



HAL
open science

Lutte biologique par augmentation à l'aide d'arthropodes entomophages contre les arthropodes phytophages

Alexandre Bout, Nicolas Ris, Cécilia Multeau, Ludovic Mailleret

► **To cite this version:**

Alexandre Bout, Nicolas Ris, Cécilia Multeau, Ludovic Mailleret. Lutte biologique par augmentation à l'aide d'arthropodes entomophages contre les arthropodes phytophages. Biocontrôle. Éléments pour une protection agroécologique des cultures., Editions Quae, 376 p., 2020, Savoir Faire (Quae), 978-2-7592-3076-1. hal-03145545

HAL Id: hal-03145545

<https://hal.inrae.fr/hal-03145545>

Submitted on 6 Jul 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Lutte biologique par augmentation à l'aide d'arthropodes entomophages contre les arthropodes phytophages

Alexandre Bout^{1,*}, Nicolas Ris¹, Cécilia Multeau², Ludovic Mailleret^{1,3}

¹ *Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, ISA, France*

² *INRA Montpellier, 2 place Pierre Viala, Montpellier, France*

³ *Université Côte d'Azur, Inria, INRA, CNRS, Sorbonne Université, BIOCORE, France*

*Corresponding author: alexandre.bout@inra.fr

Présentation du contexte et définitions

La lutte biologique par augmentation est fondée sur l'introduction répétée d'agents de lutte biologique dans les cultures agricoles. Ces agents sont produits en masse dans des biofabriques, dans l'objectif de réprimer à court ou moyen terme des populations d'organismes nuisibles (van Lenteren, 2012). Nous nous concentrerons ici plus particulièrement sur les enjeux spécifiques à l'utilisation des arthropodes (insectes, acariens) entomophages, c'est à dire prédateurs ou parasitoïdes, et des nématodes entomopathogènes utilisés contre des arthropodes phytophages.

L'objectif principal d'un programme de lutte biologique par augmentation est d'entraîner une diminution rapide de la population de ravageurs ou de maintenir des niveaux d'infestation très faibles tout au long du cycle cultural, et cela par l'introduction directe d'ennemis naturels issus d'une source exogène au système de culture. Ce type de lutte est particulièrement indiqué lorsque les ennemis naturels sont absents ou ne parviennent pas à se maintenir dans la culture et le milieu environnant, par exemple à survivre à

l'intersaison, ou lorsque les densités d'auxiliaires naturellement présents sont trop faibles (isolement de la culture, brièveté du cycle cultural) pour empêcher que des dégâts ne soient infligés aux plantes. Il s'agit donc d'augmenter artificiellement ces populations auxiliaires jusqu'à des densités qui permettent un contrôle satisfaisant des ravageurs (Sivinski, 2013).

Inoculation - inondation : des frontières floues

Le terme de lutte biologique par augmentation regroupe traditionnellement deux procédés d'introduction : l'**inoculation** et l'**inondation** (Eilenberg *et al.*, 2001). Les deux formes de lutte se différencient par la recherche d'une installation et d'un développement sur plusieurs générations, mais pas de façon permanente, des populations auxiliaires introduites dans le cas de l'inoculation, alors que l'attendu de l'inondation est la répression immédiate des ravageurs sous l'effet d'une introduction massive d'ennemis naturels. Dans les deux situations les introductions sont répétées dans le temps en cas de résurgence des ravageurs, ou selon un calendrier prescrit. Au sens strict, dans une lutte par inondation, le contrôle des populations phytophages est assuré exclusivement par les agents de lutte biologique introduits, tandis que dans la lutte par inoculation, il est apporté par les descendants des auxiliaires introduits (Eilenberg *et al.*, 2001). La frontière entre lutte biologique par inondation et par inoculation reste néanmoins floue car, en pratique, les organismes introduits sont généralement capables à la fois de reproduction et de prédation ou parasitisme. Les différentes stratégies de lutte biologique par augmentation exploitant des macroorganismes auxiliaires forment de fait un *continuum* allant des inoculations saisonnières de faibles quantités d'ennemis naturels, aux campagnes lourdes d'introductions massives et régulières (Hajek et Eilenberg 2018). Au sein de ce *continuum* s'insèrent des pratiques préventives dans lesquelles les agents de lutte biologiques sont lâchés de manière régulière afin d'assurer une présence permanente à même de lutter contre les ravageurs dès leur apparition (Messelink *et al.*, 2014, Hajek et Eilenberg 2018).

La lutte biologique par augmentation, d'hier à aujourd'hui

Des formes ancestrales de lutte biologique par augmentation sont apparues dès le 3ème siècle de notre ère en Chine, comme le rapporte Ji Han dans son ouvrage *Nanfang caomu zhuang*, avec le négoce de nids de fourmis prédatrices *Oecophylla smaragdina* que les agriculteurs achetaient sur les marchés et introduisaient dans leurs vergers d'agrumes pour les protéger des ravageurs. Les formes modernes de lutte biologique par augmentation remontent au tout début du XXe siècle, avec la production et l'introduction d'une espèce d'hyménoptère parasitoïde (*Metaphycus lounsburyi*) et d'une espèce de coléoptère prédatrice (*Chilocorus circumdatus*) pour lutter contre des cochenilles, respectivement de la

famille des Coccidae et Diaspididae, mais ce n'est qu'au tournant des années 1970 que le nombre de nouvelles espèces d'arthropodes auxiliaires utilisées dans des programmes d'augmentation a commencé à réellement se multiplier (van Lenteren, 2012). A l'échelle mondiale,, ce nombre est monté d'une dizaine d'espèces à 170 au début des années 2010 (Cock *et al.* 2010), et a pratiquement doublé depuis lors (van Lenteren *et al.* 2018), même si une très large majorité du marché n'est occupé que par quelques dizaines d'espèces et que certaines, un temps commercialisées, ont été abandonnées.

Les différentes formes de lutte biologique par augmentation sont aujourd'hui utilisées dans de nombreuses cultures à l'échelle mondiale, comme le maïs, le coton, la canne à sucre ou le soja. Ce sont cependant dans les cultures à haute valeur ajoutée sous abris (légumes, plantes ornementales) ou en plein champs (fraises, raisin) que la lutte biologique par augmentation est la plus utilisée. Ces cultures contribuent pour environ 80% du marché de la lutte biologique par augmentation, un marché toujours en croissance soutenue, atteignant de nos jours entre 400 à 600 millions de dollars par an au niveau mondial (van Lenteren, 2012; 2018; Knapp *et al.*, 2018), pour un marché global du biocontrôle estimé à 2,8 milliards de dollars (Dunham, 2017). Les ravageurs ciblés sont principalement les thrips (40% en valeur du marché des macroorganismes commercialisés), la mouche blanche (30%), les tétranyques (12)% et les pucerons (8%). Les insectes parasitoïdes, notamment les hyménoptères, ont longtemps formé le gros des troupes des ennemis naturels utilisés en lutte biologique par augmentation, mais la situation s'est complètement inversée depuis le milieu de la décennie 2000 avec le développement rapide de l'utilisation de prédateurs, notamment acariens mais aussi hémiptères, en cultures sous abris ou en plein champs (van Lenteren *et al.*, 2018).

Trois



agents majeurs de lutte biologique par augmentation : *Macrolophus pygmaeus* (insecte prédateur, gauche, © A. Bout, INRA), *Trichogramma brassicae* (insecte parasitoïde, milieu, © J.C. Malausa, INRA) et *Neoseiulus cucumeris* (acarien prédateur, droite, © L. Etienne, INRA).

Enjeux actuels

La nécessité d'élever massivement et de manière pérenne des agents de lutte biologique afin de les introduire par la suite requiert des investissements relativement importants dans des infrastructures de production et le développement d'un modèle commercial.

Production industrielle des auxiliaires de lutte biologique

Un des préalables les plus importants à la mise place de stratégies de lutte biologique par augmentation est la capacité à produire une très grande quantité d'organismes (Morales-Ramos and Rojas, 2003). La mise en place de ces élevages à un niveau industriel est un processus complexe qui nécessite dans un premier temps la mobilisation de multiples compétences et disciplines. Dans un second temps, ces productions entraînent des investissements importants, d'ordre technique d'une part, avec l'installation et le développement d'équipements spécifiques d'élevage dédiés aux différentes espèces, et d'ordre humain d'autre part, avec la formation de personnels spécialisés. L'usage commercial et à grande échelle des agents de lutte biologique a commencé il y a près de 60 ans, avec la production de *Phytoseiulus persimilis*, un acarien prédateur, contre les acariens phytophages de la famille des Tetranychidae (van Lenteren and Woets, 1988).

Pour la majorité des parasitoïdes et prédateurs, la production de masse nécessite une maîtrise préalable de la production de leur(s) hôte(s) ou proie(s), qui sont majoritairement des arthropodes phytophages. Bien souvent, c'est la production de ces hôtes ou proies qui est la plus difficile techniquement et qui, de fait, constitue le facteur limitant à la production des agents de lutte biologique. De plus, cette étape nécessite également la production des plantes hôtes (ou une alternative à celles-ci). D'un point de vue économique, ces contraintes doublent, *a minima*, les coûts de production sachant que seule la production des entomophages génère réellement un revenu (Van Driesche et Bellows, 1996). Cette contrainte peut en partie être levée via la recherche d'hôtes alternatifs, mais surtout via le développement de milieux d'élevages, notamment pour les hôtes et proies phytophages. Cela a conduit à une sorte de sélection dans les agents de lutte biologique produits et commercialisés : les biofabriques ont majoritairement retenu des espèces pouvant se développer sur des hôtes/proies faciles à élever en grand nombre. L'utilisation de milieux artificiels permettant l'élevage direct des auxiliaires constitue toujours une difficulté majeure. La production sur milieux nutritifs artificiels, quand elle est possible, semble ainsi souvent de qualité inférieure à des productions sur hôtes et proies naturels (Grenier et De Clercq 2003 ; Grenier, 2009 ; Riddick, 2009).

Par soucis de simplification des productions, les entreprises du biocontrôle ont parfois été amenées à retenir des candidats à tendance zoophytophages : c'est-à-dire prédateurs mais pouvant également consommer du végétal et donc être facilement produits en l'absence de proies, sur plante ou milieu artificiel. Les exemples incluent des acariens Phytoseiidae tels que *Neoseiulus californicus* ou *Amblyseius swirskii* (Messelink et al., 2008), voire des hétéroptères comme *Macrolophus pygmaeus* ou *Orius insidiosus*.

Modèles économiques

Le terme « lutte biologique par augmentation » peut désigner des stratégies de biocontrôle à base de macroorganismes ou de microorganismes. Les réglementations concernant ces deux catégories d'agents diffèrent. Contrairement aux microorganismes (cf. Chapitre 12), les macroorganismes dépendent d'une législation strictement nationale, délivrée par l'ANSES pour la France (décret n°2012-140 relatif à l'autorisation d'import et d'introduction de macroorganismes auxiliaires exotiques). Parallèlement, l'entrée en vigueur de la Convention sur la Diversité Biologique (1993) impose désormais, en contrepartie de l'accès à des ressources biologiques et de leur exploitation, un partage des avantages avec le pays dont sont originaires les dites ressources. Cette réglementation a contribué à limiter à partir des années 2000 la diversification des espèces commercialisées et leur pénétration de marchés autres que celui de leur pays d'origine (van Lenteren 2018). Associé à ce contexte réglementaire, on observe désormais un fort tropisme en faveur des espèces indigènes qui représentent aujourd'hui les 3/4 des nouveaux auxiliaires mis sur le marché (Cock *et al.* 2010).

Les macroorganismes représentent environ 15 % en valeur des produits de biocontrôle commercialisés en 2017 : 16% à l'échelle mondiale (Dunahm, 2017), 14% en France (IBMA, 2017). Les acteurs de cette part de marché sont relativement anciens puisque plus de la moitié des sociétés actives à ce jour se sont créées dans les années 70-90. Environ 500 sociétés commercialisent actuellement des macroorganismes pour des applications de biocontrôle, mais seules 10 d'entre elles atteignent ou dépassent la taille d'une PME. Le marché européen des macroorganismes auxiliaires est en majorité détenu par trois de ces sociétés spécialisées : Koppert (fondée en 1967 en Hollande), Bioline AgroSciences (issu de la fusion en 2016 de Bioline, société anglaise fondée en 1979, avec la filiale Biotop du groupe français InViVo, fondée en 1991) et Biobest (fondée en 1987 en Belgique). A l'origine fondées sur un modèle économique classique consistant à vendre leur propre production, des acariens prédateurs pour Koppert, des trichogrammes et des acariens pour Biotop et Bioline, et des bourdons pollinisateurs pour Biobest, ces trois entreprises ont par la suite diversifié leur approche du marché en étendant leur portefeuille de produits, notamment via la distribution. En France, certaines coopératives, comme par exemple Savéol et sa filiale Savéol Nature, ont créé et entretiennent leurs propres élevages d'insectes afin de répondre à leurs besoins, un mode d'organisation que l'on retrouve sur d'autres continents, notamment en Amérique Latine (van Lenteren 2018). Il existe également à l'étranger, particulièrement en Asie et en Amérique Latine, des formes alternatives de commercialisation de macroorganismes auxiliaires impliquant des fonds publics parfois associés à des capitaux privés. A titre d'exemple, le programme gouvernemental OKSIR lancé en 1992 au Canada, basé sur la technique de l'insecte stérile ([voir chapitre 6](#)), s'appuie sur une taxe prélevée auprès des

citoyens et des producteurs de pommes locaux pour financer la production de masse, le traitement et le relargage de carpocapses stériles.

Effets non-intentionnels

Comme pour toute méthode de contrôle, la question d'éventuels effets non-intentionnels et de leur importance relative par rapport aux bénéfices escomptés/observés se pose inévitablement. D'une façon générale, on peut distinguer deux types d'effets non-intentionnels suivant qu'ils se manifestent au sein de l'agrosystème considéré ou en dehors.

Différents types d'effets non-intentionnels peuvent être envisagés.. Il se peut que l'auxiliaire de lutte biologique s'avère moins spécifique ou plus polyphage qu'évalué initialement et qu'il impacte d'autres espèces nuisibles. Dans une telle situation, l'effet non-intentionnel est positif. Un cas plus problématique est celui où l'auxiliaire peut impacter négativement la culture qu'il est censé protéger. De telles situations peuvent se produire dans le cas d'espèces prédatrices présentant une phytophagie facultative (Coll et Guershon 2002, Dumont *et al.* 2018). Mais cette zoophytophagie ne doit pas forcément être considérée comme un caractère rédhitoire dans la mesure où elle peut permettre la persistance de l'auxiliaire en cas de non disponibilité temporaire des ravageurs, voire faciliter sa production. Enfin, les cas les plus généraux d'effets non-intentionnels négatifs au sein de l'agrosystème regroupent des cas d'interactions écologiques complexes conduisant à des interférences entre auxiliaires, que ceux-ci servent à contrôler la même cible ou des cibles différentes. Le terme de prédation intra-guilde désigne ainsi une situation où des espèces consomment une ressource commune et dont certaines prédatent également les autres (Polis *et al.* 1989, Rosenheim *et al.* 1995). Il s'agit d'interactions trophiques communes dans les écosystèmes naturels mais que l'on peut également rencontrer dans des agrosystèmes, par exemple lorsque plusieurs espèces sont introduites délibérément par souci initial de complémentarité ou lorsqu'un auxiliaire introduit à des fins de lutte biologique par augmentation interagit avec des ennemis naturels présents spontanément. Ainsi Snyder et Ives (2001) rapportent que certains Coléoptères prédateurs du genre *Pterostichus* consomment à la fois des pucerons (*Acyrtosiphon pisum*) sains mais également parasités, ce qui nuit à la dynamique de l'hyménoptère parasitoïde *Aphidius ervi*. Aussi bien les études théoriques que les expérimentations en laboratoires ou mésocosmes et les observations *in situ* montrent des conséquences très variables de la prédation intra-guilde sur les dynamiques des populations des différents protagonistes et donc *in fine* sur l'efficacité et la durée du contrôle .

Le cas des effets non-intentionnels en dehors de l'agrosystème considéré est lié à la dispersion des auxiliaires, qui dépend de leurs capacités propres (de vol, de marche, de dispersion passive) et des caractéristiques de la culture (plein champ, serres ouvertes, serres fermées). Le contraste entre des serres favorables en termes de microclimats et abondance de ressources, et des conditions extérieures globalement défavorables peut parfois suffire à prévenir cette dispersion (Hart *et al.* 2002). D'une façon générale toutefois, ceux-ci ne peuvent être écartés par défaut, en particulier dans le cas de lâchers inondatifs massifs. Des études ont été menées en Suisse pour évaluer les éventuels effets non-intentionnels des lâchers inondatifs de *Trichogramma brassicae* contre la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* (Kuske *et al.* 2003). Les résultats obtenus mettent en évidence (i) la dispersion d'une fraction notable des Trichogrammes en dehors de la parcelle de lâcher (50 premiers mètres), (ii) une prédominance relative de *T. brassicae* pendant les premiers jours post-lâcher, (iii) une présence résiduelle plus durable. Les auteurs concluent toutefois que cela n'est pas de nature à affecter sérieusement les trichogrammes indigènes et les espèces hôtes non-cibles. Il est bien sûr difficile de généraliser à partir d'un tel cas d'étude, qui reste rare, d'autant que les conséquences évolutives, à plus long terme, de ces introductions sur les populations naturelles de *T. brassicae* n'ont pas été estimées. La question des effets non-intentionnels prend une autre ampleur dès lors que les auxiliaires envisagés sont des espèces exotiques (van Lenteren *et al.* 2003). La problématique est alors très similaire à celle que l'on rencontre dans le cadre de la lutte biologique par acclimatation (cf **Chapitre 4**).

D'une façon générale, la question des effets non intentionnels et, en particulier des impacts sur les espèces non-cibles peut donner lieu à débat au sein de la communauté scientifique et au delà. En effet, s'il paraît assez évident que la lutte biologique par augmentation ne peut pas être considérée comme un acte neutre d'un point de vue écologique, des différences d'appréciation existent selon que l'on privilégie un « principe de précaution » ou un « principe d'innovation ». Ces débats sont cependant à mettre en perspective en considérant les risques des pratiques actuelles faisant largement appel à la lutte chimique dont les effets non-intentionnels sur les espèces non-cibles, y compris *Homo sapiens sapiens*, sont avérés.

Axes d'amélioration pour la lutte biologique par augmentation

Amélioration génétique des agents de lutte biologique

Pour la plupart des ressources agronomiques (plantes cultivées ou animaux d'élevage), l'amélioration génétique a prouvé son intérêt pour améliorer des traits phénotypiques impactant la performance. Ce levier potentiel a donc été rapidement identifié pour optimiser les méthodes de lutte

biologique par augmentation. Force est toutefois de constater que les succès réels sont rares. Les raisons de cet échec relatif sont probablement diverses mais au moins trois d'entre elles méritent une attention particulière. Tout d'abord, le marché des macroorganismes utilisés en lutte biologique est très fragmenté avec des chiffres d'affaires limités. Une telle situation contraint les possibilités d'investissement en Recherche et Développement, en particulier sur l'amélioration génétique. De plus, plusieurs sociétés productrices d'auxiliaires s'avèrent frileuses quant au développement de programmes d'amélioration génétique au regard du temps que cela demande, du bénéfice attendu et de l'absence de protection juridique face à une concurrence déloyale. Enfin, sur le plan biologique, des questions se posent sur les traits à sélectionner (Mackauer 1976, Hopper *et al.* 1993, Roderick 2003) : traits phénotypiques classiques (taille, fécondité potentielle, longévité) traits comportementaux (capacité de dispersion, d'exploration, stratégies d'exploitation des ressources), ou aptitudes particulières (diapause permettant le stockage, résistance à des stress thermiques, tolérance à des pesticides). Le contexte évolue toutefois favorablement (Lommen *et al.* 2016) et les sociétés productrices d'auxiliaires se dotent progressivement de compétences à même de traiter les enjeux de valorisation et protection du matériel biologique et des savoir-faire associés.

Parallèlement, le développement de méthodes et outils en génétique moléculaire et génomique permet désormais de caractériser avec une finesse jusque-là inaccessible le matériel biologique (Lu *et al.* 2016, Cruaud *et al.* 2018, Lindsey *et al.* 2018) avec, à la clé, une capacité de traçabilité inégalée et la perspective d'envisager des programmes de sélection fondés sur le couplage entre marqueurs moléculaire et traits phénotypiques. Enfin, on observe, auprès des acteurs publics et privés de la R&D, une prise en compte de la sub-optimalité fréquente des souches historiques à l'origine des élevages de masse. En témoignent par exemple les travaux récents menés conjointement par l'INRA et la société Bioline Agrosiences pour optimiser via des leviers génétiques l'efficacité de *Trichogramma brassicae* contre la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis*.

Amélioration de la production

Des solutions restent à trouver et à développer afin d'adapter la production d'auxiliaires aux besoins actuels et futurs (Leppa *et al.* 2004). La grande majorité des élevages actuels proviennent du savoir accumulé sur des productions à relativement petite échelle. Or l'industrie du biocontrôle pourrait bénéficier des autres secteurs de production d'insectes. Par exemple, la production de soie a fourni d'importantes ressources pour le développement du biocontrôle en Chine, permettant notamment une production massive de *Trichogramma spp.* à partir de pontes de *Antheraea spp.* (vers à soie) pour contrôler les lépidoptères ravageurs de cultures. De même, d'importants développements sont aujourd'hui attendus en termes d'automatisation des productions, sur le modèle des producteurs d'insectes pour l'alimentation animale

et/ou humaine. Cette automatisation devrait permettre de réduire d'autant les coûts de production, tout en garantissant un suivi optimal de la qualité et une forme de standardisation des auxiliaires produits, sujets qui restent des enjeux majeurs de la lutte biologique par augmentation (van Lenteren, 2012). Il est cependant à noter que la qualité des auxiliaires est aussi déterminée par la chaîne logistique de transport et de distribution, et ne se réduit pas uniquement aux seuls aspects de production.

Supplémentations

Dans certains systèmes de cultures, les populations d'auxiliaires introduites peuvent avoir des difficultés à s'établir ou à persister, car les auxiliaires ne disposent pas de l'ensemble des ressources qui leur sont nécessaires. Ces ressources sont de différents types : les densités de proies ou d'hôtes peuvent être transitoirement trop faibles pour permettre de soutenir les populations auxiliaires, des nourritures complémentaires peuvent être absentes ou de faible qualité, ou encore, les auxiliaires peuvent manquer de sites de ponte ou d'abris. Dans tous les cas, la survie ou la reproduction des auxiliaires est impactée, ce qui nuit à l'efficacité de la lutte et nécessite des réintroductions fréquentes qui augmentent le coût de la méthode (Huang *et al.* 2011, Messelink *et al.* 2014). Des améliorations importantes peuvent être apportées par la supplémentation, c'est à dire l'apport dans les cultures de ressources manquantes.

Une des techniques les plus anciennes est celle dite de la « plante banque », qui consiste en l'introduction de plantes compagnes, qui ne sont pas récoltées, mais qui soutiendront des populations de proies ou d'hôtes alternatifs et permettront de maintenir les populations auxiliaires (Huang *et al.* 2011). Outre les phytophages qu'elles abritent, ces plantes peuvent aussi fournir aux agents de lutte biologique des nourritures alternatives ou complémentaires telles que du pollen, du nectar ou de la sève (Messelink *et al.* 2014). Néanmoins, dans les systèmes de culture très intensifs comme les systèmes de culture sous serre, la compétition pour l'espace productif est telle que cette solution est peu employée. Des méthodes basées sur la supplémentation, directement sur les plantes cultivées, d'hôtes ou proies alternatifs ou de nourritures complémentaires se développent aujourd'hui. Ainsi des œufs de lépidoptères stérilisés ou des cystes d'artémies sont utilisés pour soutenir des populations auxiliaires dans différentes cultures. L'introduction de pollen, longtemps difficile du fait des coûts afférents à sa récolte, a récemment connu un développement massif notamment suite à la commercialisation par l'entreprise Biobest de pollen de *Typha* comme nourriture alternative pour les acariens prédateurs. Plus généralement, le développement d'hôtes ou de nourritures alternatives bon marché est perçu comme un enjeu majeur pour l'amélioration des méthodes de lutte biologique par augmentation (Messelink *et al.* 2014). Enfin, d'autres types de supplémentations reposent sur l'introduction sur les plantes cultivées de sites de ponte ou d'abris qui permettent une meilleure reproduction et une meilleure survie des stades juvéniles des ennemis naturels. Ces techniques se

développent particulièrement pour les acariens prédateurs, sous la forme d'introductions de fibres sur les feuilles des plantes. Les supplémentations combinées de nourriture et d'abris sont parfaitement compatibles et semblent même dans différentes cultures produire des effets synergiques (Pekas et Wäckers, 2017).

Dynamique des populations

A l'inverse de la lutte biologique par acclimatation, qui recherche un équilibre à long terme entre populations de ravageurs et d'ennemis naturels ([Chapitres 3 et 4](#)), la lutte biologique par augmentation pose des questions sur les dynamiques hors équilibre de systèmes régulièrement perturbés par les introductions d'agents de lutte biologique. Plusieurs études théoriques ont ainsi mis en évidence des interactions entre les patrons de déploiement des ennemis naturels dans l'espace et le temps, et les caractéristiques biologiques intrinsèques des populations d'auxiliaires. Ainsi la présence de densité-dépendance positive ou négative (c'est-à-dire l'influence de l'abondance des auxiliaires sur l'accroissement de leurs populations), ou le mode de dispersion, modulent l'efficacité d'une stratégie d'introduction donnée. Ainsi, lorsque les ennemis naturels interfèrent entre eux, ce qui est courant par exemple chez les acariens prédateurs, les stratégies les plus efficaces sont basées sur des introductions fréquentes de faibles nombres d'auxiliaires (Nundloll et al. 2010). Plus généralement, ces études théoriques soulignent qu'une connaissance fine des processus de biologie des populations impliqués est essentielle à une bonne mise en œuvre de la lutte biologique par augmentation. Elles permettent aussi d'orienter vers de meilleures stratégies de déploiement d'un ennemi naturel particulier, ou, en présence de contraintes culturelles, paysagères ou techniques liées aux moyens d'introduction eux-mêmes, d'orienter le choix vers les types d'auxiliaires les plus adaptés. Par exemple, des capacités importantes de dispersion des agents de lutte biologique ont longtemps été considérées comme un critère de sélection. Ceci est aujourd'hui remis en question par des études soulignant le caractère potentiellement délétère d'une trop forte dispersion (Heimpel et Asplen, 2011).

Entomovectoring

Une dernière voie d'amélioration possible de l'utilisation des auxiliaires de lutte biologique, ou de leur intérêt pour la protection des cultures, réside dans le développement de stratégies s'appuyant sur la technique dite d'« entomovectoring ». Cette technique consiste à faire transporter ou à diffuser un ou plusieurs éléments via un insecte. Cet élément peut être un autre arthropode (insecte ou acarien), une bactérie, ou une molécule d'origine naturelle ou de synthèse appartenant ou non aux solutions de biocontrôle. Les pratiques actuelles consistent à faire diffuser des solutions de protection des plantes ou de

pollinisation via des insectes pollinisateurs, en particulier des bourdons couramment introduits pour la pollinisation de différentes cultures sous abris ou en vergers. Les exemples les plus connus sont la diffusion d'un antifongique contre *Botrytis cinerea* par des bourdons introduits en culture de fraises (solution proposée par le groupe Lallemand), ou d'un biopesticide *Bt* (solution Biobest). L'intérêt est notamment de distribuer ces solutions rapidement, facilement et spécifiquement aux endroits ciblés, le tout en quantités réduites. Des travaux récents s'intéressent aussi à l'utilisation des caractéristiques zoophytophages de certains prédateurs, comme par exemple *M. pygmaeus*, pour diffuser à la plante, directement dans les tissus, des solutions de biocontrôle de types micro-organismes, toxines bactériennes ou stimulateurs de défenses naturelles. Cela permettrait de conférer à ces prédateurs une seconde activité de protection contre des pathogènes fongiques, sans compromettre leur fonction première. Outre augmenter l'intérêt de ces prédateurs optimisés, ces développements contribuent également à améliorer l'intérêt des stimulateurs de défense naturelle parfois encore trop coûteux et pouvant induire de la phytotoxicité. Ces approches offrent ainsi des perspectives vers une intégration de plusieurs solutions de biocontrôle.

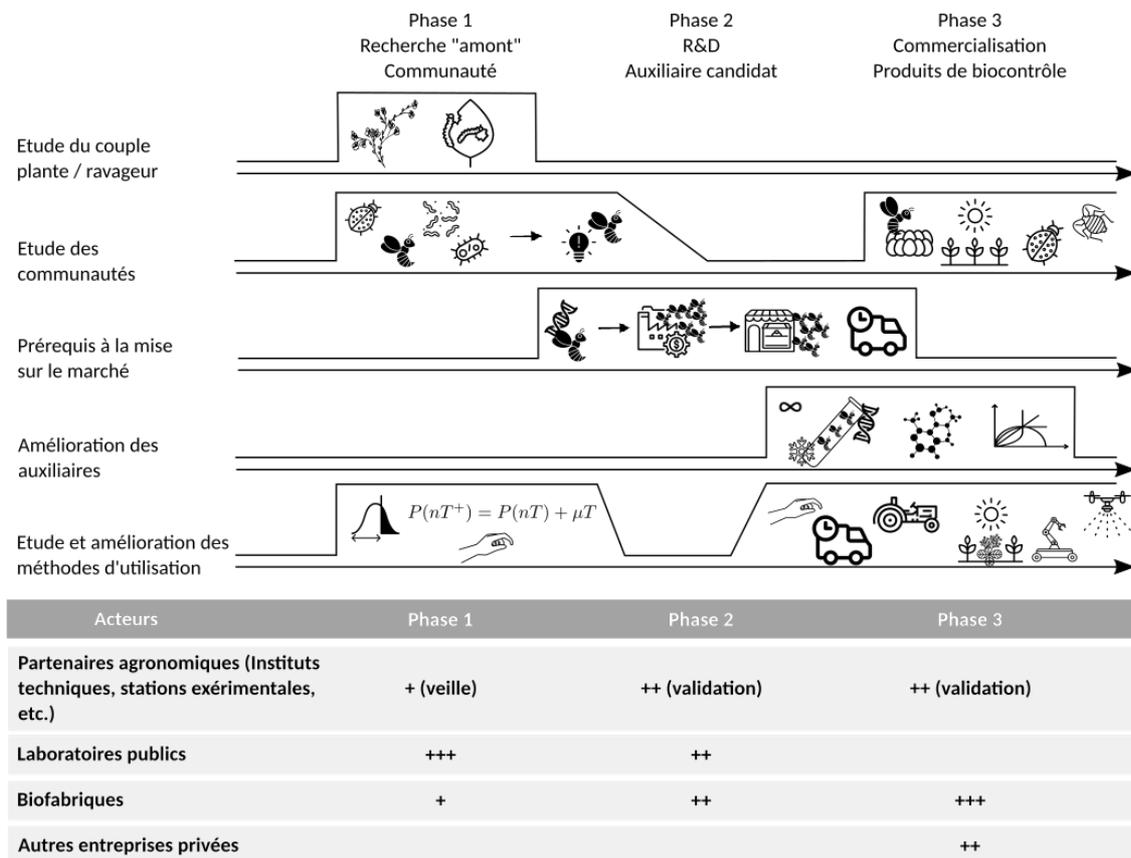


Figure 1 : figure schématisant le flux de travail mis en œuvre dans le cadre du développement d'une lutte biologique par augmentation. Les activités réalisées se répartissent au cours de 3 phases pour lesquelles les principaux types d'acteurs et leurs niveaux d'implication sont indiqués.

Conclusion

Comme évoqué dans ce Chapitre, le développement et la promotion de méthodes de lutte biologique par augmentation dépendent donc non seulement de considérations scientifiques et techniques mais également de considérations sociales (formation – conseils), économiques, (coûts absolus ou relatifs à des pratiques concurrentes), réglementaires (autorisation/retrait de produits phytosanitaires, législation sur les organismes exotiques) voire juridiques (protection des savoir-faire et du matériel biologique), cf. Figure 1. Dès lors, un développement ambitieux de cette stratégie doit impliquer des actions concertées à différents niveaux. Au niveau scientifique, il convient par exemple de souligner la nécessité de disposer de cadres temporels et financiers suffisamment longs pour identifier/évaluer correctement les auxiliaires candidats puis vérifier leur efficacité et leur innocuité en conditions réelles d'utilisation. Sur un plan plus zootechnique, il serait également judicieux d'améliorer les techniques de production industrielle qui restent encore très dépendantes de main d'œuvre humaines et donc coûteuses. A ce titre des convergences d'intérêt puis des innovations génériques peuvent être espérées non seulement avec d'autres stratégies de Biocontrôle, en particulier les différentes formes de lutte autocide qui elles aussi requièrent des productions massives (Chapitre 6), mais également avec d'autres activités de production d'insectes pour la consommation animale voire humaine. Enfin, une réflexion importante est à mener sur les « modèles d'affaire » qui sous-tendent la production et la commercialisation des auxiliaires. Il faut ainsi espérer que les récents processus de fusion-acquisition observés dans le secteur privé se traduisent effectivement par un investissement plus conséquent sur les opérations de Recherche et Développement. De façon complémentaire ou alternative, des initiatives plus régionales fondées sur un partenariat composite (organismes publiques et privés) et un « dépassement de fonction » de certains acteurs traditionnels (par ex : Instituts et Centre Techniques, Stations d'expérimentations, Chambre d'Agriculture) pourraient se révéler pertinent.

Bibliographie

Brodeur J, Rosenheim JA. 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 97 : 93-108.

Cock M.J.W., van Lenteren J., Brodeur J., Barratt B.I.P., Bigler F., Bolckmans K., Cònsoli F.L., Haas F., Mason P.G., Parra J.R.P. Do new Access and Benefit Sharing procedures under the Convention on Biological Diversity threaten the future of biological control? *Biocontrol*, Vol. 55, pp 199-218, 2010.

Coll M, Guershon M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*. 47: 267-297.

Cruaud A, Groussier G, Genson G, Saune L, Polaszek A, Rasplus JY. 2018. Pushing the limits of whole genome amplification: successful sequencing of RADseq library from a single microhymenopteran (Chalcidoidea, Trichogramma). *PeerJ*. 6: e5640.

Dunham W.C., Dunham Trimmer, 2017.
http://wrir4.ucdavis.edu/events/2017_SLR_Meeting/Presentations/GeneralPresentations/1%20Trimmer%20-%20Global%20Biocontrol%20Market%202017.pdf

Dumont F, Aubry O, Lucas E. 2018. From evolutionary aspects of zoophytophagy to biological control. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 6:221.

Eilenberg J., Hajek A. et Lomer C. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *Biocontrol*, Vol. 46-4, pp. 387-400, 2001.

Grenier, S. 2009. *In vitro* rearing of entomophagous insects – past and future trends: a mini-review. *Bull. Insectology*, **62**, 1-6.

Grenier, S. and De Clercq, P. 2003. Comparaison of artificially vs. Naturally reared enemies and their potential for use in biological control. In: van Lenteren, J.C. (Ed.), *Quality Control and Production of Biological Control Agents: Theory and Testing Procedures*, CABI Publishing, Willingford Oxon, UK, pp. 115-131.

Hajek A. et Eilenberg J. *Natural Enemies: An Introduction to Biological Control (2nd Edition)*. Cambridge University Press, 2018.

Hart AJ, Bale JS, Tullett AG, Worland MR, Walters KFA. 2002. Effects of temperature on the establishment potential of the predatory mite *Amblyseius californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae) in the UK. *Journal of Insect Physiology*. 48: 593-599.

Heimpel G.E. et Asplen M.K. 2011. A 'Goldilocks' hypothesis for dispersal of biological control agents. *BioControl*. 56:441-450.

Hopper KR, Roush RT, Powell W. 1993. Management of genetics of biological control introductions. *Annual Review of Entomology*. 38: 27-51.

IBMA France, 2017. Communiqué de presse.

Knapp M., van Houten Y., van Baal E., Groot T. Use of predatory mites in commercial biocontrol: current status and future prospects. *Acarologia*, Vol. 58, pp. 72-82.

Kuske S, Widmer F, Edwards PJ, Turlings TCJ, Babendreier D, Bigler F. 2003. Dispersal and persistence of mass released *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in non-target habitats. *Biological Control*. 27: 181-193.

Huang N., Enkegaard A., Osborne L.S., Ramakers P.M.J., Messelink G.J., Pijnakker J. and Murphy G. The banker plant method in biological control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, Vol. 30, pp. 259-278, 2011.

Leppla N.C., Morales-Ramos, J.A., Shapiro-Ilan D.I. and Guadalupe Rojas M. 2004. Introduction. In: Morales-Ramos J. (Ed), *Mass Production of Beneficial Organisms, Invertebrates and Entomopathogens*, Elsevier, pp3-16.

Lindsey ARI, Kelkar YD, Wu X, Sun D, Martinson EO, Yan Z, Rugman-Jones PF, Hughes DST, Murali SC, Qu J, Dugan S, Lee SL, Chao H, Dinh H, Han Y, Doddapaneni HV, Worley KC, Muzny DM, Ye G, Gibbs RA, Richards S, Yi SV, Stouthamer R, Werren JH. 2018. Comparative genomics of the miniature wasp and pest control agent *Trichogramma pretiosum*. *BMC Biology*. 16: 54.

Lommen STE, de Jong PW, Pannebakker BA. 2016. It is time to bridge the gap between exploring and exploiting: prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimize arthropods for augmentative pest control – a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 162(2): 108-123.

Lu D, Baiocchi T, Dillman AR. 2016. Genomics of entomopathogenic nematodes and implications for pest control. *Trends in Parasitology*. 32(8): 568-598.

Lucas E, Alomar O. 2001. *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an intraguild prey for the zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera : Miridae). *Biological Control*. 20: 147-152.

Mackauer M. 1976. Genetics problems in the production of biological control agents. *Annual Review of Entomology*. 21: 369-385.

Mason, P.G., Gillespie, D.R., Vincent, C. (Eds.), *Proceeding of the Third International Symposium of Biological Control of Arthropods*, Christchurch, New Zealand, pp. 309–318. Messelink, G.J., Ramakers, P.M.J., Cortez, J.A., Janssen, A., 2008. How to enhance pest control by generalist predatory mites in greenhouse crops. In:

Messelink G.J., Bennison J., Alomar O., Ingegno B.L., Tavella L., Shipp L., Palevsky E., Wäckers F.L. Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *Biocontrol*, Vol. 59, pp. 377-393, 2014.

Nundloll, S.; Mailleret, L.; Grogard, F. 2010. Two models of interfering predators in impulsive biological control. *Journal of Biological Dynamics* Vol.4-1, pp. 102-114.

Polis GA, Myers CA. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. 20: 297-330.

Pekas A. et Wäckers F.L. Multiple resource supplements synergistically enhance predatory mite populations. *Oikos*, Vol. 184-2, pp. 479-484, 2017.

Riddick, E.W. 2009. Benefit and limitations of factitious prey and artificial diets on life parameters of predatory beetles, bugs and lacewings: a mini-review. *BioControl* **54**, 325-339.

Roderick GK, Navajas M. 2003. Genes in new environments: genetics and evolution in biological control. *Nature Reviews*. 4: 889-899.

Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, Marois JJ, Jaffee BA. 1995. Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control*. 5: 303-335.

Snyder WE, Ives AR. 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*. 82(3): 705-716.

Van Driesche, R.G. and Bellows Jr., T.S. 1996. *Biological Control*. Chapman & Hall, New York, NY pp539.

Van Lenteren, J.C. and Woets, J. 1988. Biological and integrated pest control of greenhouses. *Annu. Rev. Entomol.* **33**, 239-269.

van Lenteren JC, Babendreier D, Bigler F, Burgio G, Hokkanen HMT, Kuske S, Loomans AJM, Menzler-Hokkanen, van Rijn PCJ, Thomas MB, Tommasini MG, Zeng QQ. 2003. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. *BioControl* 48: 3-38.

van Lenteren J.C. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol*, Vol. 57, pp. 1-20, 2012.

van Lenteren J.C., Bolckmans K., Köhl J., Ravensberg W.J, Urbaneja A. Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *Biocontrol*, Vol. 63, pp. 39-59, 2018.

Glossaire

bioagresseur : tout organisme ennemi de la plante cultivée.

Biofabriques : usines à matériel biologique produisant des auxiliaires de lutte biologique. Par extension entreprise produisant et commercialisant les dits auxiliaires.

Densité-dépendance : influence de la taille d'une population sur un caractère d'un individu de cette même population, comme le taux de croissance *per capita* ou le taux d'attaque *per capita*, par exemple.

Entomophage : se dit d'un organisme qui « consomme » (prédation, parasitisme, pathogénicité) des insectes, voire par extension d'autres arthropodes comme les acariens.

Inoculation : forme de lutte biologique par augmentation dans laquelle les populations de bioagresseurs sont régulés exclusivement par les descendants des organismes introduits.

inondation : forme de lutte biologique par augmentation dans laquelle les populations de bioagresseurs sont régulés exclusivement par les organismes qui sont introduits.

Mésocosmes : dispositif permettant l'étude de populations en conditions contrôlées de tailles et de complexités médianes.

Polyphage : se dit d'un organisme ayant un régime alimentaire varié

prédation intra-gilde : une situation où des espèces consomment une ressource commune et appartiennent donc à la même guildes écologique, mais que certaines de ces espèces prédatent également les autres espèces de la guildes.

zoophytophage : se dit d'un organisme pouvant consommer des sources de nourritures animales et végétales.