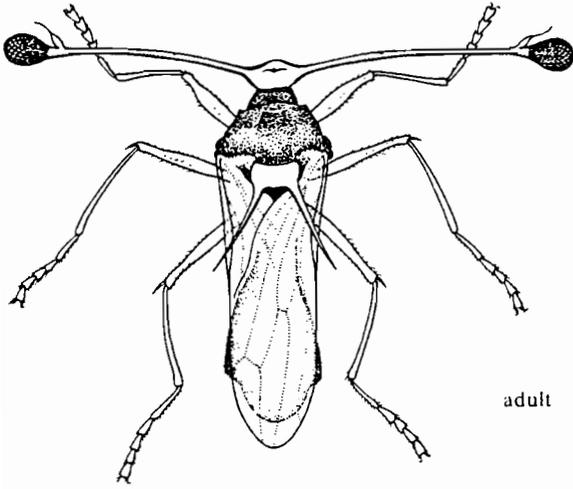


0 2 cm adult ♂

*Agrotis ipsilon* (Hfn.)

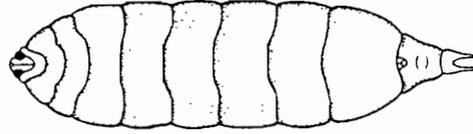
NOCTUIDAE

**DIPTERA**



0 5 mm  
**Diopsis thoracica Westw.**

adult



pupa

0 2 mm

jeune larve



1 mm

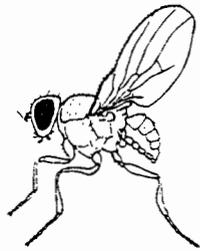


dernier stade  
(v. ventrale)

1 mm

**DIOPSIDAE**

Diopsis thoracica WEST.

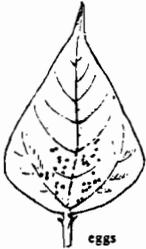


adult

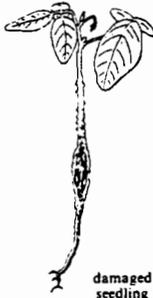
0 1 mm



larva in stem



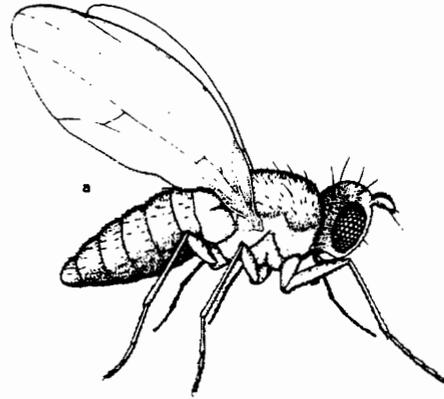
eggs



damaged seedling

**Ophiomyia phaseoli (Tryon)**

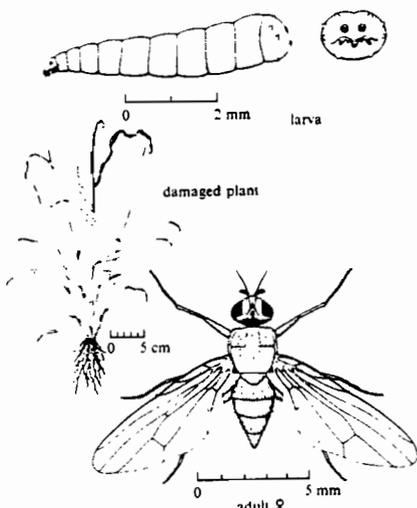
**AGROMYZIDAE**



a

0 2 mm  
**HYDRELLIA GRISEOLA**

**EPHYDRIDAE**



larva

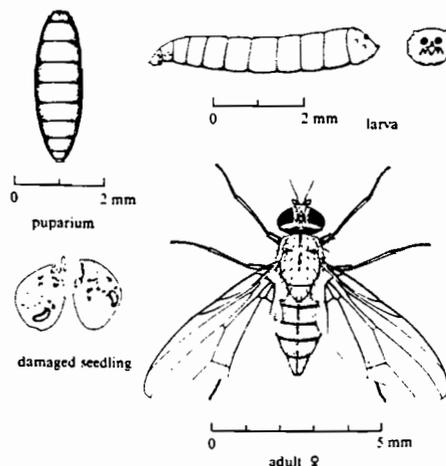
0 2 mm

damaged plant

0 5 cm

adult ♀

**Delia arambourgi (Seguy)**



larva

0 2 mm

0 2 mm

puparium

damaged seedling

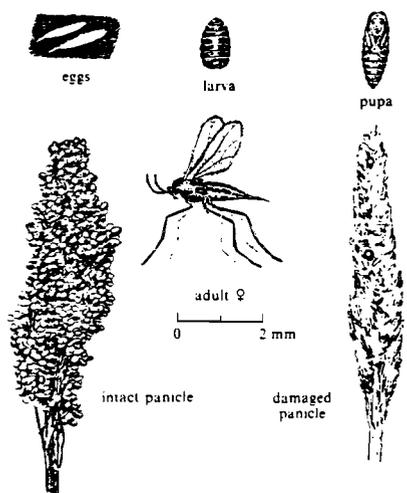
adult ♀

0 5 mm

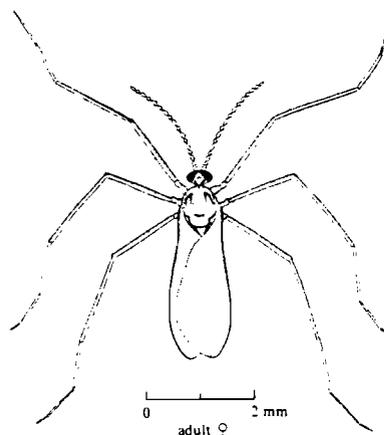
**Delia platyura (Meig.)**

**ANTHOMIIDAE**

# DIPTERA

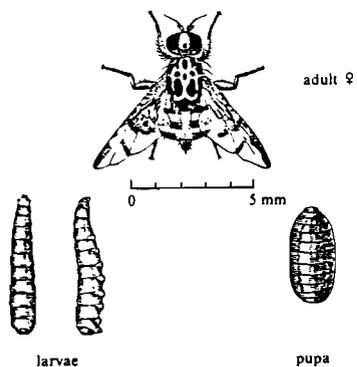


*Contarinia sorghicola* (Coq.)

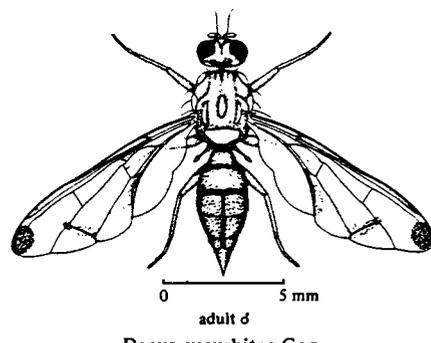
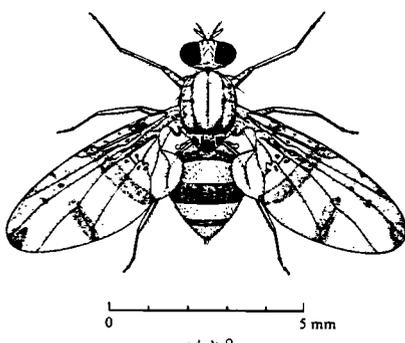


*Orseolia oryzae* (W.-M.)

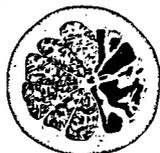
## CECIDOMYIIDAE



*Ceratitis rosa* Karsch



*Dacus cucurbitae* Coq.

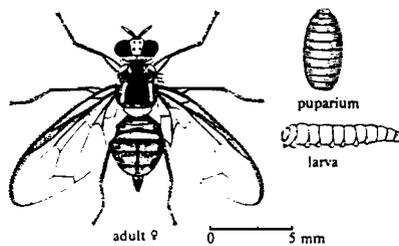


section through damaged fruit

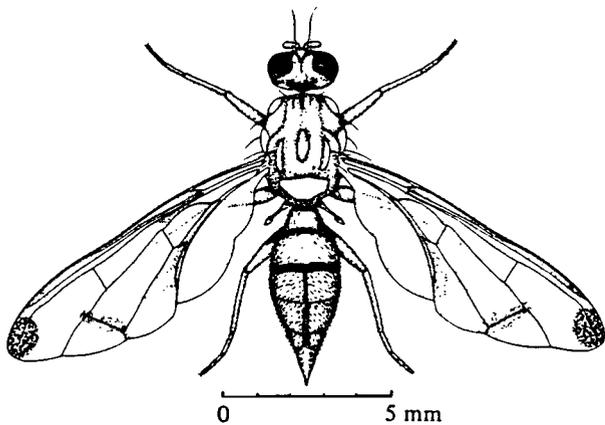


Egg-laying female and egg cavity with larval tunnel

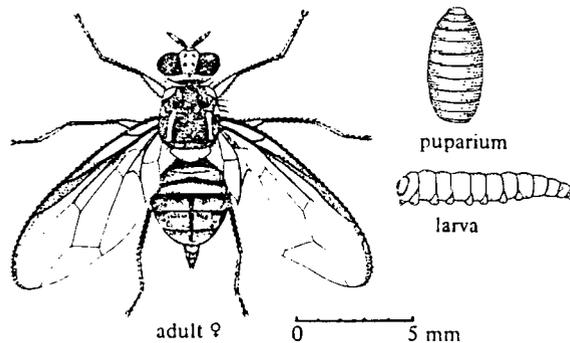
*Ceratitis capitata* (Wied.)



*Dacus dorsalis* (Hend.)



*Dacus cucurbitae* Coq.

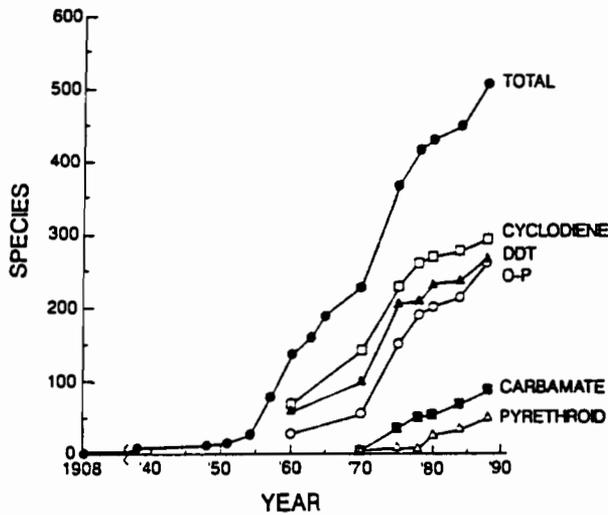


*Dacus dorsalis* (Hend.)

## TEPHRITIDAE

TABLE 3. Some recent introductions of pest organisms into the Caribbean region and neighbouring areas

Pest/disease	Crop attacked	Pest introduction		Present distribution
		Location	Year reported	
<i>Ustilago scitaminea</i> (smut)	Sugar cane	Guyana	1974	Bahamas, Belize, Colombia, Costa Rica, Cuba, Dominican Republic, Guadeloupe, Guatemala, Guyana, Haiti, Honduras, Jamaica, Martinique, Nicaragua, Panama, Puerto Rico, St Christopher and Nevis, Trinidad and Tobago, United States (Florida and Louisiana), Venezuela
<i>Puccinia melanocephala</i> (rust)	Sugar cane	Dominican Republic	1978	Barbados, Belize, Colombia, Costa Rica, Cuba, Dominican Republic, Guadeloupe, Guatemala, Haiti, Honduras, Jamaica, Mexico, Nicaragua, Panama, Puerto Rico, Trinidad and Tobago, United States (Florida, Louisiana, Texas), Venezuela
<i>Hemileia vastatrix</i> (coffee leaf rust)	Coffee	Belize; Cuba	1985	Belize, Cuba
<i>Pseudomonas solanacearum</i> (moko disease)	Bananas	Grenada	1978	Grenada, Guyana, Trinidad and Tobago
<i>Phytophthora</i> sp. (cedros wilt)	Coconut	Trinidad	1976	Guyana, St Vincent, Suriname, Trinidad and Tobago, Venezuela
<i>Mycoplasma-like organism</i> (lethal yellowing)	Coconut	Jamaica	1961	Bahamas, Cayman Islands, Cuba, Dominican Republic, Haiti, Jamaica, United States (Florida)
<i>Acromyrmex octospinosus</i> (leaf-cutting ant)	Many crops	Guadeloupe	1954	Carriacou, Cuba, Curaçao, Guadeloupe, Trinidad and Tobago
<i>Plutella xylostella</i> (diamond-back moth)	Crucifers	Trinidad	1945	Widely distributed
<i>Hypothenemus hampei</i> (coffee berry borer)	Coffee	Jamaica	1978	Jamaica
<i>Stemochetus mangiferae</i> (mango seed weevil)	Mango	St Lucia	1984	Dominica (southern part), Guadeloupe, Martinique, St Lucia
<i>Eriophyes guerreronis</i> (coconut mite)	Coconut	Mexico	1960	Bahamas, Brazil, Colombia, Cuba, Guyana, Haiti, Mexico, Nicaragua, St Lucia, St Vincent, Trinidad and Tobago, Venezuela
<i>Diatraea centrella</i> (small moth borer)	Sugar cane	Bahamas	1965	Bahamas, Grenada, Guyana, Martinique, St Lucia, St Vincent, Suriname, Trinidad and Tobago, Venezuela
<i>Fulmekiela serrata</i> (sugar cane thrips)	Sugar cane	Guadeloupe/ Barbados	1980	Antigua, Barbados, Dominica, Guyana, St Christopher and Nevis, St Vincent, Trinidad and Tobago
<i>Apis mellifera adansonii</i> (Africanized bee)	Italian honey-bee	Trinidad	1979	Trinidad and Tobago, South and Central America



Augmentation du nombre d'insectes et d'acariens devenus résistants à au moins un type d'insecticide (total) et nombre d'espèces résistant à chacune des 5 principales classes d'insecticides.

Fig. 16, réf.105

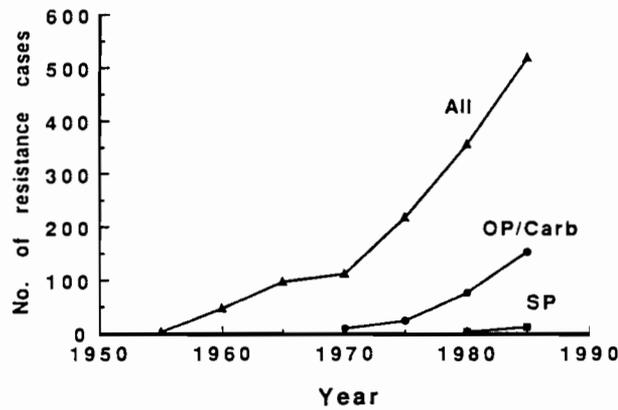


Fig. 17, réf. 100

Chronological increase in described cases of insecticide resistance in *Anopheles* mosquitoes. Each case represents a different insecticide or country. 'All' represents all insecticides, the majority of cases for which are DDT (196 records by 1986) and cyclodienes, including lindane (155 records by 1980). Shown separately are reports for organophosphates or carbamates (OP/Carb) and synthetic pyrethroids (SP)<sup>4</sup>.

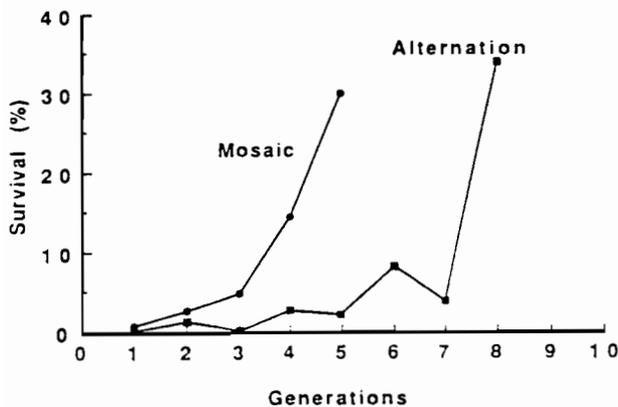


Fig. 18, réf. 100

Selection experiments on the mosquito *Aedes aegypti* illustrating that insecticide rotation ('alternation') can delay resistance more effectively than a mosaic. In the mosaic (closed circles), 50% of the treated larvae were exposed to DDT and 50% to dieldrin; in the rotation (closed squares), the two insecticides were used in alternate generations. About 10% of the population were spared exposure each generation. Insecticide concentrations used killed 100% of exposed susceptible homozygotes, but few of the resistant heterozygotes or homozygotes. Initial resistance allele frequency was about 1% for each insecticide.

## RECAPITULATION DES CAS DE RESISTANCE À BACILLUS THURINGIENSIS

DATE	AUTEURS	INSECTES	TAUX DE RESISTANCE	PARTICULARITES
1965	HARVAY et al.	<i>Musca domestica</i>	R=14 en 50 générations	R. obtenue avec la $\beta$ .exotoxine
1985	MAC GAUGHEY	<i>Plodia interpunct.</i>	R=100 en 15 générations	Insectes provenant de silos à grains ayant déjà été en contact avec Bth. avant de subir la sélection au labo
1986	GOLDMAN et al.	<i>Aedes aegypti</i>	R=2 en 15 générations Bas niveau de résistance	
1988	MAC GAUGHEY & BEEMAN	<i>Cadra cautella</i>	R=250 en 36 générations	Mêmes conditions que <i>P. interpunctella</i>
1989	STONE et al.	<i>Heliothis virescens</i>	R=24 en 7 générations	Sélection avec <i>Pseudomonas fluorescens</i> exprimant une seule toxine à 130 kD
1990	TABASHNIK et al.	<i>Plutella xylostella</i>	R=25 à 30 par rapport à une population de labo	1ère résistance observée dans la nature les insectes ont reçu plus de 50 pulvérisations dans l'année
1991	BREWER	<i>Homoesoma electum</i> (pyrale du tournesol)	R=1,64 en 12 générations Bas niveau de résistance	???
1992	GOULD et al.	<i>Heliothis virescens</i>	R=50 en 17 générations	R acquise avec CryIA(c) puis R croisée avec CryIA(b) :R=13, Cry IA(c):R=53
1993	WHALON et al.	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	R=60 en 12 générations	R obtenue avec M ONE sur insectes déjà traités dans les champs
1993	HAMA et al.	<i>Plutella xylostella</i>	R= 700 par rapport à une population de labo	Insectes collectés dans des serres ayant subi de nbreux trait. à Bth.

TABLEAU 25

INSECTES VECTEURS D'AGENTS PHYTOPATHOGENES (PROCARYOTES)  
ET PATHOGENES TRANSMIS

SUPER ORDRE ORDRE	PHYTOPHAGE VECTEUR	TYPE DE PIÈCES BUCCALES CHEZ L'ADULTE	NOMBRE DE VIRUS TRANSMIS	NOMBRE DE MLO <sub>s</sub> ET RLO <sub>s</sub> TRANSMIS
<b>PAUROMETABOLES</b>				
ORTHOPTÈRES	SAUTERELLES, CRIQUETS	BROYEUR	2	0
DERMAPTÈRES	PERCE-OREILLES	BROYEUR	1	0
THYSANOPTÈRES	THRIPS	LACÉRATEUR - SUCEUR	1	0
HÉTÉROPTÈRES	PUNAISES	PIQUEUR - SUCEUR	3	2
HOMOPTÈRES	NOMBREUX GROUPES (VOIR TABLEAU II)	PIQUEUR - SUCEUR	253	45
<b>HOLOMETABOLES</b>				
COLEOPTÈRES	COLEOPTÈRES	BROYEUR	30	0
LEPIDOPTÈRES	PAPILLONS (NOCTUELLES) (LARVES = CHENILLES)	SUCEUR (BROYEUR)	3	0
DIPTÈRES	MOUCHES (MINEUSES - DROSOPHILE)	LÈCHEUR	2	0
HYMÉNOPTÈRES	FOURMIS - ABEILLES - GUÊPES	BROYEUR	0	0

+ NEMATODES  
+ ACARIENS

(D'APRES D'ARCY &amp; NAULT, 1982)

TABLEAU 26

## HOMOPTERES VECTEURS ET PATHOGENES (PROCARYOTES) TRANSMIS.

SOUS-ORDRE SUPER-FAMILLE FAMILLE	NOM COMMUN	NOMBRE D'ESPÈCES DÉCRITES	NOMBRE D'ESPÈCES SIGNALÉES VECTRICES	NOMBRE DE VIRUS TRANSMIS	NOMBRE DE MLO <sub>s</sub> ET DE RLO <sub>s</sub> TRANSMIS
<b>AUCHENORRHYNQUES</b>					
CICADIDES	CIGALES	3 200	0	0	0
MEMBRACIDES	"TREEHOPPERS"	4 500	1	1	0
CERCOPIDES	"SPITTLE BUGS"	3 600	10	1	2
JASSIDES TYPHLOCYBIDES	CICADELLES SS ("LEAFHOPPERS")	40 000	15 4	38 2	39 2
EULGOBOIDES	("PLANTHOPPERS")	9 200	21	18	1
CIXIIDES					
DELPHACIDES					
FLATIDES					
<b>STERNORRHYNQUES</b>					
PSYLLIDES	PSYLLES	2 000	6	0	3
ALEYRODIDES	MOUCHES BLANCHES	1 200	3	10	0
APHIDIDES	PUCERONS	4 000	192	169	0
PSEUDOCOCCIDES	COCHENILLES FARINEUSES	6 000	19	4	0

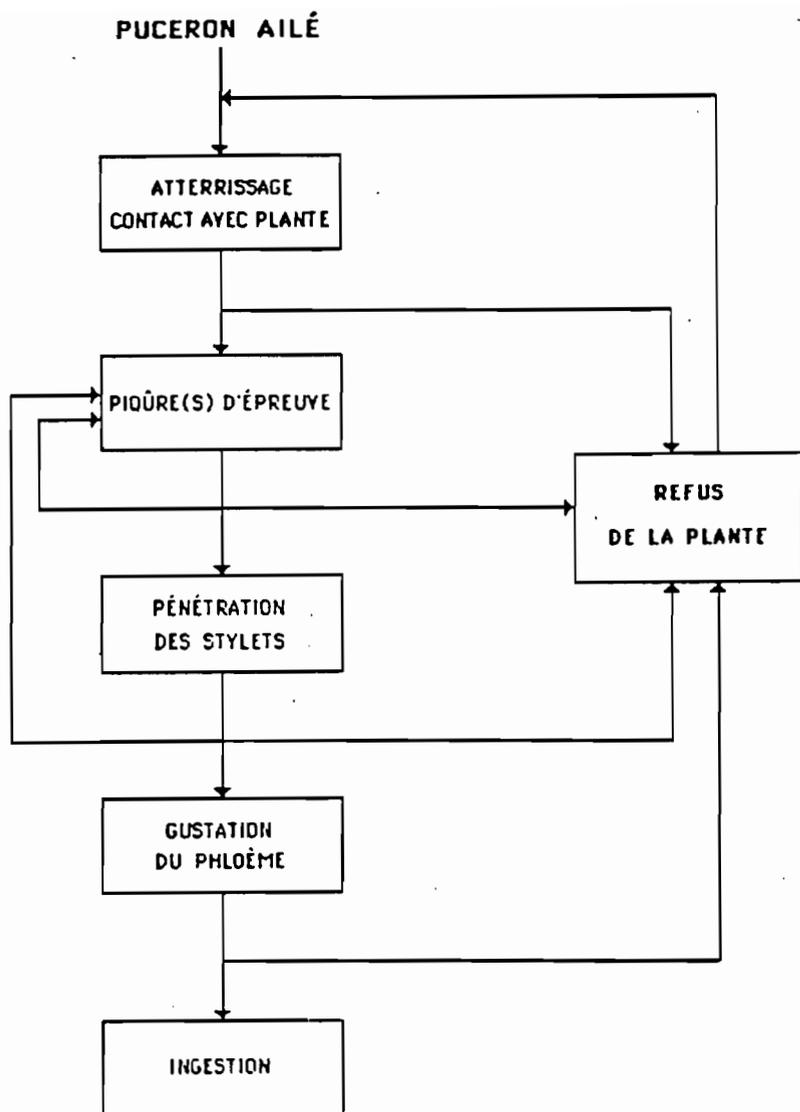


Schéma général du comportement de reconnaissance de l'hôte et d'alimentation chez les pucerons

Fig. 19, réf. 62

## LA TRANSMISSION DE MICROORGANISMES PHYTOPATHOGENES

### Bactéries

- Pourritures molles de l'oignon, de la pomme de terre
- Feu bactérien des Rosacées
- Greening des agrumes

Erwinia

Erwinia

BLO

*Hylemia* (Diptère)

insectes floricoles

Psylle

### Champignons

- Maladie hollandaise de l'orme ou Graphiose

*Ceratocystis ulmi*

*Scolytus multistriatus*

### Virus

- . Virus non circulants transmis par les Aphides (vecteur = seringue)

(Processus d'ingestion-égestion)

Ex: Citrus Tristeza Virus (CTV)

*Aphis gossypii*, *Myzus persicae*...

- . Virus circulants ainsi que MLO et RLO

(ingestion-latence-égestion)

Ex: Jaunisse nanissante de l'orge

Lutéovirus

*Rhopalosiphum padi*

### MLO et RLO

- . Stubborn des agrumes

*Spiroplasma citri*

*Neoliturus haematoceps*

(Cicadelle)

- . Flavescence dorée de la vigne

mycoplasme

*Scaphoideus littoralis*

(Cicadelle)

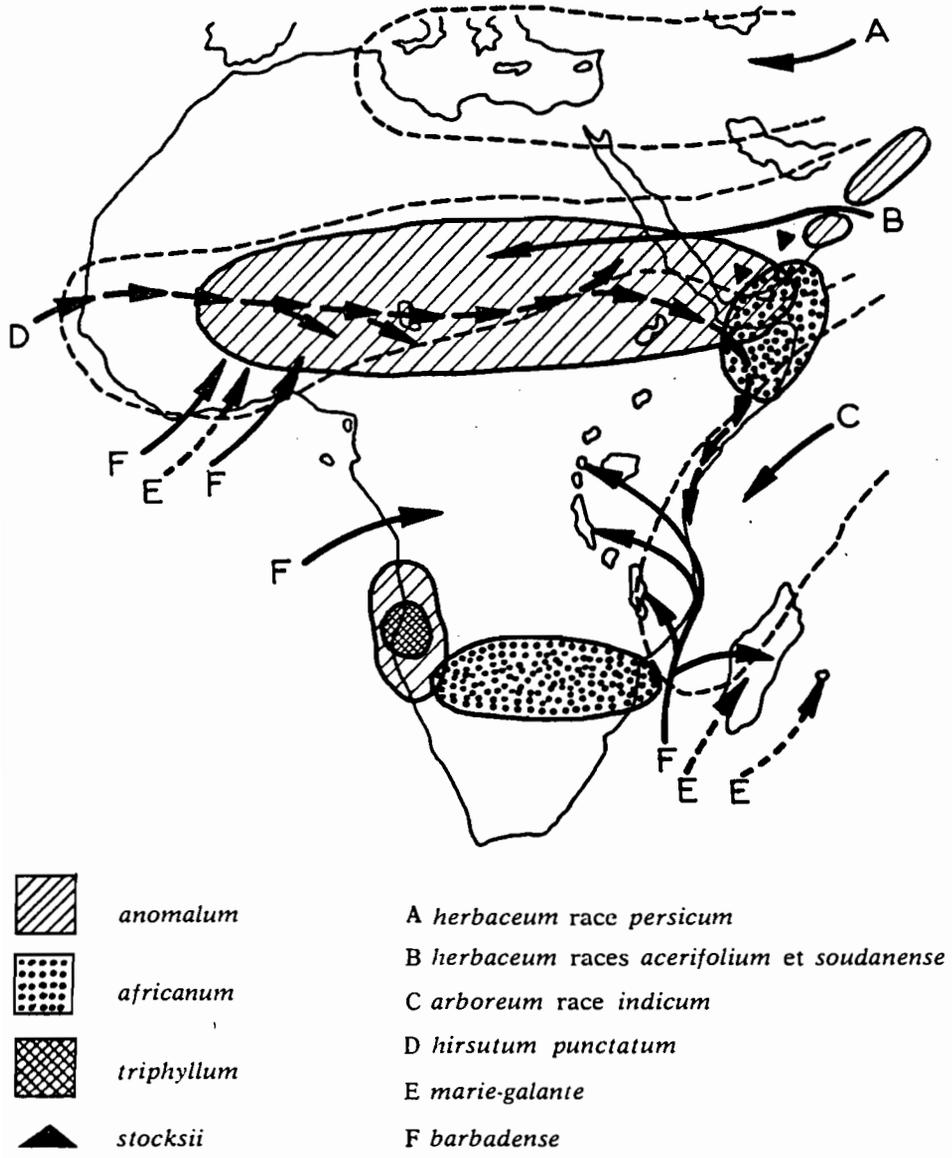


Fig. 1. — Le genre *Gossypium* en Afrique.

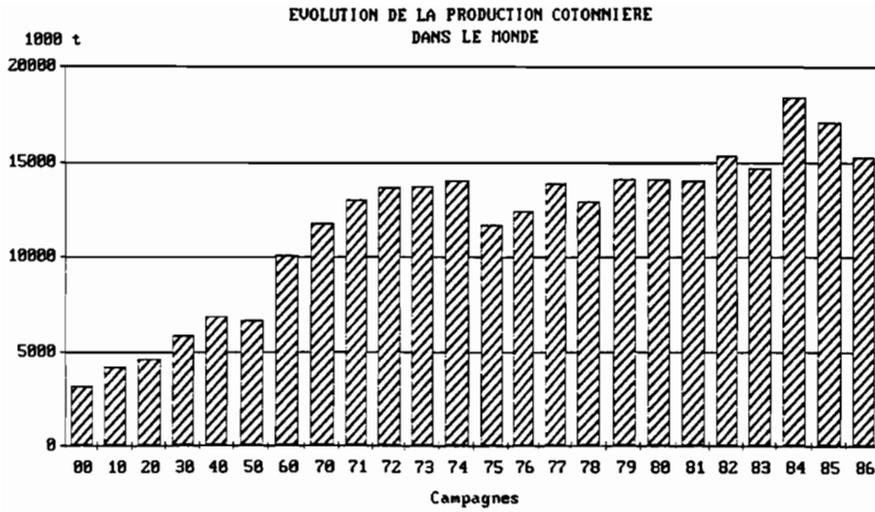


Fig. 21

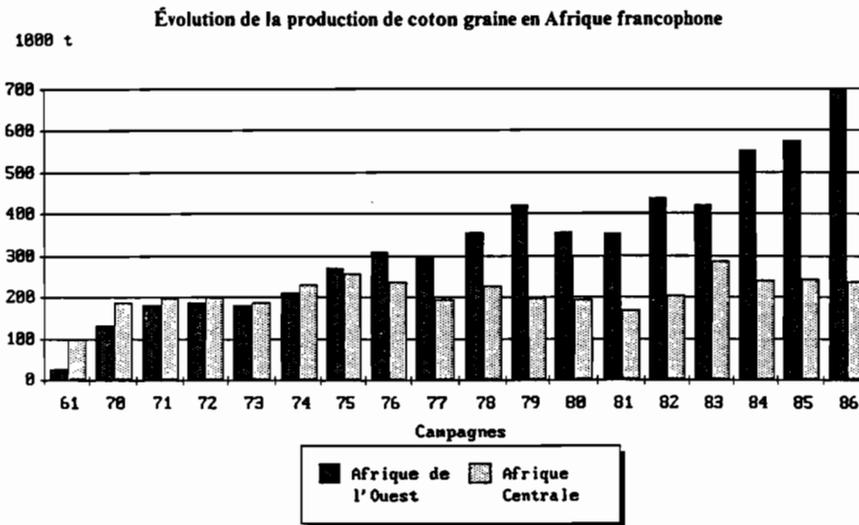


Fig. 22

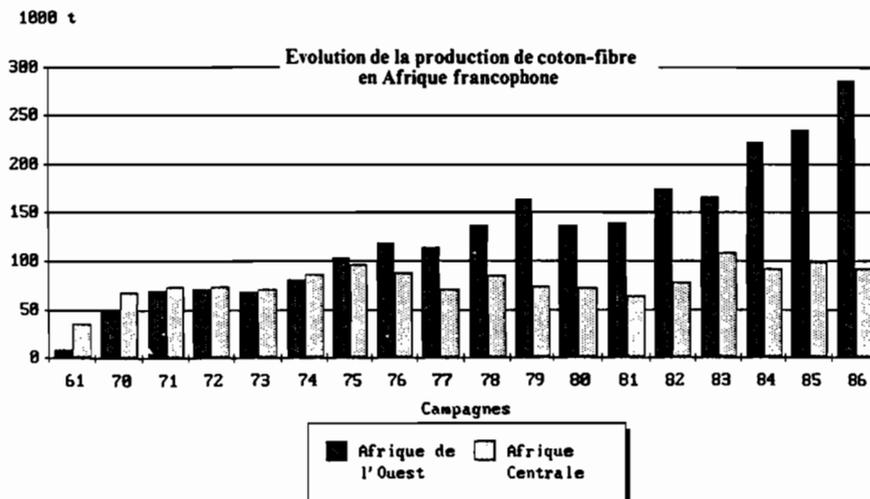


Fig. 23

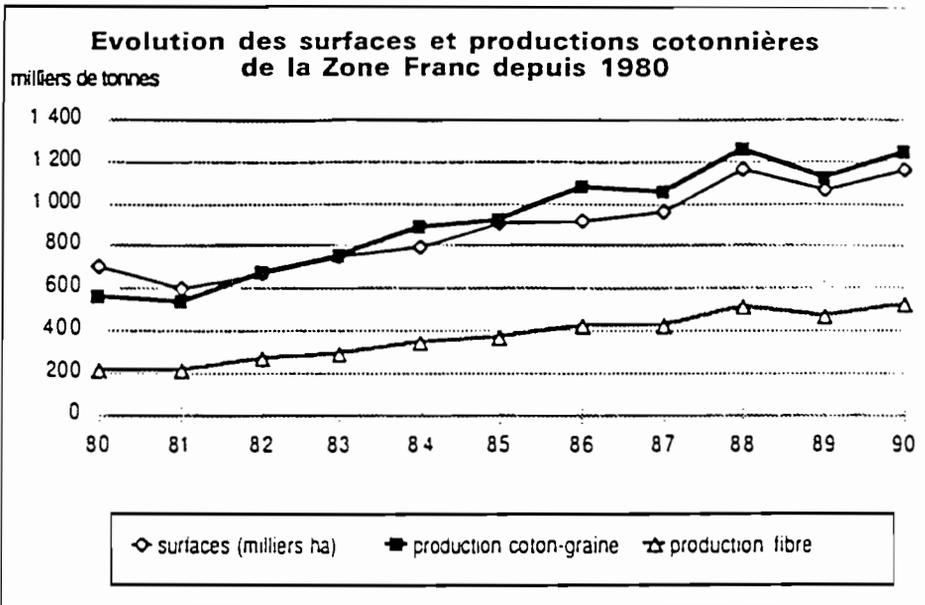


Fig. 24 , réf. 70

T. 28 réf. 70

#### III. Campagne cotonnière 1990-1991 Estimations au 14 mars 1991 Source : CFDT

Pays	Surface (hectares)	Rendement (kg /ha)	Coton-graine (tonnes)	Egrenage (%)	Fibre (tonnes)	Fibre/ha (kg)
Bénin	122 574	1 061	130 000	40,8	53 000	432
Burkina Faso	165 000	1 067	176 000	41,0	72 150	437
Côte d'Ivoire	198 596	1 259	250 000	44,1	110 250	555
Mali	205 331	1 315	270 000	42,0	113 500	553
Niger	11 562	196	2 270	40,5	919	79
Sénégal	35 905	1 173	42 100	40,3	16 964	472
Togo	80 032	1 000	80 000	42,0	33 500	419
<b>Afrique Ouest</b>	<b>819 000</b>	<b>1 160</b>	<b>950 370</b>	<b>42,1</b>	<b>400 283</b>	<b>489</b>
Cameroun	93 814	1 151	108 000	40,7	44 000	469
Centrafrique	46 951	662	31 100	41,7	12 970	276
Tchad	206 850	786	162 500	38,5	62 500	302
<b>Afrique Centre</b>	<b>347 615</b>	<b>868</b>	<b>301 600</b>	<b>39,6</b>	<b>119 470</b>	<b>344</b>
<b>Total Zone Franc</b>	<b>1 166 615</b>	<b>1 073</b>	<b>1 251 970</b>	<b>41,5</b>	<b>519 753</b>	<b>446</b>
Rappel 1989/90	1 055 796	1 060	1 119 411	41,8	468 281	444

#### IV. Prévisions du « Top 25 » pour la campagne cotonnière 1990-1991

Sources : Cotlook (14 décembre 1990) et CFDT

Rang	Pays	Surface (1 000 ha)	Rendement fibre (kg/ha)	Production fibre (1 000 t)	% Production mondiale
1	Chine	5 500	752	4 137	22,2
2	Etats-Unis	4 648	721	3 353	18,0
3	URSS	3 142	838	2 635	14,1
4	Inde	7 300	291	2 125	11,4
5	Pakistan	2 705	547	1 479	7,9
6	Brésil	3 427	231	790	4,2
7	Turquie	668	973	650	3,5
8	Australie	277	1 300	360	1,9
9	Egypte	418	709	296	1,6
10	Argentine	658	401	264	1,4
11	Paraguay	550	451	248	1,3
12	Grèce	270	889	240	1,3
13	Mexique	231	759	175	0,9
14	Iran	235	585	138	0,7
15	Syrie	156	871	136	0,7
16	Colombie	231	578	134	0,7
17	Mali	205	553	114	0,6
18	Côte d'Ivoire	199	555	110	0,6
19	Zimbabwe	250	400	100	0,5
20	Soudan	196	489	96	0,5
21	Espagne	83	963	80	0,4
22	Pérou	112	643	72	0,4
23	Burkina-Faso	165	437	72	0,4
24	Nigéria	405	158	64	0,3
25	Tchad	207	302	62	0,3
	Autres pays	2 312	267	617	3,3
<b>Total mondial</b>		<b>34 672</b>	<b>537</b>	<b>18 635</b>	<b>100,0</b>
<b>dont Afrique Zone Franc</b>		<b>1 166</b>	<b>446</b>	<b>520</b>	<b>2,8</b>

T. 29 , réf. 70

(en F. CFA par kg de fibre)

	Bénin	Burkina	Cameroon	Mali	R.C.A.	R.C.I.	Sénégal	Tchad	Togo
COÛT D'ACHAT PAYSAN	283	244	381	221	267	264	256	249	252
COÛT ENGRAIS	74	56	87	63	125	66	98	112	70
COÛT INSECTICIDES	59	39	47	40	119	57	71	66	68
COÛT TOTAL INTRANTS	133	94	135	104	244	123	169	178	138
% REDEVANCE	61 %	59 %	45 %	71 %	41 %	53 %	0 %	51 %	43 %
REDEVANCE PAYSANNE	81	56	61	74	101	66	0	91	59
RÉMUNÉRATION PAYSANNE HORS SUBVENTION	203	188	321	147	166	198	256	158	194
COÛT DE REVIENT	335	282	456	251	410	231	425	336	331
ENCADREMENT	49	28	45	24	31	102	71	28	22
TOTAL AMONT	384	310	501	275	441	423	496	364	353

RÉSULTATS CAMPAGNE 1985/1986

T. 30

Décomposition du Coût de Revient (FCFA/kg de Coton-Fibre)

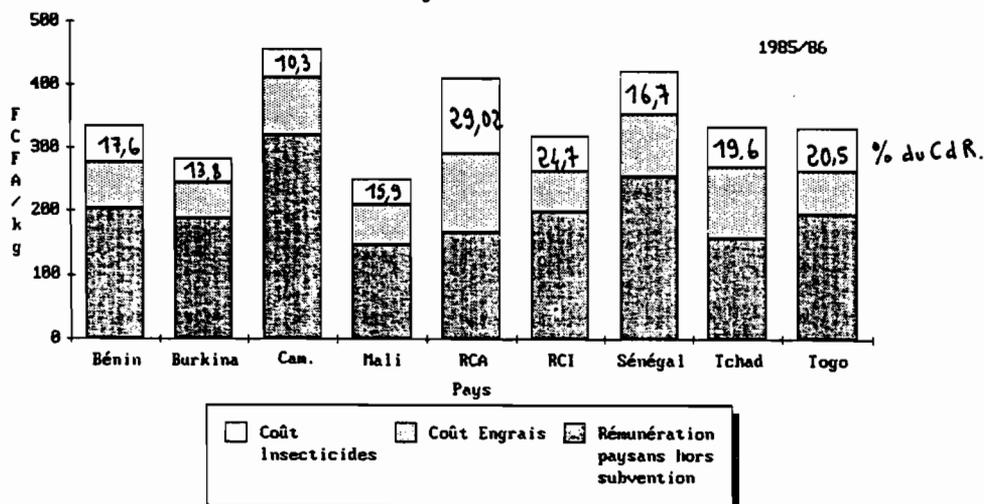


Fig. 25

COÛT DES INSECTICIDES (de 1977 à 1985) CFA/Kg DE COTON FIBRE (AU PRIX 1985) par LITRE à l'HECTARE (en équivalent 31)

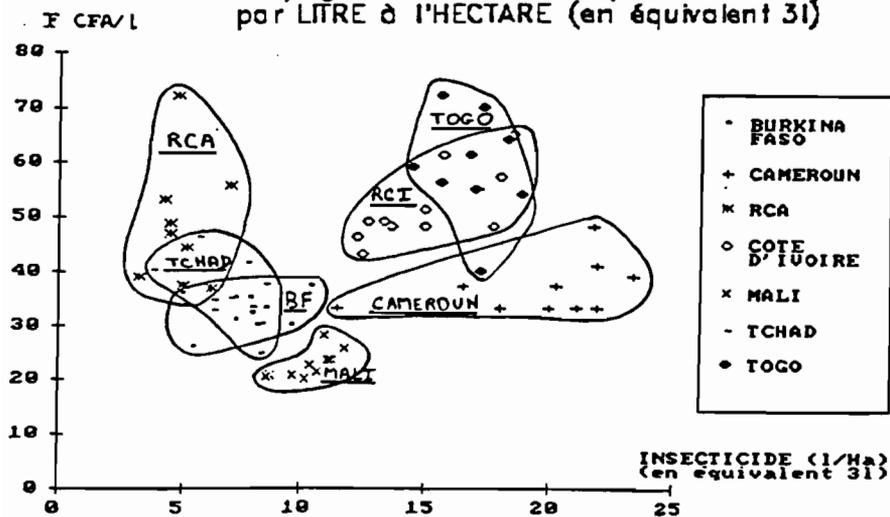


Fig. 26

PRIX DE REVIENT MOYEN DES INTRANTS AU PRIX 1985 (PERIODE:1977-1985)

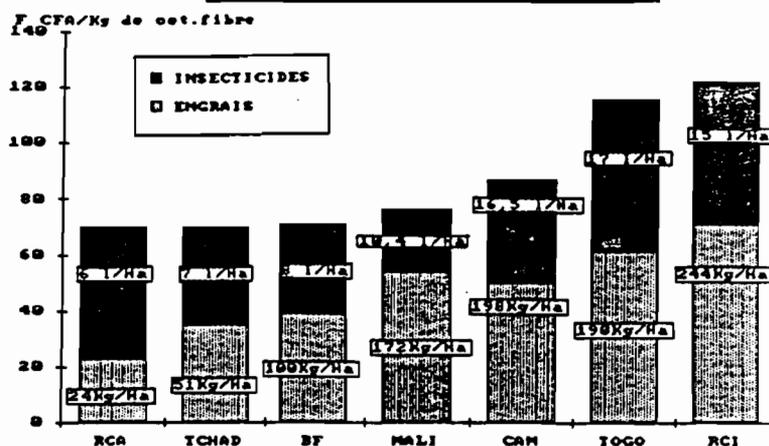


Fig. 27

réf. 43

Tableau 1 - Formulations à base de DDT

Années	Matières actives (nom commercial)	Concentration g/l ou g/kg	Dose m.a. g/ha
1960 à 1965	Endrine + DDT + Lindane	200+750+200	300 + 1300 + 300
1966 à 1971	Endrine DDT + Lindane	120-450+200	240-900 + 200
1972	Endosulfan DDT Méthyl-parathion (PEPROTHION TM)	200-400-150	500-1 000-375
1973 et 1974	DDT Polychlorocamphane Méthylparathion (WALLY)	450-224-110	1125-560-275
1975 et 1976	Monocrotophos DDT Toxaphène DDT Méthyl-parathion Phosalone DDT (Zolone DDT)	150-300 180-360-90 240-360	375-750 450-900-225 600-900
1975 à 1979	Endrine DDT Méthyl-parathion	100-400-100	250-1 000-250
1978	Monocrotophos DDT (Nuvacron combi ULV)	150-300	375-750
1980	Monocrotophos DDT (Cotogyl ULV)	150-300	375-750
1980 et 1981	Triazophos DDT (Hostathion DDT ULV)	200-350	500-875

T. 31, réf. 12

Tableau 2 - Formulations à base de pyréthriinoïdes

Années	Matières actives (nom commercial)	Concentration g/l ou g/kg	Dose m.a. g/ha
1979	Fenvalerate Dialiphos (Sumicidin Thorak ULV) Deltaméthrine Dicofol (Decis Dicofol CE)	25-130 et 24-160 18,75-300	62,5-325 60-400 18,75-300
1981 et 1982	Deltaméthrine (Decis ULV)	6	15
1982	Cyperméthrine-Triazophos (Cymbush-Hostathion ULV)	18-120	45-300
1983	Cyperméthrine-Profenofos (Polytrine C 139 ULV)	14-125	35-312
1983 à 1987	Deltaméthrine (Decis ULV)	5	12,5
1984 à 1987	Cyperméthrine-Triazophos (Cymbush-Hostathion ULV)	14-100	35-250
1988	Deltaméthrine-Triazophos (Decis T ULV) Alphacyperméthrine (Fastac ULV)	3,5-100 8,4	8,75-250 21

T. 32, réf. 12

Fig. 1 : Programmes recommandés dans le Zou

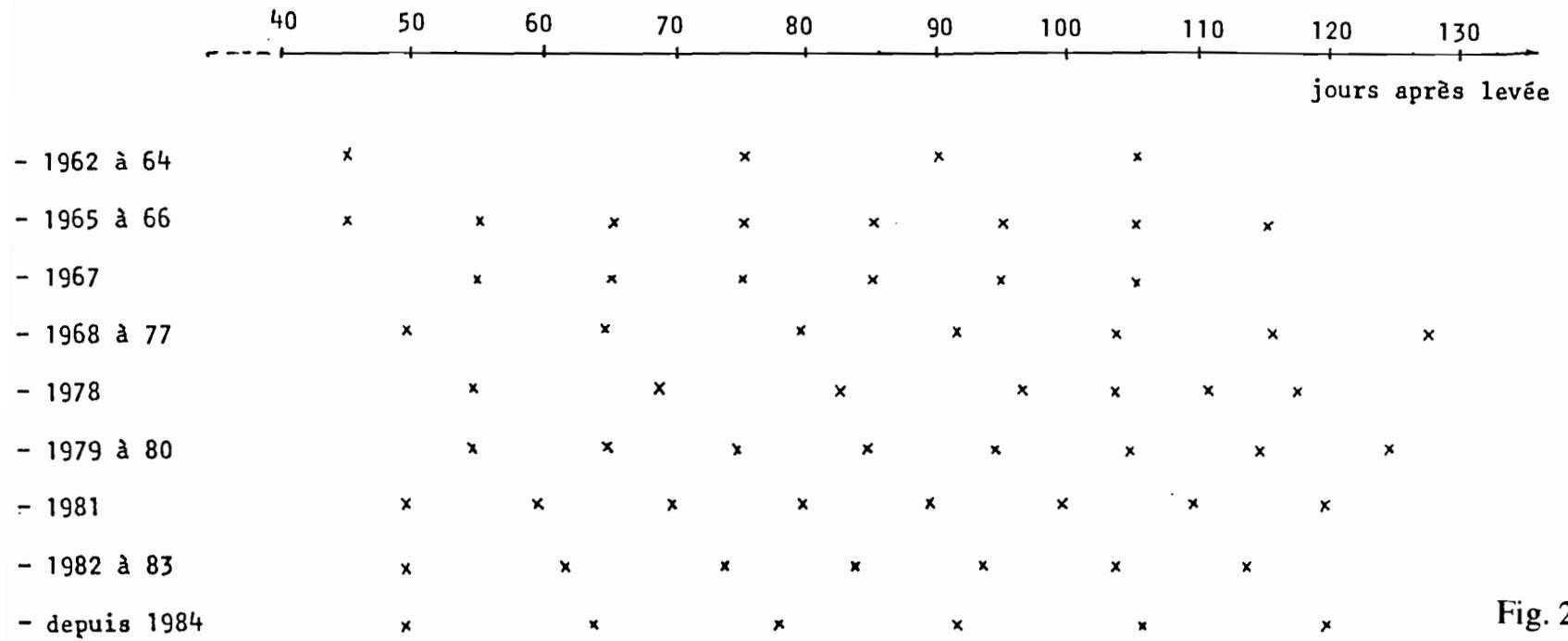


Fig. 28, réf.12

Tableau :

FORMULATIONS INSECTICIDES ACHETEES  
EN AFRIQUE FRANCOPHONE  
(10 PAYS)

	%	Pyréthroïde seul	Associations Pyr. + OP	Insecticide 1 ère génération	Total 1000 l
1983-84		31	61	8	7.043
1984-85		38	58	4	10.122
1985-86		39	60	0	12.652
1986-87		27	70	3	13.477
1987-88		22	78	0	10.852
1988-89		9,7	89	1,3	12.950

T. 33, réf. 13

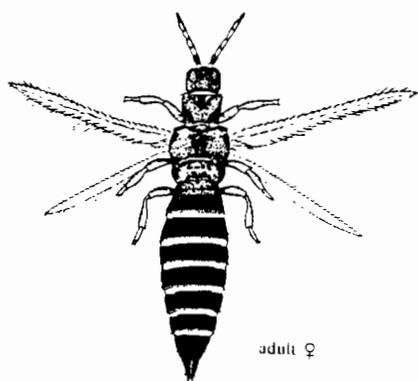
Tableau :! EVOLUTION DE L'INCIDENCE DES PRINCIPAUX RAVAGEURS  
DU COTONNIER AU COURS DE LA DERNIERE DECENNIE

<i>Aphis gossypii</i>	Infestations précoces en augmentation, infestations tardives régulières (miellat)
<i>Bemisia tabaci</i>	Quelques cas d'infestation précoce avec mosaïque, infestations tardives certaines années (miellat)
Hétéroptères piqueurs	Dégâts en progression sur les organes fructifères à la suite de l'extension des cultures de légumineuses et de céréales. <i>Dysdercus</i> n'est pas le seul à produire des dégâts
<i>Sylepta derogata</i>	Graves dégâts dès octobre, sanctionne les traitements mal faits (UBV + Pyréthri-noïdes)
<i>Cryptophlebia leucotreta</i>	Extension géographique et intensification des dégâts liés aux vergers et aux maïs
<i>Pectinophora gossypiella</i>	Extension géographique et augmentation des dégâts liés à une prophylaxie défectueuse
<i>Heliothis armigera</i>	Déprédateur majeur du spectre parasitaire. Dégâts en progression constante liés aux cultures maraichères et au maïs
<i>Diparopsis watersii</i>	Après une disparition de plusieurs années réapparaît en 1987
<i>Earias</i> spp.	Statu quo . <i>E. biplaga</i> prend l'avantage sur <i>E. insulana</i> , écimages de plus en plus nombreux
<i>Polyphagotarsonemus latus</i>	Aire géographique stable, difficulté accrue de le maîtriser avec l'UBV

T. 34, réf. 13

# LES INSECTES DEPREDATEURS DU COTONNIER EN AFRIQUE

## 1. Déprédateurs des semis, plantules, tiges et racines

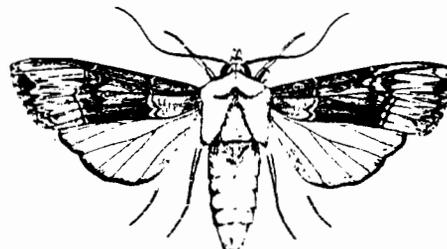


0 0.4 mm

*Frankliniella schulzei* (Trybom)



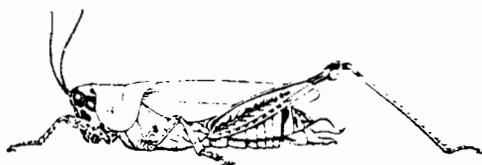
larva



0 2 cm  
adult ♂

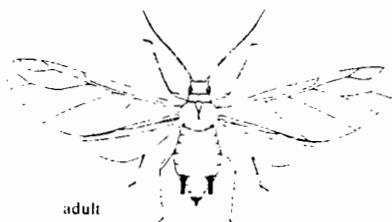
*Agrotis ipsilon* (Hfn.)

## 2. Déprédateurs des feuilles



0 1 cm

*Z. variegatus* adult ♀



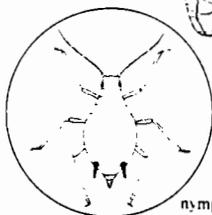
adult

0 2 mm

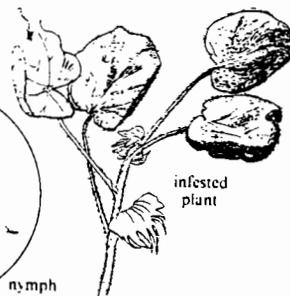


nymph and adult

0 2 mm

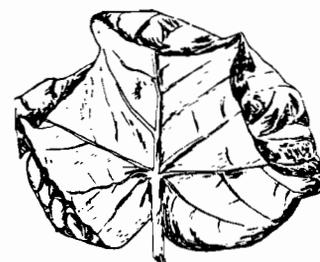


nymph



infested plant

*Aphis gossypii* Glover

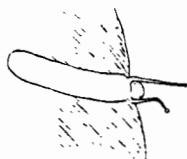


damaged leaf

*Empoasca* spp.



adult



egg

0 1 cm

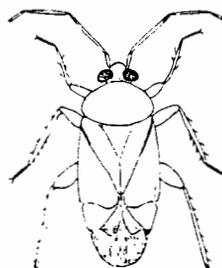


damaged boll



damaged leaf

*Helopeltis schoutedeni* Reuter

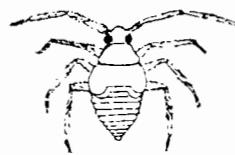


adult

0 2 mm



damaged plant

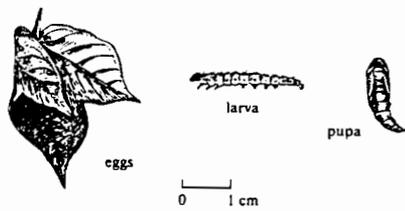


nymph

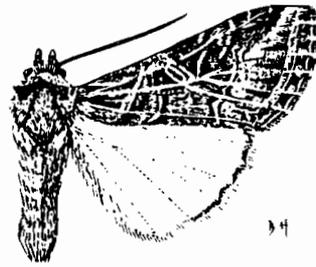


damaged leaves

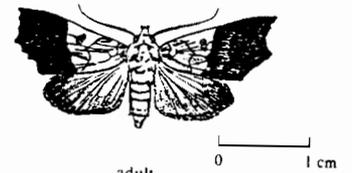
*Taylorilygus vosseleri* (Popp.)



*Sylepta derogata* (F.)

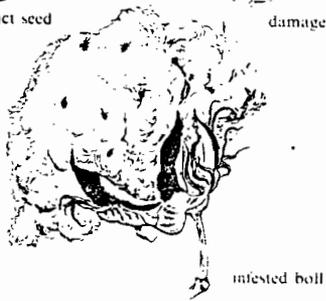
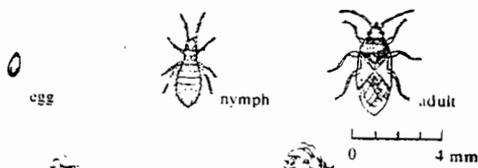


*Spodoptera littoralis*

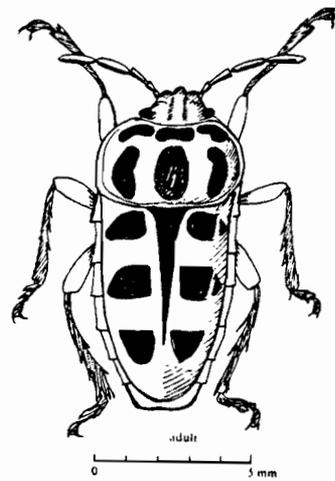


*Anomis flava* (F.)

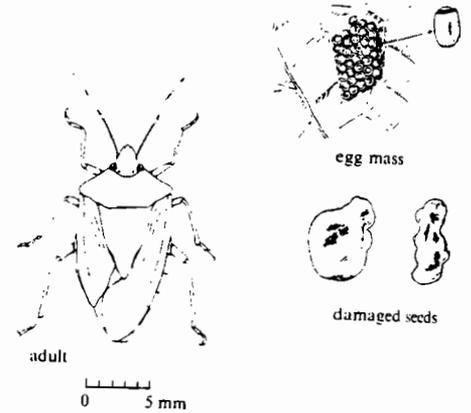
### 3. Déprédateurs des organes florifères et des capsules.



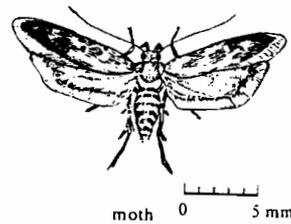
*Oxycarenus hyalipennis* Costa



*Calidea* spp.



*Nezara viridula* (L.)



moth 0 5 mm



caterpillar



section of infested boll

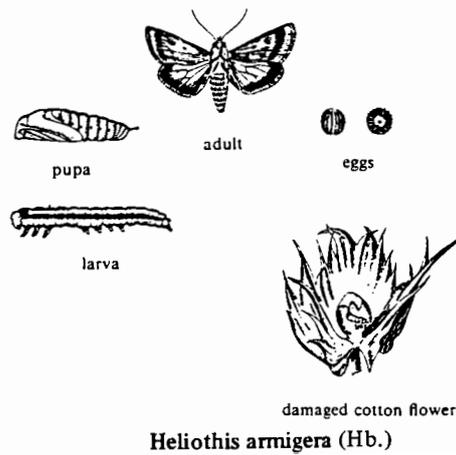
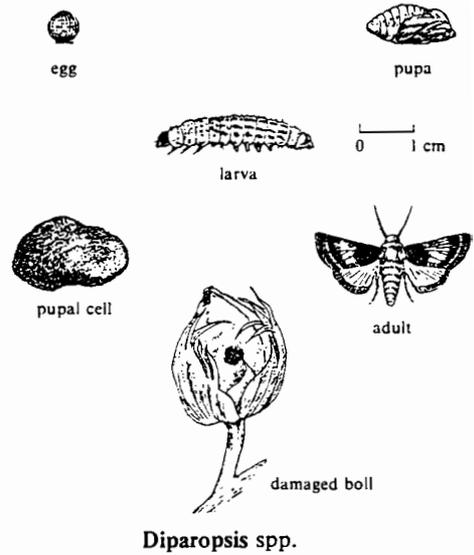
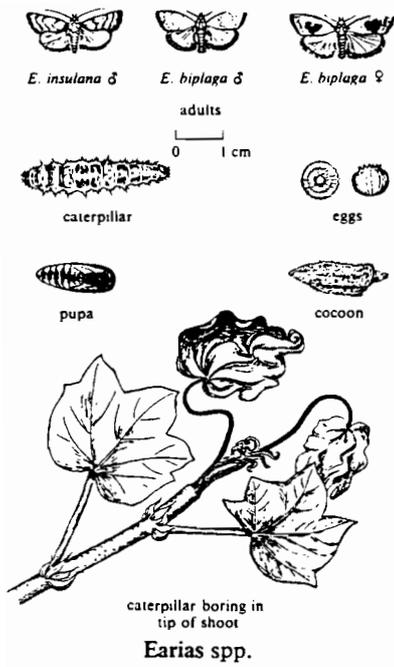
*Pectinophora gossypiella* (Saunders)



egg



pupa



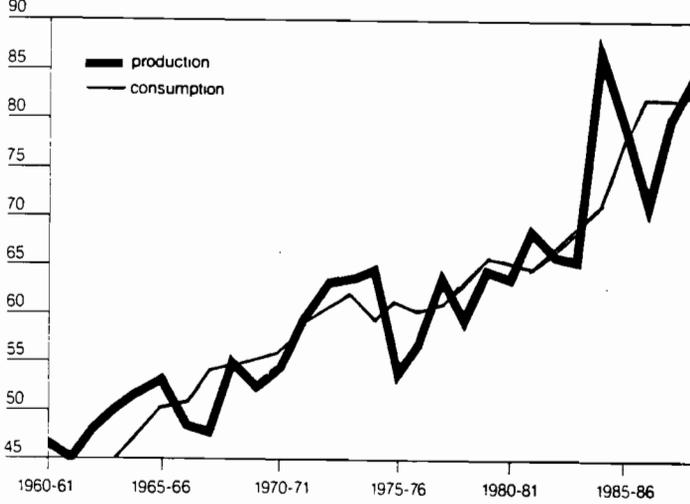
**Principal cotton growing areas of the world**



Source: G. A. Matthews

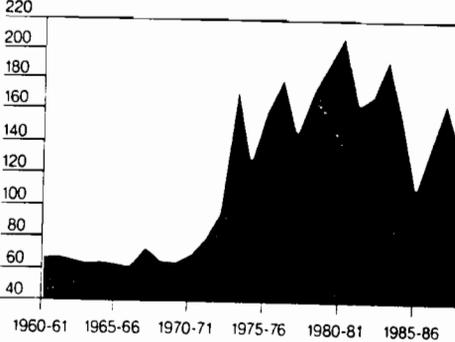
**World production and consumption of cotton, 1960-1989**

Millions of bales of 218 kg



**Index 'A' prices of cotton, 1960-1989**

US cents per kg



I. Campagne cotonnière 1989-1990						
Résultats définitifs						
Source : CFDT						
Pays	Surface (hectares)	Rendement (kg/ha)	Coton-graine (tonnes)	Egrenage <sup>(1)</sup> %	Fibre (tonnes)	Fibre/ha (kg)
Bénin	90 506	1 156	104 659	40,7	42 641	471
Burkina Faso	150 000	1 016	152 390	41,0	62 430	416
Côte d'Ivoire	201 553	1 200	241 817	44,5	107 494	533
Mali (2)	189 335	1 219	230 797	42,8	98 695	521
Niger	10 000	495	4 954	39,6	1 963	196
Sénégal	24 184	1 212	29 303	41,5	12 164	503
Togo	76 329	970	74 074	41,8	30 985	406
<b>Afrique Ouest</b>	<b>741 907</b>	<b>1 130</b>	<b>837 994</b>	<b>42,5</b>	<b>356 372</b>	<b>480</b>
Cameroun	89 004	1 167	103 880	41,3	42 912	482
Centrafrique	40 191	659	26 487	41,3	10 939	272
Tchad	184 694	818	151 050	38,4	58 058	314
<b>Afrique Centre</b>	<b>313 889</b>	<b>897</b>	<b>281 417</b>	<b>39,8</b>	<b>111 909</b>	<b>357</b>
<b>Total Zone Franc</b>	<b>1 055 796</b>	<b>1 060</b>	<b>1 119 411</b>	<b>41,8</b>	<b>468 281</b>	<b>444</b>
<b>Rappel campagnes précédentes</b>						
1988/89	1 161 908	1 080	1 254 404	41,1	515 589	444
1987/88	963 073	1 088	1 048 257	40,2	421 690	438
1986/87	921 507	1 160	1 069 171	39,7	424 724	461
1985/86	909 908	1 006	915 076	40,1	366 623	403
1984/85	792 758	1 109	879 338	39,4	346 474	437
1983/84	750 453	1 004	753 499	38,8	292 363	390

(1) Rendement commercial (et non industriel)

(2) dont Zone Opération Haute Vallée (OHV). – Production commercialisée : 11 272 t. – Surface : 11 000 ha. – Reste à égrener 197 t.

Réf. 70

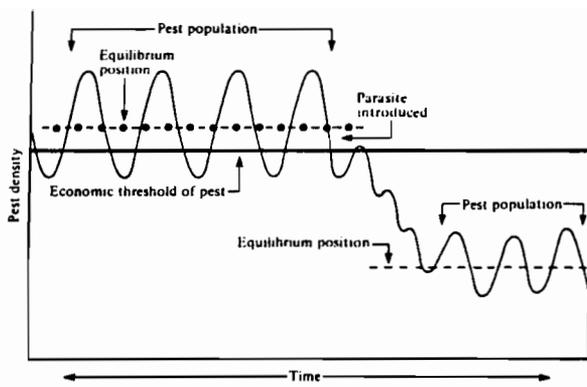
CAMPAGNE COTONNIÈRE 1987/1988						
(Résultats définitifs)						
Pays	Surface (ha)	Rendement (kg/ha)	Coton-graines (t)	Egrenage (%)	Fibre (t)	Fibre/ha (kg)
Bénin	71 660	980	70 203	38,8	27 243	380
Burkina	170 395	869	148 015	39,6	58 644	344
Côte d'Ivoire	180 400	1 419	256 072	44,4	113 812	631
Mali	148 784	1 337	198 887	37,7	74 933	504
Niger	11 500	749	8 613	38,9	3 350	291
Sénégal	28 878	1 348	38 931	39,4	15 324	531
Togo	67 705	992	67 170	41,5	27 875	412
<b>AFRIQUE OUEST</b>	<b>679 322</b>	<b>1 160</b>	<b>787 891</b>	<b>40,8</b>	<b>321 181</b>	<b>473</b>
Cameroun	94 744	1 200	113 700	39,6	45 000	475
Centrafrique	40 364	475	19 158	39,7	7 611	189
Tchad	148 652	860	127 796	37,5	47 898	322
<b>AFRIQUE CENTRE</b>	<b>283 760</b>	<b>919</b>	<b>260 654</b>	<b>38,6</b>	<b>100 509</b>	<b>354</b>
<b>ENSEMBLE ZF</b>	<b>963 082</b>	<b>1 089</b>	<b>1 048 545</b>	<b>40,2</b>	<b>421 690</b>	<b>438</b>
1986/1987	921 121	1 161	1 069 171	39,7	424 724	461
1985/1986	910 043	1 006	915 076	40,1	366 623	403
1984/1985	792 758	1 109	879 338	39,4	346 474	437
1983/1984	750 453	1 004	753 499	38,8	292 363	390

Source : CFDT

CAMPAGNE COTONNIÈRE 1988/1989						
(Prévisions au 1er mai 1989)						
Pays	Surface (ha)	Rendement (kg/ha)	Coton-graines (t)	Egrenage (%)	Fibre (t)	Fibre/ha (kg)
Bénin	110 000	958	105 400	40,5	42 700	388
Burkina	170 680	832	142 000	40,5	57 500	337
Côte d'Ivoire	213 562	1 358	290 000	44,0	127 500	597
Mali	189 986	1 321	251 000	39,0	98 000	516
Niger	7 000	857	6 000	41,3	2 475	354
Sénégal	38 558	1 004	38 702	40,0	15 477	401
Togo	81 200	1 067	86 800	41,9	36 250	446
<b>AFRIQUE OUEST</b>	<b>810 986</b>	<b>1 134</b>	<b>919 702</b>	<b>41,3</b>	<b>379 902</b>	<b>468</b>
Cameroun	105 597	1 563	165 000	40,9	67 500	639
Centrafrique	53 017	532	28 200	40,4	11 400	215
Tchad	190 000	703	133 500	38,5	51 400	271
<b>AFRIQUE CENTRE</b>	<b>348 614</b>	<b>937</b>	<b>326 700</b>	<b>39,9</b>	<b>130 300</b>	<b>374</b>
<b>ENSEMBLE ZF</b>	<b>1 159 600</b>	<b>1 075</b>	<b>1 246 402</b>	<b>40,9</b>	<b>510 202</b>	<b>440</b>
1987/1988	963 073	1 089	1 048 545	40,2	421 690	438
1986/1987	921 121	1 161	1 069 171	39,7	424 724	461
1985/1986	910 043	1 006	915 076	40,1	366 623	403
1984/1985	792 758	1 109	879 338	39,4	346 474	437
1983/1984	750 453	1 004	753 499	38,8	292 363	390

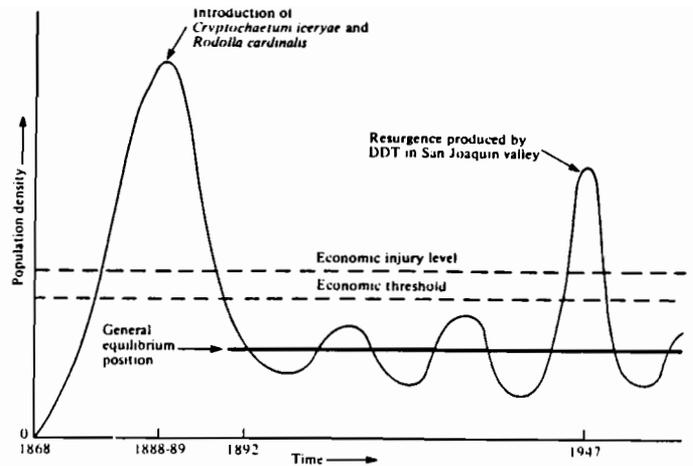
Source : CFDT

Réf. 8



Complete biological control (based on the economic criterion) of a pest by an introduced natural enemy. Note that it is not the economic threshold of the pest that is affected by the parasite, but rather its equilibrium position (e.g. long-term mean density). (After Smith & van den Bosch 1967.)

Fig. 29, réf. 14



Schematic graph of the fluctuations in population density of the Cottony Cushion Scale (*Icerya purchasi*) on citrus from the time of its introduction into California in 1868. Following the successful introduction of two of its natural enemies in 1888, this scale was reduced to noneconomic status except for a local resurgence produced by DDT treatments (from Stern *et al.*, 1959).

Fig. 30, réf. 14

Some successful tropical biological control projects

Pest	Crop	Predator or parasite	Country	Date	Estimated annual value
Banana Weevil	Banana	<i>Plaesius javanus</i> (Col., Histeridae)	Fiji	19?	not known
<i>Mythimna separata</i> (Noctuidae)	Maize	<i>Apanteles ruficus</i> (Hym., Braconidae)	New Zealand	1973/5	US \$5 mill.
<i>Promecotheca</i> spp.	Coconut	{ ? <i>Pediobius parvulus</i>	Sri Lanka Fiji	1972 1933	US \$3 mill. not known
<i>Phthorimaea operculella</i>	Potato	<i>Apanteles subandrinus</i>	Zambia	1968	US \$70 000
<i>Diatraea</i> spp.	Sugarcane	<i>Glyptomorpha deesae</i> (Hym., Braconidae)	Barbados	1965	US \$1 mill.
<i>Chrysomphalus ficus</i>	Citrus	<i>Aphytis holoxanthus</i> (Hym., Aphelinidae)	Israel	1965/7	US \$1 mill.
<i>Parlatoria oleae</i>	Olive, etc.	<i>Aphytis maculicornis</i> (Hym., Aphelinidae)	USA (California)	1949	not known

T. 35, réf. 14

Cycle d'utilisation du trichogramme

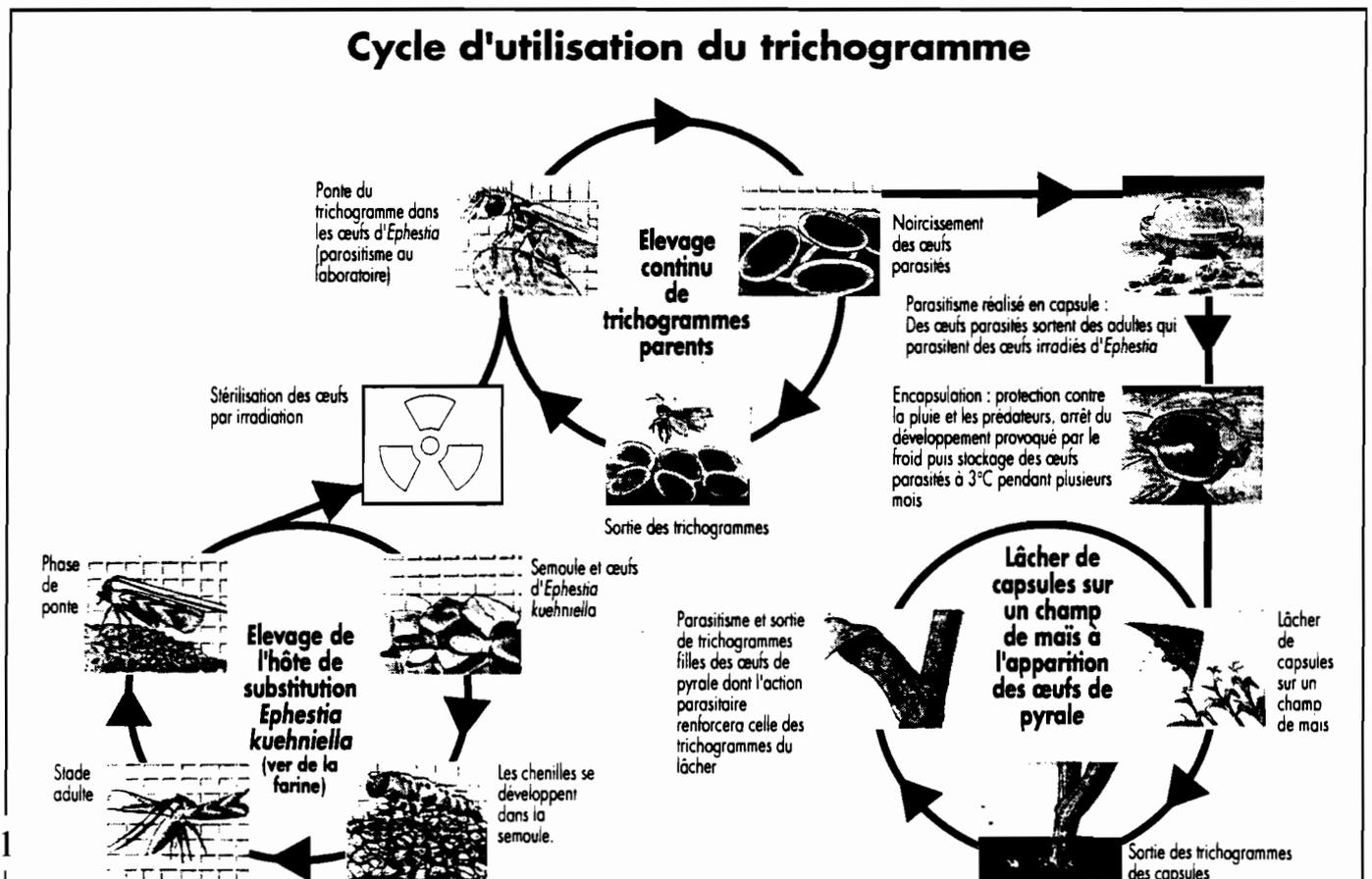


Fig. 31

Production et lâcher des Trichogrammes

dessin de B. Masson pour les panneaux en vitrine du siège de l'INRA, à partir d'un schéma mis au point par I. Cario, A. Fraval et N. Hawlitzky

Biological control of some insect pests in southern China (Li, Li-ying, 1980; in litt.)

Pest	Crop	Predator, parasite or pathogen	Date	Locality	Success
<i>Icerya purchasi</i>	Citrus	<i>Rodolia rufopilosa</i> (Col., Coccinellidae)	1954-	Sichuan	Yes
<i>Aphis</i> spp.	Cotton, Wheat, etc.	<i>Coccinella septempunctata</i> (Col., Coccinellidae)	1971-	Henan	Yes
<i>Heliothis armigera</i>	Cotton	<i>Trichogramma</i> spp. (3)	1970-	Hubei, Shangsi	Yes
<i>Cnaphalocrocis medinalis</i>	Rice	<i>Trichogramma</i> spp. (3)	1970-	S. China	Yes
<i>Tessaratoma papillosa</i>	Litchi	<i>Anastatus</i> sp. (Hym., Eupelmidae)	1964-	Guangdong	Yes
<i>Pectinophora gossypiella</i>	Cotton	<i>Pteromalus puparum</i> (Hym., Pteromalidae)	1955-	Hubei, Hunan, Shangsi, etc.	Yes
<i>Rhynchocoris humeralis</i>	Citrus	<i>Oecophylla smaragdina</i> (Hym., Formicidae)	since ancient times	Guangdong	Yes
Various borers	Sugarcane	<i>Tetramorium guineense</i> (Hym., Formicidae)	1961-	Guangdong, Fujian	Yes
Various pests	Cotton	<i>Chrysopa</i> spp. (Neuroptera, Chrysopidae)	1975	Henan	Limited
<i>Panonychus citri</i>	Citrus	<i>Amblyseius newsami</i> (Acarina, Phytoseiidae)	1975-	Guangdong	Yes
		<i>Typhlodromus pyri</i> (Acarina, Phytoseiidae)	1975-	Sichuan	Yes
Various pests	Rice, Cotton	Various Argiopidae, Lycosidae, Tetragnathidae, Micryphantidae, Clubionidae, etc. (Arachnida, Araneida)	1975-	Hunan, Zhejiang	Yes
Corn borers <i>Grapholita glycivorella</i>	Maize, Soybean, Sweet potato	<i>Beauveria bassiana</i> (fungi)	1965-	most provinces of China	Yes Yes

T. 36, réf. 14

Some biological control attempts in Africa (from Greathead, 1971)

Pest	Crop	Predator or parasite	Date	Locality	Success
1. <i>Antestiopsis</i> spp.	Coffee (arabica)	<i>Bogusia rubens</i> (Tachinidae)	1940	Kenya and Uganda	Limited
		<i>Corioxenus antestiae</i> (Strepsiptera)	1965/6	Kenya and Uganda	Limited
2. <i>Planococcus kenyae</i>	Coffee	<i>Cryptolaemus</i> sp. (Coccinellidae)	1924	Kenya	No
		<i>Anagyrus</i> sp. nr <i>kivuensis</i> (Encyrtidae)	1939-40	Kenya	Yes
3. Mealybugs	Cocoa	2 species of Chalcidoidea/ 6 of Coccinellidae	1948-55	Ghana	No
4. <i>Leucoptera</i> spp.	Coffee (arabica)	<i>Mirax insularis</i> (Braconidae)	1962/3	Kenya (Ruiru)	No
5. <i>Pseudothraupis wayi</i>	Coconut	<i>Oencyrtus</i> sp. (Encyrtidae)	1959	Kenya and Zanzibar	?
6. <i>Cochliotis melolonthoides</i>	Sugarcane	<i>Bufo marinus</i> (Amphibia)	1948/9	Tanzania	No
		<i>Cordyceps barnsii</i> (Fungi)	1968	Tanzania	Toosoon
7. <i>Scyphophorus interstitialis</i>	Sisal	<i>Hololepta</i> sp. and <i>Plaesius</i> sp. (Histeridae)	1948	Tanzania	No
		<i>Dactyloernum</i> sp. (Hydrophilidae)	1948	Tanzania	No
8. <i>Orthezia insignis</i>	Jacaranda	<i>Hyperaspis jocosa</i> (Coccinellidae)	1945	Kenya (Uganda and Tanzania)	Yes
9. <i>Aonidiella aurantii</i>	Citrus	<i>Aphytis africanus</i> (Aphelinidae)	1964	S. Africa	Yes
10. <i>Cosmopolites sordidus</i>	Bananas	<i>Plaesius javanus</i> (Histeridae)	1934	Uganda	No
11. <i>Eriosoma lanigerum</i>	Apples	<i>Aphelinus mali</i> (Aphelinidae)	1927/8	Kenya (highlands)	Yes
12. <i>Aleurocanthus woglumi</i>	Citrus	<i>Eretmocerus serius</i> (Aphelinidae)	1958	Kenya (coast)	Yes
		<i>Prospaltella opulenta</i> (Aphelinidae)	1966	Kenya (Kisumu area)	Yes
13. <i>Tetranychus cinnabarinus</i>	Cotton	<i>Phytoseiulus riegeli</i> (Phytoseiidae)	1966/7	Uganda (Namu-longe)	?Yes
				Kenya (coast)	?Yes

T. 37, réf. 14

Quelques exemples d'acclimatation d'insectes entomophages

Culture	Ravageur	Auxiliaire	Pays d'origine	Pays d'introduction	Année	Efficacité	
Citrus	<i>Selenaspis articulatus</i>	<i>Aphytis roseni</i>	Pérou	Afrique	1972-76	++	
	<i>Icerya purchasi</i>	<i>Rodolia cardinalis</i>	Australie	Etats-Unis + 35 autres pays	1890	+++	
	<i>Planococcus citri</i>	<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	Trinidad, Espagne	Arabie, St-Hélène	1972	+++	
	<i>Ceroplastes rusci</i>	<i>Aneristus ceroplastae</i>	Pakistan	France	1974	++	
	<i>Coccus hesperidum</i>	<i>Metaphycus luteolus</i>	Etats-Unis	URSS	1959	++	
	<i>Orthezia insignis</i>	<i>Hyperaspis</i> spp.	Trinidad	Barbades	1976	++	
	<i>Parlatoria pugnandii</i>	<i>Aphytis hispanicus</i>	India	Iles Cook	1973	++	
	<i>Pulvinaria psidii</i>	<i>Microterys kotinskyi</i>	Etats-Unis	Bermudes	1954	++	
	<i>Chrysomphalus dictyospermi</i>	<i>Aphytis melinus</i>		Espagne, Maroc	1970-75	++	
	<i>Lepidosaphes beckii</i>	<i>Aphytis lepidosaphes</i>		Espagne, France, Italie, Grèce	1973-80	+++	
	<i>Parlatoria pergandii</i>	<i>Prospatella inquirenda</i>		Espagne	1973-80	(+)	
	<i>Coccus hesperidum</i>	<i>Metaphycus flavus</i>		Espagne, France	1973-80	+	
	<i>Saissetia oleae</i>	<i>Metaphycus helvolus</i>		France		++	
		<i>Metaphycus swirskii</i>		Italie	1970-80	+	
		<i>M. bariletti</i>					
		<i>Aonidiella aurantii</i>	<i>Aphytis melinus</i>		Maroc	1965-75	+
		<i>Planococcus citri</i>	<i>Leptomastix dactylopii</i>		Sicile	1970-75	++
	<i>Aleurothrixus floccosus</i>	<i>Cales noacki</i>	Chili	France, Espagne, Maroc	1973-75	+++	
	<i>Dialeurodes citri</i>	<i>Encarsia lahorensis</i>	Etats-Unis	Italie		+	
Cultures fruitières	<i>Quadraspidiotus perniciosus</i>	<i>Prospatella perniciosi</i>	Etats-Unis	France, Inde	1960	++	
	<i>Pseudaulacaspis pentagona</i>	<i>Prospatella berleseii</i>	Extrême-Orient	France	1958	+++	
	<i>Eriosoma lanigerum</i>	<i>Aphelinus mali</i>	France, Etats-Unis	Etats-Unis, France, Uruguay (30 pays)	1920	+++	
Olivier	<i>Dacus oleae</i>	<i>Opius concolor</i>		Italie	1964	++	
Palmier	<i>Promecotheca cumingi</i>	<i>Pediobius parvulus</i> , <i>Dimmockia javana</i>	Iles Fidji	Sri Lanka	1970-74	+++	
	<i>Aspidiotus destructor</i>	<i>Cryptognatha nodiceps</i>	Trinidad	Iles Fidji	1928	+++	
	<i>Parlatoria blanchardi</i>	<i>Chilochorus bipustulatus</i> var. <i>iranensis</i>	Iran	Mauritanie, Mali, Niger, Sud Maroc, Soudan		+++	
Palmier	<i>Aspidiotus destructor</i>	<i>Cryptognatha nodiceps</i>	Trinidad	Iles Fidji	1928-55	+++	
Canne à sucre	<i>Diatraea saccharalis</i>	<i>Apanteles flavipes</i>		Iles Caraïbes, Etats-Unis, Brésil	1960-80	+	
	<i>Aulacaspis tegalensis</i>	<i>Phycus seminotus</i> , <i>Aphytis</i>	Afrique	Mauritanie	1965	++	
Riz	<i>Chilo</i> sp.	<i>Trichogramma</i> sp.	Divers	Inde	1963	++	
Mais	<i>Mythimna separata</i>	<i>Apanteles ruficus</i>	Pakistan	Nouvelle-Zélande	1971	++	
Pâturage	<i>Dociostaurus maroccanus</i>	<i>Mylabris variabilis</i>	Europe	Sardaigne, Corse	1959	++	
	<i>Antonina graminis</i>	<i>Neodusmetia sangroani</i>	Asie, Afrique	Etats-Unis	1959	+	
	<i>Calyptranus italicus</i>	<i>Mylabris variabilis</i>	Europe	Sardaigne, Corse		++	
Cultures légumières	<i>Ophiomyia phaseoli</i>	<i>Opius phaseoli</i>	Afrique	Iles Hawaï	1969	++	
	<i>Nezara viridula</i>	<i>Asolcus basalis</i>	Australie	Iles Hawaï	1962	++	
Coton	<i>Epilachna varivestis</i>	<i>Pediobius foveolatus</i>	Inde	Etats-Unis	1973	++	
Forêt	<i>Pristiphora erichsonii</i>	<i>Mesoleius tenthredinis</i>	Europe	Canada	1910	+++	
	<i>Neodiprion sertifer</i>	<i>Dahlbominus fuscipennis</i>					
		<i>Pleolophus bazizonus</i>	Europe	Etats-Unis	1930-70	++	
		<i>Lophytoplectus kucator</i>					

+ : faible efficacité ; ++ : succès partiel ; +++ : succès total

Entomophages et acarophages commercialisés

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
<i>Trichogramma maidis</i>	TR16 Pyratyp	UNCAA BASF	France Allemagne	Pyrale du maïs	Mais
<i>Encarsia formosa</i>	En-Strip Enpack Bunting Biological ? ?	Duclos Koppert HDRA Sales Ltd. Control Ltd. IPM Lab.Inc. Natural Pest Control Ltd. Better Yield Insects Beneficial Insectary Nature's Control Chr. Hansen's BioSystems	France Hollande GB GB USA USA USA USA USA Danemark	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	Serres légum. et horti.
<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	?	Chr.Hansen's BioSystems	Danemark	Pucerons	Serres
<i>Aphelinus abdominalis</i>	Aphex ?	Koppert Duclos	Hollande France	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	Tomates sous serre
<i>Diglyphus isaea</i>	Minex	Duclos Koppert IPM Lab.Inc. Bunting Biological Control Ltd	France Hollande USA GB	<i>Liriomyza trifolii</i>	Tomates sous serre
<i>Amblyseius cucumeris</i>	Thripex Ambypack	Koppert Biofac Inc. Bunting Biological Control Ltd.	Hollande USA GB	<i>Thrips</i>	Concombre
<i>Amblyseius mackenziei</i>	?	Better Yield Insects	Canada		
<i>Amblyseius barkeri</i>		Chr.Hansen's BioSystems	DK		
<i>Orius tristicolor</i>	?	?		<i>Frankliniella</i>	Cultures légumières et ornementales sous serres
<i>Aphytis melinus</i>		Foothill Agric.Res.	USA	Cochenilles	Vergers
<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>		Appl.Bionomics Ltd. Bunting Biol.Control Ltd. Natur. Pest Control Ltd. Better Yield Insects Nature's Control	Canada GB USA Canada USA	Pseudococcides	
<i>Chrysoperla carnea</i>	? ?	Richters Nature's Control Better Yield Insects Beneficial Insectary	Canada USA Canada USA		Jardins et serres
<i>Hippodamia convergens</i>	?	Nature's Control Appl.Bionomics Ltd. Richters	USA Canada Canada	Pucerons Acariens Pseudococcides	
<i>Aphidius matricariae</i>				<i>Myzus persicae</i>	
<i>Orius sp.</i>	?			<i>Frankliniella occidentalis</i>	
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	?	Duclos	France	<i>Tetranychus urticae</i>	Cultures protégées légumières et florales
	Spidex ? Phyto Pack ? ? ? ? ?	Koppert Richters Bunting Biol. Contr. Ltd. Chr.Hansen's Bio Systems Nature's Control IPM Lab.Inc. Natur. Pest Contr. Ltd. Better Yield Insects	Hollande Canada GB DK USA USA USA Canada		

Nématodes entomopathogènes commercialisés

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
<i>Heterorhabditis</i>	Bio-Nem H1	SIAPA	Italie	<i>Otiorynchus sp.</i> <i>Melolontha melolontha</i>	
<i>Steinernema feltiae</i>	Bio-Nem S1	"	"	<i>Zeuzera pyrina</i> <i>Epichoristodes acerella</i> <i>Opogona sacchari</i>	Arbres et fleurs
<i>Steinernema carpocapsae</i>	Biosafe-N Biovector Guardian	Biosys Biosys Better Yield Insects	USA USA Canada	<i>Otiorynchus sulcatus</i> Curculionides	Vergers
<b>Nématodes, préparations expérimentales</b>					
<i>Steinernema bibionis</i>	Nemasys	Agricultural Genetics Comp.	GB	<i>Otiorynchus sulcatus</i>	Horticulture, serres
<i>Steinernema glaseri</i>				Scarabéides	Plantes omem., gazon
<i>Steinernema kushidai</i>				Scarabéides	Gazon
<i>Steinernema scapterisci</i>				<i>Scapteriscus sp.</i>	Gazon
<i>Heterorhabditis</i>		Groene Vlieg	Hollande	<i>Otiorynchus sulcatus</i>	Plantes ornementales sous serre
?	-B-326N	CIBA/BIOSYS	Suisse/USA	Vers blancs	Gazon
?	-B-27N	"	"		
?	-B-319N	"	"	<i>Gryllotalpidae</i>	Gazon
?	-B-25N	"	"	<i>Blattidae, Diabrotica</i>	Maïs et maison
<i>Steinernema feltiae</i>		SDS Biotech	Japon	<i>Agrotis sp.</i>	
<i>Heterorhabditis sp.</i>		Nissan Chem Oji Paper Co.	Japon	<i>Melolontha</i>	Gazon

T. 40 réf. 108

Produits commercialisés à base de *Bacillus thuringiensis*

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
<i>kurstaki</i>	Bactospéine	Duphar	NLD	Lépidoptères	Cultures fruitières, légumières, forêts, maïs, denrées.
	Biobit	NovoNordisk	Danemark	"	
	Condor	Ecogen	USA	"	
	Cutlass	Ecogen	USA	"	
	Dipel	Abbott	USA	"	
	Javelin, Delfin	Sandoz	Suisse	"	
	Larvo B.t.	Fermone	USA	"	
	MVP (toxine encapsulée)	Mycogen	USA	"	
	Bactucide	CRC	Italie	"	
	Thuricide	Sandoz	Suisse	"	
	Nubilacid	Radonja	Inde	"	
	Beman	Bactec	USA	"	
	Collapse	Novo	DK	"	
	Foray	Novo-Nordisk	DK	"	
	Bactifog	Dreyfus-Herschtel		"	
	Baturad	Radonja	Inde	"	
	Biodart	ICI	GB	"	
<i>aizawai</i>	Certan	Sandoz	Suisse	<i>Galleria mellonella</i>	ruches
	Florbac	Solvay/Duphar	Belg./Holl.	"	
	Agree (souche recomb. <i>kurstaki x aizawai</i> )	Ciba	Suisse	<i>Trichoplusia ni,</i> <i>Plutelia xylostella</i>	Chou, Laitue, Tomate...
<i>tenebrionis</i> ( <i>san diego</i> )	Novodor	Novo	DK	Coléoptères	Pomme de terre Cultures légumières
	Trident	Sandoz	Suisse	"	
	DiTerra	Abbott	USA	"	
	Foil (souche recombinée <i>kurstaki x</i> <i>tenebrionis</i> )	Ecogen	USA	Lépidopt./Coléopt.	
	M-One	Mycogen	USA	Doryphore...	Pomme de terre
<b>Beta-exotoxine</b> <b>+ spore</b> <b>+ cristal</b>	Bitoxibacilline Eksotoxine Toxobactérine	Glavmikrobioprum	ex-URSS		

T. 41 réf. 108

## Résistance aux insectes

Fragment introduit : gène de la delta-endotoxine de *Bacillus thuringiensis*

Organisme hôte	Firme	Pays
<b>Plantes</b>		
Maïs	Ciba	Suisse
Coton	Monsanto	USA
	Agracetus	USA
	Calgène	USA
Tabac	North Carolina State Univ.	USA
	PGS	Belgique
	Monsanto	USA
	Ciba	Suisse
	Rohm & Haas	USA
Tomate	Ciba	Suisse
	Monsanto	USA
	Sandoz	Suisse
	Campbell Res.& Dev.	USA
Pomme de terre	Monsanto	USA
	PGS	Belgique
	USDA	USA
	Calgène	USA
Chou	PGS	Belgique
	INRA	France
Luzerne	INRA	France
Peuplier	INRA	France
Noyer	INRA	France
	Univ.Calif.	USA
Pommier	Univ.Calif.	USA
Riz	Louisiana State Univ.	USA
Amélanancier	Dow Gardens	USA
<b>Bactéries endophytes</b>		
<i>Clavibacter xyli subsp. cymodontis</i>	Crop Genet.Int.	USA
<b>Cyanophytes</b>		
Cyanophycées indigènes	PGS	Belgique
<b>Micro-organismes de la rhizosphère</b>		
<i>Pseudomonas fluorescens</i> **	Mycogen	USA
	Monsanto	USA
<i>Rhizobium</i>	Biotechnica Int. Washington State Univ.	USA
<b>Agents entomopathogènes</b>		
NPV <i>Autographa californica</i>	Oxford Virol.	GB

### Les gènes de *Bacillus thuringiensis*

Variété	Gène	Taille protéine(kDa)	Insectes sensibles
<i>kurstaki</i> HD-73 <i>aizawai</i>	Cry I A	130 à 140	Lépidoptères
	Cry I B		
	Cry I C		
	Cry I D		
	Cry I E		
	Cry I F		
	Cry I G		
<i>kurstaki</i> HD-1	Cry II A	71	Lépidoptères, Diptères
	Cry II B	72	
	Cry II C	29	
<i>tenebrionis</i>	Cry III A	73	Coléoptères
	Cry III B	72	
	Cry III C	29	
<i>israelensis</i>	Cry IV A		Diptères
	Cry IV B		
	Cry IV C		
	Cry IV D		
<i>thompsonii</i>		34, 40	Lépidoptères
?		31, 32	

T. 42 réf. 108

\* : sur riz, maïs et canne à sucre contre les pyrales, homologation demandée pour 1993 du produit "InCide"; Ecogen a déposé une demande de brevet sur un vecteur permettant le montage de souches de *Bacillus thuringiensis* contenant plusieurs protéines insecticides, moyen de limiter l'apparition de résistance à ces biopesticides.

\*\* : début de commercialisation du produit "MPV Bioinsecticide, MYX-7275", sur maïs, coton, soja, légumes contre certains Lépidoptères.

T. 43 réf. 108

Champignons entomopathogènes et nématophages commercialisés

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
<i>Aschersonia aleyroides</i>	Aseronija	All Union Inst. Agr. Microbiol.	ex-URSS	Aleurodes	Citrus
<i>Beauveria bassiana</i>	-Biotrol FBB -Boverin  -ABG-6178	Nutrilite Products Glavmikro bioprum  Abbott Labs. ?	USA ex-URSS  USA Chine	<i>Leptinotarsa decemlineata</i> <i>Cydia pomonella</i>  <i>Dendrolimus sp.</i>	   Forêts
<i>Hirsutella thompsonii</i>	Mycar	Abbott Labs.	USA	<i>Phyllocoptruta oleivora</i> (Ac.)	Citrus
<i>Metarhizium anisopliae</i>	-Biotrol FMA -Metaquino -Combio	Nutrilite Products Codecap, IAA Equilib. control. biol.	USA Brésil Brésil	<i>Mahanarva posticata</i> . .	Canne à sucre . .
<i>Verticillium lecanii</i>	-Vertalec -Mycotal -Verticillin -Thriptal -MicroGermin F	Koppert Koppert ? Bridet Chr. Hansen's BioSys.	Pays-Bas Pays-Bas ex-URSS, Cuba Suisse Danemark	Pucerons Aleurodes Aleurodes Aleurodes Aleurodes, <i>Thrips</i>	Cultures protégées . . .
<i>Arthrobotrys irregularis</i>	Nematus	Tracer	France	<i>Meloidogyne</i>	Cultures maraichères et florales
<i>Myrothecium verrucaria</i> <i>Paecilomyces lilacinus</i>	-Bioact -Biocon	Abbott Labs. Asiatic Technologies	USA Philippines	Némat. à kystes	Pomme de terre
3 types	Nem Attack	GreenSource Inc.	USA		

T. 44 réf. 108

Champignons entomopathogènes et nématophages : préparations expérimentales

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
<i>Beauveria bassiana</i>	-Ostrinyl -?	Calliope Univ. Florida	France USA	<i>Ostrinia nubilalis</i> <i>Solenopsis invicta</i>	Maïs
<i>Beauveria brongniartii</i>	Betel	Calliope	France	<i>Hoplochelus marginalis</i>	Canne à sucre
<i>Metarhizium anisopliae</i>	Bio-1020  DAT F-001	Bayer Roussel/Ecoscience Dep. primary Ind.	France France/XX Australie	<i>Otiorynchus sulcatus</i> Blattes <i>Adoryphorus couloni</i>	Plantes ornementales  Pâturage
<i>Metarhizium flavoviride</i> (formul. huileuse)		IIBC	Grande Bretagne	Criquets	
<i>Verticillium lecanii</i>	Vertalec  Mycotal Vertalec	Microbial Resources  Microbial Resources Novo	GB  GB Danemark	Pucerons  Aleurodes Pucerons	Cultures légumières sous serre . .
<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>		Univ. Florida/ WR Grace	USA	Aleurodes	Patate douce, tomate, courge, laitue, coton
<i>Entomophaga maimaiga</i>		Boyce Thompson Res. Inst.	USA	<i>Porthetria dispar</i>	Chêne
<i>Aschersonia aleyrodis</i>			GB, Pays-Bas	Aleurodes, Cochenilles	Tomate, concombre
<i>Conidiobolus obscurus</i>				Pucerons	
<i>Zoophthora radicans</i>			Australie	Pucerons	
<i>Neozygites spp.</i>			USA	Acaniens	Maïs
<i>Hirsutella sphaerospora</i>				Pseudococcides	Arbres fruitiers, plantes ornementales
<i>Erynia neoaphidis</i>			GB	<i>Aphis fabae</i>	Harcots
<i>Entomophthora grylli</i>				Acridiens	
<i>Verticillium chlamydosporium</i>		Rothamsted	GB	Nématodes à kystes	diverses

T. 45 réf. 108

Virus entomopathogènes qui sont commercialisés ou l'ont été

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
NPV <i>Heliothis</i>	Elcar	Sandoz	Suisse	<i>H.zea</i> <i>H.virescens</i>	Coton, Tabac, Soja, légumes
	Viron H.	IMC	USA	•	•
	Biotrol VZH	Nutriite	USA	•	•
NPV <i>Spodoptera littoralis</i>	Spodoptérine	Calliope	France	<i>S.littoralis</i>	Cotonnier (Homologation demandée)
	Viron P.	IMC	USA	•	•
	Biotrol VPO	Nutriite Products Inc	USA	•	•
NPV <i>Lymantria dispar</i>	Gypcheck	USDA Forest Serv.	USA	<i>Porthetria dispar</i>	Forêt
	Virin ENSh	Glavmikro-bioprum	ex-URSS	•	•
NPV <i>Neodiprion sertifer</i>	Neochek-S	USDA Forest Serv.	USA	<i>N.sertifer</i>	Forêt
	Virox-TM	OV Ltd.	GB	•	•
	Virox	Novo-Nordisk	Danemark	•	•
NPV <i>Mamestra brassicae</i>	Virin-KS	Glavmikro-bioprum	ex-URSS	<i>M. brassicae</i>	Légumes. Chou, Chou-fleurs
	Mamestrin	Calliope	France	<i>Spodoptera exigua</i>	(Homologation demandée)
GV <i>Cydia pomonella</i>	Madex 3	Biocontrol Ag.	Suisse	<i>C. pomonella</i>	Pommier, Poirier
	Granupom	Hoechst	Allemagne	•	•
	Carpovirusine	Calliope	France	•	(APV)
	-Decyde	Microgenesis	USA	•	•
	-SAN 406	Sandoz	Suisse	•	•
GV <i>Agrotis segetum</i>	Agrovir	?	Danemark	<i>A.segetum</i>	Légumes
GV <i>Adoxophyes orana</i>	Capex 2	Biocontrol	Suisse	<i>A.orana</i>	Verger Pommiers Ag.

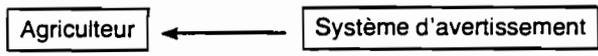
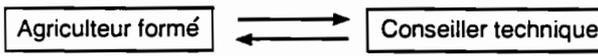
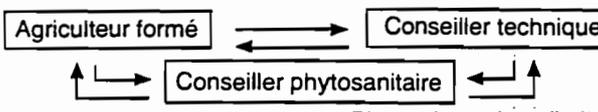
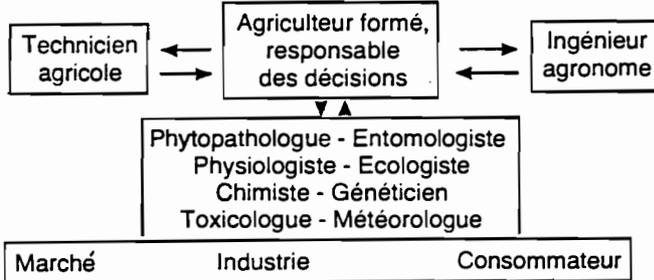
T. 46 réf. 108

Virus entomopathogènes, applications expérimentales  
(Liste non exhaustive)

Agent	Nom commercial	Firme	Pays	Cible	Culture
NPV <i>Autographa californica</i>	?	Boyce Thompson	USA	<i>Trichoplusia ni</i>	Chou
	MGS-400-AcNPV	Microgenesys	USA	Lépidoptères	Légumes, soja
NPV <i>Lymantria dispar</i>		Microgenesys	USA	Forêt	
NPV <i>Spodoptera exigua</i>	Spod-X	Crop Genet.Int.	USA	<i>S.exigua</i>	Food crops, floriculture
GV <i>Cydia pomonella</i>	Specific-T-I	Univ.Calif.	USA	<i>C.pomonella</i>	Pommiers, Poiriers,
	Cyd-X	Crops Genet.Int.	USA	Noisetier, Prunier	•
NPV <i>Agrotis sp.</i>			Japon	<i>Agrotis sp.</i>	Asperge, Fraisier, Soja
NPV <i>Orgyia pseudo-tsugata</i>		TM Biocontrol 1	USA	<i>O.pseudotsugata</i>	Forêt
	Virtuss	Can. For. Serv.	Canada	•	•
NPV <i>Trichoplusia ni</i>	Gusano	Crop Genet. Int.	USA	<i>T.ni</i>	Chou

T. 47 réf. 108

Tableau — Schéma d'évolution des méthodes de protection des cultures  
(Bull. OILB/SROP 1977/4, 130).

	Réponse aux exigences		
	écono- miques	écolo- giques	toxico- logiques
<p><b>Lutte chimique aveugle</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>* Utilisation sans discrimination des pesticides les plus efficaces d'après un schéma fixe, préétabli</li> </ul>  <p style="text-align: right;">Phase statique</p>	●-----	-----	●●-----
<p><b>Lutte chimique conseillée</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>* Utilisation réfléchie de pesticides à large spectre d'action en relation avec un service d'avertissement</li> </ul>  <p style="text-align: right;">Phase statique améliorée</p>	●●-----	●●-----	●●-----
<p><b>Lutte dirigée</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>* Introduction de la notion de « seuil de tolérance »</li> <li>* Pesticides à faible répercussion écologique</li> <li>* Sauvegarde des organismes auxiliaires existants</li> </ul>  <p style="text-align: right;">Phase transitoire</p>	●●●-----	●●-----	●●-----
<p><b>Protection intégrée</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>* * * (comme lutte dirigée)</li> <li>* Intégration de moyens de lutte biologique ou biotechnique ainsi que de moyens culturaux</li> <li>* Limitation maximale de la lutte chimique</li> </ul>  <p style="text-align: right;">Phase dynamique limitée</p>	●●●●-----	●●●-----	●●●-----
<p><b>Production agricole intégrée</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>* * * * * (comme lutte intégrée)</li> <li>* Souci d'un développement physiologique équilibré de la plante application de « Techniques intégrées » (ex. fumure raisonnée)</li> <li>* Respect intégration et valorisation de tous les facteurs positifs de l'agro-écosystème</li> </ul>  <p style="text-align: right;">Phase dynamique globale</p>	●●●●●	●●●●●	●●●●●