

Histoire de l'installation de quelques ravageurs

*Denis Thiéry, Yves Carton, Claire Vidal, Nathalie Gauthier,
Sylvie Derridj, Bernard Vercambre, François-Régis Goebel,
Jean-Claude Grégoire et François Lieutier*

LE PHYLLOXERA DE LA VIGNE

Le phylloxera de la vigne, un puceron, découvert en France et décrit sous le nom de *Rhizaphis vastratix* (Bazille *et al.*, 1868) mais largement connu sous le nom de *Phylloxera vastratix*, a pour véritable dénomination *Daktulosphaira vitifoliae* (Hemiptera, Phylloxeridae). Ces dénominations successives, parmi de nombreuses autres, reflètent bien la difficulté qu'ont rencontrée les scientifiques dès sa (re)découverte en France en juillet 1868. Il faut se replacer à l'époque où l'explosion de la maladie dans le vignoble français est un véritable drame national, avec toute la pression exercée par les viticulteurs et la profession viticole, pour laquelle aucune information sur cette maladie n'est disponible concernant son agent, son origine, son cycle et évidemment les moyens de lutte. Toute la difficulté au départ (mais aussi la solution) viendra du fait que le même puceron est présent sur les feuilles des vignes sauvages en Amérique du Nord; alors qu'on ne le trouve que sur les racines de la vigne cultivée en Europe, *Vitis vinifera*. Retracer historiquement les différentes étapes de l'étude de cette maladie permet de suivre le cheminement intellectuel et scientifique des chercheurs qui ont découvert l'agent de cette maladie et qui ont apporté une solution élégante pour le neutraliser.

Actuellement, cette parasitose de la vigne apparaît parfaitement maîtrisée grâce à la technique de greffage de la vigne *Vitis vitifera* sur un porte-greffe résistant, même si le parasite est toujours présent. Toutefois, les vignobles ne sont pas totalement à l'abri d'un changement génétique qui pourrait intervenir dans la virulence du parasite, comme semblent l'attester les déboires du vignoble californien survenus dans les années 1980.

La découverte du phylloxera en France

Cette maladie de la vigne, qui se traduit au début par le jaunissement des feuilles et conduit, après plusieurs années (10-15 ans), à la mort inéluctable du pied de vigne, apparaît vers 1866 dans les vignobles situés sur la rive droite du Rhône; aux environs de Saint-Rémy de Provence. Dès 1868, devant l'extension de la maladie, les autorités locales font appel à la Société centrale d'agriculture de Montpellier qui nomme une commission de trois membres, composée de G. Bazille (1828-1886), président de la Société centrale d'agriculture de l'Hérault, avocat et viticulteur, J. E. Planchon (1823-1888), éminent professeur de botanique à l'université de Montpellier et F. Sahut (1834-1904), horticulteur respecté et

viticulteur. Les conditions exactes de la découverte de l'agent sont maintenant bien connues (Carton, 2006). Ayant eu l'intuition de déterrer des pieds de vigne encore en parfaite vitalité dans une zone infestée (les précédentes investigations portaient sur les pieds morts), Sahut et Planchon découvrent sur les racines des myriades de petits points jaunes correspondant à différents stades de développement d'un puceron. Chaque piqûre des nombreux pucerons présents sur les radicelles provoque la formation d'une galle qui augmente de volume et se fend, ouvrant la porte aux micro-organismes pathogènes du sol, provoquant un pourrissement. L'action conjuguée d'une perte d'assimilation d'eau et de nutriments par les racines et des micro-organismes conduit à la mort du pied de vigne. L'agent de la maladie est enfin connu, même si certains contestent la portée de cette découverte, voulant considérer l'installation de ce parasite comme la conséquence d'un mauvais état de la vigne. Cette découverte a un retentissement considérable dans la communauté viticole, qui pense que la solution va être rapidement apportée. Comme nous l'avons déjà dit, les difficultés vont être nombreuses.

Le problème taxinomique

Bazille, Planchon et Sahut publient dès août 1868 un article décrivant ce parasite comme nouveau genre et nouvelle espèce, sous le nom de *Rhizaphis vastratix* (Bazille *et al.*, 1868). En fait, le genre est déjà décrit et le parasite prend le nom de *Phylloxera vastratix* (Planchon, 1868). Ce parasite est déjà décrit aux États-Unis, mais sous une autre forme qui ne se développe que sur les feuilles (la forme gallicole), ce qu'ignorent nos auteurs français. La première description portant sur cette forme gallicole a été donnée par le Dr A. Fitch (1856), sous le nom de *Pemphigus vitifoliae*. Il est retrouvé plus tard par différents entomologistes américains, dont le Dr H. Shimer, qui le nomme *Dactylospheara vitifolii* en 1867; mais personne ne pense qu'il pouvait exister sous une autre forme : la forme radicole. En Angleterre, la forme gallicole est observée par J. O. Weswood en 1863 et dénommée *Peritymbia vitisana*, sans description ni publication. Dans le mois qui

suit la découverte, Planchon et son beau-frère entomologiste, J. Lichtenstein (1816-1886), découvrent des individus ailés qui émergent de nymphes récoltées. Le stade de dispersion est découvert, dont les caractères morphologiques permettent de placer cette espèce dans le genre *Phylloxera*. L'appartenance ou non des formes gallicole et radicole à la même espèce a été à l'origine d'une polémique scientifique : c'est grâce à une collaboration étroite durant plus de vingt ans de Planchon et Lichtenstein avec un entomologiste américain, C. V. Riley (1843-1895), que les problèmes ont pu être résolus (Carton *et al.*, 2007; 2008).

Caractéristiques biologiques du phylloxera

Plus difficile sera d'établir le cycle biologique complet de ce parasite (fig. 39-1), en particulier de reconnaître les individus sexués. Ce sera E. G. Balbiani (1823-1899), professeur au Collège de France, qui va résoudre ce délicat problème en 1874, les individus ailés produisant des œufs sexués.

En fait, cette espèce présente un cycle extrêmement complexe avec deux phases que l'on peut résumer de la façon suivante : une phase hypogée se développe sur les racines (forme radicole avec des femelles peu prolifiques à reproduction parthénogénétique qui assurent le cycle hypogée); elle donne aussi naissance (par l'intermédiaire du stade nymphe) à des individus ailés (stade de dispersion), dont les œufs donnent des individus sexués. L'unique œuf par femelle de ces derniers (œuf d'hiver qui néclot qu'au printemps suivant) donne la femelle fondatrice à l'origine de la phase épigée (fig. 39-2) formant les galles sur les feuilles (forme gallicole avec des femelles très prolifiques à reproduction parthénogénétique, assurant le cycle épigée). Certaines de ces femelles peuvent migrer vers les racines pour enclencher une nouvelle phase hypogée (Garrier, 1989). Le passage par la forme sexuée n'est pas obligatoire, les femelles de la phase hypogée pouvant aussi assurer la pérennité de l'espèce (avec des individus hivernants).

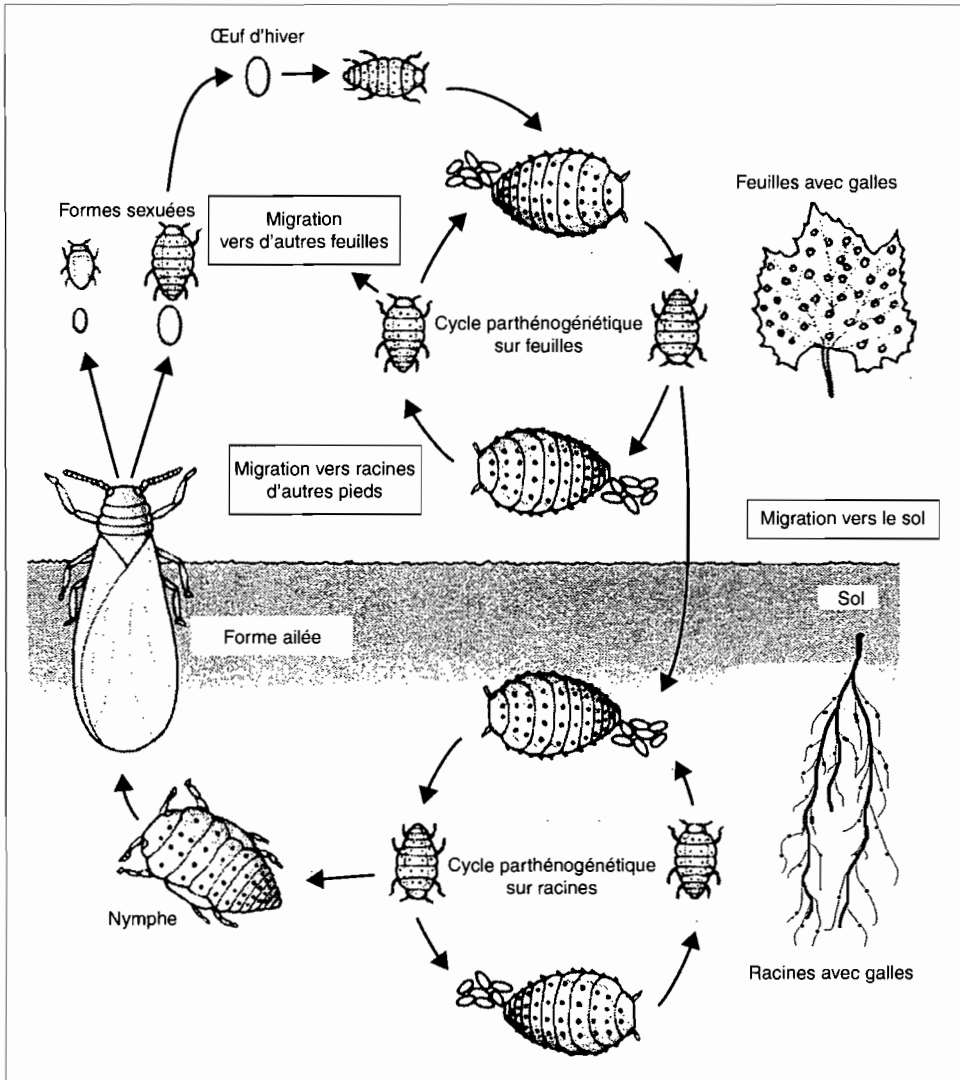


Figure 39-1 - Le cycle du Phylloxera, avec la phase épigée (forme gallicole) et la phase hypogée (forme radicole) (schéma modifié de Campbell, 2005).

L'origine du phylloxera du vignoble français

Cette question est directement liée à celle de l'appartenance ou non des formes gallicole et radicole à la même espèce, ce qui ne va pas de soi, les critères morphologiques étant difficiles à reconnaître sur les stades de développement ou sur les adultes gallicoles et radicoles. En juillet 1869, Lichtenstein et Planchon observent

pour la première fois des galles sur les feuilles, ces galles s'avérant comparables à celles décrites par Riley sur les feuilles des vignes américaines. Cette observation est certainement la première qui permet de suggérer l'appartenance des deux formes, gallicole et radicole, à la même espèce. D'ailleurs Riley, dès son retour de France en 1871, le confirmera en retrouvant sur les racines de certaines vignes américaines la forme radicole ainsi que la forme ailée, dont les caractères

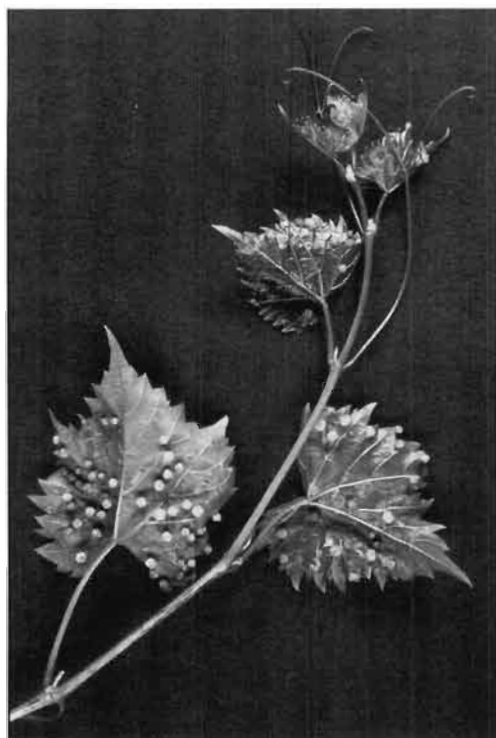


Figure 39-2 – Galls sur les feuilles (forme gallicole)
(© M. Yvon/Cirad-BGPI).

morphologiques sont identiques à ceux de la forme présente en France. Cette découverte représente déjà le germe de la solution qui sera retenue plus tard : certaines vignes américaines sont tolérantes au phylloxera et portent rarement la forme radicole. Il faut savoir qu'il existe en Amérique du Nord de nombreuses espèces de vignes sauvages (18 espèces) appartenant au genre *Vitis*, alors qu'en Europe, il n'existe qu'une espèce, *Vitis vinifera* (Vitaceae), originaire du Moyen-Orient et sélectionnée par l'homme depuis environ 4 000 ans. Cette espèce est peu sensible à la forme gallicole, mais très sensible à la forme radicole.

Cette identité des formes entre les deux continents a permis très rapidement d'envisager une hypothèse sur l'origine géographique du phylloxera. Trois foyers de la maladie se sont déclarés presque simultanément : Roquemaure dans les Bouches-du-Rhône, Floirac en Gironde et Cognac en Charente. Or on découvre qu'il existe

à proximité de chacun de ces sites des horticulteurs qui ont importé dès 1850 des vignes américaines, très certainement porteuses du puceron, pour lutter contre l'oïdium. Si le phylloxera ne s'est pas installé plus tôt en France alors qu'on a importé très tôt des vignes américaines (par exemple, la pépinière du jardin du Luxembourg possédait déjà 27 variétés de vignes américaines en 1817), c'est vraisemblablement parce que la durée du voyage par les bateaux à voile n'aurait pas permis la survie de l'agent infectieux sur les ceps importés, alors que les bateaux à vapeur apparaissent vers les années 1850 et réduisent le temps du trajet Amérique du Nord-Europe (Ordish, 1987).

Ce n'est qu'une hypothèse, car on peut aussi supposer que c'est l'importation de nouveaux clones provenant de zones fortement attaquées aux États-Unis qui a introduit ce ravageur, ce qui pouvait ne pas être le cas pour les importations antérieures à 1850. Cela peut être lié aussi à l'introduction d'un clone de phylloxera beaucoup plus virulent. Enfin, les historiens ont signalé que la période située entre 1857 et 1875 correspondait à des années beaucoup plus chaudes, favorisant peut-être l'installation du ravageur.

La situation actuelle des vignes vis-à-vis du phylloxera

Biogéographie historique

On a vu que le phylloxera a une origine américaine. Si, jusqu'à récemment, seules les archives pouvaient renseigner sur les zones de prélèvement des vignes sauvages sur le continent américain, et cela avec toutes les incertitudes liées aux documents historiques, des réponses ont pu être apportées récemment à cette question grâce aux nouvelles techniques des marqueurs moléculaires et de leur traitement bio-informatique. Ces résultats ont été obtenus presque exclusivement par l'équipe de l'université de Davis (Californie, États-Unis) dirigée par J. Granett et son élève D. Downie.

Actuellement, on recense 18 espèces de *Vitis* sauvages sur le continent nord-américain. Six espèces se révèlent porteuses du phylloxera,

principalement de la forme gallicole (Downie, 2000; Downie *et al.*, 2001). Il s'agit des espèces *V. aestivalis*, *V. arizonica*, *V. cinerea*, *V. labrusca*, *V. riparia*, *V. vulpina*. Il faut signaler que la forme radicole est plus difficile à découvrir, tout particulièrement sur des vignes sauvages, souvent isolées et dans des lieux pas forcément accessibles.

Une analyse par des marqueurs génétiques (ADN mitochondriaux) de diverses populations de phylloxera (76 populations natives et 69 populations introduites) prélevées dans 135 localités situées dans 11 pays viticoles a permis de reconstituer leurs parentés (Downie, 2000, 2002). L'élaboration d'arbres phylogénétiques et de cladogrammes d'haplotypes permet de reconnaître les filiations entre populations natives et populations introduites. Il ressort de ces études que le phylloxera des vignes françaises aurait pour seule origine une ou des populations issues de *V. riparia*, vigne sauvage localisée dans la zone nord-centrale des États-Unis. Toutes les populations des autres pays d'Europe se confondent avec celle de la France, qui a certainement été la porte d'entrée de ce ravageur pour ces pays d'Europe. En revanche, pour la Californie, on reconnaît une double origine. Un haplotype aurait pour origine la population présente sur la vigne sauvage *V. vulpina* localisée à l'est des Appalaches, sur les plaines menant à l'Atlantique. On retrouve un tel haplotype au Pérou, en Nouvelle-Zélande et en Australie (celle-ci ayant aussi des populations d'une autre origine). La Californie a donc certainement été la porte d'entrée pour l'infestation de ces pays. L'autre haplotype correspond à celui présent en France, ce qui laisse supposer que la Californie s'est infestée aussi par apport de *V. vinifera* infestés venus de France. Enfin, concernant l'Afrique du Sud, deux clades ont été observés (Downie, 2005), ce qui laisse supposer deux introductions indépendantes, l'une provenant de *V. riparia* de la région nord-centrale des États-Unis (Downie, 2002), l'autre plus diversifiée (parentés avec le nord-est des États-Unis, mais aussi la côte nord-ouest des États-Unis, l'Australie, l'Italie et la France).

On peut s'étonner que *V. vulpina* puisse être une vigne source, alors qu'elle n'a jamais été retenue comme porte-greffe. En fait, pendant longtemps, à cause aussi de leur sympatrie dans la vallée de l'Ohio, *V. riparia* et *V. vulpina* peuvent avoir été confondues.

La variabilité génétique dans les populations du phylloxera

Il est important de remarquer que l'utilisation des vignes américaines comme porte-greffe ne s'est pas traduite par la disparition du phylloxera. Il est encore actuellement présent en France de façon discrète et subsiste sans préjudice sur les racines des porte-greffes tolérants (Yvon, 2001). Cette situation perdure depuis un siècle, au cours duquel la vigne et le phylloxera ont cohabité en équilibre.

Cela semble toutefois être remis en question, puisque dans les années 1980 la majorité du vignoble californien a été détruit par le phylloxera. Les trois quarts du vignoble étaient constitués de plants de *Vitis vinifera* greffés sur le porte-greffe AXR1 (un hybride *V. vinifera* variété Aramon x *V. rupestris*). Ce porte-greffe ancien, d'origine française, conseillé par l'université de Davis, avait séduit les viticulteurs américains dans les années 1960 par sa plasticité (adaptation aux sols locaux), par sa capacité à recevoir un greffon qui devient vite bon producteur de grappes et par son aptitude au bouturage, mais des doutes ont toujours subsisté chez les scientifiques français quant à la stabilité de sa résistance. Boubals, dès 1963, émettait les plus grandes réserves sur l'utilisation du porte-greffe AXR1 (Boubals *et al.*, 1992). Le désastre serait aussi imputable à la sélection d'un nouveau biotype de phylloxera, le biotype B, qui aurait réussi à contourner la résistance du porte-greffe AXR1 (Granett *et al.*, 1996). En fait, les deux interprétations ne sont pas exclusives : l'utilisation d'un porte-greffe de façon quasi exclusive sur toute la Californie a pu accélérer ce processus de sélection.

La question qui se pose alors est de connaître le degré de variabilité dans les populations de phylloxera et donc ses potentialités évolutives, ce qui

n'a jamais été vraiment étudié. Une analyse moléculaire n'a pas permis de distinguer sur le plan génétique les biotypes A et B, le biotype B se révélant aussi très polymorphe (Granett *et al.*, 1996), donc avec des génotypes d'origine variée. Un taux élevé de polymorphisme a été observé pour des clones de phylloxera prélevés dans 5 régions de l'État du Missouri sur deux espèces de *Vitis* (Downie, 2000), sans qu'il puisse être attribué à une structuration spatiale ou à une différenciation sur les deux plantes hôtes. En Europe, Forneck *et al.* (2000) ont reconnu deux phénotypes de phylloxera à répartition nord et sud respectivement, mais concernant exclusivement la forme gallicole. Enfin, en France, une étude plus ancienne a été réalisée sur 4 populations prélevées sur des porte-greffes différents des Charentes et de la vallée du Rhône (Song et Granett, 1990). Une évaluation de la valeur adaptative (taux de survie, fécondité, temps de développement) de ces clones de Phylloxera montre une adaptation à la plante hôte, suggérant l'émergence de biotypes. Cela devrait être confirmé par une approche moléculaire.

Techniques de lutte contre le phylloxera

Dès que le parasite est découvert en France, la profession est persuadée que l'industrie viticole va être sauvée rapidement, comme cela a été le cas pour l'oïdium quelques années auparavant (Pouget, 1990). Mais des doutes subsistent sur les véritables effets du phylloxera. Pour certains scientifiques mais aussi pour certains responsables de la profession, l'installation du phylloxera sur la vigne ne serait que la conséquence d'un mauvais état des vignes. Cette attitude, qui a trop duré, ne fera que retarder la recherche d'une solution anti-phylloxérique. Deux méthodes vont s'opposer : la méthode chimique et la méthode biologique (la greffe). Il faut signaler que, dans des situations très particulières, l'immersion des vignes peut être une solution, ainsi que la culture sur sable. Tous les arguments, souvent de mauvaise foi, seront utilisés par les chimistes ou « sulfateurs » pour s'opposer aux « américanistes », qui prônent

la greffe de la vigne française sur des pieds de vignes américaines résistantes. Il faut savoir que la vente de ces produits insecticides, présentés souvent comme miraculeux, reste très rémunératrice ! Il faudra aussi dépasser cette méfiance légitime vis-à-vis des vignes américaines : introduire des plants américains alors qu'ils sont à l'origine même du mal !

En fait, depuis plusieurs années, l'introduction de la greffe a fait son chemin, malgré les réticences de certains qui pensent que la vigne française va être « polluée » ou « dégénérée » par la greffe. Bazille préconise déjà la greffe en 1871, dès qu'il prend connaissance des données d'un horticulteur, L. Laliman, qui cultive des vignes américaines près de Floirac en Gironde. Dès la publication de la liste des vignes américaines résistantes qu'établit Riley à son retour de France en 1871, la solution biologique, malgré son coût, a convaincu les scientifiques, souvent eux-mêmes viticulteurs. Au printemps 1872, le président Bazille demande l'autorisation au ministre de l'Agriculture d'importer des plants américains. Riley va sélectionner des plants qu'il envoie en France, avec une liste hiérarchisée des plants en fonction de leur résistance, c'est-à-dire basée sur l'absence ou non du phylloxera sur les racines. Ces vignes sont plantées et, en 1875, une commission fait le point sur le devenir de ces vignes américaines après 4 années de culture dans les sols français : les résultats sont encourageants.

Cette introduction est certainement le point de départ du succès des vignes américaines en France, certaines (*V. labrusca*) utilisées aussi comme productrices directes de raisins (le vin est médiocre), mais surtout comme porte-greffe pour la vigne française *V. vinifera*. Ce sont les espèces *Vitis rupestris*, *V. riparia* et *V. berlandieri* et leurs hybrides qui seront les plus utilisés. Les oppositions à l'introduction de ces vignes américaines en France ont été fortes pour des raisons psychologiques, scientifiques mais aussi économiques. Un gros travail de persuasion a été nécessaire pour convaincre la profession et contrer le lobby des « sulfateurs », jusqu'au tournant du xx^e siècle.

EUDÉMIS ET COCHYLIS DE LA VIGNE

Problème phytosanitaire

L'eudémis, *Lobesia botrana* (Lepidoptera, Tortricidae), et la cochyliis, *Eupoecilia ambiguella* (Lepidoptera, Tortricidae), sont les plus importants ravageurs de tout le vignoble européen. Les différents noms scientifiques donnés à ces deux ravageurs au cours de l'histoire témoignent de leur importance. La plupart des vignobles sont touchés, ces deux espèces se répartissant en fonction de leurs affinités climatiques.

Les chenilles peuvent causer des destructions importantes aux baies à tous leurs stades de développement. Avant les contrôles efficaces, on pouvait atteindre la destruction pratiquement totale de la vendange comme certaines années dans le passé. Encore actuellement, il arrive dans certains vignobles français que des explosions de population engendrent des densités parfois supérieures à une quinzaine de chenilles par grappe avant la vendange. Dans de tels cas de figure, il arrive que les parcelles touchées ne soient pas vendangées, afin de ne pas nuire à la qualité du vin. Les variations de population de ces ravageurs sont parfois très rapides, ce qui rend leur contrôle compliqué.

Les dégâts indirects sont de loin les plus préoccupants actuellement. Les morsures des chenilles favorisent ainsi des dégâts secondaires de champignons pathogènes comme la pourriture grise ou la pourriture noire. La première (*Botrytis cinerea* [Sclerotiniaceae]) est très difficile à contrôler. Outre la destruction des grappes, elle génère la production d'arômes de type terreux dans les vins rouges. Les pourritures noires (*Aspergillus carbonarius* et *A. niger* [Trichocomaceae]) produisent des mycotoxines (ochratoxines), en particulier dans les vignobles chauds. Leur croissance est directement liée à la présence de chenilles d'eudémis sur la baie. La présence de chenilles facilite aussi l'attaque des drosophiles sur baies après la véraison, ce qui engendre la pourriture acide des grappes.

Le coût de la protection insecticide chimique du vignoble français approchait, en 2003, 34 millions

d'euros, un peu moins de la moitié de ce budget concernant les vers de la grappe, l'autre moitié le vecteur de la flavescence dorée. On pratiquait en 2003 en moyenne 1,7 traitement phytosanitaire à l'hectare en France (données ACTA).

Origine géographique, entrée dans le vignoble français

Zones géographiques ou écosystèmes d'origine

Les caractéristiques écologiques de l'eudémis telles que nous les connaissons¹ vont dans le sens d'une origine proche de la Méditerranée. Nous privilégions l'hypothèse d'une zone d'origine où coexistent l'olivier sauvage, la vigne (sauvage ou cultivée) et/ou la daphné, *Daphne gnidium* (Thymelaeaceae). L'eudémis et la cochyliis n'ont probablement pas la même origine géographique (Thiéry, 2005). La cochyliis vient probablement d'Europe centrale. Les températures basses nécessaires à l'accomplissement de la diapause (Roehrich et Boller, 1991) appuient cette hypothèse.

L'origine botanique de ces deux espèces est intéressante en particulier pour travailler sur l'écologie chimique de ces insectes. Une hypothèse serait que l'eudémis serait passée de la consommation de fleurs à un régime frugivore (Thiéry, 2005). Elle aurait été à l'origine sur des plantes sauvages comme, par exemple, des Thymelaeacées comme *D. gnidium* ou *Passerina hirsutum* (Maher et Thiéry, 2006), voire une Liliacée méditerranéenne, *Urginea maritima*. On attribue moins facilement l'origine botanique de la cochyliis, dont la relation avec la vigne est plus ancienne, l'amarante étant une plante candidate intéressante.

Chronologie de l'installation de l'eudémis dans les vignobles français et frontaliers

L'eudémis est décrite pour la première fois en 1775 par Schiffermüller et Denis en Autriche. Elle est alors décrite sur les raisins de treilles, mais pas en vignoble. À cette époque, deux

1. Plantes hôtes méridionales, adaptation à la sécheresse et à la chaleur, distribution autour du Bassin méditerranéen (Thiéry, 2008).

autres Tortricidés se partagent les vignobles européens : la pyrale de la vigne (*Sparganothis pilleriana* [Tortricidae]) et la cochylys de la vigne (*Eupoecilia ambiguella* [Tortricidae]). La cochylys est un très ancien ravageur de vignobles, vraisemblablement décrite par Plaute (254-184 av. J.-C.) puis par les agronomes romains Pline et Columelle au I^{er} siècle dans la région de l'Aude. L'eudémis est observée en Allemagne en 1870, tandis qu'elle est plus récente en France. Elle est considérée comme ravageur mineur et anecdotique au milieu du XIX^e siècle dans les différents ouvrages qui font foi à l'époque (Audouin, 1842; Jolicœur, 1894). L'eudémis cause des dégâts dans les vignobles italiens en 1875 (Capus et Feytaud, 1908), et des dégâts significatifs sont observés dans les Alpes maritimes avant 1890. Le ravageur apparaît un an plus tard en Gironde, observé par Henri Kehrig (Kehrig, 1907) sur les treilles de jardins particuliers d'un quartier sud de Bordeaux. En 1894, Octave Audebert constate les premiers dégâts importants de l'eudémis à Villenave d'Ornon et Léognan. On peut donc estimer qu'elle a mis un an à traverser la France d'est en ouest. Un très gros foyer apparaît dans le vignoble lyonnais en 1900. On la retrouve ensuite dans le vignoble charentais puis en 1905 dans le Beaujolais, en Anjou, en Saône et Loire et en Isère. Dewitz constate l'installation de l'eudémis dans des vignes allemandes en 1906. Faes, alors

directeur de la station agronomique de Changins, l'observe pour la première fois en Suisse le 18 juillet 1910 dans le vignoble de Genève (Faes, 1923). La colonisation du vignoble français par l'eudémis inquiète toute la viticulture française, ce qui justifie la création d'une commission d'étude dirigée par Marchal en 1911.

Puis l'eudémis est signalée en 1914 à Ay, ce qui correspond aux premiers dégâts en Champagne (Feytaud, 1920). Le vignoble de Jurançon n'est pas épargné, puisqu'il est touché en 1919 (Feytaud, 1920). En une vingtaine d'années, l'eudémis a donc colonisé pratiquement tout le vignoble français (fig. 39-3).

Deux hypothèses ont été proposées pour expliquer cette installation rapide : l'augmentation de la vigueur des vignes européennes lors de la replantation à la suite de la crise phylloxérique ; ou l'augmentation des surfaces viticoles, qui aurait profité plus à l'eudémis qu'à la pyrale et à la cochylys (Thiéry, 2005).

Caractéristiques biologiques

Eudémis et cochylys sont des espèces plurivoltines que l'on retrouve dans tous les vignobles européens. On retrouve plus fréquemment l'eudémis dans les vignobles chauds et secs, tandis que la cochylys préfère les vignobles humides (Thiéry, 2005). Les deux espèces peuvent parfois cohabiter,

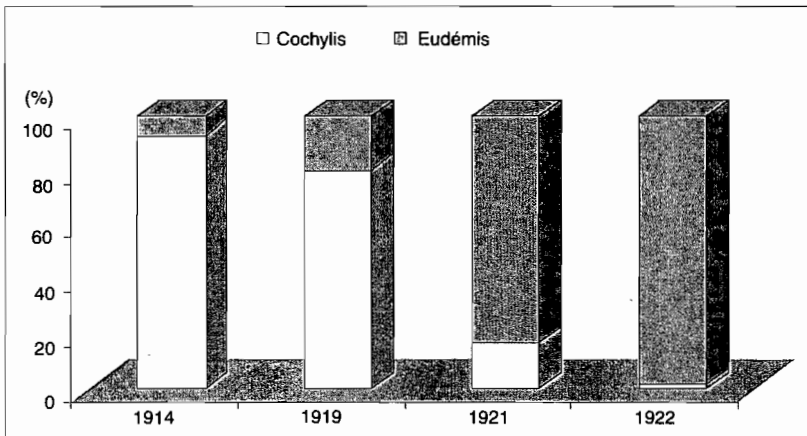


Figure 39-3 – Évolution de la proportion de l'eudémis et de la cochylys dans un vignoble d'Anjou (d'après Geoffrion, 1959).

et dans ce cas les chenilles sont en compétition. Le nombre de cycles reproducteurs par an dépend des conditions climatiques. La cochylys en effectue

2, parfois 3 quand elle est présente dans des vignobles très au sud. L'éclosion effective entre 2 et 4 générations par an en France (fig. 39-4).

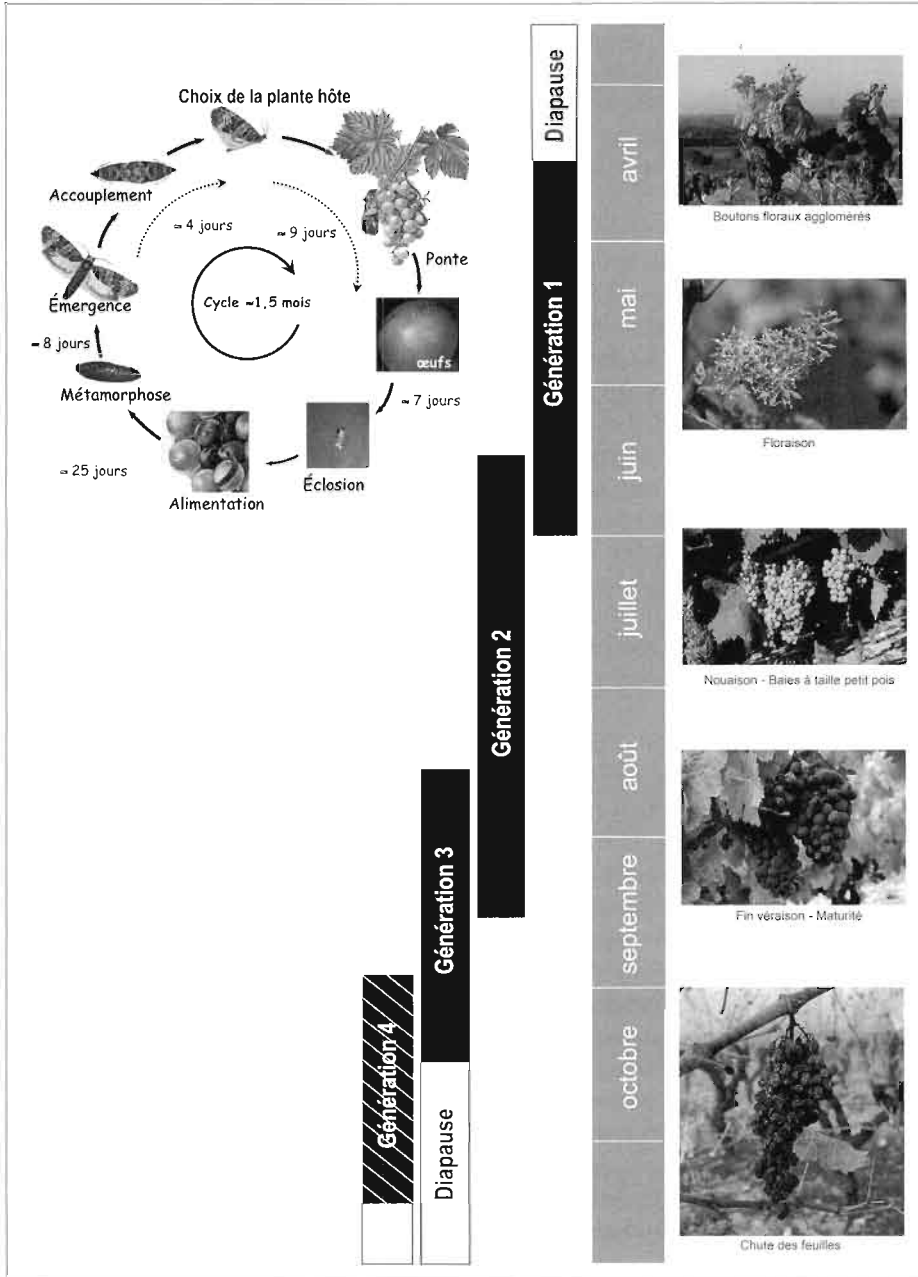


Figure 39-4 – Cycle annuel de l'éclosion de la vigne dans le sud de la France (3 générations) (d'après Thiéry, 2008). Dans les régions méridionales, une 4^e génération peut être observée. Sa survie dépend alors de la nourriture disponible et donc de la date des vendanges.

Les femelles pondent des œufs isolés sur les grappes, très rarement sur les feuilles. La diapause qui n'est pas obligatoire s'effectue au stade nymphal et est enclenchée par la photopériode. On trouvera de nombreuses indications sur les caractéristiques de ces insectes dans différentes synthèses (Balachowsky et Mesnil, 1935; Bovey, 1966; Galet, 1982; Roehrich et Boller, 1991; Thiéry, 2005; Thiéry, 2008).

Techniques de lutte

Histoire de la lutte

On trouve les premiers arrêtés de lutte obligatoire contre la pyrale de la vigne et la cochylys en Champagne en 1753, suivis de la loi du 26 Ventôse an IV (1796), rendant obligatoire l'échenillage. En 1787, l'abbé Roberjot conseille contre la cochylys et la pyrale les feux nocturnes, ancêtres des pièges visuels. Technique ensuite améliorée par Audouin (1842), qui adjoint des plaques engluées à la base des lanternes. Contre la pyrale, on pratiquait le ramassage régulier des feuilles, un ouvrier agricole pouvant ramasser jusqu'à 1 860 pontes par jour. Le premier tiers du XIX^e siècle voit fleurir des méthodes comme la pulvérisation de poussière sur les vignes dans le Beaujolais, puis à partir de 1838 l'ébouillantage des ceps afin de tuer les chrysalides de cochylys et d'eudémis (chenilles pour la pyrale), technique qui devient populaire dans la majorité du vignoble français, et pratiquée jusques vers 1930. On écorce les ceps l'hiver avec différents outils : chaînes, gant Sabaté, différents types de râpes (Galet, 1982) (fig. 39-5). Des concours du meilleur outil et du meilleur ouvrier écorceur étaient souvent organisés dans les concours ou foires agricoles. La technique de l'écorçage demandait 9 journées de travail d'homme pour traiter efficacement 7 ares de vigne (Galet, 1982). On propose en 1894 en Champagne la poudre de pyrèthre mélangée au savon noir, ainsi que les premières utilisations en vignoble de préparations à base de champignons entomopathogènes *Isaria farinosa* (Cordycipitaceae) contre la cochylys.

Au début des années 1900, en Suisse, on confie la capture des papillons aux enfants des écoles. Ils

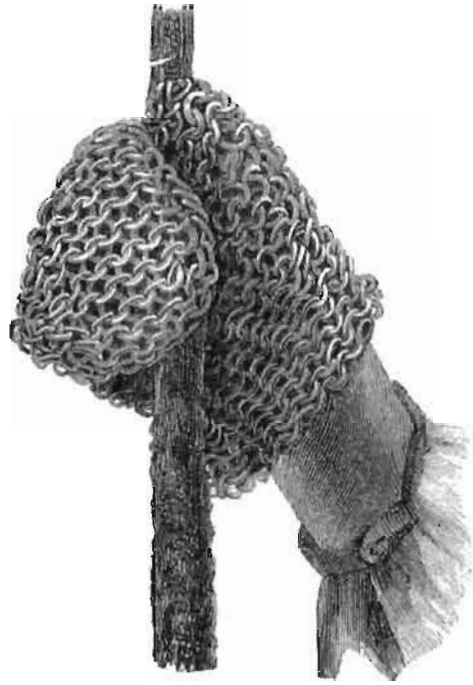


Figure 39-5 – Gant de Sabaté permettant l'écorçage des ceps pour tuer les chrysalides de cochylys et d'eudémis (gravure *La Nature*, 1877).

se promènent dans les vignobles entre les rangs de ceps armés de sortes de raquettes ou treillis métalliques englués. On pratique aussi le buttage des ceps l'hiver afin de favoriser le contrôle par des pathogènes qui attaquent la chrysalide, agents déjà connus et utilisés vers la fin du XIX^e siècle. On pratique aussi l'inondation des vignes l'hiver, technique encore pratiquée dans l'Aude en 1976.

Toutes ces techniques de lutte illustrent assez bien le désarroi des viticulteurs et l'incapacité à intervenir efficacement à partir de la reprise en végétation de la vigne. Quelques traitements avec différentes compositions chimiques sont alors essayés, avec plus ou moins de réussite : savon noir, jus de fougère, décoctions de digitales ou de feuilles de sureau mélangées à la suie étaient conseillés contre l'eudémis et la cochylys, alors que des décoctions d'aloès ou de tabac mélangées à du miel étaient plus spécifiquement préconisées contre la cochylys. C'est à partir du milieu du XIX^e siècle que des poudres de pyrèthre et

des sels d'arsenic sont largement utilisés. En 1906, Messieurs Dillaire et David appliquent dans le Médoc du lait de chaux sur les grappes et constatent une réduction des populations de chenilles d'eudémis et de cochylys. On préconise alors l'arséniat de plomb comme traitement préventif des pontes mais aussi la nicotine et la chaux vive pour tuer les œufs. Le savon de colophane est alors à la mode, associé au thymol ou à l'essence de thérébentine. C'est à partir de 1920 que l'usage d'extraits de pyrèthre se généralise.

Le piégeage de masse des femelles est aussi essayé dès 1911 dans la région de Sauternes, où Feytaud (1913) parvient à éradiquer l'eudémis durant une année en utilisant plusieurs dizaines de milliers de pièges alimentaires, technique d'ailleurs actuellement revisitée (Thiéry *et al.*, 2006).

Méthodes de lutte actuelles

Comme pour de nombreux ravageurs dont la chenille est rapidement cryptique, le succès de la lutte dépend de la précocité de l'intervention.

Actuellement, nous disposons de la lutte chimique et de méthodes de lutte dites biotechniques. La lutte chimique repose de plus en plus sur les molécules dites inhibitrices ou régulatrices de croissance. La confusion sexuelle est homologuée en vignoble depuis 1995, mais utilisée sur un peu moins de 2 % des surfaces viticoles françaises. Différentes formulations de *Bacillus thuringiensis* (Bacillaceae) sont aussi utilisées, mais beaucoup plus rarement. On trouvera plus de détails sur ces méthodes de lutte dans Thiéry (2005).

Ennemis naturels

La plupart des ennemis naturels de l'eudémis ou de la cochylys les plus efficaces en vignoble actuellement ont été mentionnés très tôt (Audouin, 1842; Marchal, 1912). Les ennemis les plus efficaces sont certainement les parasitoïdes d'œufs (principalement des trichogrammes) ou de différents stades larvaires (Thiéry, 2008; Thiéry *et al.*, 2001). Deux parasites larvaires sont particulièrement efficaces, un ichneumonide (Hyménoptère) que l'on retrouve dans pratiquement toute l'Europe (*Campoplex capitator*), et une tachinaire (Diptère) (*Phytomyptera nigrina*) dans les vignobles

méridionaux. Différents prédateurs (chrysopes, fourmis, araignées, fourmis ou punaises) se nourrissent d'œufs ou de chrysalides, mais leur efficacité en vignoble est souvent assez limitée.

Actuellement, la lutte biologique est assez peu développée, sauf au travers de quelques programmes de lâchers de trichogrammes, principalement en Allemagne et Hongrie.

Évolution du risque en fonction des évolutions climatiques

On sait encore assez mal écrire les scénarii du futur. L'un d'eux tendrait vers une remontée de la cochylys vers les vignobles du nord, et une génération annuelle supplémentaire de l'eudémis, en particulier dans les zones où elle effectuait 2 ou 3 générations. On observe aussi depuis quelques années que les générations qui étaient séparées dans le temps se recouvrent de plus en plus souvent, ce qui rend la prise de décision phytosanitaire très compliquée. Les niveaux de population pourraient vraisemblablement augmenter, mais le contrôle par les parasitoïdes, que nous estimons très efficace dans certains vignobles, pourrait lui aussi s'accroître. Ces différents aspects ont été discutés par exemple dans Thiéry et Chucho (2007).

LES ALEURODES *BEMISIA TABACI* ET *TRIALEURODES VAPORARIORUM*

Les aleurodes sont de petits Hémiptères de type piqueur-suceur qui se nourrissent à la face inférieure des feuilles des plantes. Bien que ces prélèvements de sève causent de graves pertes économiques, c'est surtout la capacité à transmettre et propager des virus phytopathogènes qui représente leur plus grave impact sur les productions végétales. Au niveau mondial, en région tropicale et subtropicale, les aleurodes sont maintenant considérés comme des ravageurs majeurs, causant des centaines de millions de dollars de pertes.

En France, parmi les 1 200 espèces d'aleurodes connues de par le monde (Mound et Halsey, 1978), les deux espèces les plus dommageables

sont l'aleurode des serres, *Trialeurodes vaporariorum* et *Bemisia tabaci*. *Trialeurodes vaporariorum* était jusque dans les années 1980 quasiment la seule espèce rencontrée dans les serres maraîchères et florales au niveau français et même européen. Son impact économique au niveau des cultures n'a d'abord pas posé de problème majeur à la filière agricole, et des solutions biologiques ont permis de pallier les risques de pullulations de plus en plus importantes au cours des années 1970-1980. L'arrivée de l'espèce invasive *B. tabaci* à la fin des années 1980 a remis en cause ces avancées en matière de stratégies de lutte, car elle possède un potentiel de vecton de virus extrêmement plus dangereux que ceux transmis par *T. vaporariorum*.

Il faut donc bien comprendre que ces deux espèces, toutes deux d'origine tropicale et très proches d'un point de vue morphologique, n'ont pas du tout connu la même histoire d'installation en France, en raison de leurs caractéristiques biologiques et invasives et de la date de leur première introduction.

Installation des deux espèces, évolution de la lutte

Jusqu'à la fin des années 1980, *T. vaporariorum* seule espèce présente

Trialeurodes vaporariorum, d'abord considérée comme un ravageur secondaire dans les cultures protégées, est la seule espèce d'aleurode fréquemment rencontrée en Europe sous abri (serres verre et tunnels) et en plein champ. Cependant, à partir des années 1970, la généralisation de traitements préventifs, exclusivement de nature chimique, entraîne l'apparition de phénomènes de résistance chez cet insecte dans les pays de l'Europe du Nord, pour lesquels les stratégies de lutte sont uniquement axées sur une couverture chimique systématique (van Lenteren, 2000). Les régions méditerranéennes suivent rapidement cette même évolution, accentuée par la rapide augmentation des surfaces consacrées aux cultures sous abri.

Les pays du nord de l'Europe, les premiers touchés par le problème *T. vaporariorum*, comme la Grande-Bretagne ou les Pays-Bas, se tournent

alors vers de nouvelles stratégies de protection de leurs cultures protégées, en développant l'utilisation d'insectes auxiliaires (Hussey, 1985; van Lenteren, 2000). Un peu plus tard, à partir de 1980, cette nouvelle démarche de lutte intégrée contre *T. vaporariorum* se développe en France dans les productions légumières. Elle associe des actions préventives de prophylaxie, la pratique de certaines techniques culturales, l'utilisation sous forme d'apports réguliers tout au long de la culture d'auxiliaires tels que le parasitoïde *Encarsia formosa* (Hymenoptera, Aphelinidae) et plus tard le prédateur *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera, Miridae) avec la lutte chimique raisonnée, qui doit débiter dès la détection des premiers adultes. À titre d'exemple, on peut citer quelques chiffres qui montrent la forte progression des surfaces en lutte intégrée dans les cultures sous abri : 8 ha en 1980 contre 755 ha en 1992, dont 750 utilisaient *E. formosa* (Maisonneuve, 1993).

1988 : arrivée de *B. tabaci* en France

Bien que décrit pour la première fois en Europe (Grèce en 1889), l'aleurode *B. tabaci* serait originaire d'Inde (De Barro, 1995) ou d'Afrique du Sud-Est (Boykin *et al.*, 2007) et se serait dispersé sur tous les continents. C'est en Grèce qu'il a été décrit pour la première fois sur tabac en 1889. Il est signalé en Espagne dès les années 1940 (Gómez-Menor, 1943). Il était alors considéré comme un ravageur secondaire. À partir du milieu des années 1970, il a commencé à causer des dégâts importants sur cultures légumières et coton dans la partie orientale du Bassin méditerranéen (Turquie, Israël, Égypte) (Gerling, 1996). Au cours des années 1980, l'expansion de *B. tabaci* est facilitée par les échanges internationaux vers de nombreux autres pays et, à la fin de cette décennie, on peut signaler cette espèce dans la plupart des pays européens (en plein champ dans le sud, sous abri dans le nord) et dans tout le Bassin méditerranéen (Della Giustina *et al.*, 1989).

C'est pour cette raison que l'apparition en 1986 de dégâts spectaculaires en Floride, liés au nouveau biotype B, provoque de très fortes inquiétudes

dans tout le pourtour méditerranéen. En France, une enquête permet dès janvier 1988 au laboratoire de l'Inra de Versailles d'identifier *B. tabaci*, d'abord chez pratiquement tous les producteurs de poinsettia des Alpes-Maritimes visités, ensuite dans plusieurs départements à travers tout le pays dans des serres de poinsettia et d'hibiscus (Della Giustina *et al.*, 1989). Il semble que *B. tabaci* ait été introduit à partir d'Europe du Nord à cause des relations commerciales importantes en horticulture, probablement au moins trois ans auparavant selon les auteurs, qui soulignent également que cette espèce avait déjà été signalée en Provence en 1981 (Della Giustina *et al.*, 1989).

Prédominance de *T. vaporariorum* et installation progressive de *B. tabaci*

Les premiers symptômes d'argenture de la courgette (*squash silver leaf* ou SSL) détectés à l'automne 1990 sur une culture de courgette dans les Bouches-du-Rhône constituent le premier indice cité pour affirmer de manière certaine que le biotype B est alors présent dans le sud-est de la France (Villeveille et Lecoq, 1992). À cette époque et pendant toutes les années 1990, parallèlement à la dissémination du biotype B à travers le monde entier (Brown, 2007; Gerling, 1996), de gros efforts de recherche sont entrepris pour essayer de trouver des méthodes de caractérisation fiables permettant de distinguer les biotypes de *B. tabaci* (Brown, 2007; Brown *et al.*, 1995; Costa et Brown, 1991; Perring, 2001). La présence dès 1994 du biotype B sur des cultures maraîchères et florales de la Côte d'Azur est alors confirmée (Guirao *et al.*, 1997a; Guirao *et al.*, 1997b). Une prospection de *B. tabaci* conduite entre 1997 et 1999 sur 65 hôtes en plein champ montre que cette espèce est trouvée sporadiquement, en général sous serres chauffées, alors que *T. vaporariorum* reste l'espèce prédominante (Reynaud, 2000). Ces signalements ne posent pas de réels problèmes pour les producteurs français, mais ils constituent potentiellement une grave menace. À partir de 1997, *B. tabaci* devient l'organisme de quarantaine le plus fréquemment rencontré lors des inspections phytosanitaires à l'importation

parmi les 15 États membres de l'Union européenne (Bayart *et al.*, 2001). Par exemple, 300 lots de végétaux contaminés par *B. tabaci* et originaires de pays non européens sont refusés à l'importation en France en 1999, contre 130 les deux années précédentes (Bayart *et al.*, 2001). Il faut noter que les populations non européennes, au sens géographique du terme, de *B. tabaci* sont considérées comme organismes nuisibles de quarantaine, c'est-à-dire strictement interdites d'introduction et de dissémination dans les différents États membres. En 1999, une population du biotype C non-B de *B. tabaci* est détectée dans un champ sur des plants de tomate importés du sud de l'Espagne. C'est à cette occasion que sera d'ailleurs signalé le premier cas de TYLCV (voir ci-dessous) (Dalmon *et al.*, 1998). Guirao, Beitia et Cenis (1997a) avaient déjà démontré la présence en Espagne de deux biotypes différents, le biotype B et un biotype non-B qui sera par la suite appelé biotype Q et qui pourrait correspondre à l'espèce déjà décrite dans les années 1940 (Gómez-Menor, 1943).

En 2001, les populations de *B. tabaci* commencent à augmenter significativement dans le Roussillon (Pyrénées-Orientales) sur de nombreuses cultures légumières (60% des exploitations sont touchées), mais également en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (Paca). Cela provoque une mobilisation de l'ensemble de la filière (producteurs, organisations professionnelles, instituts de recherche et services associés) (Trottin-Caudal *et al.*, 2006). L'année suivante, les populations de *B. tabaci* restent assez faibles, mais il est désormais acquis que le biotype Q est maintenant installé en Roussillon (Bonato *et al.*, 2007). *Trialeurodes vaporariorum* reste le problème principal sur cultures protégées en France, comme d'ailleurs en Europe du Nord et centrale. La situation avec *B. tabaci* est plus alarmante dans le sud de l'Europe, où la présence des virus associés commence à s'étendre (voir ci-dessous). Par exemple, la Sicile connaît de très fortes pullulations sur melon; en Espagne, *B. tabaci* est l'espèce principale car *T. vaporariorum* ne pose des problèmes que sur les cultures d'hiver (ESNEW, 2003).

C'est en 2003, année très chaude, que de très fortes pullulations apparaissent en Roussillon et en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Les niveaux sont tels que toute la filière se sent menacée car des pertes énormes liées au problème du TYLCV sont enregistrées chez les producteurs. Depuis cette année-là, les niveaux de population de *B. tabaci* sont significativement plus faibles (source : SRPV-Languedoc-Roussillon). Elles se limitent en général à la fin du cycle cultural. Le biotype Q, installé en Roussillon, a maintenant supplanté le B dans tout le sud de la France (Dalmon *et al.*, 2008), comme c'est le cas en Espagne, probablement grâce à sa meilleure résistance aux insecticides et malgré un potentiel biotique plus faible (Moya *et al.*, 2001 ; Pascual, 2006).

Apparition de virus émergents

D'une manière générale, en matière d'espèces invasives, on peut rappeler que l'Organisation européenne de la protection des plantes (OEPP) classe les espèces dangereuses sur une liste appelée A1 si elles sont encore absentes de la zone européenne et méditerranéenne, sur une liste A2 si elles sont localement déjà présentes dans cette zone, avec recommandation aux États membres d'appliquer une régulation en tant qu'organismes de quarantaine (EPPO/CABI, 1997 ; <http://www.eppo.org/quarantine>). Malgré ces précautions, si un virus est introduit dans un pays, les seules possibilités d'éviter de graves dégâts consistent à encourager une surveillance minutieuse de la situation dans le pays et l'utilisation de mesures prophylactiques appropriées par les producteurs.

Avec l'augmentation d'épidémies virales dues à *B. tabaci* au cours des années 1980 dans certaines zones d'Europe et du Bassin méditerranéen (Credi *et al.*, 1989 ; Czosnek *et al.*, 1990 ; Fransen, 1994) et l'apparition en 1990 des premiers symptômes du *squash silver leaf* en France (Villevieille et Lecoq, 1992), les exigences de quarantaine pour éviter les transferts de plants contaminés d'un pays à un autre au sein de la zone Europe et Bassin méditerranéen s'amplifient. Cependant, ces mesures sont difficiles à appliquer en l'absence de méthodes de détection peu coûteuses, rapides et fiables, et parce que *B. tabaci* est déjà largement répandu.

Le cas du Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV)

Ce virus, classé sur la liste A2, est extrêmement néfaste sur tomate. En effet, la croissance des plantes est fortement perturbée, les feuilles restent de taille réduite et présentent un jaunissement et un enroulement en forme de cuillère.

Ce virus peut aussi infecter d'autres espèces cultivées : piment, haricot, tabac ou des mauvaises herbes (morelle noire, datura, mauve...), ce qui lui permet de subsister même lorsque la culture n'est pas en place. L'efficacité de sa transmission diffère selon les biotypes de *B. tabaci* (Brown *et al.*, 1995).

Les premiers foyers de TYLCV apparaissent en France au cours de l'été 1999 dans un champ de tomates du Gard. On pense que le virus est arrivé avec des plants portant une population de *B. tabaci* non-B et qui étaient importés du sud de l'Espagne (Dalmon *et al.*, 1998). Le TYLCV est également signalé en Paca ; des mesures d'éradication sont immédiatement appliquées. Durant le printemps et l'été 2000, une vaste enquête du Service de la protection des végétaux (SRPV) ne permet de détecter aucun virus ni dans les individus de *B. tabaci* échantillonnés, ni dans les plantes hôtes. Le TYLCV est alors considéré comme éradiqué (service d'information de l'OEPP, <http://www.eppo.org>). Cependant, le risque reste très important car une autre enquête montre que 50 % des fruits de tomate introduits en France à partir des pays méditerranéens sont infectés par ce virus et que, en conditions naturelles, sa transmission par des aleurodes sains piquant des tomates pourrait être possible (Delatte *et al.*, 2003). Par ailleurs à cette époque, on trouve ce virus à nos frontières. Les premiers cas de *B. tabaci* virulifères apparaissent en 2001. En juillet 2002, de nouveaux cas de TYLCV dans les Bouches-du-Rhône sont identifiés en serres de tomate, ils sont rapidement éradiqués. En revanche, dans les Pyrénées-Orientales de graves dégâts de TYLCV sont rapportés. Il faudra attendre 2003, l'année la plus noire pour la filière, pour que l'épidémie explose. Ainsi, sur les 112 ha prospectés dans ce département, environ

la moitié est contaminée et le quart doit être arraché totalement (source : SRPV-Languedoc-Roussillon). L'année 2003 reste jusqu'à ce jour la plus dommageable de toutes et marque le début d'une véritable crise phytosanitaire pour la filière tomate. En avril 2004 paraît une note nationale de préconisation TYLCV qui liste les mesures de prévention pour limiter les risques d'introduction et de dissémination de ce virus (et permet par la même occasion de se prémunir du ToCV et du TICV). Comme aucune méthode de lutte curative n'existe contre le virus, la stratégie consiste à éviter l'introduction de plants contaminés et de vecteurs dans la serre ou le tunnel (utilisation de filets «insect-proof», limitation et contrôle du personnel entrant), à détecter de manière précoce les foyers d'aleurodes (et à les détruire le cas échéant) ainsi que les plants présentant des symptômes du virus. Une confirmation par le SRPV de la présence du TYLCV entraîne la mise en place de la lutte obligatoire dans tout le secteur. Cependant, cette année-là, malgré des prospections extensives, le SRPV ne détecte aucun nouveau foyer, probablement à cause des pratiques prophylactiques et du faible niveau de populations du vecteur. L'année suivante, le TYLCV est trouvé à proximité des serres uniquement, sur adventices et repousses de tomate (selon le SRPV du Languedoc-Roussillon). En 2006, on peut noter une présence plus importante du TYLCV en fin de cycle cultural (plus d'un tiers est contaminé en Roussillon) alors qu'en 2007, les cas de TYLCV restent sporadiques (source : SRPV-Languedoc-Roussillon). Aujourd'hui, en 2010, il est clair que le TYLCV s'est définitivement installé dans le sud de la France (voir <http://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/BemisiaRisk/>).

Comment lutter aujourd'hui contre le risque lié aux aleurodes ?

Il est indéniable que l'apparition de *B. tabaci* en tant que ravageur a remis en cause le développement des stratégies de lutte intégrée qui s'étaient progressivement développées contre *T. vaporariorum* durant les années 1980, conduisant à un tassement de la lutte biologique au milieu

des années 1990 (Maisonneuve, 2002). En effet, on s'est vite rendu compte que la stricte application des stratégies habituellement utilisées contre *T. vaporariorum* ne suffisait pas toujours à contrôler les populations de *B. tabaci*. Par exemple, *E. formosa* donne des résultats décevants chez cette espèce. Tous les insecticides ne sont pas toujours homologués sur les 2 espèces d'aleurodes, ce qui complique les traitements et le risque de développement de résistance aux insecticides est bien plus élevé chez *B. tabaci*, en particulier chez le biotype Q.

Aujourd'hui, la situation dans les régions méridionales françaises est telle que plus de la moitié des surfaces en tomate et un tiers en concombre sont concernés par la Protection biologique et intégrée (PBI). Dans ce cas, la stratégie consiste toujours, comme dans les années 1990 avant l'arrivée de *B. tabaci*, à placer la prophylaxie au premier rang et à utiliser prioritairement des moyens biologiques, en réduisant au maximum les spécialités chimiques. Mais des évolutions notables sont à souligner. Ainsi, en matière de prophylaxie, la stricte utilisation de plants sains venant de la pépinière et la mise en place de filets «insect-proof» viennent maintenant compléter l'utilisation de panneaux jaunes englués, le désherbage et la désinfection de la serre. Des risques importants de développement de résistance aux insecticides existent toujours, en particulier chez le biotype Q de *B. tabaci*, mais de nouvelles classes d'insecticides développées récemment (nicotinoïdes et régulateurs de croissance) permettent de mieux combattre ces aleurodes (Palumbo *et al.*, 2001). Il reste néanmoins que les spécialités homologuées contre les aleurodes, déjà en nombre restreint, ne sont pas toujours compatibles avec l'emploi des auxiliaires insectes tels que *E. formosa* et *M. caliginosus*. Enfin, les avancées en matière de recherche sur les auxiliaires (Faria et Wraight, 2001; Gerling *et al.*, 2001; van Lenteren, 2000) permettent aujourd'hui de disposer d'une panoplie plus large d'agents de lutte (tabl. 39-1), avec notamment ceux du genre *Eretmocerus* et les champignons entomopathogènes Hyphomycètes. Les modalités d'application de tous ces agents sont également mieux définies.

Tableau 39-1 – Organismes utilisables en France en lutte biologique contre les aleurodes *Trialeurodes vaporariorum* et *Bemisia tabaci* (Gelman *et al.*, 2005; ACTA, 2008).

Espèce	Cible	Homologation en France ⁽¹⁾	Avantages/contraintes
Parasitoïde			
<i>Encarsia formosa</i>	Parasite L3 et L4 de TV Prédate L2 de TV	Toutes cultures légumières	Résultats décevants sur BT
<i>Eretmocerus mundus</i>	Parasite L2 et L3 Grande action de prédation	Nombreuses cultures légumières Non homologué sur TV	
<i>Eretmocerus eremicus</i>	Parasite L2 et L3 Prédate L1 et L2 des 2 espèces	Toutes cultures légumières et ornementales	Plus tolérant aux hautes températures et plus résistant aux insecticides que <i>Encarsia</i>
Prédateur			
<i>Macrolophus caliginosus</i>	Larves des 2 espèces	Toutes cultures légumières	À lâcher dès la pépinière Nécessite un nourrissage
<i>Amblyseius swirskii</i>	Larves des 2 espèces	Toutes cultures légumières et ornementales	Encore peu utilisé
<i>Chrysoperla lucasina</i>	Les 2 espèces	Toutes cultures fruitières, légumières et ornementales	Encore peu utilisé
<i>Delphastus pusillus</i>	Les 2 espèces	Toutes cultures légumières	Encore peu utilisé
<i>Frankliniella vespiformis</i>	Les 2 espèces	Agrumes, avocatier, cultures légumières et ornementales	Encore peu utilisé
Champignon			
<i>Lecanicillium</i> - (= <i>Verticillium</i>) <i>lecanii</i>	Larves des 2 espèces	Aubergine, fraisier, tomate, concombre et cultures florales	Pas sensibles aux traitements chimiques Sensibles aux contraintes environnementales
<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	Larves des 2 espèces	Concombre, tomate et cultures florales	Pas sensibles aux traitements chimiques Sensibles aux contraintes environnementales

(1) L'homologation porte à la fois sur *T. vaporariorum* (TV) et *B. tabaci* (BT), sauf lorsque cela est précisé.

L'application de la lutte biologique ne consiste pas à choisir l'un des produits dans la liste du tableau 39-1, comme on pourrait le faire avec un insecticide. Il est nécessaire de raisonner l'introduction du ou des auxiliaires à la fois en fonction de la cible, du niveau de la population d'aleurodes et de la saison. La plupart du temps, les producteurs combinent les différents agents. Par exemple, au printemps en zone méridionale, des lâchers inoculatifs de *E. formosa* et *E. eremicus* permettent une action immédiate de ces auxiliaires, car ils sont placés dans des conditions de température propices à leur développement. En été, seules les espèces d'*Eretmocerus*, moins

sensibles à la chaleur, pourront se développer correctement. L'association avec *M. caliginosus* viendra compléter leur action, mais il faudra pour cela avoir procédé en début de saison à des lâchers inoculatifs de ce prédateur qui présente une action lente (environ 4 mois). Il ne faut pas non plus oublier que plusieurs de ces prédateurs et parasitoïdes sont capables de baisser les niveaux de populations d'aleurodes grâce à la lutte biologique par conservation (Naranjo, 2001). Cela consiste à agir sur l'environnement afin de favoriser les ennemis naturels (aménagement de zones refuges par exemple) et de limiter les facteurs pouvant les défavoriser (pas

de désherbage des abords des serres, mais cette préconisation entre en conflit avec les exigences sanitaires pour se protéger des infections virales).

La lutte microbiologique avec des champignons pathogènes offre également une solution alternative très intéressante, car leur mode d'action transcutanée leur permet d'être efficaces contre les insectes piqueurs-suceurs que sont les aleurodes (l'infection ne nécessite pas l'ingestion comme c'est le cas pour les virus ou les bactéries). Comparativement aux prédateurs et parasitoïdes, ils sont cependant considérés comme plus sensibles aux conditions climatiques (Lacey *et al.*, 1996; Vidal et Fargues, 2007). Cependant, dans le cas des aleurodes, qui restent fixés à la face inférieure de la feuille, l'humidité du microclimat au niveau de la niche de l'aleurode, grâce à la transpiration foliaire, est supérieure à celle du climat de l'environnement (serre) (Boulard *et al.*, 2002), ce qui permet l'infection des aleurodes, même à des taux d'humidité dans la serre réputés comme défavorables au champignon (Vidal *et al.*, 2003).

Ces agents de lutte biologique (macro- et micro-organismes) peuvent être utilisés en France sur la plupart des productions, mais la lutte chimique reste pour quelques productions (laitue, arbres et arbustes d'ornement, tabac, plantes à parfum...) le seul moyen de lutte (ACTA, 2008). Par ailleurs, même lorsque la lutte biologique est possible (cultures légumières et ornementales), le recours aux traitements chimiques est encore largement pratiqué.

Évolution du risque en fonction des évolutions climatiques

Le risque représenté par les aleurodes, qu'il s'agisse de *T. vaporariorum* ou de *B. tabaci*, est nettement lié aux conditions climatiques de l'année. Si les températures sont élevées au printemps, elles favorisent les populations de *T. vaporariorum*, alors que de fortes températures estivales (et automnales) favorisent *B. tabaci* et donc *a priori* l'épidémie de TYLCV. On peut par exemple envisager qu'avec le changement climatique, une élévation de 2,2 °C du climat moyen

entraînerait une augmentation de 4 °C en mai sous serres méridionales (Fatnassi *et al.*, 2003). Pour *B. tabaci*, on pourrait alors passer de 3 à 4 générations par an et à des effectifs multipliés par 100 ou par 1 000 (Fargues *et al.*, 2004). Sans attendre cette situation, il est certain que dès maintenant les risques de pullulations d'aleurodes et d'épidémies virales sont accentués lors des années caniculaires.

Dans l'avenir, de nouvelles stratégies doivent être développées. L'approche systémique en fait partie. Elle intègre les composantes biotechniques, socio-économiques, réglementaires et organisationnelles pour aborder la problématique de la gestion des risques dans toute sa complexité. C'est le cas par exemple du projet BemisiaRisk², qui mobilise une communauté scientifique interactive et critique sur les aspects techniques, socio-économiques et organisationnels, mais aussi l'ensemble des partenaires en Recherche et Développement (partenaires des stations expérimentales et également organisations de producteurs) sur la question de solutions alternatives au tout chimique pour un développement durable des productions légumières. Le but est de construire et d'introduire une véritable « culture du risque » ; autrement dit, une culture de prévention, de vigilance et d'actions en adéquation avec le risque encouru dans le domaine phytosanitaire (incluant les phytovirus).

UN NOUVEAU RAVAGEUR DE MAÏS EN EUROPE : *DIABROTICA VIRGIFERA*

Histoire d'installation

La chrysomèle des racines du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera, Chrysomelidae) a été décrit par LeConte en 1867 sur *Cucurbita foetidissima* (Cucurbitaceae) dans le Kansas. Son origine est le continent sud-américain et c'est le principal ravageur du maïs en Amérique du Nord. Il a été introduit en Europe centrale

2. Gestion durable des crises phytosanitaires liées aux bioinvasions : cas emblématique du risque *Bemisia*-virus en cultures sous abri en zone méditerranéenne (Site Internet : <http://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/BemisiaRisk/>).

dans les années 1980 d'où il s'est étendu depuis. Il est présent dans l'Union européenne qui l'a classé ravageur de quarantaine.



Figure 39-6 – Adulte de la chrysomèle du maïs, *Diabrotica virgifera*, sur un épi de maïs (© J.-Y. Rasplus/Inra).

Cycle biologique

Le cycle de ce ravageur est monovoltin³. Les œufs ovoïdes (0,6 sur 0,4 mm) sont identifiables par une ornementation externe du chorion. Pondus dans le sol en été, ils y passent l'hiver et le début du printemps. Leur développement embryonnaire s'arrête (diapause) 11 à 13 jours à 20 °C après leur dépôt (Branson, 1976; Krysan, 1972). Si un gel intervient avant l'entrée en diapause, la survie est réduite. La levée de diapause intervient au milieu de l'hiver, 11 °C est le seuil de développement (Krysan, 1978; Krysan *et al.*, 1977; Wilde, 1971). Les durées du développement post-embryonnaire diffèrent selon les sexes.

Les larves allongées et cylindriques (13 mm au troisième et dernier stade) éclosent du mois de mai au mois de juin l'année suivant la ponte. C'est le stade qui a l'incidence majeure sur la plante. Le développement dure de 7 à 9 semaines en Amérique du Nord. Elles se nourrissent de racines dans le sol jusqu'au mois d'août. Leur développement est complet sur les racines de maïs, de Cucurbitacées et de quelques Graminées adventices. La survie larvaire dépend aussi de facteurs physico-chimiques du sol, de sa texture, de son humidité. La détérioration du système racinaire peut provoquer la verse des maïs et des pertes de rendement.

3. Les insectes ne présentent qu'une seule génération par an.

Les pupes sont à environ 23 cm dans le sol et la nymphose au champ dure de 6 à 13 jours.

Les adultes (4,2 à 6,8 mm) ont un dimorphisme sexuel. Les femelles ont des tubercules génitaux et un abdomen plus large que ceux des mâles. L'émergence a lieu en été et celle des mâles précède de quelques jours celle des femelles. Leur durée de vie varie entre 75 et 85 jours. La ponte débute une quinzaine de jours après l'émergence (Branson et Johnson, 1973). Du mois de juillet au mois d'octobre, les femelles pondent dans le sol. Chaque femelle pond un millier d'œufs au cours de sa vie.

Diabrotica virgifera virgifera et les plantes

L'installation d'un ravageur en milieu agricole est en partie liée à son écologie nutritionnelle et reproductrice. En cultures de maïs, l'émergence des adultes de *D. v. virgifera* est conditionnée par les dates de semis, la précocité des variétés, les écarts entre plantes et rangs, et la présence de plantes adventices (Bergman et Turpin, 1984; Boetel *et al.*, 2003; Ellsbury *et al.*, 2005; Musick *et al.*, 1980; Nowatzki *et al.*, 2002). Ils sont polyphages, s'alimentent de feuille, de pollen et de soie de l'épi (fig. 39-6) (Chiang, 1973; Ludwig et Hill, 1975). La prise de nourriture des adultes sur les soies du maïs affecte peu ses rendements. Lorsque le maïs devient moins attractif, les adultes se nourrissent de pollens ou de fleurs d'autres cultures et de plantes adventices qui sont à l'intérieur ou à l'extérieur du champ (Mooser et Hibbard, 2005). En comparaison avec les femelles, la nourriture des mâles est plus diversifiée (Ludwig et Hill, 1975) et leurs déplacements semblent moins orientés par le maïs à différents stades de développement (Lance *et al.*, 1989; Naranjo, 1991; Naranjo, 1994). La plante de ponte est très majoritairement le maïs. Dans certains cas (voir plus loin), les femelles migrent après l'accouplement et pondent en dehors du maïs.

Des kairomones agissent sur le comportement des adultes en les attirant à distance. C'est le cas de l'indole et estragole (Andersen et Metcalf, 1986), des mélanges TIC. (1.2.4-triméthoxybenzène, indole, trans-cinnaldéhyde) (Metcalf

et Lampman, 1989) et VIP. (vératrole, indole, phénylacétaldéhyde, transanéthole) (Lampman et Metcalf, 1987) et de la bêta-ionone extraite du maïs (Lampman et Metcalf, 1988; Metcalf et Lampman, 1989).

D'autres agissent au contact de la plante. Les cucurbitacines, composés triterpénoïdes tétracycliques oxygénés, sont présentes en grande quantité chez les Cucurbitacées (plante hôtes originaires de *Diabrotica* spp.) et en moindre quantité chez d'autres familles telles que Begoniacées, Brassicacées, Datiscées, Violoflorées et quelques espèces d'Euphorbiacées et Scrophulariacées (Metcalf et Lampman, 1989). Elles agissent comme « arrestants » et phagostimulants. Elles sont utilisées dans des pièges pour estimer la population d'un champ sans attirer les adultes de l'extérieur ou associées à un insecticide. Les acides aminés GABA (Acide Gamma-Amino-Butyrique), la glycine, l'alanine et la proline sont des agonistes de ces composés. Ces derniers, comme le saccharose, le fructose et des lipides triglycérides (phosphatidylcholine, phosphatidyléthanolamines), des acides gras libres, acides phosphatiques, sont des phagostimulants (Derr *et al.*, 1964). Ils agissent aussi par leur richesse énergétique sur la longévité, dispersion et fécondité. D'autres substances de plantes permettent à l'adulte de les éviter. C'est le cas de sesquiterpènes lactones de jeunes feuilles et tissus floraux du tournesol (Chou et Mullin, 1993) et d'alkaloïdes isoquinolines des fleurs de Papaveracées, Fumariacées, Ranunculacées et de Berberidacées (Chyb *et al.*, 1995).

Les larves doivent se nourrir à l'endroit où les femelles ont déposé leurs œufs l'année précédente. Elles sont oligophages et ne peuvent identifier à distance leur hôte. Ce qui signifierait que leur régime serait apparu récemment (Branson, 1982). Les racines de plantules de maïs émettent des sucres solubles qui combinés à des acides gras sont des phagostimulants des larves néonates (Bernklau et Bjostad, 2008). Le MBOA (6 Methoxy-2-BenzOAzolinone) est un acide hydroxamique présent chez le maïs et quelques Graminées, qui agit en conjugaison avec le dioxyde de carbone pour orienter les larves

vers les racines (Bjostad et Hibbard, 1992). Les racines d'avoine émettent des substances déterrentes (Branson et Ortman, 1969) et celles du sorgho de l'acide hydrocyanique toxique pour les larves (Branson *et al.*, 1969; Breitenbach *et al.*, 2005). Quarante-quatre Graminées sauvages permettent une survie larvaire d'une dizaine de jours en laboratoire (Branson et Ortman, 1967; Branson et Ortman, 1970; Chege *et al.*, 2005; Clark et Hibbard, 2004; Moeser et Vidal, 2004; Oyediran *et al.*, 2004, 2005). Un développement complet jusqu'au stade adulte est possible sur *Setaria* spp. (Poaceae) (Breitenbach *et al.*, 2005). Les plantes adventices ont un rôle dans le maintien des populations dans l'environnement agricole. En 2003, Storer confirme l'importance des agrosystèmes et terres non agricoles comme facteurs de dispersion de *D. v. virgifera*.

Les monocultures de maïs favorisent de fortes densités de l'insecte qui sont évaluées aux États-Unis à 15 millions d'œufs par hectare à l'automne et entre 0,7 à 2 millions d'adultes l'année suivante (Hill et Mayo, 1980; Onstad *et al.*, 2001). La mobilité des femelles et leur potentiel reproducteur permettent très rapidement à l'insecte de recoloniser des zones où les populations ont été réduites par des méthodes de lutttes (Godfrey et Turpin, 1983).

Apparition d'un « variant » dans la rotation du maïs avec le soja

La lutte contre *D. v. virgifera* a été orientée vers des traitements insecticides larvicides plutôt que contre les adultes présents en grand nombre sur une longue durée (4 mois). L'insecte est devenu ainsi résistant au cyclodiène puis aux carbamates. Ces résistances et la préférence marquée de l'insecte envers le maïs pour pondre et se nourrir au stade larvaire ont orienté la protection du maïs vers la méthode des rotations à partir des années 1970.

En 1995 dans l'État du Midwest, aux États-Unis, plus de 80 % de la rotation du maïs était associée au soja génétiquement transformé Roundup-Ready®. Ce système de rotation a été mis en échec : un foyer a été découvert en 1986

près de Piper City dans le comté de Ford (Illinois). Après plusieurs hypothèses réfutées, il est admis actuellement qu'une population d'un «variant» de cet insecte s'est adaptée à la rotation maïs/soja. Moins d'une semaine après leur accouplement, les femelles sortent du champ d'où elles ont émergé. Elles s'alimentent et pondent alternativement sur les deux cultures. Ces femelles peuvent également pondre dans la luzerne, les chaumes d'avoine et de blé d'hiver en rotation double avec le soja ou sans rotation (Rondon et Gray, 2004; Schroeder *et al.*, 2005). Les fréquences de déplacement entre cultures sont plus importantes entre maïs et blé qu'entre maïs et soja. Ce qui pourrait expliquer qu'il y ait moins de pontes dans le blé que dans le soja, les dépenses d'énergie étant plus fortes dans la rotation maïs-blé (Spencer *et al.*, 2005; Spencer *et al.*, 2003). O'Neal *et al.* (2002; 2004) observent que le vieillissement du maïs oriente les femelles du «variant» vers le soja plus jeune. Mabry *et al.* en 2004 montrent que le soja n'a aucun rôle dans ce changement. Rondon et Gray en 2003 constatent que l'attraction du maïs pour les femelles présentes dans le soja n'est pas modifiée. Ce serait le stade phénologique des cultures qui expliquerait la répartition des pontes dans le temps sur ces deux cultures. Pierce et Gray (2006a; 2006b) conçoivent ce changement comme une adaptation génétique à une pression sélective forte exercée pendant des décennies de rotations maïs/soja. Cela est conforté par un modèle d'adaptation liée à un allèle récessif (Onstad *et al.*, 2001). Miller *et al.* (2006) en examinant 8 loci de microsatellites n'ont pu caractériser nettement le «variant».

Progression de l'insecte aux États-Unis et en Europe

La dispersion du ravageur se fait de façon active par les vols des adultes, et en particulier de jeunes femelles gravides. Elle s'effectue aussi passivement par l'homme et par des voies naturelles, les rivières, les vallées et les courants aériens. La progression à partir du Mexique de *D. v. virgifera* dans la «Corn Belt» est associée au maïs puis à sa monoculture rendue possible par

l'utilisation d'insecticides du sol et de systèmes d'irrigation. La vitesse d'expansion, mesurée par les dégâts observés dans le maïs, a varié de 20 à 200 km par an selon l'année, les régions et les directions. La résistance au cyclodiène a été associée à une plus grande agressivité vis-à-vis du maïs et à une accélération de la progression du ravageur à 193 km par an en moyenne dans les années 1960 contre 20 auparavant (Metcalf, 1983). Les jeunes femelles gravides fondatrices sont capables de parcourir de longues distances avant de pondre (Chiang, 1973; Chiang et Flaskerud, 1969; Coats *et al.*, 1986; Isard *et al.*, 2004; Naranjo, 1990b, 1991). La durée rapportée de vol continu de femelles accouplées, âgées de moins de 6 jours, peut varier de 150 minutes à 4 heures. Ce qui correspond à des distances de 24 km en un seul vol ou 39,4 km en plusieurs vols sur 24 heures (Coats *et al.*, 1986; Naranjo, 1990a). Les vents violents, la diversité du paysage et des cultures augmentent les déplacements (Onstad *et al.*, 2001). Les larves dans un champ de maïs se déplacent entre plantes du même rang ou de rangs voisins. Des larves à l'adulte, les distances parcourues ont été estimées entre 61 cm et 1 m (Branson, 1986; Short et Luedtke, 1970; Suttle *et al.*, 1967).

En ce qui concerne le «variant», sa progression à partir du foyer, mesurée par l'échec de la rotation, est en moyenne de 10 à 30 km par an, elle varie avec l'année, la direction et semble ralentie par une diversité du paysage (Levine *et al.*, 2002). Les femelles sont les fondatrices, les mâles se déplacent de 15 à 20 m dans une saison selon la présence de femelles, leur état de copulation et la nourriture disponible (Spencer *et al.*, 2003).

L'étude de microsatellites montre qu'il y a eu en Europe cinq voies d'introductions transcontinentales provenant de la côte Est de la «Corn Belt» des États-Unis et de quatre migrations intracontinentales. Tous les insectes sont résistants au cyclodiène et à l'aldrine. Aucun critère n'a permis de définir s'il s'agit du «variant» (Miller *et al.*, 2006). Il a été estimé par l'étude de 7 loci de microsatellites qu'il y a eu au moins 3, 5 et 6 femelles à l'origine des introductions des populations respectivement présentes en

Europe centrale, dans le Piedmont (Italie) et en France dans la région de Roissy (Miller *et al.*, 2005). En Europe centrale, le foyer a été observé en 1992 en Serbie près de l'aéroport de Belgrade. Les dégâts du ravageur repérés à cette date sont la conséquence d'une introduction 6 à 8 ans auparavant. La progression a été suivie systématiquement aux fronts d'avancée de ce foyer par piégeage à phéromones sexuelles (Kiss *et al.*, 2005). Elle a été concentrique de 40 km (15 à 80 km) en moyenne par an selon les années et les directions. Dans l'Union européenne, la surveillance par les mêmes pièges est concentrée aux aéroports et grandes voies de communication. Plusieurs foyers ont été repérés et soumis aux règles de l'éradication des organismes de quarantaine. L'Europe centrale et le nord de l'Italie ont de fortes populations que l'on ne peut plus éradiquer. Les surfaces de maïs en monocultures, les semis précoces denses, l'irrigation des cultures, la forte fertilisation azotée contribuent à la multiplication rapide du ravageur. S'y ajoutent les facteurs climatiques favorables à l'insecte dans toute l'Europe, mis à part la péninsule Ibérique.

Perspectives de contrôle des populations de la chrysomèle

Diabrotica v. virgifera montre des capacités d'adaptation élevées et rapides (climat, insecticide, plante hôte, toxine). Pour retarder l'apparition d'une résistance, il faut éviter d'exercer une pression sélective forte sur le ravageur par l'utilisation d'une seule méthode de lutte. Il semble nécessaire de privilégier un mode de protection des cultures qui intègre plusieurs systèmes.

Actuellement, dans la région du Midwest aux États-Unis où est concentrée la culture du maïs, 90 % des traitements contre *D. v. virgifera* sont dirigés contre les larves. Des maïs génétiquement modifiés (OGM) par une toxine de *Bacillus thuringiensis* Cry3Bb1 sont cultivés depuis 2003. Ce maïs a une action moyenne sur la survie larvaire, qui varie de 17 % à 62 %. Le développement est plus lent, les émergences des adultes sont retardées, le sex-ratio favorise les femelles (Becker, 2006). Des zones refuges

de maïs isogéniques sont cultivées à proximité des OGM pour retarder l'apparition de résistance de l'insecte à la toxine. Celle-ci est observée en laboratoire après trois générations de larves et six d'adultes (Meihls *et al.*, 2008). En 2009, dans l'Iowa, des dégâts importants sont observés en champs sur maïs OGM Cry3Bb1 cultivé au moins depuis trois années consécutives. Des prélèvements et tests de survie sur différents hybrides de maïs ont montré qu'une résistance de populations s'est développée dont l'intensité est corrélée aux nombres d'années de culture de l'OGM (Gassmann *et al.*, 2011). La rapidité d'apparition de la résistance peut être expliquée par la faible dose de toxine dans cet OGM, son caractère récessif et l'insuffisance de zones refuges non OGM. L'utilisation unique de ce moyen de lutte risque d'accélérer l'extension de populations résistantes de ce coléoptère à la toxine Cry3Bb1.

Des recherches sont entreprises dans diverses directions pour définir de nouvelles méthodes de protection durable du maïs. En Europe, la recherche de méthodes biologiques pour réduire l'utilisation d'insecticides s'est avérée prometteuse. Une tachinaire, *Celatoria compressa* (Diptera, Tachinidae), du pays d'origine de *Diabrotica* spp. et parasite des adultes est en cours d'étude. Des nématodes entomopathogènes, *Steinernema feltiae* (Steinernematidae), *Heterorhabditis bacteriophora* et *H. megidis* (Heterorhabditidae), sont attirés par des terpènes émis par la plante lorsqu'elle est attaquée par les larves du ravageur (Rasmann *et al.*, 2005). Ils permettent en champ de réduire les populations de larves (Toepfer *et al.*, 2008). L'introduction de nouvelles lignées exotiques du maïs dans les hybridations et l'analyse des QTL devraient permettre d'améliorer les hybrides (Bohn et Davis, 2006). Tous les systèmes de rotations européens devraient repousser à 15 ans l'apparition d'une résistance si celle-ci est liée à un allèle récessif (Onstad *et al.*, 2003). La meilleure option serait une rotation sur 3 ans, par exemple maïs, soja et blé. Le choix des cultures est lié au pays, à la région et aux contraintes socio-économiques. En Hongrie, l'insecte préfère pondre dans le maïs, mais peut

pondre dans les chaumes de blé d'hiver ou dans la luzerne (Kiss *et al.*, 2005). Pour adopter les systèmes de rotation aux effets les plus durables, il faut connaître les mécanismes de sélection du site de ponte chez cet insecte, l'influence du paysage sur ce choix et définir le «variant». Ce sont les points clés de la réussite pour limiter son avancée et l'accroissement des populations. L'augmentation des surfaces de cultures pour la production de bio-diesel ou bio-éthanol change le paysage agro-écologique. *Miscanthus*, parmi celles sélectionnées par les États-Unis et l'Europe, peut avoir des conséquences sur les populations de *D. v. virgifera*. Des études récentes montrent que les femelles pondent dans cette culture et que les larves peuvent faire un développement complet sur ses racines. Se pose alors la question de la fonction de réservoir ou de plante refuge du ravageur que pourrait prendre cette culture (Spencer et Raghu, 2009).

Dans l'Union européenne, *D. v. virgifera* est un ravageur de quarantaine (liste A2). Les mesures d'éradication et de limitation de sa progression (définies par la FAO, Rome, 1999) sont obligatoires et à prendre dès sa détection. La méthode de surveillance est déterminante dans la protection des territoires. Celle-ci est basée sur la détection des adultes mâles piégés par des phéromones sexuelles. Les pièges utilisés sont attractifs dans un rayon de 10 m. À partir du point de capture, trois zones sont délimitées qui constituent des périmètres de protection dont la sévérité diminue avec la distance au foyer : des zones «focus», de sécurité et tampon forment successivement des cercles d'un rayon de 5, 10 et 40 km. La difficulté dans la détection de la présence de cet insecte est due à la multiplicité des modes d'introduction ainsi qu'à la diversité des paysages agricoles et des méthodes culturales. De plus, comme nous l'avons rapporté, les femelles gravides peuvent réaliser de très longs vols et coloniser des zones éloignées des foyers détectés selon des paramètres difficiles à estimer. De la réussite de cette surveillance et des méthodes culturales et de protection appliquées dans l'Union européenne va dépendre l'installation de ce redoutable ravageur.

LE VER BLANC DE LA CANNE À SUCRE À LA RÉUNION

Origine géographique, mode d'introduction et extension dans l'île

Le ver blanc *Hoplochelus marginalis* (Coleoptera, Melolonthidae) est un insecte endémique de Madagascar. Il y a été décrit en 1889 par l'entomologiste belge Fairmaire sous le nom d'*Empecta marginalis* (Dewailly, 1950). Nos informations convergent vers l'hypothèse d'une introduction accidentelle lors de l'arrivée à la Réunion de Français quittant Madagascar entre juin et août 1973, à la suite de problèmes politiques temporaires. Lors du pont aérien (9 Nord-atlas et 2 Transall) qui a convoyé les biens des personnes concernées, on a noté rétrospectivement la présence de bacs à fleurs contenant de la terre, lieu de vie de tous les stades de développement de ce type d'insecte. Ce genre de localisation a été fréquemment retrouvé à la Réunion par la suite. Les migrants ont été établis dans la région où s'est déclaré le nouveau ravageur. En juin 1981, les planteurs des hauts de la Possession (nord-ouest de l'île) signalent sa présence dans des parcelles très endommagées de canne à sucre, sa plante hôte d'élection. L'enquête, réalisée par observation aérienne des champs plus ou moins desséchés, a montré que ce nouveau bio-concurrent s'était déjà répandu sur 4 000 ha, dont 150 à replanter. Il fut découvert au 3^e stade larvaire, et les échantillons envoyés ne donnèrent lieu à aucune réponse positive (France métropolitaine, Angleterre, île Maurice, Afrique du Sud, Taïwan). Il fallut attendre août pour obtenir les premières éclosions d'adultes, accélérées en laboratoire. Les trois muséums contactés par la suite (Musée royal de l'Afrique centrale, 1^{er} octobre 1981 [J. Decelles], Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 19 octobre 1981 [C. Girard], British Museum, 21 octobre [J. Marshall]) parvinrent à la même identification.

En 1995, l'île sera déclarée officiellement envahie, après que les deux fronts d'extension se sont rejoints, selon une progression moyenne de 3 à 5 km/an.

Organisation de la lutte et conséquences économiques et sociales de l'introduction

Dès qu'elle fut connue, cette introduction fit l'effet d'une bombe, et un groupe de travail regroupant toutes les forces vives de l'île (pouvoirs publics, organisations professionnelles agricoles, organismes de recherche et développement) fut institué afin de coordonner les financements et les actions de lutte. Il était présidé par diverses instances, dont le Service de la protection des végétaux, et les tâches furent réparties. La recherche (Cirad et Université) était chargée de mieux connaître la biologie de l'insecte et d'étudier la mise en œuvre de la lutte biologique, tandis que la Fédération départementale des groupements de défense contre les organismes nuisibles (FDGDON) se consacrait à la détermination des zones infestées et à leur progression ainsi qu'à la lutte chimique.

Les conséquences de cette introduction furent diverses. Le seuil économique pour 80 % des plantations de canne à sucre fut de 3 à 5 vers blancs/souche en zone sèche. Une évaluation des pertes sur cette culture (base de l'aménagement du territoire et qui représentait 60 à 80 % des exportations) lors de la forte infestation de la zone ouest (1985-1990) indiqua une réduction moyenne de 10 à 15 % de la production. Mais celle-ci était inégalement répartie, et certaines plantations furent complètement détruites. Cette contrainte majeure eut cependant des conséquences positives, bien que coûteuses en subventions, sur la modernisation de la structure foncière (départ à la retraite des planteurs âgés, remembrement des surfaces) et variétale (replantations avec des variétés plus productives).

Caractéristiques biologiques et types de dégâts

Cet insecte n'a apparemment jamais été signalé comme nuisible aux cultures malgaches (Appert, 1967; Brenière et Dubois, 1965). L'étude bio-écologique ne montra pas de points exploitables pour la lutte : cycle biologique de 1 an, rythmé par la saison des pluies commençant en novembre-

décembre, dégâts principaux dus aux larves L3 de mars à juin-juillet, nymphose de septembre à mi-octobre (fig. 39-7).

Les adultes ne consomment pratiquement pas de feuillage et ne se regroupent pas. Les premiers accouplements ont lieu dès les premières pluies. Ils durent environ 5 à 8 minutes. Immédiatement après la séparation des adultes, la femelle tombe au sol et s'y enfouit à faible profondeur, pendant 2/3 de son potentiel de ponte en 15 jours. Un 2^e accouplement aura lieu après une courte période alimentaire, le reste des œufs étant alors déposé (environ 50 à 60 œufs/femelle). À la température du sol (23/25 °C), l'éclosion demande 12 à 15 jours après que l'œuf ait adsorbé de l'eau indispensable à son développement. Les 2 premiers stades L1 et L2 durent respectivement 3 semaines-1 mois et 1 mois-1,5 mois. C'est la larve de 3^e stade qui, plus mobile, se regroupe progressivement sous la souche, coupant activement les racines des plantes pendant une période de 3 mois. Elle n'en consomme cependant qu'une partie. À partir de juin, la larve va perdre du poids (entre 25 et 40 %) avant d'effectuer sa nymphose à l'intérieur d'une coque terreuse, entre 15 et 35 cm de profondeur. Trois semaines plus tard, l'adulte apparaît. Les premières pluies lui permettront de se mouvoir dans le sol. Les vols ont lieu le soir, le début étant déclenché lorsque la luminosité est de quelques lux et les silhouettes des végétaux encore perceptibles. Le retour au sol a lieu avant le lever du soleil.

Espèce polyphage, *H. marginalis* attaque la plupart des plantes cultivées, alimentaires (cultures maraîchères, maïs, riz, arachide...), industrielles (canne à sucre, géranium...) ou espaces verts (gazons, prairies), sauf les solanacées (tomate, tabac...). Il s'ensuit un dessèchement plus ou moins complet de la plante attaquée, semblable à un stress hydrique. Une souche de canne, qui nécessite normalement des forces de plusieurs centaines de kg pour être arrachée, s'enlève facilement à la main.

Les attaques s'observent souvent sous forme de taches. Durant la coupe, les boutures disparaissent facilement, ce qui entraîne des zones de

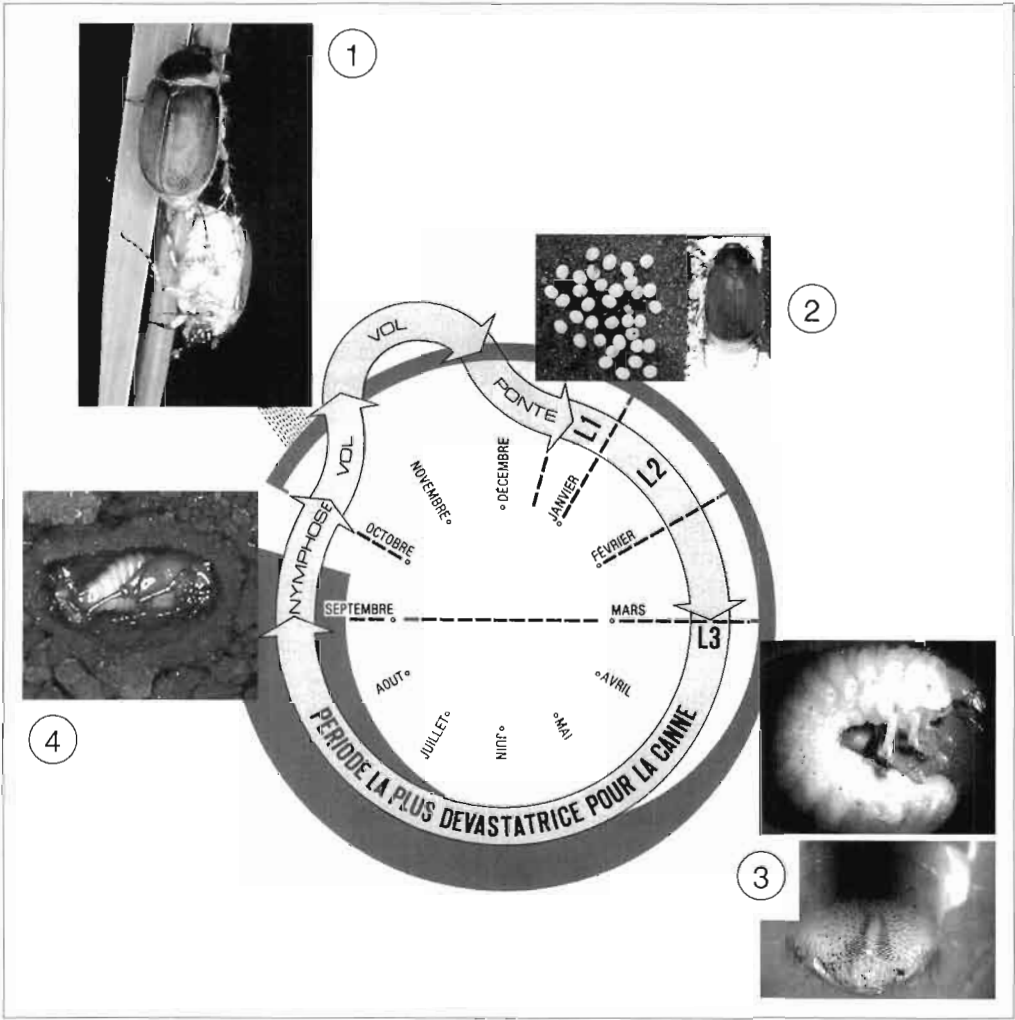


Figure 39-7 – Le cycle du ver blanc (© B. Vercambre).

1 : l'accouplement a lieu durant la période de vol; 2 : une femelle accompagnée de son potentiel de ponte moyen; 3 : une L3 avec son raster typique (ensemble de poils de l'extrémité ventrale, caractéristiques d'une espèce); 4 : la nymphe dans sa coque terreuse.

non-repousse, des chutes de rendement et une obligation de replantation très coûteuse (dès 3 ou 4 ans au lieu de 7 à 10 ans en conditions normales) s'ajoutant aux pertes directes.

Techniques de lutte

La première méthode de lutte proposée fut chimique (lindane, puis chlorpyrifos-éthyl sous la forme d'un produit australien [Suxon®], dont les granules, d'une dimension de 2 mm,

étaient composés d'une résine thermoplastique de polymère, microporeuse, contenant 14% de matière active). Appliqué à raison de 28 kg PC/ha dans le sillon lors de la replantation, l'insecticide était libéré progressivement durant trois ans (Basso-Bert, 1988).

La lutte biologique se mit progressivement en place. Plus de 5 000 larves furent envoyées dès mars 1982 à la station Inra de la Minière, près de Versailles, pour détection éventuelle

d'organismes utiles. Cette quarantaine n'a pas révélé un taux conséquent de germes, ce qui a conduit P. Ferron à émettre un argument supplémentaire prouvant une acclimatation récente du ver blanc. Par la suite, trente-neuf organismes furent étudiés en laboratoire et/ou sur le terrain, dont six furent introduits. Ces organismes étaient soit obtenus de laboratoires étrangers, soit trouvés sur le terrain lors de missions dans les îles voisines (4 à Maurice, 5 à Madagascar). Ils concernent quatre espèces de Scolies ou guêpes fouisseuses (en provenance de Maurice et Madagascar) et 2 entomopathogènes (genres *Metarhizium* [Clavicipitaceae] et *Beauveria* [Cordycipitaceae] d'origine malgache). En 1988, il a fallu néanmoins s'opposer à des demandes incitant à introduire un crapaud, *Bufo marinus* (Bufonidae), dont on connaît les conséquences désastreuses en Australie (Sabath *et al.*, 1981).

Seuls les deux germes infectieux se sont adaptés lors d'opérations communes Cirad/Inra. Après des résultats encourageants mais insuffisants, le *Metarhizium* fut remplacé par le 2^e champignon découvert en 1987 sur les Hauts Plateaux malgaches sur des larves de *H. marginalis* locaux. Purifié en laboratoire (souche Bt 96), expérimenté sous forme de plusieurs essais comparant des traitements mixtes (*Beauveria* + chlorpyrifos) ou des formulations (riz sporisé ou granulés d'argile industriels portant les spores infectieuses du champignon), les résultats furent remarquables. En trois ans, le taux de larves mycosées durant la campagne agricole est passé de 20 % à 80 %, ce niveau restant stable les années suivantes; de plus, *via* le transport par les adultes, la mycose s'est étendue aux parcelles témoins, ramenant les populations de vers blancs en dessous du seuil de nuisibilité sur l'ensemble des essais. Les études de laboratoire (faible dose létale 50 %) et de terrain (présence d'hyphasmata, cordons mycéliens épais et longs de plusieurs centimètres, producteurs de «pépites» [amas de spores]) (Callot *et al.*, 1996; fig. 39-8) ont montré les aptitudes étonnantes du champignon à coloniser le sol. Après que l'homologation fut obtenue en 1993, une usine fabriquant le Betel® granulé (potentiel : 2,8 t/semaine) fut installée à la Réunion en juin 1997, prenant

le relais d'une unité artisanale utilisant le riz comme support, mise en place dès 1989 (3 t/an). Un arrêté préfectoral de lutte obligatoire avait été pris en août 1989 et une application conjuguée à base de chlorpyrifos (8 kg PC/ha) + *Beauveria* (25 à 40 kg de granulés contenant 2 107 spores/g matière sèche) devait être obligatoirement appliquée à chaque replantation. La FDGDON a mené une action complémentaire auprès des particuliers en fournissant gratuitement des doses de grains de riz portant une culture du champignon.

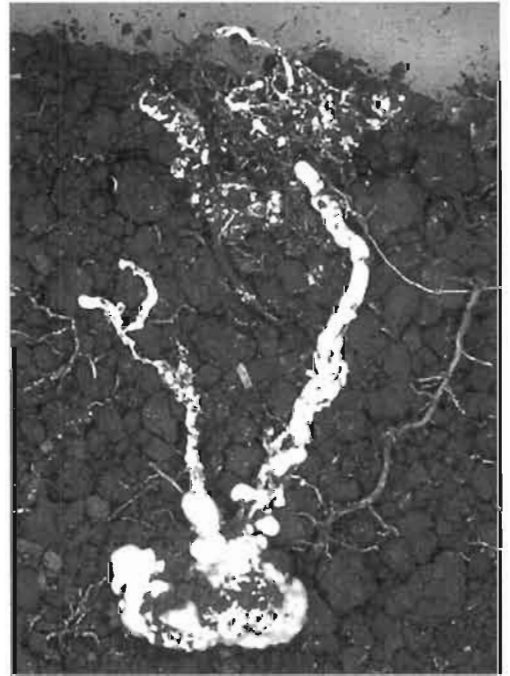


Figure 39-8 – Ver blanc mycosé par le champignon *beauveria*, avec développement d'hyphasmata (© B. Vercambre).

À partir de 2001, le groupe de travail sur le ver blanc lança une étude sur la durabilité de la lutte en cas d'arrêt des traitements, arrêt demandé par certains planteurs considérant que les vers blancs ne constituaient plus une menace. Trois enquêtes annuelles menées en juin-août (2001, 2002 et 2004) ont effectivement montré une baisse régulière du nombre de vers blancs/souche et, en 2004, aucune des 450 parcelles sondées ne présentait de dégâts. Mais en 2006, une exploitation importante dans la région de Saint-Pierre

a dû replanter une vingtaine d'hectares. Une étude est menée depuis 2004 afin de mettre au point une technique moléculaire permettant de mesurer la présence du champignon dans les sols naturels. Si on peut vérifier régulièrement que ce niveau est à même de contrôler le ver blanc, la partie sera définitivement gagnée dans la mesure où le champignon est capable de subsister sur la matière organique sans nouvel apport.

Conclusion

Les situations de crise génèrent souvent des introductions intempestives à la suite d'une baisse de la vigilance ou d'une non-application des principes de base en matière phytosanitaire. Plusieurs cas d'introduction historique de ver blanc ont eu lieu dans le monde cannier – *Phyllophaga smithi* (Coleoptera, Scarabaeidae) à Maurice, venant de la Barbade, vers 1910, *Adoretus orientalis* (Coleoptera, Scarabaeidae), venant du Japon, vers 1908 à Hawaï – et il apparaît qu'une rémission naturelle s'est produite une trentaine d'années après leur introduction (Vercambre *et al.*, 1988). Il semble qu'à la Réunion, il en aurait été de même, après l'observation à un taux élevé de larves portant des anomalies morphologiques (pattes déformées ou manquantes, raster déformé, taches noires sous-cuticulaires) et le fait que le potentiel de ponte des femelles actuelles (2005) a baissé d'au moins 20 % si l'on compare à celui trouvé peu de temps après l'introduction de cette espèce (1984). Une étude comparée sur la génétique des individus malgaches et réunionnais serait d'un grand intérêt. Mais l'action de lutte biologique a permis de maîtriser de manière rapide et durable ce nouveau ravageur.

LE FOREUR PONCTUÉ *CHILO SACCHARIPHAGUS* À LA RÉUNION

Contexte et problématique

Les Lépidoptères foreurs de tige représentent un groupe de ravageurs d'importance économique mondiale qui touche l'ensemble des Graminées cultivées (la canne à sucre, le maïs, le riz, le sorgho, ou encore le mil), dont les produits sont considérés comme des denrées alimentaires de base.

La plupart des pays producteurs de sucre de canne sont confrontés aux dégâts de foreurs. Parmi les espèces tropicales qui sévissent sur cette culture, on peut citer deux pyrales bien connues : *Eldana saccharina* (Lepidoptera, Pyralidae) (continent africain) et *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera, Pyralidae) (continent américain). Pour lutter contre ces ravageurs, certains pays ont développé, au travers de leurs institutions de recherche ou de leurs industries sucrières, de véritables programmes de lutte intégrée basée principalement sur la lutte biologique et la résistance variétale.

L'enjeu économique est important. À titre d'exemple, en 2006-2007, la production mondiale de sucre de canne est estimée à 124,4 millions de tonnes (source FO Licht, 2007) et elle va encore s'accroître dans les années à venir en raison de fortes demandes en bioénergies (bioéthanol). À la Réunion, petite île française, la production est d'environ 200 000 tonnes de sucre, en légère régression depuis dix ans. Parmi les facteurs biotiques qui entravent la productivité, deux ravageurs, le ver blanc *Hoplochelus marginalis* (Coleoptera, Melolonthinae) et le foreur ponctué *Chilo sacchariphagus* (Lepidoptera, Crambidae), mobilisent actuellement les acteurs de la filière canne à sucre. Le premier, introduit au début des années 1970 et contre lequel la lutte s'est organisée depuis quinze ans, est en passe d'être contrôlé. Le deuxième, introduit au siècle dernier, et qui est en pleine recrudescence actuellement, pourrait être jugulé par une lutte biologique basée sur des lâchers de trichogrammes. Dans la région occidentale de l'océan Indien, l'essentiel des travaux menés sur cet insecte a été effectué durant la période 1950 à 1970, au sein de trois instituts : l'Iram à Madagascar (aujourd'hui disparu), le « Mauritius Sugar Industry Research Institute » (MSIRI) à Maurice et le Cirad à la Réunion.

Le genre *Chilo* et les problèmes de taxonomie de *Chilo sacchariphagus*

Le genre *Chilo* (Lepidoptera, Pyralidae) a été créé par Zincken en 1817 et comprend des foreurs nuisibles aux cultures de canne à sucre, de maïs, de riz et de sorgho sur le continent africain et asiatique. La plupart des *Chilo* sont représentés

dans les régions orientales, éthiopiennes et paléarctiques, seule une espèce est confinée dans la région néotropicale (Amérique centrale) et quelques autres dans les régions néarctiques (Bleszynski, 1969). Dans son travail de révision des espèces appartenant au genre *Chilo*, Bleszynski (1970) décrit 41 espèces, toutes inféodées aux Graminées, dont 12 (incluant 3 sous-espèces) sont observées sur canne à sucre, d'une façon permanente ou occasionnelle. Des espèces polyphages comme *Chilo partellus* (foreur du maïs, du sorgho et du mil) et *Chilo zacconius* (foreur du riz), *Chilo suppressalis* (foreur du riz) ou encore *Chilo agamemnon* (foreur du riz et du maïs) sont susceptibles de vivre aux dépens de la canne à sucre. Il convient de rappeler que les *Chilo* sont voisins des *Diatraea* dont toutes les espèces sont d'origine néotropicale.

En matière de taxonomie, l'identité du foreur ponctué présent dans les îles de l'océan Indien a été longtemps l'objet d'une grande confusion. Ce problème d'identité transparait dans le nombre de synonymes attribués à ce ravageur depuis sa description en 1856 par Wenceslas Bojer sous le nom de *Proceras sacchariphagus* :

- *Pyralis sacharellus* (non valable), *Borer sacharellus* (Guenée, 1862);
- *Chilo mauriciellus* (Walker, 1863);
- *Chilo venosatus*, *Diatraea venosata* (Walker, 1863);
- *Diatraea striatalis* (Snellen, 1890-91);
- *Diatraea sacchariphaga* (Bojer), nommé par D'Emmerez de Charmoy (1917);
- *Diatraea mauriciella* Walker, cité par Vinson (1941);
- *Proceras sacchariphagus* Bojer, cité par Tams (1942);
- *Proceras venosatus* Bojer, cité par Kapur (1950).

Ces problèmes de confusion sont liés à l'incertitude sur l'origine du foreur ponctué introduit à l'île Maurice en 1850. La communauté scientifique de l'époque était effectivement persuadée que cette espèce venait de l'Inde (voir paragraphe sur l'île Maurice). Après les premières études de Vinson (1941; 1949), qui ont permis de resituer l'origine de l'espèce, c'est finalement le travail

de Bleszynski (1970) sur la révision des espèces appartenant au genre *Chilo* qui attribuera le nom définitif de *Chilo sacchariphagus*, espèce par ailleurs originaire du Sud-Est asiatique (Inde, Chine, Indonésie, Philippines et Taïwan).

Ce travail renforce également l'hypothèse de l'introduction par l'homme de cet insecte dans les îles de l'océan Indien (Maurice, Madagascar, Réunion) et au Mozambique, introduction facilitée par l'intensification des échanges commerciaux maritimes au siècle dernier.

Dans cette étude de taxonomie, l'auteur montre aussi la difficulté de séparer morphologiquement des populations provenant de régions très variées. Seul l'examen des pièces génitales (genitalia) d'un grand nombre d'adultes aboutit à la distinction de trois sous-espèces de *Chilo sacchariphagus* :

- *C. sacchariphagus sacchariphagus* (Bojer), présente en Indonésie (Bali, Bornéo, Célèbes, Java, Sumatra), Thaïlande, Vietnam, Malaisie, Philippines, Madagascar, Maurice, Réunion;
- *C. sacchariphagus indicus* (Kapur), présente en Inde au Sri Lanka (Moutia, 1954);
- *C. sacchariphagus stramineellus* (Caradja), présente en Chine, Formose (Taïwan).

Introduction à la Réunion : un ravageur d'origine asiatique

L'histoire du foreur ponctué est liée à celle de la canne à sucre, aussi bien à la Réunion qu'à Maurice. Dans la plupart des documents sur le foreur et certains ouvrages historiques (D'Emmerez de Charmoy, 1917; Serviable, 1995; Vinson, 1941; Williams, 1983), on retrouve des éléments complets de l'introduction dans ces deux îles qui, rappelons-le, sont distantes d'environ 200 kilomètres. Plusieurs événements sont ainsi à l'origine de l'introduction puis de l'implantation du foreur ponctué.

Les premiers signalements à Maurice

En 1848, le gouverneur Sir Williams Gomm expédiait l'*Élisabeth*, une goélette du gouvernement, à Ceylan (actuellement le Sri Lanka) pour y chercher des nouvelles boutures de canne afin de régénérer les variétés locales. À leur arrivée,

celles-ci furent trouvées malsaines et impropres à la culture en raison de la présence de chenilles mineuses à l'intérieur des tiges. Alertées, les autorités ordonnèrent la destruction du chargement. Malheureusement, les boutures stockées dans un hangar avaient été imprudemment prélevées et plantées.

C'est deux ans plus tard, soit en 1850, qu'un propriétaire sucrier à Grand-Baie, l'honorable capitaine West, portait à la connaissance de la Société royale des arts et des sciences les dégâts exercés sur ses plantations par une chenille en tous points ressemblante au foreur de Ceylan. Dans le même temps et à la suite de la destruction des boutures de Ceylan, un deuxième bateau fut envoyé à Java. C'est ainsi qu'en 1850 le *Reliance* débarquait à Port-Louis, avec un chargement d'un million de boutures de cannes. Ces cannes destinées également à la Réunion furent appelées cannes «Diard», du nom de l'inspecteur de l'agriculture de Java qui s'était occupé de l'expédition. Il n'existe pas de référence concernant la qualité de ces nouvelles boutures, mais ce nouvel arrivage sema le doute dans les esprits quant à l'année précise d'introduction du foreur. Cependant, compte tenu du premier signalement du foreur ponctué dans l'île en 1850, on jugea que cet insecte avait bien été introduit en 1848 par la goélette *Élisabeth*. Les nouvelles boutures en provenance de Java furent alors débarquées sur l'île, distribuées puis mises en terre.

Toujours est-il que six années plus tard, la présence de cet insecte était signalée dans toute l'île et l'ampleur des dégâts était telle que le Gouvernement offrit une récompense de 2 000 livres sterling (une somme importante de nos jours) à celui qui trouverait un moyen pratique de le détruire. Par la suite, l'origine du «borer» ne fut plus discutée jusqu'à la fin des années 1940. C'est en 1941, à la suite d'une mission à Ceylan, que Vinson (1941; 1949) apportera une rectification importante. En effet, c'est en comparant ses dessins de genitalia avec ceux d'une autre étude sur les foreurs de l'Inde qu'il découvre des différences très nettes entre les exemplaires de Maurice et ceux de l'Inde, par ailleurs identiques à ceux des foreurs qu'il a récoltés à Ceylan.

La distinction essentielle se fait au niveau de l'édéage qui porte un processus épineux unique (dans le cas des foreurs de Maurice), ou double (dans le cas des foreurs de l'Inde et du Ceylan).

Cette étude va conduire l'auteur à émettre l'hypothèse que les foreurs trouvés à Maurice n'ont pas été introduits à partir de Ceylan mais de Java par le vaisseau *Reliance* en 1850. Pour élucider ce point, il se fait expédier des spécimens adultes du foreur de Java. L'examen détaillé des genitalia apportera la réponse tant attendue : les adultes de Maurice et de Java sont identiques.

Ce constat est encore renforcé lorsque Vinson (1949) découvre dans les archives de la Société royale des arts et des sciences de Maurice une lettre circulaire datée de 1852, dont le texte dévoile le signalement de «borers» par des planteurs dans les cannes en provenance de Java. Il est également indiqué que ce «borer» est semblable à celui qui dévaste les plantations de Ceylan et des conseils aux planteurs pour une surveillance très étroite sont rédigés.

L'implantation à la Réunion

Le foreur ponctué fut signalé pour la première fois en 1855, dans des cannes que l'on déclara avoir introduites de Maurice. L'administration interdit alors provisoirement toute importation de boutures prises dans l'île sœur, mais il est déjà trop tard. En effet, deux années plus tard, à la séance du 16 novembre 1857 de la Chambre d'Agriculture, l'heure est grave. Charles Desbassyns, alors président de cette commission, ne peut que constater la présence effective de l'insecte. Découvert sur le terrain de Gillot l'Étang par Benjamin Vergoz, le foreur ponctué est qualifié de menace sérieuse; il sera d'ailleurs signalé sur d'autres propriétés comme celles de Lépervenche-Mézières à Sainte-Suzanne ou encore celle de Bellier Beaumont à la Rivière des Pluies.

En comparant ces échantillons aux dessins qui accompagnent le rapport du Comité de Maurice, les membres de la Chambre d'Agriculture déclarèrent avoir constaté l'identité parfaite des larves trouvées chez M. Gillot avec le foreur de Maurice. Suite à ces découvertes, on supposa, avec raison,

que l'introduction des foreurs à la Réunion avait eu lieu par le biais d'envois de têtes de cannes en provenance de Maurice. Ces importations, qui dénotaient de la part de leurs auteurs une grande imprudence et une grande ignorance, eurent lieu en 1851, 1852 et en 1853. Il s'agissait probablement des cannes « Diard » de Java, dont on apprit par la suite qu'elles étaient infestées.

Bordage (1897) signale aussi qu'en novembre 1862, l'île de la Réunion reçut de nouveau un chargement de boutures de cannes en provenance de Chéribon (Java), à bord du voilier le *Saint-Charles*. Ces cannes furent reconnues contenir d'abondants foreurs, mais après que l'on eut constaté que ces parasites étaient absolument identiques à ceux qui avaient déjà été introduits dans la colonie, l'administration jugea qu'on pouvait les admettre à la Réunion et en ordonna la distribution. Cette nouvelle introduction amena, paraît-il, une recrudescence du fléau. Bordage conclut que l'inspecteur de l'Agriculture de Java, Monsieur Diard, n'était pour rien dans cette expédition. Quoi qu'il en fût, l'introduction du foreur ponctué à la Réunion provoqua une mobilisation générale et le lancement à travers la presse d'une grande campagne d'information (Serviable, 1995). La distribution dans les communes du journal *Le Moniteur*, tiré à trois ou quatre cents exemplaires, donnera la consigne : il faut mettre le feu aux champs de canne afin de tuer les œufs, les chenilles et les papillons.

Biologie, dégâts et plantes hôtes

Quelques auteurs ont donné une description complète et détaillée de *C. sacchariphagus*, ainsi que des éléments importants sur sa biologie. Les premiers travaux sont de Jardine (1914) et D'Emmerez de Charmoy (1917), travaux qui seront par la suite complétés par ceux de Moutia (1954), Williams (1953; 1963; 1983) et plus récemment Goebel (1999), avec notamment des précisions sur la reproduction et la fécondité de cette pyrale.

Les adultes, peu mobiles, s'accouplent généralement dans les champs de canne à sucre et de préférence durant la nuit. En laboratoire, il est difficile d'obtenir ces accouplements sans une

légère ventilation (Goebel, 1999). La femelle pond ensuite 80% de ses œufs le jour qui suit l'accouplement, à raison d'œuflets de 20 à 40 œufs (2 rangs), généralement sur les feuilles du sommet de la plante (Goebel, 1999). Les néonates, suspendues à un fil de soie qu'elles secrètent, se nourrissent des tissus tendres des feuilles de canne encore enroulées (sommet de la tige) avant de pénétrer rapidement dans les entre-nœuds tendres à proximité du point de croissance (fig. 39-9).

La vie larvaire (6 à 7 stades), y compris la chrysalide, va se dérouler à l'intérieur de la tige. Le cycle total du foreur (d'œuf à œuf) est de 60 à 70 jours dans des conditions normales de température. Si l'on considère que la véritable période d'attaque du foreur ponctué démarre à partir de 3 mois (le plus fréquent), on peut donc s'attendre à avoir 4 générations successives sur un cycle de canne, dont 2, voire 3, seront réellement infestantes puisqu'elles s'effectueront en pleine période de croissance de la canne. Cette infestation provoque un impact direct sur le diamètre et la hauteur des cannes, ce qui fait chuter le poids des cannes usinables (Goebel, 1999). Ces attaques sont assimilables à un stress hydrique, car les entre-nœuds minés provoquent un dessèchement des zones tissulaires à proximité du point d'attaque. À la Réunion, des mesures précises de pertes de rendement ont permis de constater une réduction du poids de canne allant jusqu'à 30 t/ha (Goebel, 1999). L'incidence sur la qualité du sucre et la richesse est plus difficile à cerner, mais elle est bien réelle, particulièrement lorsque les infestations apparaissent juste avant la maturité des cannes. À la Réunion, les attaques de ce ravageur sont en pleine recrudescence dans de nombreuses exploitations, ce phénomène étant en grande partie lié au développement d'une nouvelle variété de canne à sucre (la R579) ayant une meilleure productivité que celles utilisées jusqu'à présent (potentiel de rendement jusqu'à 150 t/ha pour 100 à 120 t/ha pour les autres variétés) mais sensible au foreur ponctué.

À la différence des autres espèces de *Chilo* (ou même de *Diatraea* sp.), *C. sacchariphagus* n'est pas un ravageur polyphage. En effet, la canne à sucre

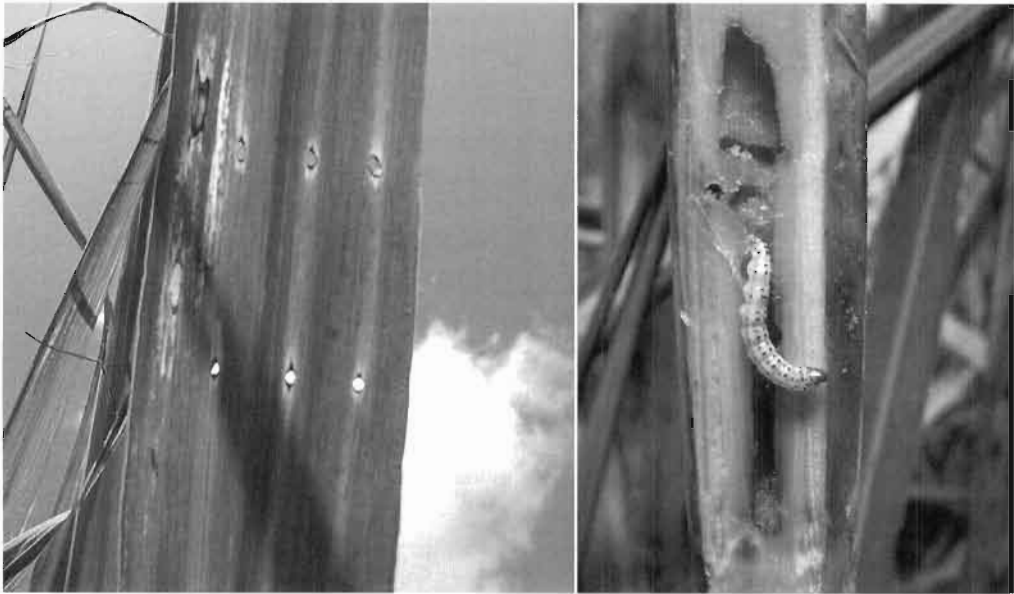


Figure 39-9 – Dégâts sur feuilles provoqués par les larves de *Chilo sacchariphagus* (© R. Goebel).

est l'unique plante hôte sur laquelle il effectue son cycle complet. Toutefois, certaines Graminées telles que le maïs ou des espèces sauvages telles que « le fataque » (*Panicum maximum* [Poaceae]) et le Vétiver (*Vetiveria zizanioides* [Poaceae]) peuvent occasionnellement abriter ce ravageur (Moutia, 1954). Par exemple, le fataque, adventice qui pousse dans les champs de canne ou en bordure, est parfois l'objet d'attaque de jeunes larves qui ne persistent généralement pas en raison de la texture de la tige. La spécificité de *C. sacchariphagus* à la canne à sucre (cultivée et sauvage) a également été remarquée par Ruinard (1958) à Java et Caresche (1962) à Madagascar. Ce dernier auteur mentionne cependant qu'en laboratoire cet insecte peut être élevé complètement sur tige de sorgho (variété sucrée) et même sur la Graminée *Euclaena mexicana* (téosinte). Enfin, signalons qu'en Inde, la sous-espèce *C. sacchariphagus indicus* peut se développer occasionnellement sur 23 autres Graminées que la canne à sucre (Nair *et al.*, 1971). L'attractivité spécifique de *C. sacchariphagus* à l'égard de la canne à sucre est un phénomène peu expliqué à l'heure actuelle et qui mériterait d'être approfondi. Il est probable que l'habitat particulier de la canne à sucre et

l'aspect morphologique des plants jouent un rôle déterminant dans cette attractivité, et notamment dans l'incitation à la ponte de la femelle.

Espoir d'une lutte biologique généralisée

Les centres de recherche des pays producteurs de canne ont toujours privilégié la lutte biologique, la résistance variétale voire la lutte agronomique pour lutter contre les foreurs de tige. Les traitements chimiques ne sont que rarement utilisés, cela étant dû à la difficulté d'atteindre les larves qui pénètrent dans la tige rapidement. L'absence de traitements insecticides sur canne à sucre en fait un environnement propice au développement des parasitoïdes et prédateurs. La lutte biologique contre *Chilo sacchariphagus* et les autres foreurs a connu son apogée dans les années 1970, notamment avec les introductions massives de parasitoïdes afin de les acclimater (Etienne, 1971). Certaines de ces opérations ont échoué tandis que d'autres ont permis un contrôle effectif des foreurs (*Sesamia calamistis* [Lepidoptera, Noctuidae] notamment). Malgré ce bilan mitigé, l'utilisation des parasitoïdes pour

combattre les foreurs de tige s'est répandue dans le monde entier. Les insectes les plus utilisés sont aujourd'hui les trichogrammes (Hymenoptera, Trichogrammatidae), parasites oophages, et *Cotesia flavipes* (Hymenoptera, Braconidae), parasite larvaire.

À la Réunion, île où l'écosystème est d'une grande fragilité, la lutte biologique présente une solution alternative intéressante. Ainsi depuis 2000, un cofinancement (Fonds européen et Conseil général de la Réunion) a permis de mener un important programme de recherche, en collaboration étroite entre l'Inra, le Cirad et la FDGDON afin de mettre au point des lâchers inondatifs de trichogrammes. Dans cette île, il existe un cortège d'auxiliaires indigènes associés à ce ravageur avec, parmi les parasitoïdes, une présence majoritaire de trichogrammes, d'où l'idée de mettre au point une lutte à l'aide de ces oophages. Un inventaire de ces parasitoïdes a montré la présence d'une seule espèce dans les champs de canne : *Trichogramma chilonis*. Cet auxiliaire étant naturellement en trop faible densité, l'objectif était d'effectuer des lâchers inondatifs dans les champs de canne en début de cycle correspondant aussi à la période optimale de ponte du foreur.

Afin de choisir les individus offrant les meilleures potentialités pour une lutte biologique et un élevage de masse, les caractéristiques biologiques de trois populations réunionnaises de *T. chilonis* ont été comparées au laboratoire, en fonction de la température et de l'hôte d'élevage (vitesse de développement, fécondité, longévité, sex-ratio et réponse fonctionnelle à la densité d'hôtes). La population provenant de Saint-Benoît (climat chaud et humide) a présenté les meilleures potentialités pour une lutte biologique (Reay-Jones *et al.*, 2006). Elle a donc été choisie pour l'élevage de masse et les essais au champ.

Trois années d'expérimentation en champ de canne (2001 à 2004) ont montré un pourcentage d'entre-nœuds attaqués significativement plus faible dans les parcelles traitées (lâchers de trichogrammes) que dans les parcelles témoins, avec un gain de 15 à 36 tonnes de canne à l'hectare

(Goebel et Tabone, 2005). Les meilleurs résultats ont été obtenus dans les parcelles à forte densité d'hôtes, densité qui est liée à un climat plus humide. Ces résultats permettent d'envisager avec optimisme une lutte biologique généralisée. Pour assurer une lutte rentable, il est toutefois nécessaire d'améliorer la stratégie des lâchers (périodes et doses), d'affiner le choix de la population de trichogrammes et d'optimiser la production de trichogrammes dans le cadre d'une biofabrique. Avec l'intervention de la FDGDON Réunion, les planteurs devraient adopter cette technique de lutte respectueuse de l'environnement.

LE SCOLYTE DE L'ÉPICÉA *DENDROCTONUS MICANS* (COLEOPTERA, SCOLYTIDAE)

Biologie résumée

Les femelles sont fécondées par un frère avant leur émergence et sont donc à même d'attaquer seules un nouvel hôte. Le sex-ratio peut aller jusqu'à 1 mâle pour 40 femelles. L'insecte est extrêmement résistant à la toxicité de la résine et colonise les arbres vivants en évitant les mécanismes de défense de l'hôte (voir Partie 6). Il en découle que les attaques sont le plus souvent solitaires et n'impliquent ni phéromones agrégatives, ni coopération avec des champignons phytopathogènes (Lieutier, 2002). L'hôte vivant protège *D. micans* de la compétition interspécifique et des ennemis naturels généralistes. Les arbres peuvent survivre à plusieurs générations successives. Le cycle prend quinze mois à trois ans. Toutes les espèces d'épicéas sont attaquées; on a aussi observé des attaques sur pins sylvestres (Norvège, Estonie, Sibérie). À l'état endémique, *D. micans* est un insecte rare (1-4 galeries/ha en Belgique), au point qu'il est en général non détecté par les forestiers. Cependant, l'espèce est en expansion et, lorsque de nouveaux territoires sont envahis, on observe des pullulations pendant plusieurs années, suivies d'un passage à l'état endémique marqué par une stabilité à bas niveau. Grégoire (1988) donne plus de détails sur la biologie de cet insecte.

Historique de l'expansion

Vraisemblablement originaire de Sibérie, *D. micans* s'est étendu vers l'ouest au cours des XIX^e et XX^e siècles (Grégoire, 1988). Il est signalé en Autriche en 1880 et atteint la France dans la première moitié du XX^e siècle par les Vosges, le Jura et les Alpes. Les premiers dégâts sont signalés dans le Morvan en 1960 (Chararas, 1961). Depuis, probablement à partir du Morvan, l'insecte poursuit inexorablement son extension et ses dégâts en direction de l'Ouest et du Sud-Est, à travers les peuplements d'épicéas naturels et les plantations, et il atteint aujourd'hui le Languedoc-Roussillon et le Midi-Pyrénées. À partir de la Picardie, où il est probablement parvenu par la Belgique, *D. micans* gagne aussi la Normandie, et s'implante actuellement dans des plantations de Bretagne (Pauly et Meurisse, 2007). Il a aussi été introduit accidentellement (transport de grumes infestées) en Grande-Bretagne, où un foyer a été observé pour la première fois en 1982.

L'expansion est discontinue et marquée de périodes de latences, liées probablement à la vulnérabilité variable des hôtes selon les années, et à l'installation d'un prédateur spécifique, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera, Monotomidae), qui suit *D. micans* dans son expansion. On observe aussi des sauts brusques, probablement liés à des transports de bois infestés.

Modalités de l'expansion

La température de vol (20 à 23 °C) est assez élevée, ce qui réduit les périodes propices. Cependant, toute l'information expérimentale dont on dispose suggère une autonomie de vol minimale de 1 à 10 km. En outre, les femelles sont déjà fécondées à l'émergence et sont donc immédiatement capables d'établir une colonie lorsqu'elles sont introduites dans une nouvelle zone après transport dans des bois infestés.

Les causes du démarrage et de l'expansion

On ne sait rien de la progression de *D. micans* à travers la Sibérie et la Russie. En revanche,

l'historique de la progression depuis l'arrivée en Europe centrale est beaucoup mieux documenté. Les changements d'aire de l'épicéa depuis les dernières glaciations ont probablement joué un rôle prépondérant dans l'expansion du ravageur, qui a vraisemblablement aussi utilisé des plantations d'épicéas comme liens entre peuplements naturels. L'intensification des transports de bois a également joué un rôle majeur dans un nombre connu de cas d'invasion (Géorgie dans les années 1950, Grande-Bretagne dans les années 1970, passage des Cévennes aux Pyrénées en 1989).

Les raisons des dégâts sur la zone de front

Les mécanismes naturels de défense de l'hôte sont incapables d'empêcher l'installation de l'insecte. La première attaque semble aléatoire, mais les suivantes ont lieu de préférence sur les arbres déjà attaqués et à proximité des attaques anciennes (Gilbert *et al.*, 2001), ce qui finit par rendre les dégâts visibles. Le nombre d'attaques par arbre reste cependant limité, ce qui suggère l'existence d'un vol obligatoire après émergence pour la totalité ou la plupart des émergents. Les mécanismes permettant aux insectes de repérer des arbres déjà attaqués sont mal compris. L'orientation à distance est peu vraisemblable : les captures par pièges passifs sur arbres attaqués ne diffèrent pas de celles sur arbres non attaqués voisins. Les premières attaques induisent probablement une certaine résistance locale par la création de canaux résiniques traumatiques, mais le sectionnement des canaux résiniques constitutifs par l'activité des insectes favorise peut-être l'installation des nouveaux arrivants. Les arbres attaqués semblent vigoureux, mais l'installation et la multiplication des insectes pourraient être aidées par des conditions de sol et de climat non idéales, surtout pour les plantations plaçant les arbres dans des conditions de station perturbant la balance hydrique. Il faut signaler toutefois qu'un déficit hydrique modéré semble augmenter le niveau de résistance des arbres aux attaques de scolytes en général (Christiansen et Glosli, 1996; Sallé *et al.*, 2008).

Les raisons de la disparition des dégâts après quelques années

Un facteur essentiel de contrôle est constitué par le prédateur spécifique *R. grandis*, dont l'arrivée s'effectue avec un retard plus ou moins important en raison de la fragmentation de l'habitat et de la capacité du scolyte à utiliser les transports de bois. L'utilisation de *R. grandis* en lutte biologique est une opération de routine, notamment en Grande-Bretagne. Que le prédateur ait suivi naturellement sa proie ou qu'il ait été artificiellement introduit dans les zones nouvellement colonisées, un délai de 6 à 10 ans est nécessaire avant que le contrôle ne s'établisse (Van Averbek et Grégoire, 1995). Il n'est pas possible d'arrêter l'expansion, mais on peut procéder à des lâchers inoculatifs de prédateurs sur la zone de front, pour accélérer leur installation. Une nouvelle technique de contrôle est expérimentée en 2009, le « pest-in-first », qui consiste à introduire simultanément les deux espèces en limite de l'aire d'expansion, afin d'arriver immédiatement à un état de contrôle stable. Par ailleurs, comme le dépistage précoce de *D. micans* est difficile (les arbres attaqués ne meurent pas), il est possible d'utiliser les prédateurs pour détecter la présence de la proie, par lâchers exploratoires suivis de piégeage avec des appâts spécifiques, après un certain temps (Meurisse *et al.*, 2008).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACTA - 2008, *Index Phytosanitaire*. Association de Coordination Technique Agricole Paris.

Andersen J.F. et Metcalf R.L. - 1986, Identification of a volatile attractant for *Diabrotica* and *Acalymna* species from the blossoms of *Cucurbita maxima* Duchesne. *Journal of Chemical Ecology*, 12, 687-699.

Appert J. - 1967, *Les insectes nuisibles aux cultures à Madagascar (Notes techniques)*. Éd. IRAT.

Audouin V. - 1842, *Histoire des insectes nuisibles de la vigne et particulièrement de la Pyrale*. Fortin, Masson & Cie, Paris.

Balachowsky A. et Mesnil L. - 1935, 'Les Insectes Nuisibles à la vigne, *Polychrosis botrana* Schiff. (Lepid. Tortricidae)' dans *Les insectes nuisibles aux plantes Cultivées, leurs mœurs, leur destruction*. Vol 1. Paris, pp. 677-686.

Basso-Bert G. - 1988, 'Lutte chimique contre *H. marginalis* F., Coleoptera, Melolonthidae. Bilans des actions à la Réunion sur canne à sucre.' Pages 422-444 dans *Communications présentées au congrès ARTAS*, 16-23.10.1988, Saint Denis (Réunion).

Bayart J.D., Wilson V., Salin D. et Reynaud P. - 2001, Bilan des filières trouvées contaminées lors des contrôles réalisés en France. *Phytoma - La défense des végétaux*, 435, 45-46.

Bazille G., Planchon J.E. et Sahut F. - 1868, Sur une maladie de la vigne actuellement régnante en Provence. *Compte rendu de l'Académie des Sciences, Paris*, 67, 333-336.

Becker S.C. - 2006, Stage-specific development and mortality of western and northern corn rootworm reared on transgenic event MON863 and a non-transgenic isoline field corn hybrid. University of Nebraska-Lincoln.

Bellows T.S., Perring T.M., Gill R.J. et Headrick D.H. - 1994, Description of a species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 195-206.

Bergman M.K. et Turpin F.T. - 1984, Impact of corn planting date on the population dynamics of corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 13, 898-901.

Bernklau E.J. et Bjostad L.B. - 2008, Identification of feeding stimulant in corn roots for western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelida) larvae. *Entomological Society of America*, 101, 341-351.

Bjostad L.B. et Hibbard B.E. - 1992, 6-Methoxy-2-benzoxazolinone: A semiochemical for host location by western corn rootworm larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 18, 931-944.

Bleszynski S. - 1969, 'The taxonomy of the Crambinae moth borers of sugar-cane' dans Williams J.R., Metcalf J.R., Mungomery R.W. et Mathes R., *Pests of sugar cane*, Elsevier Publishing Company, The Netherlands.

Bleszynski S. - 1970, A revision of the world species of *Chilo* Zincken (Lepidoptera: Pyralidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*, 25, 101-195.

Boetel M.A., Fuller B.W. et Evenson P.D. - 2003, Emergence of adult northern and western corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae) following reduced soil insecticide applications. *Journal of Economic Entomology*, 96, 714-729.

Bohn M. et Davis G. - 2006, 'Genomic evaluation of the defense response of maize against the western corn rootworm - how to use this information in breeding programs?' dans IWGO, 22nd Conference, Vienna, Autriche.

- Bonato O., Lurette A., Vidal C. et Fargues J. - 2007, Modelling temperature-dependent bionomics of *Bemisia tabaci* (Q- biotype). *Physiological Entomology*, 32, 50-55.
- Bordage E. - 1897, Notes sur trois lépidoptères parasites de la canne à sucre aux Mascareignes. *Revue Agricole de la Réunion (Saint-Denis)*, 1, 1-28.
- Boubals D., Fabre F., Boidron R. et Moute A. - 1992, Compte rendu sur la mission viticole du conseil régional de Provence-Alpes-Côte d'Azur en Californie. *Progress agricole et viticole*, 109, 131-142.
- Boulard T., Mermier M., Fargues J., Smits N., Rougier M. et Roy J.C. - 2002, Tomato leaf boundary layer climate: implication for microbiological control of whiteflies in greenhouse. *Agricultural and Forest Meteorology*, 110, 159-176.
- Bovey P. - 1966, 'Super-famille des Tortricoidea' dans Balachowsky A.S., *Entomologie Appliquée à l'Agriculture. Vol. 2 Lépidoptères*, Masson et Cie, Paris.
- Boykin L.M., Shatters Jr R.G., Rosell R.C., McKenzie C.L., Bagnall R.A., De Barro P. et Fröhlich D.R. - 2007, Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial COI DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 1306-1319.
- Branson T.F. - 1976, Variability and hatching pattern of eggs of the western corn rootworm exposed to chill periods of different durations. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 19, 77-81.
- Branson T.F. - 1982, Olfactory response of larvae of *Diabrotica virgifera virgifera* to plant roots. *Entomological Experiments Applied*, 31, 303-307.
- Branson T.F. - 1986, 'Larval feeding behavior and host-plant resistance in maize' dans Krysan J.L. et Miller A.T., *Methods for the study of pest Diabrotica*, Springer-Verlag, New York.
- Branson T.F., Guss P.L. et Ortman E.E. - 1969, Toxicity of sorghum roots to larvae of the western corn rootworm. *Journal of Economic Entomology*, 62, 1375-1378.
- Branson T.F. et Johnson R.D. - 1973, Adult western corn rootworm: oviposition, fecundity and longevity in the laboratory *Journal of Economic Entomology*, 66, 417-418.
- Branson T.F. et Ortman E.E. - 1967, Host range of larvae of the western corn rootworm: further studies. *Journal of Economic Entomology*, 60, 201-203.
- Branson T.F. et Ortman E.E. - 1969, Feeding behaviour of larvae of Western Corn Rootworm: normal larvae and maxillectomized with laser radiation. *Annals of the Entomological Society of America*, 62, 808-812.
- Branson T.F. et Ortman E.E. - 1970, The host range of the western corn rootworm: further studies. *Journal of Economic Entomology*, 63, 800-803.
- Breitenbach S., Heimbachand U. et Lauer K.H. - 2005, Field tests on the host range of the larvae of the western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte 1868, Chrysomelidae, Coleoptera). *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*, 57, 241-244.
- Brenière J. et Dubois J. - 1965, *Catalogue des insectes nuisibles aux cultures à Madagascar*. Institut de Recherche Agronomique de Madagascar, Division Entomologie Agricole, Document 43, 168 p.
- Brown J.K. - 2007, 'The *Bemisia tabaci* complex: genetic and phenotypic variation and relevance to TYLCV-vector interactions' dans Czosnek H., *Tomato Yellow leaf Curl Virus Disease*, Springer, Dordrecht.
- Brown J.K., Fröhlich D. et Rosell R. - 1995, The sweet-potato or silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? *Annual Review of Entomology*, 40, 511-534.
- Callot G., Vercambre B., Neuvéglise C. et Riba G. - 1996, Hyphasmata and Conidial Pellets: An Original Morphological Aspect of Soil Colonization by *Beauveria bronniartii*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 68, 173-176.
- Campbell C. - 2005, *The botanist and the vintner, how wine was saved for the world*. Algonkin books, Chapel Hill.
- Capus J. et Feytaud J. - 1908, 'Expériences contre l'*Eudemis botrana*, Extrait de la revue de Viticulture, Paris.
- Carton Y. - 2006, La découverte du Phylloxéra en France : un sujet de polémique. Les archives parlent (Hemiptera, Chermesidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 111, 305-316.
- Carton Y., Sorensen C., Smith J. et Smith E. - 2007, Une coopération exemplaire entre entomologistes français et américains pendant la crise du Phylloxera en France (C.V. RILEY) (1868-1895). *Annales de la Société Entomologique de France*, 43, 1-23.
- Carton Y., Sorensen C., Smith J. et Smith E. - 2008, Charles Valentine RILEY's French connection (1868-1895). *American Entomologist*, 3, 134-149.
- Chararas C. - 1961, Les scolytes parasites de l'épicéa dans la forêt de Saint-Prix, dégâts et lutte. *Annales de l'Institut National Agronomique*, 47, 67-139.
- Chege P.G., Clark T.L. et Hibbard B.E. - 2005, Alternate host phenology affects survivorship, growth, and development of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae. *Environmental Entomology*, 34, 1441-1447.
- Chiang H.C. - 1973, Bionomics of the northern and western corn rootworms. *Annual Review of Entomology*, 18, 47-72.
- Chiang H.C. et Flaskerd R.G. - 1969, Northern and western corn rootworms in Minnesota. *Journal of Minnesota Academy of Science*, 36, 48-51.

- Chou J.C. et Mullin C.A. - 1993, Distribution and anti-feedant associations of sesquiterpene lactones in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) on western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte. *Journal of Chemical Ecology*, 19, 1439-1452.
- Christiansen E. et Glosli A.M. - 1996, Mild drought enhances the resistance of Norway spruce to a bark beetle-transmitted blue-stain fungus. USDA Forest Service and General Technic Report NC-183.
- Chyb S., Eischenseer H., Hollister B., Mullin C.A. et Frazier J.L. - 1995, Identification of sensillae involved in adult western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte. *Journal of Chemical Ecology*, 19, 1439-1452.
- Clark T.L. et Hibbard B.E. - 2004, A comparison of non-maize hosts to support western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larval biology. *Environmental Entomology*, 33, 681-689.
- Coats S.A., Tollefson J.J. et Mutchmor J.A. - 1986, Study of migratory flight in the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 15, 620-625.
- Costa H.S. et Brown J.K. - 1991, Variation in biological characteristics and in esterase patterns among populations of *Bemisia tabaci* (Genn.) and the association of one population with silverleaf symptom development. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 61, 211-219.
- Credi R., Betti L. et Canova A. - 1989, Association of a geminivirus with a severe disease in tomato in Sicily. *Phytopathologia Mediterranea*, 28, 223-226.
- Czosnek H., Navot N. et Laterrot H. - 1990, Geographical distribution of tomato yellow leaf curl virus: a first survey using a specific DNA probe. *Phytopathologia Mediterranea*, 29, 1-6.
- D'Emmerez de Charmoy D. - 1917, Moth borers affecting sugar-cane in Mauritius. *Bulletin of the Department of Agriculture, Mauritius, Scientific Series*, 5, 27.
- Dalmon A., Halkett F., Granier M., Delatte H. et Peterschmitt M. - 2008, Genetic structure of the invasive pest *Bemisia tabaci*: evidence of limited but persistent genetic differentiation in glasshouse populations. *Heredity*, 100, 316-325.
- Dalmon A., Laterrot H., Allex D. et Marchoux G. - 1998, Le TYLCV sur tomate : une méthode de détection en série contre une menace sérieuse. *Culture Légumière*, 44, 31-34.
- De Barro P.J. - 1995, *Bemisia tabaci* biotype B: a review of its biology, distribution and control. *CSIRO technical paper*, 36, 1-58.
- Delatte H., Dalmon A., Rist D., Soustrade I., Wuster G., Lett J.M., Goldbach R.W., Peterschmitt M. et Reynaud P. - 2003, Tomato Yellow Leaf Curl Virus can be acquired and transmitted by *Bemisia tabaci* (Gennadius) from tomato fruit. *Plant Disease*, 87, 1297-1300.
- Della Giustina W., Martinez M. et Bertaux F. - 1989, *Bemisia tabaci* : le nouvel ennemi des cultures sous serres en Europe. *Phytoma-La Défense des Végétaux*, 406, 48-52.
- Denholm I., Cahill M., Byrne F.J. et Devonshire A.L. - 1996, 'Progress with documenting and combating insecticide resistance in *Bemisia*' dans Gerling D. et Mayer R.T., *Bemisia: 1995 Taxonomy, biology, damage, control and management*, Intercept, Andover.
- Derr R.F., Randall D.D. et Kieckhefer R.S. - 1964, Feeding stimulant for western corn rootworm adults. *Journal of Economic Entomology*, 85, 2440-2446.
- Dewailly P. - 1950, 'Coleoptères Melolonthini de Madagascar, Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, Série A.
- Di Pietro J.P. - 1977, Contribution à l'étude d'une méthodologie de lutte biologique contre l'aleurode des serres *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera : Aleyrodidae). Univ. Toulouse, Toulouse.
- Downie D. - 2005, Evidence for multiple origins of grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch (Hemipter: Phylloxeridae) in South African vineyards. *African Entomology*, 13, 359-365.
- Downie D.A. - 2000, Patterns of genetic variation in native grape on two sympatric host species. *Molecular Ecology*, 9, 504-514.
- Downie D.A. - 2002, Locating the sources of an invasive pest, grape phylloxera, using a mitochondrial DNA gene genealogy. *Molecular Ecology*, 11, 2013-2026.
- Downie D.A., Fisher J.R. et Granett J. - 2001, Grapes, galls, and geography: the distribution of nuclear and mitochondrial DNA variation across host-plant species and regions in a specialist herbivore. *Evolution*, 55, 1345-1362.
- Drost Y.C., van Lenteren J.C. et van Roermund H.J.W. - 1998, Life-history parameters of different biotypes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in relation to temperature and host plant: a selective review. *Bulletin of Entomological Research*, 88, 219-229.
- Ellsbury M.M., Banken K.R., Clay S.A. et Forcella F. - 2005, Interactions among western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae), yellow foxtail, and corn. *Environmental Entomology*, 34, 627-634.
- ESNEW - 2003, European Studies Network on European Whiteflies. *Newsletter n° 15, Janvier 2003*.
- Etienne J. - 1971, *Lixophaga diatraea* Towns reared on non congeneric lepidopterous hosts. *Proceedings of the International Society of Sugar Cane Technologists*, 14, 496-502.
- Faes H. - 1923, *Les maladies des plantes cultivées et leur traitement*. Payot & Cie, Lausanne.
- Fargues J., Bonato O. et Albajes R. - 2004, Gestion du risque *Bemisia* en culture de tomate sous abri : les stratégies. *PHM-Revue horticole*, 461, 28-31.

- Faria M. et Wraight S.P. - 2001, Biological control of *Bemisia tabaci* with fungi. *Crop Protection*, 20, 767-778.
- Fatnassi H., Boulard T. et Tchamitchian M. - 2003, 'Étude sur les conséquences du changement global de climat sur la production de tomate sous serre dans la région d'Avignon, C.R. AIP INRA Changement Climatique et Effet de Serre.
- Feytaud J. - 1913, Cochylys et eudémis, procédés de capture des papillons. *Bulletin Société d'Étude Vulgarisation Zoologie Agricole Bordeaux*, 33-41.
- Feytaud J. - 1920, Sur l'extension de l'eudémis en France. *Bulletin Société d'étude et de vulgarisation de la Zoologie Agricole, Bordeaux*.
- Flint M.L. - 1995, *Whiteflies in California: a resource for cooperative extension, IPM education and publications*. University of California.
- Forneck A., Walker M.A. et Blaich R. - 2000, Genetic structure of an introduced pest, grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch), in Europe. *Genome*, 43, 669-678.
- Fransen J.J. - 1994, *Bemisia tabaci* in the Netherlands: Here to stay? *Pesticide Science*, 42, 129-134.
- Galet P. - 1982, Eudémis, *Les maladies et les parasites de la vigne*, Paysans du midi, Montpellier.
- Garrier G. - 1989, *Le Phylloxera : une guerre de trente ans (1870-1900)*. Albin Michel, Paris.
- Gassmann A.J., Petzold-Maxwell J.L., Keweshan R.S. et Dunbar M.W. - 2011, Field-evolved resistance to Bt-maize by western corn rootworm. *PLoS ONE* Issue July Pages: e22629 DOI: 10.1371/journal.pone.0022629
- Gelman D.B., Gerling D., Blackburn M.B. et Hu J.S. - 2005, Host-parasite interactions between whiteflies and their parasitoids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 60, 209-222.
- Geoffrion R. - 1959, Étude biologique de la cochylis et de l'eudémis (*Clysia ambiguella* Hb. et *Polychrosis botrana* Schiff) dans les vignobles du Val de Loire et recherches expérimentales sur la fécondité de la Cochylis et du Carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.). Thèse, Université de Poitiers, 204 p.
- Gerling D. - 1996, Status of *Bemisia tabaci* in the Mediterranean countries: opportunities for biological control. *Biological Control*, 6, 11-22.
- Gerling D., Alomar O. et Arnó J. - 2001, Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids. *Crop Protection*, 20, 779-799.
- Gilbert M., Vouland G. et Grégoire J.C. - 2001, Past attacks influence host selection by the solitary bark beetle *Dendroctonus micans* (Kug.). *Ecological Entomology*, 26, 133-142.
- Gill R.J. - 1990, 'The morphology of whiteflies' dans Gerling D., *Whiteflies: their bionomics, pest status and management*, Intercept Press, Andover.
- Godfrey L.D. et Turpin F.T. - 1983, Comparison of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult populations and economic thresholds in first-year and continuous corn fields. *Journal of Economic Entomology*, 76, 1028-1032.
- Goebel R. - 1999, Caractéristiques biotiques du foreur de la canne à sucre *Chilo sacchariphagus* (Bojer, 1856) (Lepidoptera : Pyralidae) à l'île de la Réunion. Facteur de régulation de ses populations et conséquences pour la lutte contre ce ravageur. Université de Toulouse, Toulouse.
- Goebel R. et Tabone E. - 2005, Un nouveau développement de la lutte biologique contre le foreur de la canne à sucre. *INRA Mensuel*, 122, 12-15.
- Gómez-Menor J. - 1943, Contribución al conocimiento de los Aleyrodidos de España (Hem. Homoptera) 1ª nota. *Eos*, 19, 173-209.
- Granett J., Fong G., Walker A., Lin H., De Benedictis J. et Weber E. - 1996, California grape Phylloxera more variable than expected. *California Agriculture*, 50, 9 -13.
- Grégoire J.C. - 1988, 'The greater European spruce beetle' dans Berryman A.A., *Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications*, Plenum Press, New York.
- Guillemaud Y., Miller N., Estoup A., Derridj S., Lapchin L., Reynaud P. et Bourguet D. - 2005, *Diabrotica* débarqua trois fois (au moins!) - 2005. *Phytoma-La Défense des Végétaux*, 588, 41-42.
- Guirao P., Beitia F. et Cenis J.L. - 1997a, Biotype determination of Spanish populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Bulletin of Entomological Research*, 87, 587-593.
- Guirao P., Onillon J.C., Beitia F. et Cenis J.L. - 1997b, Présence en France du biotype "B" de *Bemisia tabaci*. *Phytoma - La Défense des Végétaux*, 498, 44-48.
- Hill R.E. et Mayo Z.B. - 1980, Distribution and abundance of corn rootworm species as influenced by topography and crop rotation in eastern Nebraska. *Environmental Entomology*, 9, 122-127.
- Hussey N.W. - 1985, 'History of biological control in protected culture. 11 Western Europe' dans Hussey N.W. et Scopes N.E.A., *The Glasshouse experience*, Cornell University Press.
- Isard S.A., Spencer J.L., Mabry T.R. et Levine E. - 2004, Influence of atmospheric conditions on high-elevation flight of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 33, 650-656.
- Jardine N.K. - 1914, Rapport sur les borers n°1.
- Jolicoeur H. - 1894, *Les ravageurs de la vigne*. F. Michaud, Reims.

- Kakimoto K., Inoue H., Tamaguchi T. et S. U. - 2007, Host plant effect on development and reproduction of *Bemisia argentifolii* Bellows et Perring (*Bemisia tabaci* [Gennadius] B-biotype) (Homoptera: Aleyrodidae). *Applied Entomology and Zoology*, 42, 63-70.
- Kapur A.P. - 1950, The identification of some Crambidae associated with sugarcane in India and of certain related to them (Lepidoptera : Pyralidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 101, 389-434.
- Kehrig H. - 1907, *Leudémis (Eudemis botrana, Schiffermüller), ou vers de la vigne. Les moyens proposés pour la combattre.* Férét & Fils, Bordeaux.
- Kiss J., Komaromi J., Bayar K., Edwards C.R. et Hatala-Zseller I. - 2005, 'Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) and the crop rotation systems in Europe' dans Vidal S., Kuhlman U. et Edwards C.R., *Western Corn Rootworm: Ecology and Management*, CABI Publishing, Wallingford.
- Krysan J.L. - 1972, Embryonic stages of *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) at diapause. *Annals of the Entomological Society of America*, 65, 768-769.
- Krysan J.L. - 1978, Diapause, quiescence, and moisture in the egg of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera*. *Journal of Insect Physiology*, 24, 535-540.
- Krysan J.L., Branson T.F. et Diaz Castro G. - 1977, Diapause in *Diabrotica virgifera* (Coleoptera : Chrysomelidae): a comparison of eggs from temperate and subtropical climates. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 22, 81-89.
- Lacey L.A., Fransen J.J. et Carruthers R.I. - 1996, 'Global distribution of naturally occurring fungi of *Bemisia*, their biologies and use as biological control agents' dans Gerling D. et Mayer R.T., *Bemisia: 1995 Taxonomy, biology, damage, control and management*, Intercept, Andover.
- Lampman R.L. et Metcalf R.L. - 1987, Multicomponent kairomonal lures for Southern and Western corn rootworm Coleoptera: Chrysomelidae: *Diabrotica* spp. *Journal of Economic Entomology*, 80, 1137-1142.
- Lampman R.L. et Metcalf R.L. - 1988, The comparative response of *Diabrotica* species (Coleoptera: Chrysomelidae) to volatile attractants. *Environmental Entomology*, 17, 644-648.
- Lance D.R., Elliot N.C. et Hein G.L. - 1989, Flight activity of *Diabrotica* spp. at the borders of cornfields and its relation to ovarian stage in *D. barberi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 50, 61-67.
- Levine E., Spencer J.L., Isard S.A., Onstad D.W. et Gray M.E. - 2002, Adaptation of the western corn rootworm to crop rotation: evolution of a new strain in response to a management practice. *American Entomology*, 48, 94-107.
- Lieutier F. - 2002, 'Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies' dans Wagner M.R., Clancy K.M., Lieutier F. et Paine T.D., *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects*, Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Ludwig K.A. et Hill R.E. - 1975, Comparison of gut content of adult Western and Northern Corn Rootworm in Northeast Nebraska. *Environmental Entomology*, 4, 435-438.
- Mabry T.R., Spencer J.L., Levine E. et Isard S.A. - 2004, Western corn rootworm (*Coleoptera: Chrysomelidae*) behavior is affected by alternating diets of corn and soybean. *Environmental Entomology*, 33, 860-871.
- Maher N. et Thiéry D. - 2006, *Daphne gnidium*, a possible native host plant of the European grapevine moth *Lobesia botrana*, stimulates its oviposition. Is a host shift relevant? *Chemoecology*, 16, 135-144.
- Maisonneuve J.C. - 1993, La lutte biologique sous serre en France depuis 1992. *Phytoma - La Défense des Végétaux*, 452, 9-12.
- Maisonneuve J.C. - 2002, Biological control in France in greenhouse vegetables and ornamentals. *IOBC/WPRS Bulletin*, 25, 151-154.
- Marchal P. - 1912, *Mission d'étude de la cochylys et de l'eudemis pendant l'année 1911.* Librairie Polytechnique Ch. Béranger Publ., Paris & Liège.
- Meihls L.N., Higdon M.L., Siegfried B.D., Miller N., Sappington T.W., Ellersieck M.R., Spencer T.A. et Hibbard B.E. - 2008, Increased survival of western corn root worm on transgenic corn within three generations of on-plant greenhouse selection. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 105, 19177-19182.
- Metcalf R.L. - 1983, 'Implications and prognosis of resistance to insecticides' dans Georgiou G.P. et Saito T., *Pest resistance to pesticides*, Plenum, New York.
- Metcalf R.L. et Lampman R.L. - 1989, The chemical ecology of *Diabroticites* and *Cucurbitaceae*. *Experientia*, 45, 240-247.
- Meurisse N., Couillien D. et Grégoire J.-C. - 2008, Kairomones traps: a tool for monitoring the invasive spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytinae) and its specific predator, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Monotomidae). *Journal of Applied Ecology*, 45, 537-548.
- Miller N., Estoup A., Toepfer S., Bourguet D., Lapchin L., Derridj S., Kim K.S., Reynaud P., Furlan L. et Guillemaud T. - 2005, Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm. *Science*, 310, 992.

- Miller N., Kim K.S., Ratcliffe S.T., Estoup A., Bourguet D. et Guillemaud T. - 2006, Absence of genetic divergence between western corn rootworms resistant or susceptible to control by crop rotation. *Journal of Economic Entomology*, 99, 685-690.
- Moeser J. et Hibbard B.E. - 2005, 'A synopsis on the nutritional ecology of larvae and adults of *Diabrotica virgifera virgifera* (LeConte) in the new and old world-nouvelle cuisine for the invasive maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* in Europe?' dans Vidal S., Kuhlman U. et Edwards C.R., *Western Corn Rootworm: Ecology and Management*, CABI Publishing, Wallingford.
- Moeser J. et Vidal S. - 2004, Response of larvae of invasive maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) to carbon/nitrogen ratio and phytosterol content of European maize varieties. *Journal of Economic Entomology*, 97, 1335-1341.
- Mound L.A. - 1963, Host-correlated variation in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Royal Entomology Society of London*, 38, 171-180.
- Mound L.A. et Halsey S.H. - 1978, *Whitefly of the world. A systematic catalogue of the Aleyrodidae (Homoptera) with host plant and natural enemy data*. John Wiley and Sons, British Museum and Chichester, London.
- Moutia L.A. - 1954, Notes sur le cycle biologique de trois lépidoptères nuisibles à la canne à sucre à Maurice. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice*, 33, 116-122.
- Moya A., Guirao P., Cifuentes D., Beitia F. et Cenis J.L. - 2001, Genetic diversity of Iberian populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) based on random amplified polymorphic, DNA-polymerase chain reaction. *Molecular Ecology*, 10, 891-897.
- Musick G.J., Chiang H.C., Luckmann W.H., Mayo Z.B. et Turpin F.T. - 1980, Impact of planting dates of field corn on beetle emergence and damage by the western and the northern corn rootworms in the Corn Belt. *Annals of the Entomological Society of America*, 73, 207-215.
- Nair K.R., Prakash S. et Nagarkatti S. - 1971, A consolidated list of wild and cultivated plant species attacked by sugar cane borers in north India. *Proceedings of the International Society of Sugar Cane Technologists*, 14, 445-453.
- Naranjo S.E. - 1990a, Comparative flight behavior of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Diabrotica barberi* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55, 79-90.
- Naranjo S.E. - 1990b, Influence of two mass-marking techniques on survival and flight behavior of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 83, 1360-1364.
- Naranjo S.E. - 1991, Movement of corn rootworm beetles, *Diabrotica* spp. (Coleoptera: Chrysomelidae), at cornfield boundaries in relation to sex, reproductive status and crop phenology. *Environmental Entomology*, 20, 230-240.
- Naranjo S.E. - 1994, Flight orientation of *Diabrotica virgifera virgifera* and *D. barberi* (Coleoptera: Chrysomelidae) at habitat interfaces. *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 383-394.
- Naranjo S.E. - 2001, Conservation and evaluation of natural enemies in IPM systems for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20, 835-852.
- Nowatzki T.M., Tollefson J.J. et Calvin D.D. - 2002, Development and validation of models for predicting the seasonal emergence of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) beetles in Iowa. *Environmental Entomology*, 31, 864-873.
- O'Neal M.E., DiFonz C.D. et Landis D.A. - 2002, Western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) feeding on corn and soybean leaves affected by corn phenology. *Environmental Entomology*, 31, 285-292.
- O'Neal M.E., Landis D.A., Miller J.R. et DiFonzo C.D. - 2004, Corn phenology influences *Diabrotica virgifera virgifera* emigration and visitation to soybean in laboratory assays. *Environmental Entomology*, 33, 35-44.
- Oliveira M.R.V., Henneberry T.J. et Anderson P. - 2001, History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20, 709-723.
- Onstad D.W., Crowder D.W., Mitchell P.D., Guse C.A., Spencer J.L., Levine E. et Gray M.E. - 2003, Economics versus alleles: balancing integrated pest management and insect resistance management for rotation-resistant western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 96, 1872-1885.
- Onstad D.W., Guse C.A., Spencer J.L., Levine E. et Gray M. - 2001, Modeling the adaptation to transgenic corn by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 94, 529-540.
- Ordish G. - 1987, *The Great Wine Blight*. Pan Macmillan.
- Oyediran I.O., Hibbard B.E. et Clark T.L. - 2004, Prairie grasses as hosts of the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 33, 1497-1504.
- Oyediran I.O., Hibbard B.E. et Clark T.L. - 2005, Beetle emergence from weedy *Cry3Bb1* rootworm-resistant transgenic corn. *Journal of Economic Entomology*, 98, 1679-1684.
- Palumbo J.C., Horowitz A.R. et Prabhaker N. - 2001, Insecticidal control and resistance management for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20, 739-765.
- Pascual S. - 2006, Mechanisms in competition, under laboratory conditions, between Spanish biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Spanish Journal of Agricultural Research*, 4, 351-354.

- Pauly H. et Meurisse N. - 2007, Le Dendroctone de l'épicéa en France : situation et mesures de lutte en cours. *Revue Forestière Française*, 6, 595-608.
- Perring T.M. - 2001, The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Protection*, 20, 725-737.
- Perring T.M., Cooper A.D., Rodriguez R.J., Farrar C.A. et Bellows J.T.S. - 1993, Identification of a whitefly species by genomic and behavioural studies. *Science*, 259, 74-77.
- Pierce C.M.F. et Gray M.E. - 2006a, Seasonal oviposition of a western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae), variant in east central Illinois commercial maize and soybean fields. *Environmental Entomology*, 35, 676-683.
- Pierce C.M.F. et Gray M.E. - 2006b, Western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae), oviposition: a variant's response to maize phenology. *Environmental Entomology*, 35, 423-434.
- Planchon J.E. - 1868, Nouvelles observations sur le Puceron de la vigne *Phylloxera vastatrix* (nuper *Rhizaphis*, Planch.). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 67, 588-594.
- Pouget R. - 1990, *Histoire de la lutte contre le Phylloxera de la vigne en France*. Inra, Paris.
- Rasmann S., Kollner T.G., Degenhardt J., Hiltpold I., Toepfer S., Kuhlmann U., Gershenson J. et Turlings T.C.J. - 2005, Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434, 732-737.
- Reay-Jones F.P.F., Roach J., Goebel R. et Tabone E. - 2006, Functional response of *Trichogramma chilonis* Ishii (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to *Galleria mellonella* and *Chilo sacchariphagus* eggs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118, 229-236.
- Reynaud P. - 2000, L'aleurode *Bemisia tabaci* en France. Situation actuelle et possibilités de développement. *Phytoma - La Défense des Végétaux*, 527, 18-21.
- Roehrich R. et Boller E. - 1991, 'Tortricids in vineyards' dans Van der Gesst L.P.S. et Evenhuis H.H., *Tortricids pests, their biology natural enemies and control*, Elsevier, Amsterdam.
- Rondon S.I. et Gray M.E. - 2003, Captures of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adults with Pherocon AM and vial traps in four crops in east central Illinois. *Journal of Economic Entomology*, 96, 737-747.
- Rondon S.I. et Gray M.E. - 2004, Ovarian development and ovipositional preference of the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) variant in east central Illinois. *Journal of Economic Entomology*, 97, 390-396.
- Ruinard J. - 1958, *Investigations into bionomics, economical importance and possibilities of control of the sugar cane stalk borers in Java*. Ahrend Globe, Hilversum.
- Sabath M.D., Goughton W.C. et Eastel S. - 1981, Expansion on the range of the introduced toad *Bufo marinus* in Australia from 1935 to 1974. *Copeia*, 3, 679-680.
- Sallé A., Ye H., Yart A. et Lieutier F. - 2008, *Pinus yunnanensis* resistance to a bark beetle associated fungus is increased during a natural water stress. *Tree Physiology*, 28, 679-687.
- Schroeder J.B., Ratcliffe S.T. et Gray M.E. - 2005, Effect of four cropping systems on variant western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult and egg densities and subsequent larval injury in rotated maize. *Journal of Economic Entomology*, 98, 1587-1593.
- Serviable M. - 1995, *Rayonner. Histoire de la Réunion*. Coédition Océans Editions et ARS-Terres Créoles, Saint-Denis, La Réunion.
- Short D.E. et Luedtke R.J. - 1970, Larval migration of the western corn rootworm. *Journal of Economic Entomology*, 63, 325-326.
- Song G.C. et Granett J. - 1990, Grape Phylloxera (Homoptera: Phylloxeridae) biotypes in France. *Journal of Economic Entomology*, 83, 489-493.
- Spencer J.L., Mabry T.R., Levine E. et Isard S.A. - 2005, 'Movement, Dispersal, and Behavior of Western Corn Rootworm Adults in Rotated Corn and Soybean Fields' dans Vidal S., Kuhlman U. et Edwards C.R., *Western Corn Rootworm: Ecology and Management*, CABI Publishing, Wallingford.
- Spencer J.L., Mabry T.R. et Vaughn T.T. - 2003, Use of transgenic plants to measure insect herbivore movement. *Journal of Economic Entomology*, 96, 1738-1749.
- Spencer J.L. et Raghu S. - 2009, Refuge or reservoir? The potential impacts of the biofuel crop *Miscanthus x giganteus* on a major pest of maize. *PLoS ONE*, 4, 12, e8336.
- Storer N.P. - 2003, A spatially explicit model simulating western corn rootworm (Coleoptera : Chrysomelidae) adaptation to insect-resistant maize. *Journal of Economic Entomology*, 96, 1530-1547.
- Suttle P.J., Music G.J. et Fairchild M.L. - 1967, Study of larval migration of the western corn rootworm. *Journal of Economic Entomology*, 60, 1226-1228.
- Tams W.H.T. - 1942, Notes on the name of sugar cane borer of Mauritius (Lep., Pyral.). *Bulletin of Entomological Research*, 33, 67-68.
- Thiéry A., Rétaud P., Cavard X., Xuéreb A., Dumas-Lattaque L. et Bourriau F. - 2006, Trapping *Lobesia botrana* females with apple juices: a valuable tool to predict oviposition? IOBC integrated control in Viticulture. *IOBC WPRS Bulletin*, 29, 235-240.
- Thiéry D. - 2005, *Les vers de la grappe. Les connaître pour s'en protéger. Guides techniques*. Vignes et vins international publications, Bordeaux.

- Thiéry D. - 2008, 'Les tordeuses nuisibles aux vignobles, *Les ravageurs de la vigne*, Féret, Bordeaux.
- Thiéry D. et Chucho J. - 2007, 'Réflexion sur le devenir d'insectes du vignoble dans le contexte d'un réchauffement climatique global' dans Proceedings Journées techniques du CIVB 2007, Bordeaux.
- Thiéry D., Xuéreb A., Villemant C., Sentenac G., Delbac L. et Kuntzman P. - 2001, Larval parasites of vineyards tortricids: a brief overview from 3 french vine growing areas. *IOBC/wprs Bulletin*, 24, 135-142.
- Toepfer S., Peters A., Ehlers R.U. et Kuhlman U. - 2008, Comparative assessment of the efficacy of entomopathogenic nematode species at reducing western corn-rootworm larvae and root damages in maize. *Journal of Applied Entomology*, 132, 337-348.
- Trottin-Caudal Y., Chabrière C., Fournier C., Leyre J.M. et Schoen L. - 2006, Current situation of *Bemisia tabaci* in protected vegetables crops in the South of France. *IOBC/WPRS Bulletin*, 29, 53-58.
- Van Averbeke A. et Grégoire J.-C. - 1995, Establishment and spread of *Rhizophagus grandis* Gyll. (Coleoptera: Rhizophagidae) 6 years after release in the Forêt domaniale du Mézenc (France). *Annales des Sciences Forestières*, 52, 243-250.
- van Lenteren J.C. - 2000, A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Protection*, 19, 375-384.
- van Lenteren J.C. et Noldus P.J.J. - 1990, 'Whitefly-plant relationships: Behavioural and Ecological Aspects' dans Gerling D., *Whiteflies: their bionomics, pest status and management*, Intercept Press, Andover.
- Vercambre B., Robert P. et Marchal M. - 1988, 'Le ver blanc : *Hoplochelus marginalis* Fairmaire, Coleoptera, Melolonthinae) : quel avenir? Quelle stratégie?' Pages 445-453 dans Communications présentées au congrès ARTAS., 16-23.10.1988, Saint Denis (Réunion).
- Vidal C. et Fargues J. - 2007, 'Climatic constraints for fungal bioinsecticides' dans Ekesi S. et Maniania N.K., *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*, Research SignPost, Trivandrum.
- Vidal C., Fargues J., Rougier M. et Smits N. - 2003, Effect of air humidity on the infection potential of Hyphomycetous fungi as mycoinsecticides for *Trialeurodes vaporariorum*. *Biocontrol Science & Technology*, 13, 183-198.
- Villeveille M. et Lecoq H. - 1992, L'argenture de la courgette, une maladie nouvelle en France, liée à un aleurode. *Phytoma - La Défense des Végétaux*, 440, 35-36.
- Vinson J. - 1941, Rectification d'une erreur courante relative à l'espèce de *Diatraea* (borer ponctué) s'attaquant à la canne à sucre à Maurice. *Revue Agricole de l'île Maurice*, 20, 148-153.
- Vinson J. - 1949, Note sur le borer ponctué, *Proceras sacchariphagus* Bojer (Lep. Pyralidae). *Revue Agricole de l'île Maurice*, 28, 172-175.
- Wilde G.E. - 1971, Temperature effect on development of western corn rootworm eggs. *Journal of Kansas Entomological Society*, 44, 185-187.
- Williams J.R. - 1953, The larvae and pupae of some important Lepidoptera. *Bulletin of Entomological Research*, 43, 691-701.
- Williams J.R. - 1963, The reproduction and fecundity of the sugar cane stalk borer, *Proceras sacchariphagus* Bojer (Lep., Crambinae). *Proceedings of the International Society of Sugar Cane Technologists*, 11, 611-625.
- Williams J.R. - 1983, The sugar cane stem borer (*Chilo sacchariphagus*) in Mauritius. *Revue Agricole et Sucrière de l'île Maurice*, 62, 5-23.
- Yvon M. - 2001, Le Phylloxera de la vigne *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) : un problème toujours d'actualité. Mémoire de l'École pratique des hautes Études, Montpellier.

Thiéry D., Carton Y., Vidal Claire, Gauthier Nathalie,
Derridj S., Vercambre B., Goebel F.R., Grégoire J.C.,
Lieutier F.

Histoire de l'installation de quelques ravageurs.

In : Sauvion N. (ed.), Calatayud Paul-André (ed.), Thiéry
D. (ed.), Marion-Pol F. (ed.). Interactions insectes-
plantes.

Marseille (FRA), Versailles : IRD, Quae, 2013, p. 623-
662.

ISBN 978-2-7099-1746-9, 978-2-7592-2018-2