

Biologie et société

Le contrôle des ravageurs

Impact des ravageurs sur les cultures

- On regroupe sous le terme "ravageurs" les insectes, acariens et nématodes qui s'attaquent aux cultures.
- Les dommages peuvent affecter
 - les plantes pendant leur croissance
 - les produits entreposés.
- Au niveau mondial, on estime les pertes à 20% des plantes cultivées. Localement, les ravageurs peuvent affecter 50 à 100% de la récolte.
- L'impact des ravageurs est beaucoup plus important dans les Pays en Voie de Développement que dans les pays industrialisés.

	PVD	Pays développés
Cultures	20%	
Produits entreposés	30%	10%

Dommmages aux plantes cultivées

- Les dommages sont de plusieurs types
 - Consommation des feuilles et fruits (exemple: chenilles)
 - Succion de la sève (exemple: pucerons)
 - Attaque des racines (exemple: nématodes)
 - Transmission de pathogènes (exemple: pucerons vecteurs de bactéries, virus)

Expansion des ravageurs

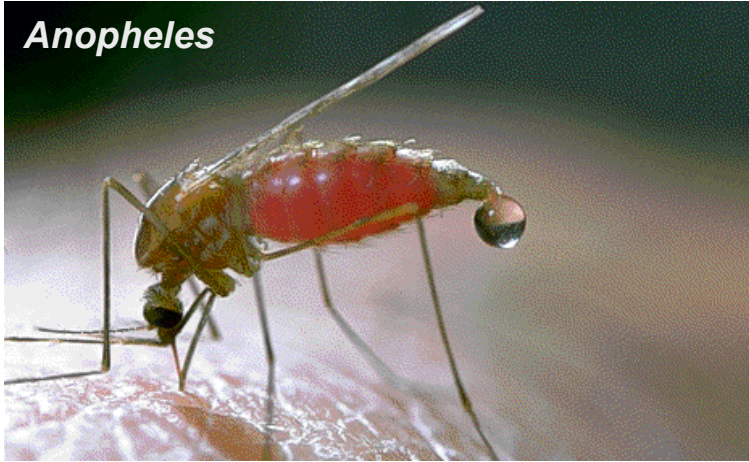
- Les pratiques culturales de l'agriculture intensive favorisent le développement rapide de ravageurs.
- L'agriculture intensive génère des surfaces immenses de cultures homogènes, qui constituent un terrain idéal pour les ravageurs.
 - Une étude systématique a montré qu'un bon nombre de ravageurs sont beaucoup plus abondants en monoculture qu'en cultures croisées (*intercropping*).
 - Dans les PVD, l'agriculture est principalement basée sur le principe de l'intercropping.
- L'application systématique d'insecticides comporte un effet paradoxal:
 - Elle diminue bien entendu les populations d'insectes nuisibles.
 - Elle provoque également une réduction des populations d'insectes compétiteurs, prédateurs et parasites.

La protection des produits entreposés

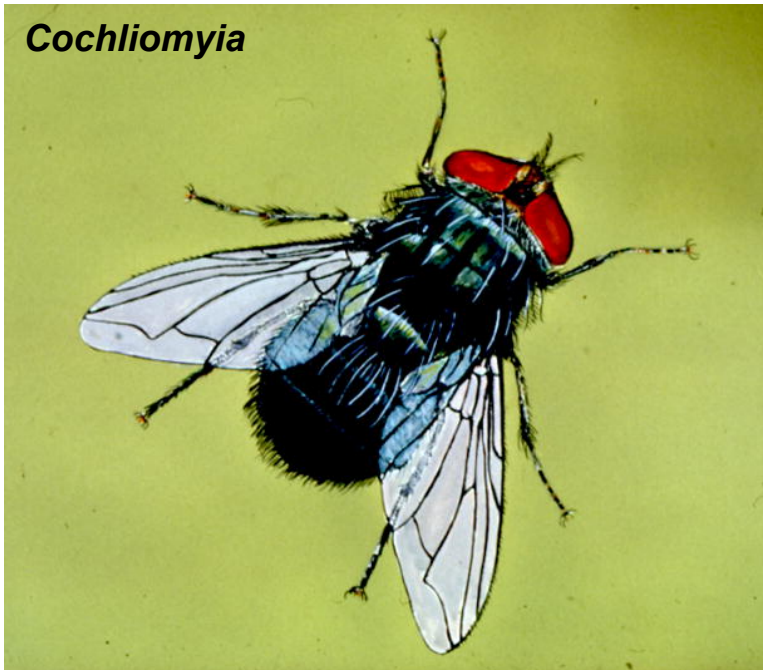
- Pour les aliments entreposés, il est quasiment impossible d'appliquer des insecticides, du fait de leur toxicité pour l'homme.
- Certaines méthodes physiques permettent d'éliminer les insectes dans les stocks (ex: micro-ondes)

Insectes nuisibles pour les animaux

Anopheles



Cochliomyia



- Je mentionnerai également quelques cas de lutte contre les insectes nuisibles pour l'homme ou pour le bétail.
- Les mécanismes de nuisance sont multiples:
 - insectes vecteurs de maladies
 - exemple: le moustique *Anopheles* transmet à l'homme un parasite unicellulaire, *Plasmodium falciparum*, agent de la malaria.
 - larves parasites du bétail
 - exemple: la lucilie bouchère, *Cochliomyia hominivorax*, est une mouche qui pond ses oeufs sur les plaies du bétail. Les asticots se développent dans les muscles.
 - <http://www.nal.usda.gov/speccoll/collect/screwworm/>

Contrôle des ravageurs

La lutte chimique

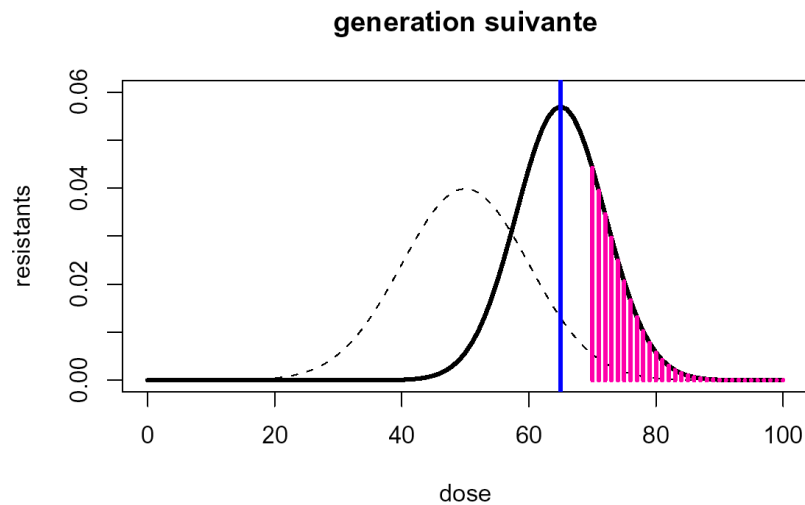
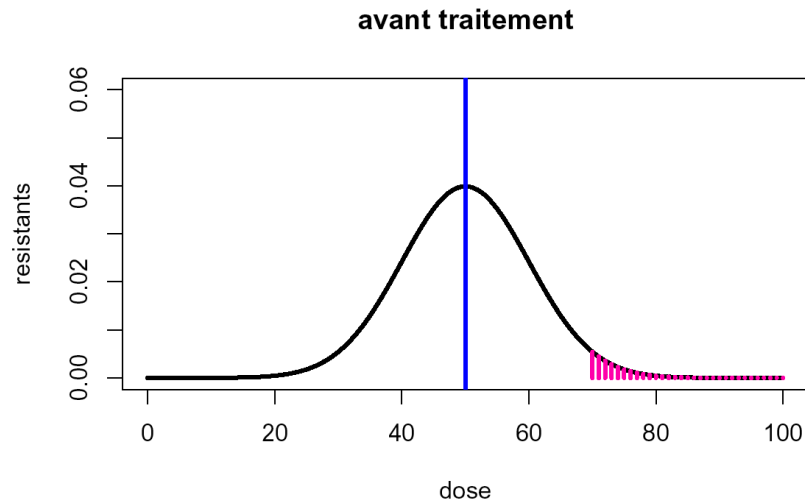
Insecticides

- Modes d'action
 - Attaque du système nerveux
 - Attaque du tube digestif
 - Destruction de la cuticule (carapace) de l'insecte
- Spécificité
 - On parle d'insecticides à large spectre quand ils affectent une grande variété d'insectes, et d'insecticides spécifiques dans le cas contraire.
 - Certains insecticides affectent les mammifères et autres vertébrés (oiseaux, poissons). Ceci provoque des problèmes écologiques, et pour la santé.
- Rémanence
 - Certains insecticides restent actifs durant plusieurs mois, voire plusieurs années (insecticide rémanents), d'autres sont détruits en quelques jours.
 - Dans les années 50, on favorisait les insecticides rémanents en agriculture, alors qu'actuellement la tendance s'est inversée. En effet, il est essentiel d'éviter toute activité insecticide au moment de la récolte des produits consommables.
 - On compense la faible durée de l'activité en appliquant plusieurs traitements au cours de la saison.
 - Pour certaines applications les insecticides rémanents sont toutefois indiqués. Par exemple, pour la désinfection des maisons en pays tropicaux, afin d'éliminer les insectes vecteurs de maladies (punaises) ou les scorpions.

La résistance aux insecticides

- Un des principaux problèmes posés par les insecticides est l'apparition d'insectes résistants.
- Mécanismes de résistance
 - Modification du site de réception.
 - Exemple: les organophosphorés et les carbamates agissent en se liant à une enzyme du système nerveux, l'acétylcholinestérase. Chez les insectes résistants, une mutation de l'enzyme a diminué son affinité pour les insecticides.
 - Intensification de la détoxification
 - Les insectes produisent des enzymes capables de dégrader les molécules d'insecticides. Chez les souches résistantes, ces enzymes sont plus actives, ou bien amplifiées (le gène codant pour l'enzyme a été dupliqué plusieurs fois dans le génome)
 - Réduction de la pénétration
 - Des modifications de la carapace de l'insecte réduisent la pénétration de l'insecticide.

La sélection d'insectes résistants

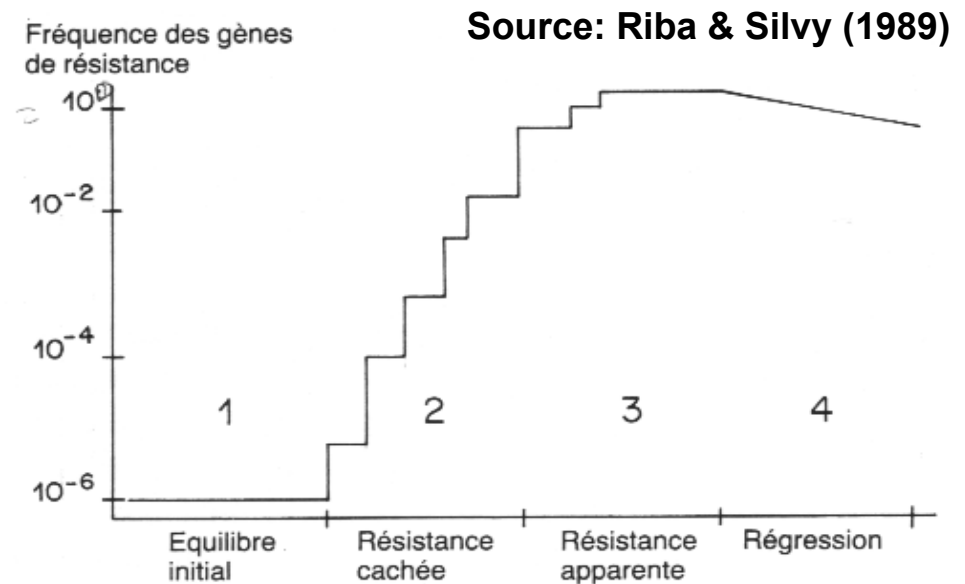


- L'application systématique d'insecticides favorise la sélection d'insectes résistants.
- Dès que la population est soumise aux insecticides, les insectes résistants ont beaucoup plus de chances de se reproduire que les autres.
- De génération en génération, la fréquence des allèles résistants augmente rapidement au sein de la population.

Adapté d'après van Emden (1989)

Expériences sur la sélection des résistants

- Des allèles de résistance peuvent soit être déjà présents (à des fréquences très faibles) dans la population initiale, soit apparaître suite à des mutations.
- Dès que des allèles de résistances sont présents, l'application des insecticides favorise une augmentation très rapide de leur proportion dans la population (effet de sélection).
- Si l'on diminue la pression sélective (en arrêtant ou en diminuant l'application d'insecticides), les allèles de résistance ne confèrent plus d'avantage spécifique, et leur fréquence diminue. Cette diminution est toutefois beaucoup plus lente que l'augmentation, car il n'y a pas de contre-sélection.



Avantages et inconvénients des insecticides

■ Avantages

- Utilisation aisée
- Effet immédiat

■ Inconvénients

- Effets négatifs sur l'environnement (autres espèces d'insectes, oiseaux, poissons)
- Coût
- Apparition d'insectes résistants
- Spectre large: affecte non seulement les ravageurs, mais aussi leurs prédateurs et parasites.
- Effets sur la santé humaine
 - paysans (lors de l'épandage)
 - consommateurs

Contrôle des ravageurs

Lutte biologique

La lutte biologique

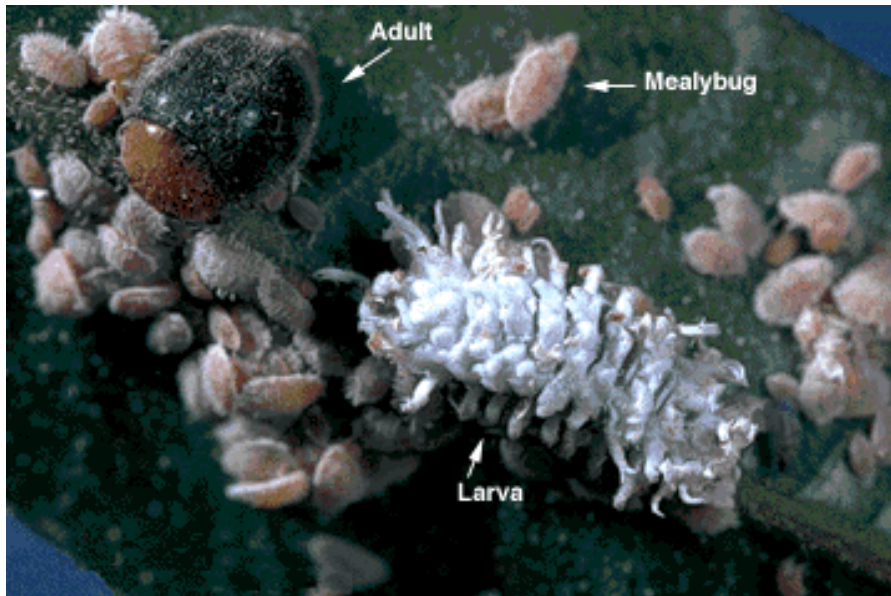
- La lutte biologique regroupe plusieurs approches pour restreindre l'impact des ravageurs au moyens de moyens naturels
 - Ennemis naturels
 - Parasites
 - Prédateurs
 - Pathogènes (bactéries, virus)
 - Pheromones
 - Hormones
 - ...
- La lutte biologique ne se limite pas à la lutte contre les insectes. On peut par exemple
 - Utiliser des insectes herbivores pour réduire l'expansion de mauvaises herbes.
 - Importer des renards pour contrôler une expansion de lapins.

Contrôle des ravageurs

Ennemis naturels des ravageurs

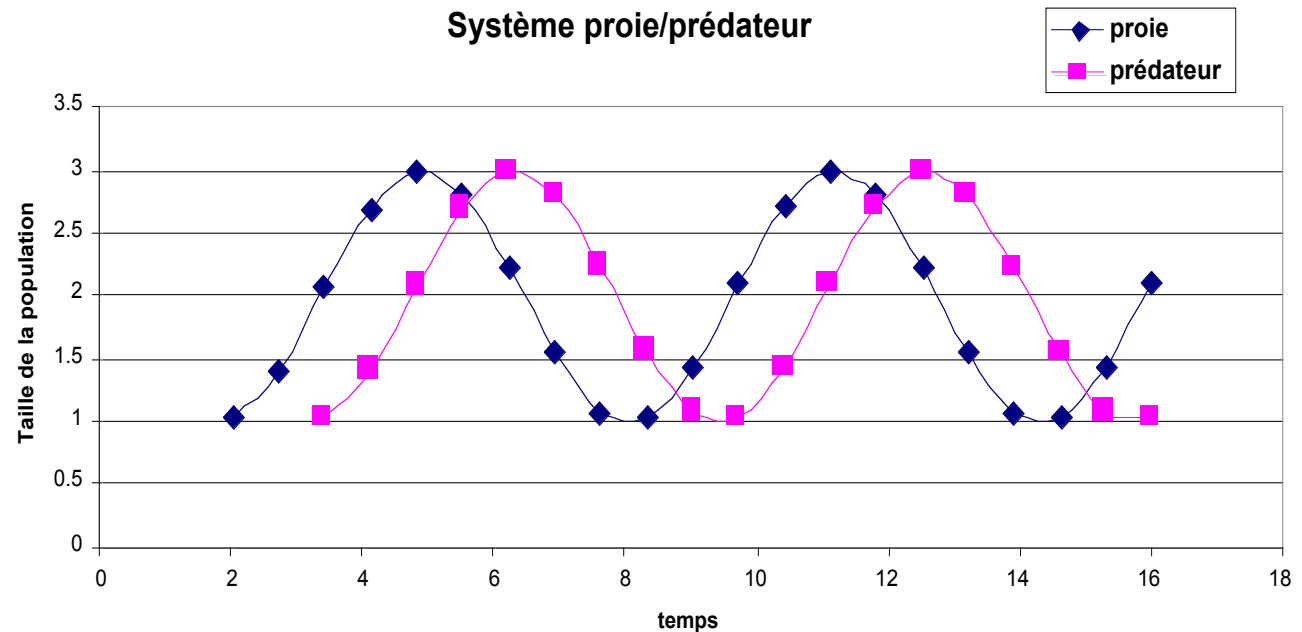
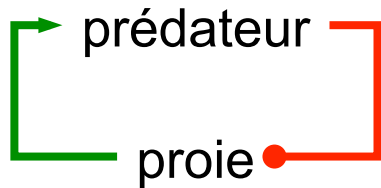
Les prédateurs

- Une des approches les plus connues consiste à identifier des insectes prédateurs de l'insecte ravageur.
- Exemple: les coccinelles sont utilisées pour lutter contre les pucerons et cochenilles.



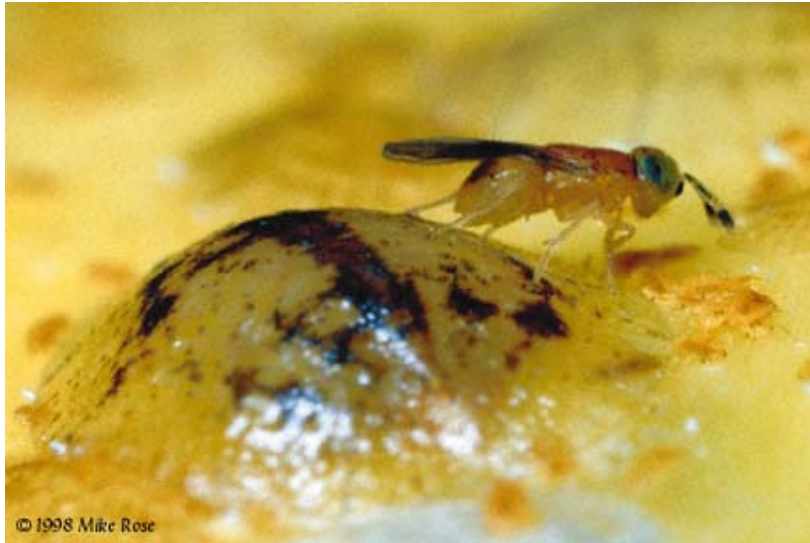
Dynamique des populations

- Les systèmes proie-prédateur tendent à osciller autour d'un état d'équilibre.
 - La proie exerce un effet positif sur le prédateur: quand la population de la proie augmente, le prédateur dispose de plus de nourriture, et sa population augmente.
 - Le prédateur exerce un effet négatif sur la proie: quand la population de prédateur augmente, il consomme plus, ce qui diminue la population de proies.



Les parasites des ravageurs

- Certaines espèces de guêpes ou mouches pondent leurs oeufs dans le corps d'autres insectes. Après éclosion, les larves se nourrissent du corps de l'insecte-hôte.
- Avantages
 - Grande spécificité d'hôte
 - Dans certains cas, le parasite peut d'accéder au ravageur à l'intérieur même de la plante (exemple: coléoptères du bois).



Source http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/parasitoids/metaphycus_alberti.html

Déploiement des ennemis naturels

- Inoculation
 - En principe, il suffit de lâcher un nombre restreint d'ennemis naturels, car ceux-ci se reproduisent et leur population augmente jusqu'à atteindre l'équilibre.
 - L'inconvénient de l'inoculation est que, durant la phase initiale, les ravageurs continuent à endommager les cultures, ce qui peut représenter des pertes inacceptables pour l'agriculteur.
- Lâcher inondatif
 - Dans certains cas, on peut élever l'ennemi naturel en vue d'un lâchage intensif. Ceci accélère l'effet du traitement.

Avantages des ennemis naturels

■ Absence de résistance

- Co-évolution entre proie et prédateur (ou hôte et parasite).
 - Même si certains ravageurs adoptent des comportements qui leur permettent d'échapper à leur ennemi naturel, certains ennemis naturels adapteront leurs propres comportements pour dénicher ces proies.

■ Grande spécificité

- Les parasites d'insectes n'affectent pas les vertébrés.
- Chaque prédateur ou parasite s'attaque à une espèce de ravageur, sans affecter les autres insectes utiles.

■ Coût modéré

- Le développement d'une stratégie de lutte biologique représente moins de 3 millions €, alors que le développement d'un nouvel insecticide coûte 30 millions €.

■ Durabilité

- Quand le prédateur/parasite est installé dans l'agro-écosystème, sa population se maintient en équilibre avec celle de la proie ou de l'hôte.

Inconvénients des ennemis naturels

- **Limitations dues à la spécificité**

- Un champs peut être attaqué par plusieurs ravageurs différents. Or chaque prédateur/ parasite ne s'attaque qu'à un ravageur, et pas aux autres
- Pour chaque nouveau type de ravageur, il faut effectuer une recherche spécifique

- **Incompatibilité avec les pesticides**

- On ne peut pas utiliser un ennemi naturel pour lutter contre un ravageur, et un pesticide pour les autres, car le pesticide tuerait également l'ennemi naturel.

- **Temps d'action**

- Il y a un délai entre l'introduction du prédateur/parasite dans le champs et son effet sur le ravageur. Des dommages continuent pendant cette période.

Contrôle des ravageurs

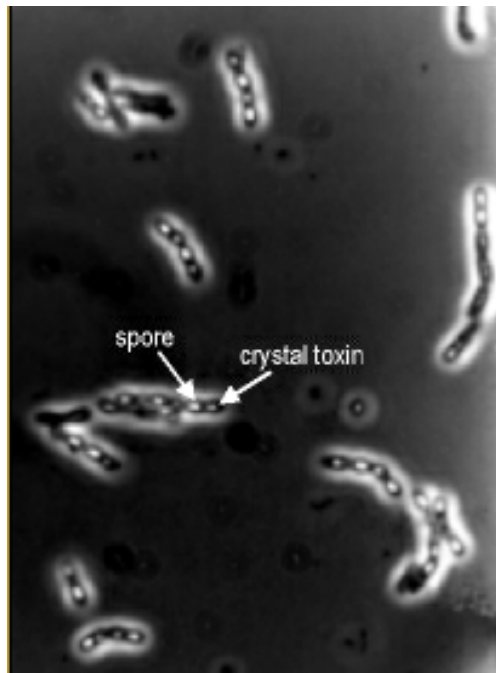
Les microbes pathogènes d'insectes

Les microbes pathogènes des ravageurs

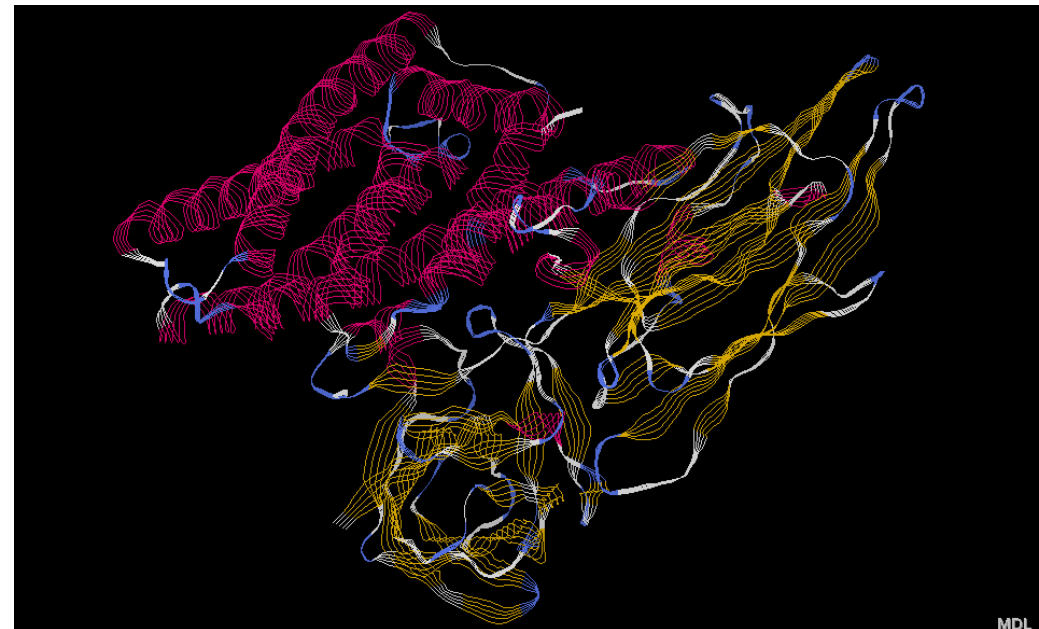
- Une approche de la lutte biologique consiste à chercher des microbes pathogènes (bactéries, virus, levures) qui s'attaquent aux ravageurs.
- Exemple: la bactérie *Bacillus thuringiensis*
- Avantages
 - Grande spécificité d'hôte: certaines souches s'attaquent uniquement aux lépidoptères, d'autres aux coléoptères, ...
 - Application aisée (épandage comme pour des insecticides chimiques)

Bacillus thuringiensis

- La bactérie *Bacillus thuringiensis* secrète un cristal formé d'une toxine protéique.
- Le cristal contient un précurseur inactif de la toxine.
- Quand l'insecte ingère le cristal, la toxine est activée dans son tube digestif, sous l'action d'enzymes secrétées par l'insecte lui-même.



<http://www.ami.dk/research/btcenter/bt.html>



<http://www.cf.ac.uk/biosi/staff/berry/chime/rintro.html>

Avantages des pathogènes

- Spécificité
 - Il existe plusieurs souches de *Bacillus thuringiensis*, dont certaines sont spécifiques des coléoptères, d'autres des moustiques ou des lépidoptères (papillons).
- Facilité d'application
 - La bactérie peut être cultivée et ensuite lâchée sur le champ, de la même façon qu'avec un insecticide.

Résistance à la toxine de *Bacillus*

- Depuis 1990, des insectes résistants à la toxine de *Bacillus* sont apparus (moustiques, coléoptères).
- La résistance apparaît plus rapidement quand on utilise les toxines purifiées qu'avec les spores (bactéries entières) ou les cristaux de toxines.
- Stratégies pour la gestion de la résistance
 - Diversifier les sources de mortalité (combiner différents mécanismes de toxicité)
 - Réduire la pression sélective.
 - Effectuer un suivi de la résistance en champs.
 - Préserver des zones non traitées (**zones de refuges**) pour maintenir une population non-résistante, qui entre en compétition avec la population résistante ("dilution" des gènes de résistance).

Contrôle des ravageurs

Phéromones

Phéromones

- On appelle phéromones des substances émises par un animal et jouant un rôle de message pour un individu de la même espèce.
 - Exemple: chez certains insectes, la femelle émet des phéromones sexuelles qui attirent les mâles à de très longues distances.
- Certaines phéromones peuvent être synthétisées chimiquement.
- Applications des phéromones
 - Suivi des populations
 - Piégeage de masse
 - Confusion

Phéromones - suivi des populations

- On peut disposer une série de pièges de petite taille sur une surface, afin de détecter les insectes d'une espèce donnée.
- Le piégeage permet de détecter la présence d'un insecte spécifique dans une région, afin d'évaluer son aire de répartition et sa concentration, et de décider des traitements à appliquer en fonction des conditions.
- L'évaluation n'est pas très quantitative, car quand la population augmente, un nombre croissant de femelles entrent en compétition avec les pièges, et la proportion de mâles piégés diminue.

Phéromones - piégeage de masse

- On peut disposer un grand nombre de pièges sur une surface délimitée pour attraper le plus grand nombre possible d'insectes, afin de diminuer la population. Cette méthode donne des résultats mitigés.
- Inconvénients du piégeage de masse avec des phéromones
 - Dans la plupart des cas, les phéromones ne permettent d'attraper que les mâles.
 - Or, la diminution de la population mâle a un faible effet sur la reproduction des insectes, car les quelques mâles restants peuvent chacun s'accoupler à plusieurs femelles.
 - On estime qu'une action spécifique sur les mâles est inefficace si elle n'affecte pas au moins 90% d'entre eux.

Phéromones - confusion

- On répand des paillettes imprégnées de phéromones sur le champ. Les mâles n'arrivent plus à s'orienter, car les signaux émis par les femelles sont masqués par les phéromones des paillettes.

Contrôle des ravageurs

Le lâcher d'insectes stériles

Le lâcher d'insectes stériles

- Chez certaines espèces de diptères (mouches et moustiques), la femelle ne s'accouple qu'une fois. Elle refuse ensuite le contact des autres mâles.
- Cette caractéristique a été mise à profit pour diminuer les populations de certains diptères nuisibles.
- Protocole
 - Élevage un grand nombre d'insectes en laboratoire
 - Stérilisation par irradiation
 - Lâchage des insectes stériles dans les zones infectées.
 - Les mâles stériles vont s'accoupler avec les femelles locales, sans les fertiliser. Celles-ci refusent toutefois l'accouplement avec d'autres mâles.
 - Note: les femelles stériles s'accoupleront également avec les mâles (stériles et sauvages), mais ne donneront de toutes façons pas de descendance.

Impact des insecticides au fil des générations

- Avec des insecticides, même en supposant qu'il n'y a pas de sélection de résistants (scénario optimiste), il reste toujours un pourcentage d'individus qui échappent au traitement (par exemple parce qu'ils sont hors d'atteinte au moment du traitement).
- Ce pourcentage étant fixe, la population est réduite d'un facteur identique à chaque génération.

INSECTICIDES (90% mortalité)

Generation	nombre de femelles
P	1 000 000
F1	$5 * 1\,000\,000 * 0,1 = 500\,000$
F2	$5 * 500\,000 * 0,1 = 250\,000$
F3	$5 * 250\,000 * 0,1 = 125\,000$
F4	$5 * 125\,000 * 0,1 = 62\,500$

Source: Jean-Claude Grégoire (ULB)

■ Exemple théorique

- population initiale de 1.000.000 de femelles
- 200 oeufs/femelle
- 5% atteignent l'âge adulte
- 50% de ces adultes sont des femelles
- Chaque femelle donne donc naissance à 5 femelles
- Même avec un taux de 90% de mortalité, la population ne diminue que d'un facteur 2 à chaque génération.

Impact des insectes stériles au fil des générations

- Le modèle de Kipling (1955) montre que le lâchage répété d'insectes stériles provoque une diminution beaucoup plus rapide de la population qu'avec des insecticides.
- Ceci est dû au fait que le nombre d'insectes stériles est constant au fil des générations, alors que le nombre de sauvages diminue. La probabilité de croisement fertiles diminue donc au fil des générations, alors qu'avec les insecticides elle est constante (si on ne tient pas compte de la résistance) ou même croissante (sélection de résistants).

9.10⁶ insectes stériles lâchés à chaque génération

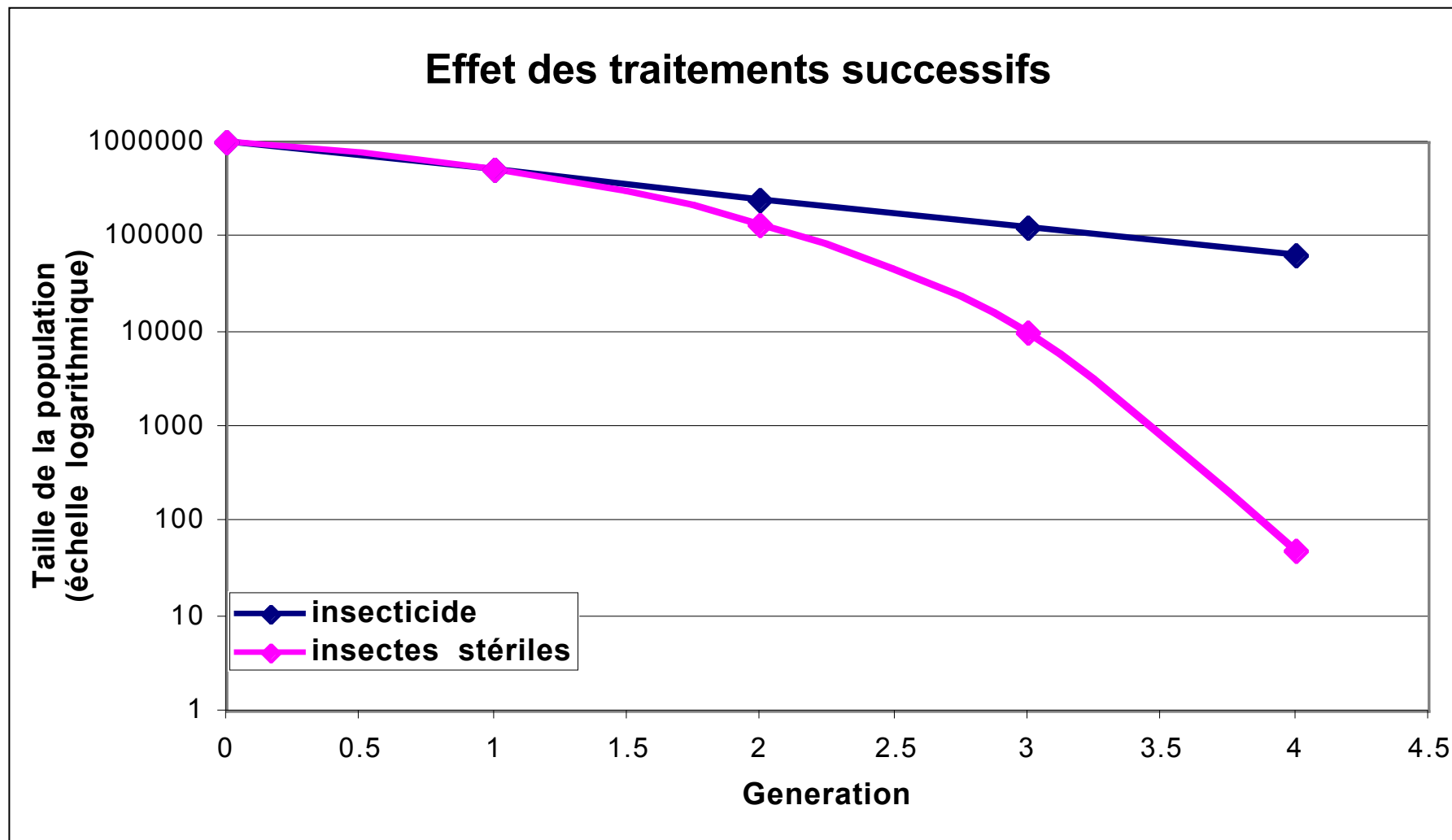
Génération	Proportion de males fertiles/stériles	Probabilité de croisement fertile	Taille de la population
P			1 000 000
F1	1:9	1:10	$5 \times 1.000.000/10 = 500.000$
F2	1:18	1:19	$5 \times 500.000/19 = 131.625$
F3	1:68	1:69	$5 \times 131.625/69 = 9.486$
F4	1:949	1:950	$5 \times 9\,486/950 = 50$

Conditions initiales

population de 1.000.000 femelles; taux de reproduction $r = 5$
(200 oeufs/femelle x 0.05 atteignent l'âge adulte x 0.5 femelles = 5)

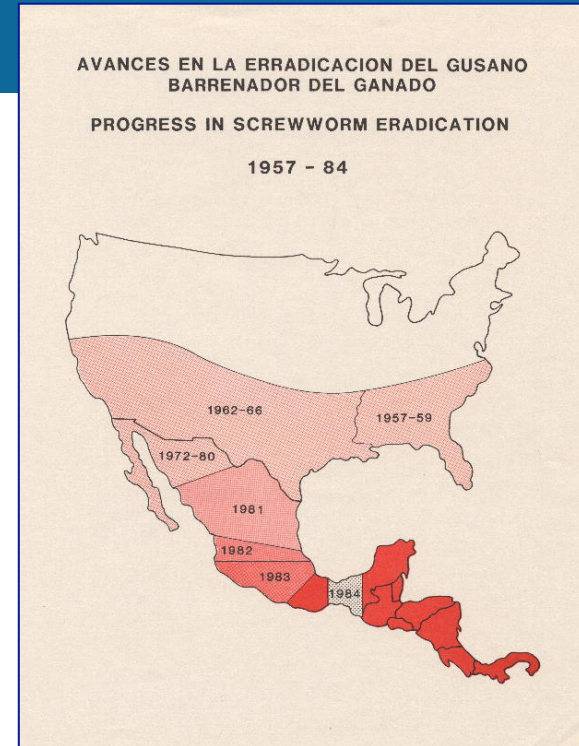
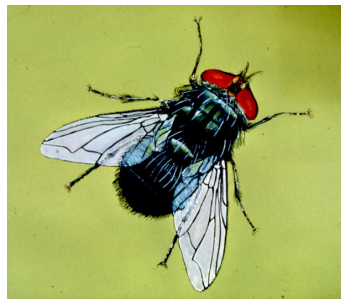
Source: Jean-Claude Grégoire (ULB)

Comparaison (par simulation) insecticides - insectes stériles

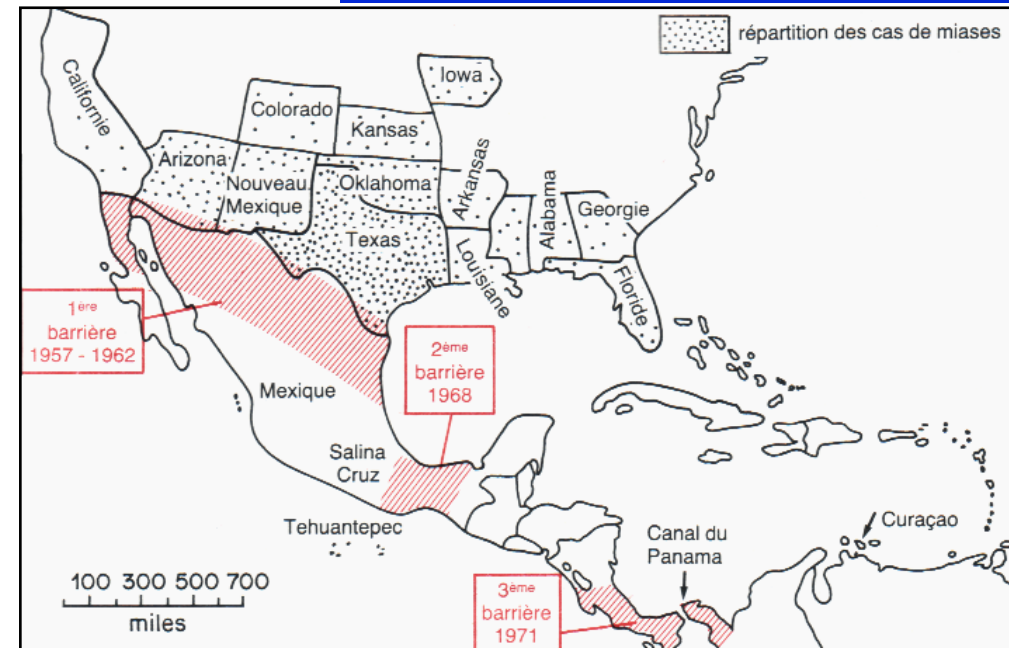


La lutte contre la lucilie bouchère

- 1955 : éradication complète de l'île de Curaçao
- 1959 : Floride (> 2 milliards d'insectes lâchés, au rythme de 50 millions/semaine)
- 1962 : Mexico, le long de la frontière Mexique-USA: 6 milliards de mouches stériles
 - En 2 ans, le nombre de cas tombe de 50.000 à 239
- 1968 : Seconde barrière: Sud du Mexique
- 1971 : Troisième barrière: Panama.



<http://www.nal.usda.gov/speccoll/collect/screworm>



Éradication de la lucilie bouchère d'Afrique du Nord

- Campagne d'un an (1996) sur une superficie de 400 000 kilomètres carrés en Libye
- 40 millions de mouches lâchées chaque semaine.
- En 1998, on ne rapportait aucun cas de réapparition de la mouche.

Éradication de la mouche tsé-tsé au Zanzibar

- Depuis 1996, une mouche tsé-tsé (vecteur de la trypanosomiase) qui s'attaquait au bétail a été éradiquée de Zanzibar.
- Le projet était mené par la FAO, le PNUD et le gouvernement tanzanien.
- Ceci a nécessité une campagne de 4 ans
 - premier traitement aux insecticides pour réduire la population
 - en tout, plus de 8 millions de mâles stériles ont été lâchés



Avantage des insectes stériles

- **Spécificité parfaite**
 - Les mâles stériles ne s'accouplent qu'avec les femelles de leur propre espèce, il n'y a donc pas d'impact sur les autres espèces d'insectes.
- **Efficacité**
 - Cette méthode a permis l'éradication complète de certaines espèces nuisibles dans des lieux isolés.

Inconvénients des insectes stériles

- La méthode ne peut s'envisager qu'à échelle régionale.
 - En effet, il ne sert à rien de réduire localement la population d'une espèce si d'autres individus peuvent immédiatement immigrer à partir des régions voisines.
- Il faut disposer d'usines pour produire un grand nombre d'insectes stériles.
- Pour être efficace, le nombre de mâles stériles lâchés doit dépasser largement le nombre de mâles sauvages. Pour cela, on combine souvent un premier traitement général (insecticides) pour réduire la population sauvage, puis on réalise plusieurs lâchages successifs d'insectes stériles pour réduire progressivement la proportion de croisements fertiles.
- En général, il s'agit d'initiative nationales, soutenues par des organismes internationaux (FAO, PNUD).
- Ces contraintes font que les applications sont limitées aux ravageurs présentant un impact économique suffisant pour justifier les coûts.

Contrôle des ravageurs

Plantes résistantes aux ravageurs

Plantes résistantes aux insectes

- Résistance chimique
 - De nombreuses plantes synthétisent des molécules toxiques pour les insectes. Il s'agit de produits du métabolisme secondaire de la plante, synthétisé sous l'action d'enzymes spécifiques.
 - On estime que le métabolisme secondaire des plantes comporte plus de 50.000 molécules différentes (toutes espèces confondues).
 - Chaque plante n'en synthétise qu'un petit nombre (50 à 100)
 - La synthèse peut être *constitutive* (les molécules sont synthétisées à tout moment) ou *conditionnelle* (la molécule n'est synthétisée qu'en réponse à l'attaque de l'insecte).
- Résistance morphologique
 - Epaississement des parois.
 - Epines et poils à la surface de la plante.
 - Surfaces couvertes de cire.
- Résistance physiologique
 - Certaines plantes répondent aux attaques des ravageurs en activant la régénérescence des organes attaqués.

Sélection de plantes résistantes

- Les méthodes classiques de sélection des variétés ont permis, dans certains cas, d'obtenir des variétés qui résistent aux insectes, en mettant en œuvre différents mécanismes.
- Exemple: mouche de Hesse
 - Les mauvaises années, cette mouche provoque jusqu'à 70% de dégâts pour le blé d'hiver aux Etats-Unis.
 - La sélection de variétés de blé résistantes à la mouche a diminué les pertes à 20%.
 - Après quelques années, la résistance s'est avérée de moins en moins efficace, car les mouches qui résistaient aux plantes résistantes avaient été sélectionnées.
 - On est allé rechercher des nouveaux gènes de résistances dans les banques de gènes.
- On assiste à une **co-évolution** des plantes résistantes et des insectes auxquels elles résistent;

Les plantes transgéniques résistantes aux insectes

- Depuis les années 1980, on a fait appel aux méthodes de la biotechnologie pour obtenir des plantes qui synthétisent une toxine pour les insectes. Cet aspect sera discuté en détail dans le cours sur les organismes génétiquement modifiés.

Contrôle des ravageurs

***Pratiques culturelles pour minimiser l'impact
des ravageurs***

Pratiques culturales

- Certaines méthodes culturales permettent de réduire l'impact des ravageurs.
- Exemples
 - Labour
 - Le labour ramène à la surface un grand nombre de larves, qui dépérissent ou sont attaquées par des prédateurs.
 - Destruction des résidus de récolte
 - Destruction immédiate des plantes infectées
 - Rotation des cultures
 - Les principaux ravageur s'attaquent spécifiquement à certains types de plantes.
 - Si la période de rotation dépasse la durée de survie des ravageurs, ceux-ci devront migrer ou périr.
- La plupart de ces méthodes ont été abandonnées ou fortement modifiées dans les systèmes d'agriculture industrialisée.

Contrôle des ravageurs

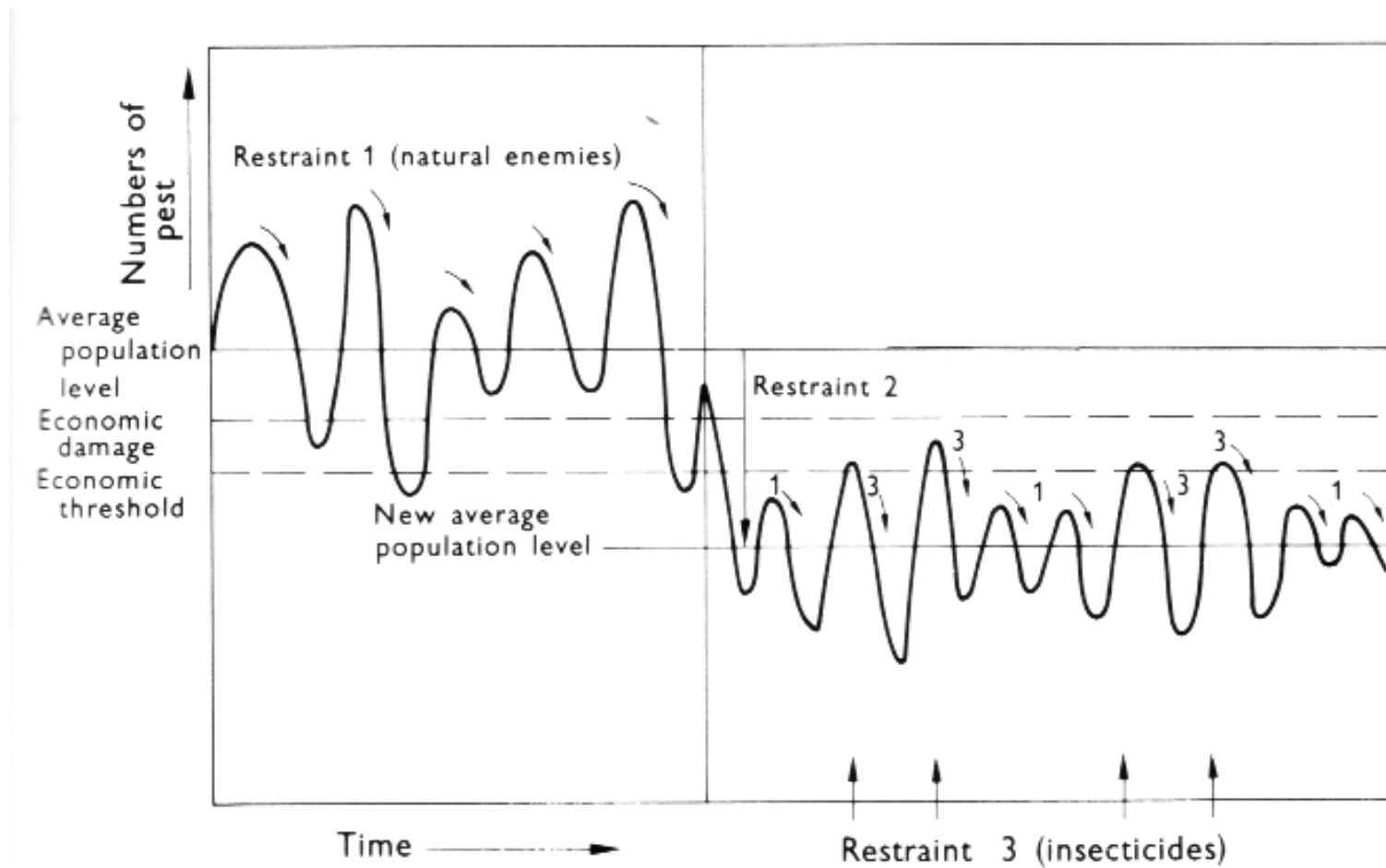
Contrôle intégré

Lutte chimique raisonnée

- Choix du moment du traitement
 - On évite de traiter au moment où les ennemis naturels sont présents.
 - Suivi régulier de la population, avec des interventions limitées en cas de dépassement du seuil d'alerte.
- Outre la réduction en coût, l'utilisation raisonnée d'insecticides diminue la pression sélective, et ralentit l'expansion des insectes résistants.
- Notion de seuil de tolérance
 - Plutôt que de viser à une éradication, on cherche un compromis entre le coût des interventions et les dommages aux cultures. On tente de maintenir la population d'insectes à un niveau acceptable pour l'agriculteur.

Contrôle intégré

- Le contrôle intégré consiste à combiner différentes approches en fonction des nécessités et des conditions locales.



Contrôle des ravageurs

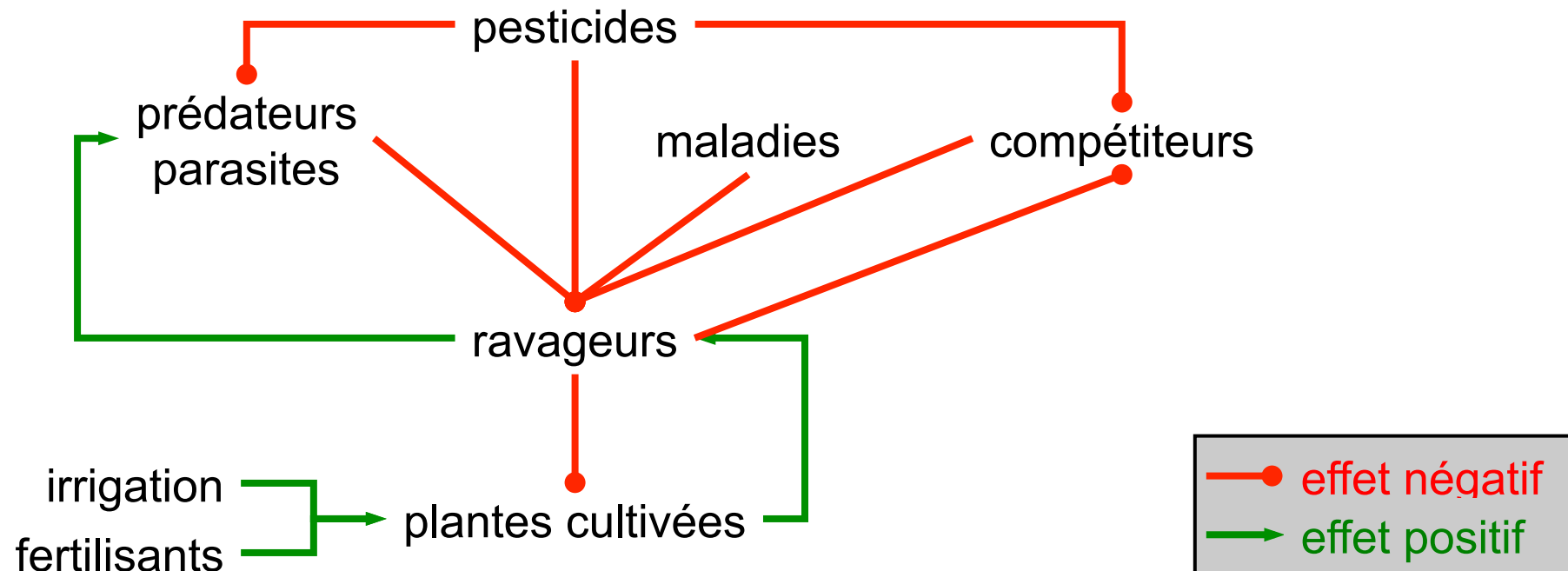
Conclusions

Résumé

- Il existe de nombreuses approches pour lutter contre les ravageurs.
 - Insecticides
 - Ennemis naturels (prédateurs et parasites) des ravageurs
 - Pathogènes des insectes
 - Lâchers d'insectes stériles
 - Pheromones (piégeage, confusion)
 - Plantes résistantes aux attaques des ravageurs
 - Pratiques culturales
- Les meilleures stratégies consistent à combiner différentes approches (lutte intégrée).
- Ceci demande un suivi des populations, et une expertise pour déterminer les traitements à appliquer en fonction des résultats du suivi.

Complexité des agro-écosystèmes

- Les pesticides nuisent non seulement au ravageur, mais également à ses ennemis naturels.
- L'irrigation et la fertilisation sont bénéfiques à la croissance de la plante, mais favorisent le développement de ravageurs.



Conclusions

- Chaque stratégie présente ses inconvénients.
- Pour quasiment toutes les stratégies (pesticides, pathogènes, insectes stériles, ...), on a constaté l'apparition de résistants.
 - Ceci ne se limite pas aux insectes, la résistance aux traitements est un problème majeure des interactions entre l'homme et les systèmes vivants
 - Résistance des bactéries aux antibiotiques
 - Résistance des mauvaises herbes aux herbicides
 - Résistance des insectes aux insecticides
- Une méthode qui donne de bons résultats la première année peut perdre son efficacité au cours du temps. Au contraire, certaines approches prennent du temps à se mettre en place (inoculation d'ennemis naturels) mais offrent une protection plus durable.
- Il est donc insuffisant d'observer l'effet d'un traitement à court terme, les études de dynamique de populations sont essentielles.

Sources d'information

- van Emden, H. F. (1989). *Pest control*. 2nd edit. New studies in biology. 1 vols, Edward Arnold, London.
- Chrispeels, M. J. & Sadava, D. E. (2003). *Plants, genes, and crop biotechnology*. 2nd edit. 1 vols, Jones and Barnett, Boston.
- Riba, G. & Silvy, C. (1989). *Combattre les ravageurs des cultures - enjeux et perspectives*. 1 vols, INRA, Paris.
- Biological Control - a guide to natural enemies in North America
<http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/>