

Modèle étudié le complexe d'espèces *Bemisia tabaci*

Nomenclature et statut des espèces

Ordre	Hemiptera
Sous-ordre	Sternorrhyncha
Super-famille	Aleyrodoidea
Famille	Aleyrodidae
Genre	<i>Bemisia</i>

Figure II-18 : Nomenclature et statut des espèces appartenant au genre *Bemisia*.

La famille des Aleyrodidae fait partie de l'ordre des Hémiptères et se compose de plus de 1200 espèces dans le monde (Figure II-18). Ce sont essentiellement des insectes piqueurs-suceurs de sève phloémienne (Binkmoenen and Mound 1990). L'aleurode *Bemisia tabaci* a été décrit pour la première fois en Grèce sous le nom d'*Aleurodes tabaci* par Gennadius (1889). Depuis cette date, sa diversité géographique, sa large gamme d'hôtes et sa grande plasticité au stade nymphal ont donné lieu à différentes appellations dans le monde (Perring 2001). Le genre *Bemisia* a été créé en 1914 par Quaintance et Baker (1914), mais il faudra attendre 1936 pour que Takahashi l'y affecte sur critères morphologiques (Takahashi 1936). Depuis, le genre *Bemisia* contient 37 espèces et est considéré comme probablement originaire d'Asie (Mound and Halsey 1978). *B. tabaci* est identifié sur la base de caractéristiques morphologiques de la larve du quatrième et dernier stade larvaire, ou *puparium* (Martin 1987, Gill 1990 ; Figure II-19), et est communément appelé aleurode, ou mouche blanche en raison du dépôt cireux blanc qui recouvre entièrement le corps et les ailes de l'adulte (Figure II-20).

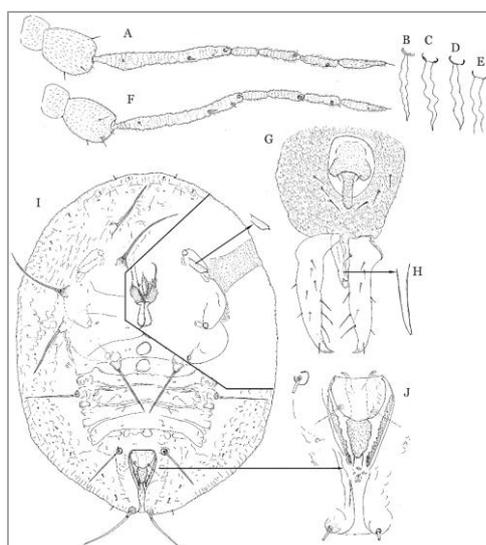


Figure II-19 : Illustrations d'après Tay et al. (2012) : d'un *puparium* (I, J), des variations de la glande cimentaire de trois femelles adultes (C-E) et d'une vue latérale de l'aedeagus d'un mâle adulte (H) provenant de spécimens de *B. tabaci* recueillis par Gennadius sur des plants de tabac à Agrinio, Grèce, en 1889. Ces illustrations sont accompagnées de croquis de l'antenne (A) et de la glande cimentée (B) d'une femelle ; et de l'antenne (F) et de l'apex postérieur d'un mâle adulte (G) de spécimens collectés en Chine, et déterminés comme provenant de la même espèce (Méditerranée) sur la base d'une analyse d'ADN.

Figure II-20 : Photo montrant une femelle (à gauche) et un mâle (à droite) *Bemisia tabaci*, espèce Middle-East Asia Minor 1 (MEAM1), ainsi que leurs œufs sur feuille de chou (crédit photo : A. Franck, CIRAD, UMR PVBMT).



Au début des années 1950, le concept de [biotypes](#) (ou de races hôtes) a été introduit pour définir ou décrire les espèces de *B. tabaci*. En effet, les populations d'aleurodes présentaient des variations de caractéristiques biologiques et écologiques ne pouvant, selon les auteurs, se rapporter à une seule entité biologique ([Mound 1963](#)). Ces différenciations portent essentiellement sur des variations d'ordre biologique ou génétique. Les différences biologiques citées sont liées à des différences : de fécondité ([Delatte et al. 2009](#)), de comportement ([Liu et al. 2007](#)), de gamme d'hôtes ([Saleh et al. 2012](#), [Malka et al. 2018](#)), de phytotoxicité ([Yokomi et al. 1995](#)), de capacité de transmission de phytovirus ([Chi et al. 2020](#)), d'endosymbiotes secondaires ([Zchori-Fein et al. 2014](#)) ou encore de résistance aux insecticides ([Horowitz et al. 2020](#)). Les variations d'ordre génétique ont été démontrées grâce à l'utilisation de divers marqueurs moléculaires : par marqueurs protéiques, RAPD-PCR, PCR-RFLP, microsatellites, ou séquençage de gènes ribosomiaux ou mitochondriaux ([Brown et al. 1995](#), [Frohlich et al. 1999](#), [Delatte et al. 2005](#), [Hadjistylli et al. 2016](#), [Ally et al. 2019](#)). Ainsi, un nombre croissant de biotypes a été décrit dans le monde, et ces biotypes ont été nommés en utilisant l'alphabet romain (A, B, B2, J, K, L, M, MS, Q ...).

Toutefois depuis 2011, la nomenclature de cette espèce a été révisée et « l'espèce » *B. tabaci* est dorénavant considérée comme un complexe [d'espèces cryptiques](#) ([De Barro et al. 2011](#)). Cette dénomination de complexe a été définie à partir d'analyses moléculaires, basées sur le séquençage partiel [du gène mitochondrial cytochrome oxydase 1](#). Le terme « biotype » n'est plus employé au sein de ce complexe d'espèces et de nouveaux noms d'espèces (basés sur leur origine géographique) ont été attribués à ces anciennes dénominations. Ainsi en 2011, l'ensemble des données moléculaires disponibles a permis de répartir ces biotypes en 24 espèces sur un critère de seuil de divergence nucléotidique de 3,5 %, elles-mêmes regroupées

dans 11 [clades phylogénétiques](#) sur un critère de seuil de divergence nucléotidique de 11 % (sur 657 pb de la région centrale du gène mtCOI ; [Boykin et al. 2007](#), [Dinsdale et al. 2010](#), [De Barro et al. 2011](#)). Ce seuil de différentiation spécifique a été rehaussé à 4 % en 2013 ([Lee et al. 2013](#)). A partir de cette date, de nouvelles espèces ont encore été rajoutées à cette liste, et à ce jour 45 espèces différentes ont été décrites ([Figure II-21](#)) : Africa, Asie I, Asie I-Inde, Asie II 1-12, Asie II-13, Asie III, Asie IV, Asie V, Australie (AUSSI), Australie II (AUSII), Australie/Indonésie, Chine1-5, Océan Indien, Ru, Moyen-Orient Asie Mineure I (MEAM1), Méditerranée (MED, que nous écrirons « MED-Q » par la suite, sauf dans le chapitre 2), MED ASL, MEAMK, Nouveau Monde 1-2, Japon 1-2, Ouganda, Italie1, Spain 1 et Afrique subsaharienne 1-5 ([Tay et al. 2017](#), [Vyskocilova et al. 2018](#), [Kanakala and Ghanim 2019](#), [Wongnikong et al. 2019](#)).

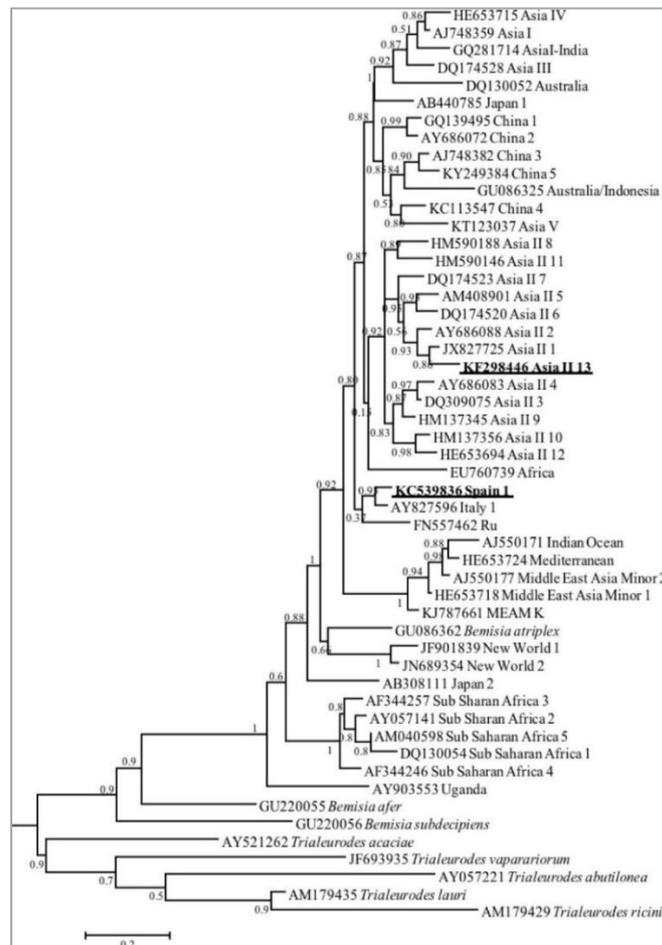


Figure II-21 : D'après [Kanakala and Ghanim \(2019\)](#) ; arbre phylogénétique bayésien (modèle GTR+G) basé sur l'analyse de séquences partielles du gène mtCOI, présentant 44 espèces décrites à ce jour dans le complexe d'espèces *Bemisia tabaci*. A noter que l'espèce MEAM2 a été remise en cause et n'est plus considérée comme telle ([Tay et al. 2017](#)). Une 44^{ème} espèce a été décrite, subdivisant l'espèce Méditerranéenne MED en « MED » (que nous appelons « MED-Q » par la suite) et « MED ASL » ([Vyskocilova et al. 2018](#)) ; ainsi qu'une 45^{ème}, subdivisant l'espèce Australie en « AUS I » et « AUS II » ([Wongnikong et al. 2019](#)), ne figurant pas sur l'arbre.

Au sein du groupe d'espèces d'Afrique subsaharienne nommé « SSA », il semblerait qu'il pourrait exister une plus grande richesse spécifique non encore explorée à ce jour, et réciproquement, certaines espèces définies sur critères « phylogénétiques » seraient caduques. Par exemple, SSA3 et SSA4 ne seraient qu'une seule et même espèce ([Wosula et al. 2017](#)). Récemment, [Mugerwa et al. \(2018\)](#) ont mis en avant l'existence potentielle de 12 ou 13 espèces en Afrique de l'Est, ajoutant 7 espèces à celles décrites (SSA1-13) ; toutefois de plus amples analyses sont requises afin de bien confirmer ces ajouts, et nous nous baserons ici sur cette liste de 45 espèces au sein de ce complexe.

Comme expliqué ci-dessus, le ravageur *B. tabaci* a été reconnu comme un complexe d'espèces, espèces qui sont donc morphologiquement identiques, mais qui diffèrent grandement par leurs caractéristiques biologiques et génétiques. Les premières délimitations d'espèces au sein de ce complexe se sont basées sur le concept « d'espèce phylogénétique » ; toutefois les chercheurs ont aussi voulu confirmer ces délimitations en se basant sur le concept « d'espèce biologique » (dans la mesure du possible), défini par la capacité de deux entités à s'accoupler avec succès et à produire une descendance viable ([Mayr 1942](#)). C'est ainsi que les deux dernières espèces décrites, MED ASL et AUSII, ont pu être différenciées avec certitude. Malheureusement, trop peu d'études biologiques confirmant le rang d'espèce (au sens biologique) au sein de ce complexe ont été conduites ([Liu et al. 2012](#), [Vyskocilova et al. 2018](#), [Wongnikong et al. 2019](#)).

II.3.2. Biologie de l'organisme

Le cycle de développement de *B. tabaci* comprend successivement un stade œuf et quatre stades larvaires (L1 à L4), avant d'aboutir à l'adulte ([Byrne and Bellows Jr 1991](#), [Basu 1995](#)). La femelle pond en général ses œufs sur la face abaxiale des feuilles supérieures de la plante hôte ([Gameel 1977](#)). D'une longueur d'environ 0,2 mm, les œufs sont maintenus à la plante hôte par le biais d'un court pédicelle inséré directement dans les tissus foliaires ([Paulson and Beardsley 1985](#)). Au moment de la ponte, ils arborent une couleur blanchâtre à jaunâtre, qui vire progressivement au marron au cours du développement embryonnaire. L'aleurode femelle peut pondre au-delà de 300 œufs au cours de sa vie ([Gangwar and Gangwar 2018](#)). Cependant, des facteurs biotiques tels que l'espèce et la plante hôte considérées, ainsi que des facteurs abiotiques, comme la température et l'humidité par exemple, influent sur la fécondité ([Basu 1995](#), [Guo et al. 2010](#), [Guo et al. 2012](#)). A titre d'exemple, la fécondité moyenne de

l'espèce MED-Q sur plants de tomate a été estimée à 105,3 œufs à 21°C, contre 41 œufs à 35°C ([Bonato et al. 2007](#)). Sur cette même plante hôte, la fécondité de l'espèce MEAM1 serait comprise entre 74 et 170 œufs à 30°C ([Delatte et al. 2009](#)).

L'éclosion des œufs donne naissance au seul stade larvaire mobile de cette espèce (L1 dit *crawler*). Cette première larve mesure entre 0,2 et 0,3 mm de long, se nourrit sur la face abaxiale de la feuille et ne dure que quelques heures. A la mue suivante, elle perd ses pattes et devient donc sessile ([Basu 1995](#)). Les stades suivants s'accompagnent d'un grossissement de la larve et de quelques changements morphologiques. Cependant, le dernier stade larvaire ou « pupa », devient le siège d'une quasi-métamorphose. En effet la pupa, d'une longueur de 0,7 mm, est caractérisée par une couleur jaunâtre, l'apparition de tâches oculaires rouges puis noires et des ébauches de pattes et d'ailes. A ce stade, il n'y a plus de prise alimentaire. A l'issue du développement larvaire, l'aleurode adulte émerge de la partie antérieure du *puparium*, au travers d'une ouverture médiane en forme de « T » ([Berlinger 1986](#) ; [Figure II-22](#)).

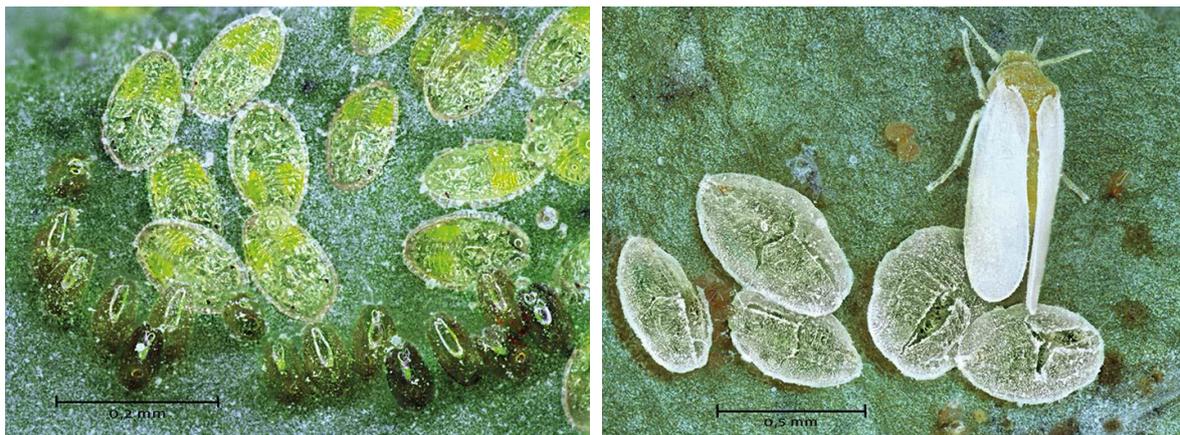


Figure II-22 : Photos montrant des stades larvaires de l'espèce MEAM1 sur feuille de chou (à gauche), ainsi qu'un aleurode adulte entouré d'exuvies avec des fentes en « T » (crédit photo : A. Franck, CIRAD, UMR PVBMT).

Comme pour la fécondité, la durée entre chacun des six stades de développement de *B. tabaci* va fortement dépendre de l'espèce étudiée ([Zang et al. 2006](#)), de la plante hôte ([Muñiz 2000](#), [Muñiz and Nombela 2001](#), [Kakimoto et al. 2007](#)), de la température et de l'humidité de l'environnement ([Gerling et al. 1986](#), [Drost et al. 1998](#)), ainsi que du statut d'infection par les endosymbiotes ([Himler et al. 2011](#), [Xue et al. 2012](#)). Pour exemple, les adultes de l'espèce MED-Q, lorsqu'ils sont élevés sur plants de tomate, émergent après un minimum de 20 jours à 30°C et un maximum de 56 jours à 17°C ([Bonato et al. 2007](#)). Aussi, sur la même plante hôte, cette durée est de 19 jours à 30°C contre 89 jours à 15°C pour l'espèce MEAM1, et de 21 jours à 30°C pour l'espèce IO ([Delatte et al. 2009](#)).

La taille des adultes est de l'ordre du millimètre, sachant que les femelles sont en général légèrement plus grandes que les mâles. Les adultes s'accouplent environ dix heures après leur émergence, sur la plante hôte, et de multiples fois tout au long de leur vie ([Li et al. 1989](#), [Liu et al. 2007](#)). *B. tabaci* est une espèce multivoltine, ce qui signifie qu'elle peut engendrer jusqu'à une quinzaine de générations par an, si les conditions climatiques lui sont favorables ([Gerling 1990](#)). C'est une espèce haplodiploïde ([Byrne and Devonshire 1996](#), [Denholm et al. 1998](#)). Comme chez la plupart des aleurodes, sa reproduction est de type [parthénogénétique arrhénotoque](#) ([Bonato et al. 2006](#)). Les femelles fécondées peuvent en effet réguler le sexe de leur progéniture par fécondation sélective des œufs : elles pondent des œufs diploïdes (2n) et haploïdes (n), les premiers donnant naissance à des femelles, les seconds à des mâles ([Normark 2004](#)). Les femelles non fécondées quant à elles ne pondent que des œufs haploïdes. Enfin, le sex-ratio des descendants est affecté par l'âge du parent femelle, puisque les jeunes femelles donnent naissance à plus de femelles qui produisent des œufs que les femelles plus âgées ([Berlinger 1986](#)).

Les adultes se nourrissent de sève élaborée (aussi appelée sève phloémienne), grâce à leurs pièces buccales de type piqueur-suceur, et plus particulièrement à leur stylet, qu'ils enfonce entre les cellules jusqu'à atteindre les tubes criblés. Plus rarement, ils peuvent aussi se nourrir de sève brute (ou sève xylémienne), très diluée et malheureusement pauvre en nutriments ([Jiang et al. 1999](#)). Une telle alimentation est déséquilibrée, puisqu'elle est riche en glucides mais déficiente en acides aminés qui sont vitaux pour l'aleurode, et qu'il ne peut pour autant pas se procurer dans son environnement. C'est pourquoi *Portiera aleyrodidarum* est un endosymbiote primaire obligatoire chez *B. tabaci* : il synthétise les acides aminés essentiels à sa survie ([Baumann et al. 2004](#), [Thao and Baumann 2004](#)). Il est jusqu'à présent le seul endosymbiote primaire détecté chez cette espèce ([Rao et al. 2015](#)).

Les endosymbiotes obligatoires sont des microorganismes intracellulaires, jouant un rôle critique dans la biologie de leur hôte ([Baumann et al. 2006](#), [Xie et al. 2012](#), [Rao et al. 2015](#)). La plupart sont des procaryotes et détectés uniquement dans des cellules spécialisées appelées bactériocytes ([Moran and Telang 1998](#), [Luan et al. 2018](#)). A ces endosymbiotes primaires s'ajoutent des endosymbiotes secondaires (ou facultatifs), qui peuvent avoir des effets aussi bien négatifs que positifs sur leurs hôtes, et dont la contribution n'est pas essentielle à la survie ni à la reproduction de *B. tabaci*. On les retrouve dans les bactériocytes mais aussi dans l'hémolymphe ([Su et al. 2014](#)). Le complexe d'espèces *B. tabaci* possède l'un des plus grands cortèges endosymbiotiques avec sept endosymbiotes secondaires différents : *Cardinium*,

Wolbachia, *Rickettsia*, *Arsenophonus*, *Hamiltonella*, *Fritschea* et *Hemipteriphilus* ([Everett et al. 2005](#), [Chiel et al. 2007](#), [Gottlieb et al. 2008](#), [Bing et al. 2013](#)).

La prévalence de ces endosymbiotes secondaires a évolué rapidement au sein du complexe, aboutissant à la présence de certaines associations uniquement chez quelques espèces de *B. tabaci*. En effet, de par leur mode de transmission verticale, différentes associations de cortèges endosymbiotiques sont des fois observées entre espèces. C'est le cas par exemple d'*Hamiltonella*, endosymbiote détecté uniquement chez l'espèce MEAM1 jusqu'à présent, tandis que *Wolbachia* et *Arsenophonus* n'ont été retrouvés que chez l'espèce MED-Q ([Gueguen et al. 2010](#)). Leur prévalence est importante car 95% des aleurodes sont infectés par au moins un endosymbiote secondaire et 45% par au moins deux, ce dernier cas constituant ce que l'on appelle une multi-infection ([Gueguen et al. 2010](#)).

Il a été montré que, selon les espèces de *B. tabaci*, les endosymbiotes secondaires pouvaient jouer différents rôles au sein de leur hôte : ils peuvent induire une incompatibilité cytoplasmique, améliorer la valeur sélective de l'individu ([Himler et al. 2011](#)), assurer une protection contre les prédateurs ([Mahadav et al. 2008](#)), aider à l'atténuation de certains stress ([Brumin et al. 2011](#), [Shan et al. 2014](#), [Su et al. 2014](#)), ou encore être à l'origine d'une sensibilité accrue aux insecticides ([Kontsedalov et al. 2008](#), [Ghanim and Kontsedalov 2009](#)). Une meilleure compréhension de l'influence qu'ont les facteurs biotiques et abiotiques sur la prévalence et la diversité des endosymbiotes au sein de ce complexe d'espèces aidera à comprendre encore davantage leurs rôles au sein de leurs hôtes ([Zchori-Fein et al. 2014](#)).

II.3.3. Répartition géographique et gamme d'hôtes

Le complexe d'espèces *B. tabaci* est retrouvé à travers le monde sur tous les continents, excepté l'Arctique et l'Antarctique. Toutefois, il est surtout associé aux zones tropicales et subtropicales ([Brown et al. 1995](#)). La majorité des espèces de ce groupe ont des origines géographiques assez distinctes, et comme précisé ci-dessus, de grands groupes par zones géographiques ont été observés. Par exemple, les espèces présentes en Asie font partie du groupe « Asia », celles retrouvées en Afrique font partie du groupe « SSA », et ainsi de suite.

Au sein de ce complexe d'espèces, deux se démarquent par leurs capacités d'invasion spectaculaires : le MEAM1 et le MED-Q. En effet, à la fin des années 1980, l'espèce MEAM1 - nommée successivement *Bemisia argentifolii* ([Bellows Jr et al. 1994](#)), biotype « B » ([Brown et al. 1995](#)) puis MEAM1 ([De Barro et al. 2011](#)) - devient invasive mondialement, et au début

des années 2000, c'est au tour de l'espèce MED-Q ([Brown et al. 2005](#), [Hsieh et al. 2007](#), [De Barro et al. 2011](#)). Actuellement, l'espèce MED-Q a été signalée dans le monde entier, dans plus de 40 pays, notamment aux Etats-Unis, au Japon ([Ueda and Brown 2006](#)), en Israël ([Horowitz et al. 2003](#)), en Chine ([Chu et al. 2006](#), [Ahmed et al. 2009](#)), au Mexique ([Martinez-Carrillo and Brown 2007](#)), au Guatemala ([Bethke et al. 2009](#), [McKenzie et al. 2012](#)), en Italie ([Parrella et al. 2012](#)) et dans plusieurs pays d'Afrique ([Delatte 2005](#), [Delatte et al. 2015](#), [Mugerwa et al. 2018](#), [Ally et al. 2019](#)). Toutefois, les mécanismes de ce processus d'invasion restent flous, et de nombreuses hypothèses ont été avancées, notamment sur le plan de la biologie des espèces, comme : i) la supériorité de l'espèce MEAM1 vis-à-vis des espèces résidentes lors de l'accouplement, se traduisant d'une part par sa capacité à ajuster le sex-ratio en faveur de l'augmentation de sa population (distorsion du sex-ratio en faveur des femelles), mais aussi par sa capacité à interférer avec l'accouplement entre individus indigènes ([Liu et al. 2007](#)) ; ii) une fécondité plus élevée vis-à-vis des espèces résidentes pour l'espèce invasive ([Delatte et al. 2009](#)) ; iii) la capacité de certaines populations au sein du complexe à développer une résistance aux insecticides ([Naranjo and Legg 2010](#), [Luan et al. 2012](#), [Horowitz and Ishaaya 2014](#), [Horowitz et al. 2020](#)). iv) Un autre facteur, susceptible d'influencer la dynamique et l'adaptation des populations de ces aleurodes dans un nouveau milieu, est leur capacité à utiliser de nombreuses plantes hôtes ([De Barro et al. 2006](#), [Zang et al. 2006](#), [Malka et al. 2018](#)).

Les espèces du complexe *B. tabaci* sont considérées comme des ravageurs ayant la capacité de coloniser un large éventail de plantes cultivées et ornementales. En effet, elles ont été décrites sur plus de 500 espèces de plantes hôtes ([Brown et al. 1995](#)). Néanmoins, il existe des variations considérables dans l'utilisation des plantes hôtes au sein du complexe d'espèces, allant d'une association étroite avec une ou quelques espèces végétales, à une grande polyphagie ([Brown et al. 1995](#)).

Une étude récente, basée sur une analyse des données publiées et expérimentales, a montré qu'il existait une gradation dans le niveau de polyphagie au sein du complexe *B. tabaci*. Selon cette étude, l'espèce MEAM1 peut être considérée comme un véritable "généraliste", les espèces Asia-I, IO, MED-Q et SSA-1 peuvent être considérées comme des espèces ayant une gamme d'hôtes "étendue", tandis que les autres peuvent être grossièrement divisées en deux groupes de gammes d'hôtes plus ou moins restreintes. La mise en correspondance de ces données avec les ordres de plantes hôtes ([Figure II-23](#)) a permis d'identifier neuf ordres (appartenant aux clades des Astérides et des Rosides) qui sont communément partagés par la plupart des espèces de *B. tabaci* : *Asterales*, *Fabales*, *Rosales*, *Cucurbitales*, *Malvales*, *Malpighiales*, *Brassicales*, *Solanales* et *Lamiales*. Des analyses plus approfondies ont ainsi

révélé l'existence d'un mécanisme de détoxification commun, partagé par les groupes d'espèces de *B. tabaci* les plus performants, ce qui pourrait leur avoir permis de s'adapter à un large éventail de plantes hôtes et de nouveaux environnements ([Malka et al. 2018](#)).

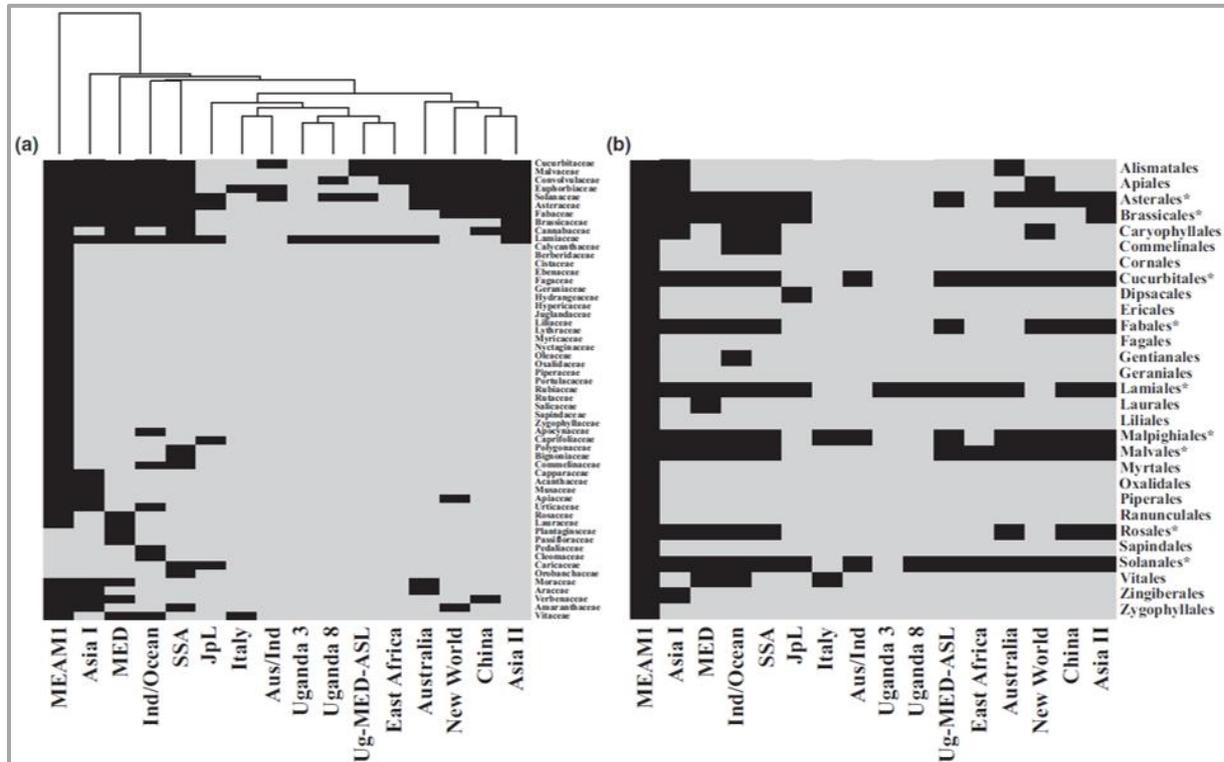


Figure II-23 : D'après [Malka et al. \(2018\)](#); gamme d'hôtes des espèces de *B. tabaci* selon (a) les familles botaniques et (b) l'ordre des plantes, montrant que neuf des ordres (avec les astérisques) sont communément partagés par la plupart des espèces de *B. tabaci*.

II.3.4. Impact économique

Depuis la fin des années 1980 et l'invasion des espèces MEAM1 et MED-Q, ces aleurodes sont devenus l'une des principales menaces de certains agrosystèmes, causant des millions de dollars de pertes annuelles, dues non seulement aux dommages directs causés par leur alimentation, mais aussi aux maladies causées par les virus transmis ([Lapidot and Polston 2010](#)).

Les stades immatures de cet insecte piqueur-suceur, tout comme les adultes, se nourrissent directement de la plante hôte. De fortes pullulations d'aleurodes entraînent un affaiblissement des plants, lui-même responsable d'une réduction de la vigueur et donc du rendement ([Polston et al. 2014](#)). D'autres dégâts ont été spécifiquement observés pour l'espèce

MEAM1. En effet, cette espèce peut induire des troubles physiologiques sur la tomate, en provoquant un mûrissement irrégulier et une dépréciation des fruits ([McCollum et al. 2004](#)). De même, pour cette espèce et l'espèce IO, il a été reporté l'apparition de symptômes d'argentures ou *silverleafing* sur feuilles de Cucurbitacées ([Yokomi et al. 1990](#), [Delatte et al. 2005](#)).

Les espèces du complexe *B. tabaci* sont également responsables de dommages liés à l'excrétion d'une substance collante, appelée miellat, sur les feuilles et les fruits des plantes colonisées, déclenchant le développement de moisissures appelées « fumagine » (*Capnodium spp.*), qui entravent la photosynthèse et affectent la croissance de la plante ([Byrne and Bellows Jr 1991](#)). Ces moisissures peuvent aussi entraîner la dépréciation des fibres de coton, et le miellat quant à lui, pose des problèmes lors de l'étape du filage ([Horowitz et al. 2011](#)).

Plus important encore, les aleurodes sont responsables de la transmission de très nombreux virus végétaux ([Navas-Castillo et al. 2011](#)) qui provoquent des épidémies dévastatrices, affectant la sécurité alimentaire dans le monde entier. Toutes les espèces appartenant au complexe d'espèces *B. tabaci* sont des vecteurs de virus végétaux appartenant à cinq familles de cinq genres viraux : (i) Begomovirus (famille : Geminiviridae), (ii) Crinivirus (famille : Closteroviridae), (iii) Torradovirus (famille : Secoviridae), (iv) Ipomovirus (famille : Potyviridae) et (v) Carlavirus (famille : Betaflexiviridae) ([Polston et al. 2014](#)).

Parmi les virus de ces cinq genres transmis par les aleurodes, 90 % appartiennent au genre des Begomovirus ([Jones 2003](#), [Brown et al. 2015](#)). Cette famille, qui comprend plus de 360 espèces, est apparue dans le monde entier comme le groupe de phytovirus le plus destructeur au cours des deux dernières décennies, en particulier dans les régions tropicales et subtropicales ([Kanakala and Ghanim 2019](#)).

La famille des Geminiviridae est un groupe de virus végétaux à génome d'ADN simple brin, encapsulé dans des particules géminées qui infectent les plantes monocotylédones ou dicotylédones. Les membres de la famille sont regroupés en neuf genres (Mastrevirus, Begomovirus, Curtovirus, Topocovirus, BeCurtovirus, Eragrovirus, Capulavirus, Grablovirus, et TurnCurtovirus), en fonction de l'organisation du génome, de la transmission du vecteur et de sa gamme d'hôtes ([Zerbini et al. 2017](#)). Les espèces du genre des Begomovirus (virus à ADN simple brin) sont transmises de manière persistante et circulante par les aleurodes du complexe d'espèces *B. tabaci*, et provoquent en général des enroulements foliaires et des mosaïques jaunes sur de nombreuses cultures et adventices. Parmi les virus transmis appartenant à ce genre, on peut citer le *Tomato yellow leaf curl* (TYLCV), responsable d'une des maladies les plus dévastatrices affectant la production de tomates. Ce virus est très probablement originaire d'Iran, où l'on a trouvé la plus grande diversité génétique de TYLCV. Il a ensuite envahi le

bassin du Moyen-Orient, y compris Israël, où il a été décrit pour la première fois en 1964 ([Cohen and Harpaz 1964](#)), puis les Amériques, et s'est répandu dans le monde entier ([Lefevre et al. 2010](#)). Les plants de tomates infectés présentent les symptômes d'un rabougrissement sévère, une nécrose foliaire, un enroulement, la réduction de la taille des feuilles et la diminution de la production de fruits ([Figures II-24](#)). Les pertes de rendement peuvent être catastrophiques, dans les champs gravement infectés des régions tropicales et subtropicales ([Rojas et al. 2018](#), [Annu et al. 2019](#)).

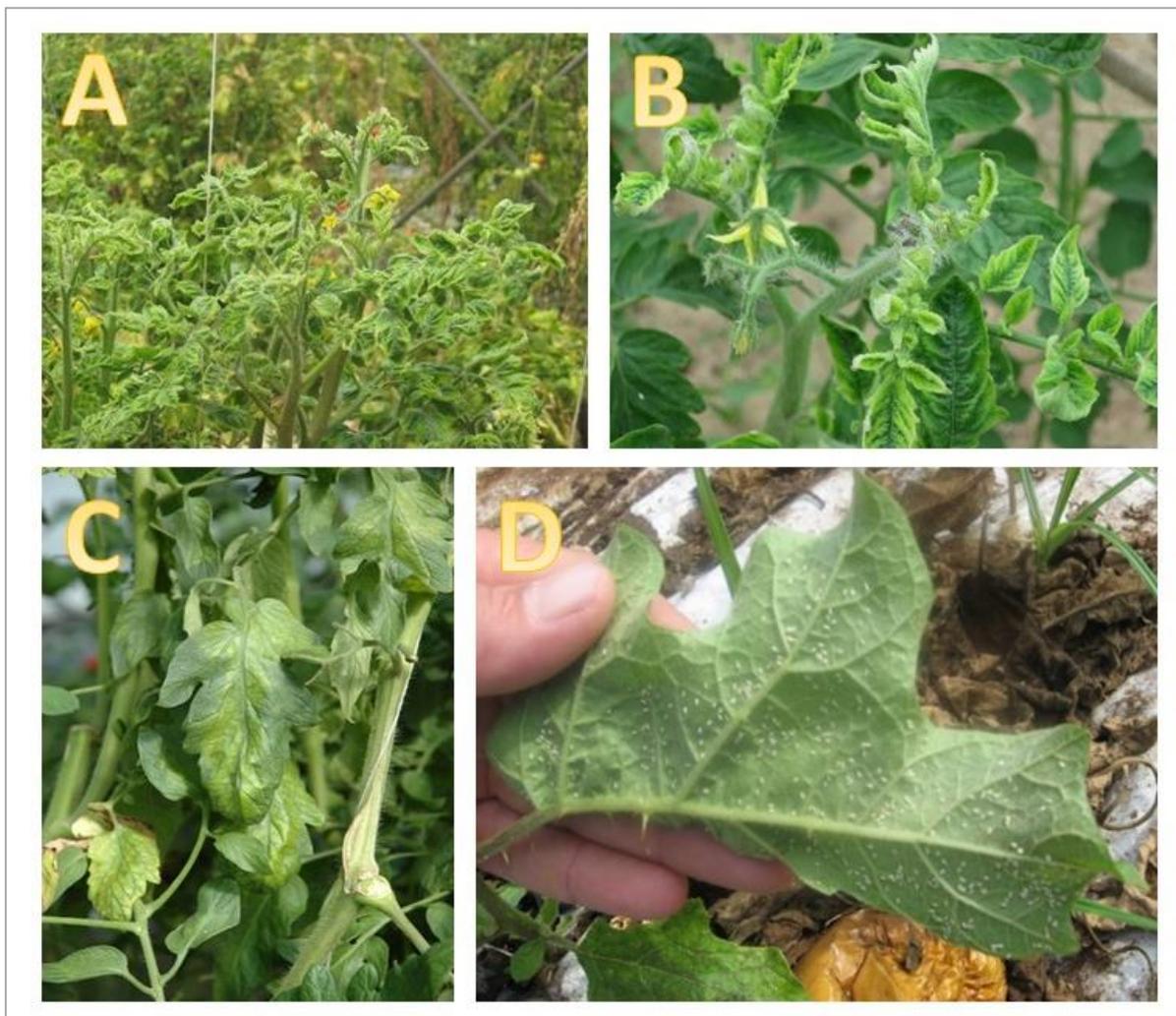


Figure II-24 : Les photos A et B montrent des symptômes de TYLCV (Begomovirus) sur plants de tomate à La Réunion ; la photo C montre des symptômes de ToCV (Crinivirus) sur plants de tomate à La Réunion ; et la photo D montre une pullulation d'aleurodes sur plant d'aubergine, à La Réunion (crédit photo : H. Delatte, CIRAD, UMR PVBMT).

II.4. La résistance aux insecticides chez *Bemisia tabaci*

En raison de son efficacité et de sa commodité, la lutte chimique par l'emploi d'insecticides demeure à ce jour la principale stratégie utilisée pour la gestion des populations d'aleurodes ([Palumbo et al. 2001](#), [Horowitz et al. 2011](#), [Basit 2019](#), [Horowitz et al. 2020](#)). De par leur nature toxique, ces produits sont souvent également nocifs pour les ennemis naturels de *B. tabaci* et perturbent donc la gestion intégrée de ce ravageur. La lutte chimique tend ainsi à se restreindre, en raison à la fois des préoccupations environnementales mais aussi suite à une évolution très large des résistances de *B. tabaci* vis-à-vis de la plupart des insecticides autorisés ([Palumbo et al. 2001](#), [Horowitz et al. 2007](#)). Par conséquent, des efforts considérables sont non seulement investis dans le développement de nouveaux insecticides hautement spécifiques à *B. tabaci*, mais aussi dans la recherche et la conception de méthodes de lutte alternatives. Ainsi, l'utilisation de plantes hôtes résistantes aux virus transmis par *B. tabaci* ([Lapidot and Friedmann 2002](#)) constitue une stratégie de management alternative intéressante.

Si les populations de *B. tabaci* sont si difficiles à gérer sur le terrain, c'est notamment à cause de leur fort taux de croissance démographique, et de leur grande capacité à évoluer rapidement des résistances ([Horowitz et al. 2011](#)). En effet, la résistance aux insecticides chez *B. tabaci* est aujourd'hui largement répandue et vaut pour la plupart des classes chimiques employées, y compris celles arrivées récemment sur le marché ([Basit 2019](#), [Horowitz et al. 2020](#)). Selon l'*Arthropods Pesticide Resistance Database* ([Whalon et al. 2019](#)), on compte désormais environ 650 cas signalés de résistance aux insecticides dans le genre *Bemisia*, cas qui concernent plus de 60 substances actives différentes. Toutefois, il existe une grande variabilité des niveaux de résistance : entre les populations au sein d'une même espèce, entre différentes espèces et selon les substances actives considérées. La majorité des cas de résistance reportés concerne les espèces invasives MED-Q et MEAM1, mais aussi deux espèces du groupe asiatique, Asia I et II. Des [facteurs de résistance](#) à divers cyclodiènes, organophosphorés, carbamates ou encore pyréthrinoïdes, allant de 7 à plus de 4000, ont été détectés. La littérature fait aussi mention de facteurs de résistance aux néonicotinoïdes ou à la buprofézine de l'ordre de 2000 ([Basit 2019](#)). [Horowitz et al. \(2020\)](#) sont les auteurs d'une revue sur la résistance aux insecticides chez *B. tabaci* : la table dans laquelle ils reportent tous les cas récents et notables de résistance aux insecticides est consultable dans [les annexes](#).

II.4.1. Les organophosphorés et les carbamates

Les insecticides organophosphorés (OP) et les carbamates sont des inhibiteurs de l'AChE : ils affectent l'influx nerveux chez l'insecte. Les OP ont été mis sur le marché dès 1944, et les carbamates 12 ans plus tard. Largement utilisés, les premiers cas de résistance aux OP ont été signalés 14 ans après leur introduction et seulement 5 ans après pour les carbamates ([Brattsten 1990](#)). Plusieurs études biochimiques sur *B. tabaci* ont montré l'existence de deux mécanismes moléculaires qui peuvent conférer aux populations cette résistance aux OP : une résistance liée à la cible via la diminution de l'affinité entre les OP et l'AChE (résistance liée à une mutation non synonyme dans le gène *ace2*), et un mécanisme de résistance non liée à la cible par détoxification impliquant une surexpression de la carboxylestérase par modification du contrôle transcriptionnel ([Byrne et al. 1994](#), [Alon et al. 2008](#)). D'une manière générale, la résistance aux OP est très répandue chez *B. tabaci* : elle a été décrite non seulement dans de nombreux pays, mais aussi chez plusieurs espèces du complexe ([Horowitz et al. 2007](#), [Ahmad et al. 2010](#), [Naveen et al. 2017](#)).

Dès 1995, des populations des espèces MEAM1 (Etats-Unis, Israël, Chypre, Belize, Angleterre), New World (anciennement « biotype A » ; Etats-Unis) ainsi que d'autres espèces non identifiées avec précision (« non-MEAM1 »), ont montré de forts niveaux de résistance aux OP ([Cahill et al. 1995](#)). Au Pakistan, la plupart des populations de *B. tabaci* (l'espèce n'ayant pas été déterminée) testées se sont montrées résistantes aux carbamates et aux OP ([Ahmad et al. 2010](#)). En Turquie, des populations de l'espèce MEAM1 ont un niveau de résistance entre 20 et 310 fois supérieur à celui de la population la plus sensible ([Erdogan et al. 2008](#)). De même, l'apparition de cette résistance en Inde a été décrite chez les espèces Asia-I et Asia-II-1 ([Naveen et al. 2017](#), [Roy et al. 2019](#)).

II.4.2. Les pyréthriinoïdes

Les pyréthriinoïdes sont des dérivés de neurotoxines de plantes qui s'attaquent au système nerveux central des insectes, par le biais des canaux sodiques voltage dépendants de type *para* (*vgsc*, de l'anglais *voltage-gated sodium channel*). Ils entraînent ainsi une paralysie suivie d'une mort rapide. La résistance de cible aux pyréthriinoïdes est liée à deux mutations, L925I et T929V, positionnées dans une séquence codant pour le lieu (IIS4-5) de deux segments transmembranaires du canal sodique ([Schuler et al. 1998](#), [Lee et al. 2000](#), [Morin et al. 2002](#)). En 2009, [Tsagkarakou et al.](#) publient une méthode de génotypage rapide des mutations

précédemment décrites : il s'agit d'une PCR-RFLP (basée sur une digestion enzymatique différentielle en fonction de la présence ou non de la mutation) et sur une amplification PCR allèle-spécifique. Chez les aleurodes, la résistance aux pyréthriinoïdes est largement répandue, bien que son amplitude ainsi que les patrons de résistance observés varient selon les pays et les systèmes de culture ([Horowitz et al. 2020](#)). Par exemple à Chypre, comme au nord-ouest de la Chine, l'espèce MEAM1 montre des niveaux très élevés de résistance à la cyperméthrine et à la bifenthrine ([Ma et al. 2007](#), [Vassiliou et al. 2011](#)). En Inde, ce sont les espèces Asia-I et Asia II-1 qui présentent une résistance à la cyperméthrine ([Naveen et al. 2017](#)). Des cas de résistance à la lambda-cyhalothrine ainsi qu'à la cyperméthrine ont également été démontrés dans d'autres régions chinoises, et concernaient l'espèce MED-Q ([Yuan et al. 2012](#), [Yao et al. 2017](#)).

II.4.3. Les régulateurs de croissance : pyriproxifène et buprofézine

Le pyriproxifène et la buprofézine font partie de la classe des régulateurs de croissance des insectes. Le pyriproxifène est une molécule analogue de l'hormone juvénile. Chez *B. tabaci*, son application provoque un déséquilibre du système hormonal qui impacterait fortement l'embryogenèse et la mue ([Ishaaya and Horowitz 1995](#)). La buprofézine est un inhibiteur de biosynthèse de la chitine de type 1. Cette molécule impacte les stades de développement et supprime l'embryogénèse chez les aleurodes ([Yasui et al. 1985](#), [Ishaaya et al. 1988](#)). Le pyriproxifène et la buprofézine ont été largement utilisés car longtemps considérés comme inoffensifs pour l'environnement. Toutefois ces dernières années, plusieurs études ont montré que ces molécules pouvaient avoir un effet adverse plus ou moins marqué sur l'environnement. Ces effets ont été observés par exemple sur l'activité microbienne des sols ([Badawy et al. 2013](#), [Raju and Venkateswarlu 2013](#)), le développement embryonnaire des poissons ([Marimuthu et al. 2013](#)), ou encore sur le comportement et les traits de vie d'auxiliaires parasitoïdes ([Asadi et al. 2019](#)). Le mécanisme de résistance observé pourrait être métabolique, avec l'implication potentielle des cytochromes P450 ([Nauen et al. 2015](#)). De tout le complexe d'espèces, c'est MED-Q qui est concernée par le plus grand nombre de cas de résistance reportés ([Horowitz et al. 2020](#)).

II.4.4. Les néonicotinoïdes

Les insecticides néonicotinoïdes sont des agonistes hautement sélectifs des récepteurs nicotiques de l'acétylcholine (nAChR), des canaux ioniques situés dans le système nerveux central des insectes. Ils perturbent la transmission nerveuse, entraînant la paralysie et la mort de l'insecte cible en peu de temps (Tomizawa and Casida 2005, Jeschke et al. 2011). Le premier insecticide néonicotinoïde, l'imidaclopride, a été mis sur le marché en 1991 (Figure II-25).

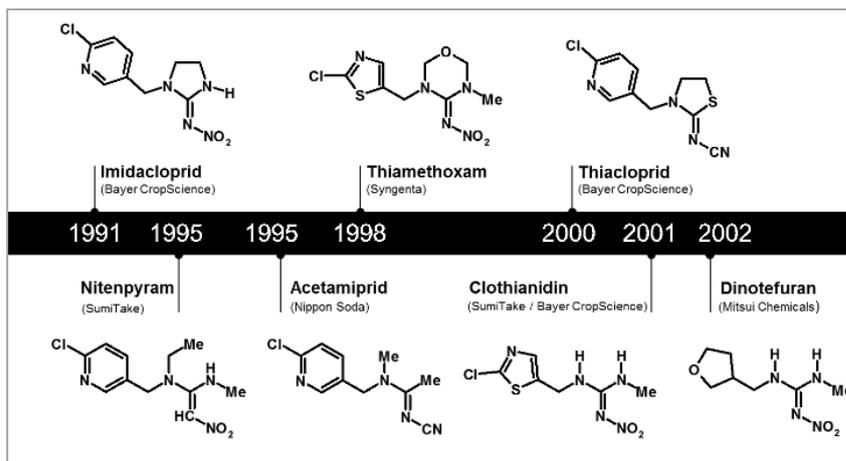


Figure II-25 : Chronologie de mise sur le marché des premiers insecticides néonicotinoïdes, figure issue de Bass et al. (2015).

Cette catégorie d'insecticides comprend au moins sept composés majeurs, dont la part de marché dépassait 25% des ventes mondiales totales d'insecticides en 2015 (Bass et al. 2015). Quelques années après leur autorisation, des premiers phénotypes résistants ont été détectés. C'est un mécanisme non lié à la cible qui est responsable : il s'agit d'une résistance métabolique par détoxication, liée à la surexpression de la CYP6CM1 (cytochromes P450). La glutathion S-transférase semble pouvoir également participer à la détoxication contre les néonicotinoïdes (du moins contre le thiaméthoxame, Yang et al. 2013). L'apparition très rapide de résistance contre les néonicotinoïdes semble ne pas être un événement unique (Horowitz et al. 2004). Des résistances aux néonicotinoïdes ont été décrites chez l'espèce MEAM1 en Turquie (Satar et al. 2018), pour les espèces Asia I et Asia II-1 en Inde (Naveen et al. 2017), mais la majorité des populations résistances détectées dans le monde se trouvent chez l'espèce MED-Q (Horowitz et al. 2020). Les niveaux de résistance observés sont souvent extrêmement élevés (avec des facteurs de résistance parfois supérieurs à 1000), rendant l'utilisation des néonicotinoïdes totalement inefficace. Néanmoins, malgré l'ampleur des phénomènes de résistance, les

néonicotinoïdes restent encore une composante majeure de nombreux programmes de lutte contre les ravageurs ([Bass et al. 2015](#)).

II.4.5. La famille des pyridine-azométhrines : cas de la pymétozine

La pymétozine agit comme un modulateur des canaux TRPV (pour *transient receptor protein vanillin*), qui sont des récepteurs ionotropiques de l'organe chordotonal des insectes, activés par des ligands de la famille des vanilloïdes. Malheureusement, plusieurs cas de résistance croisée ont été reportés de par le monde, au sein de populations déjà résistantes aux néonicotinoïdes et appartenant soit à l'espèce MEAM1 soit à l'espèce MED-Q ([Gorman et al. 2010](#)). Le mécanisme sous-jacent de cette résistance est lié à la surexpression du cytochrome P450 CYP6CM1, qui permet l'hydroxylation de la pymétozine ([Nauen et al. 2013](#), [Nauen et al. 2015](#)). Cette surexpression a également été corrélée à la résistance à l'imidaclopride et à d'autres néonicotinoïdes ([Karunker et al. 2008](#), [Panini et al. 2017](#)). Ce mécanisme de détoxification conférant une résistance croisée entre l'imidaclopride, d'autres insecticides néonicotinoïdes et la pymétozine, illustre ainsi le risque d'apparition accrue de ce type de résistance lorsqu'une stratégie de gestion des aleurodes employant ces molécules en alternance est appliquée ([Nauen et al. 2013](#)).

II.4.6. Les nouvelles classes d'insecticides : kétoénols et diamides

Les kétoénols sont dérivés des acides tétronique (le spiromésifène) et tétramique (le spirotétramate) ([Horowitz et al. 2020](#)). Ils agissent comme des inhibiteurs de l'acétyl-coenzyme A carboxylase, enzyme impliquée dans la première étape de synthèse des acides gras. Ces molécules insecticides sont tout particulièrement efficaces contre les juvéniles, mais affectent également la fécondité et la fertilité des femelles adultes ([Bretschneider et al. 2003](#), [Nauen et al. 2003](#), [Brück et al. 2009](#)). De faibles niveaux de résistance ont d'abord été reportés à cette molécule chez des populations des espèces MED-Q ou Asia I-II ([Fernández et al. 2009](#), [Roy et al. 2019](#)). Mais plus récemment, des niveaux très élevés de résistance ont été identifiés dans des populations espagnoles et australiennes de *B. tabaci* appartenant aux espèces MED-Q et MEAM1 ([Lueke et al. 2020](#)), ainsi qu'une résistance croisée au spirotétramate chez l'espèce

MED-Q ([Bielza et al. 2018](#)), confirmant l'augmentation des niveaux de résistance pour cette nouvelle classe de molécules insecticides.

Les diamides agissent sur les récepteurs de la ryanodine des insectes, des canaux tétramériques calciques situés dans les tissus neuromusculaires. Ils constituent la classe chimique la plus récente sur le marché ([Nauen and Steinbach 2016](#)). Parmi les insecticides appartenant à cette classe chimique commercialisée, le cyantraniliprole est celui qui est préconisé contre les aleurodes ([Lahm et al. 2009](#)). Chez *B. tabaci*, l'espèce MED-Q a démontré une résistance faible à modérée au cyantraniliprole en Chine, après seulement une année d'utilisation ([Wang et al. 2018](#)). En revanche, aucune variation de la sensibilité à cette molécule n'a encore été détectée en Europe à ce jour ([Grávalos et al. 2015](#)).

II.5. Cadre de l'étude : l'île de La Réunion

II.5.1. Géomorphologie et climat

II.5.1.1. Géomorphologie

L'île de la Réunion est un département d'outre-mer français, ainsi qu'une région administrative, situé dans la zone sud-ouest de l'Océan Indien (SOOI), soit à 700 km à l'est de Madagascar et à près de 10000 km de l'Hexagone ($21^{\circ}06''S$; $55^{\circ}36''E$; [Figure II-26](#)). Il s'agit de la plus jeune et de la plus grande des îles de l'archipel des Mascareignes (avec une superficie de 2512 km^2), dont font également partie les îles Maurice (1865 km^2) et Rodrigues (104 km^2).

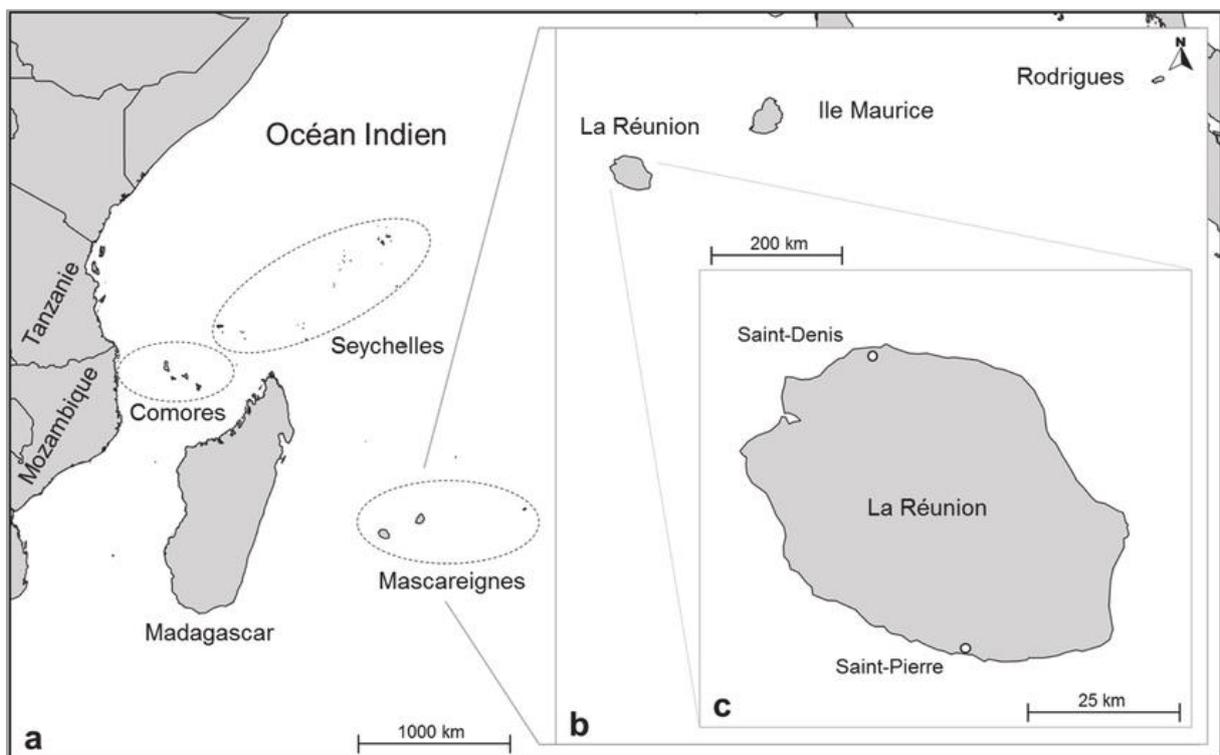


Figure II-26 : Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'Océan Indien. Figure empruntée à [Sanchez et al. \(2012\)](#).

La Réunion aurait émergé, selon la datation des laves les plus anciennes, il y a $2,0 \pm 0,05$ millions d'années ([McDougall 1971](#)), par un volcanisme de point chaud ([Bonneville et al. 1988](#)), à l'origine de son point culminant : le Piton des Neiges (3071 m). Eteint depuis plus de 12000 ans ([Deniel et al. 1992](#)), cet ancien volcan constitue le premier massif montagneux de l'île, entouré de plusieurs sommets dépassant les 2000 m ([Figure II-27](#)). L'affaissement des anciennes chambres magmatiques, conjugué à une érosion très active, est à l'origine de trois grandes dépressions appelées « cirques », qui creusent le massif : les cirques de Mafate au nord-

ouest, de Salazie au nord-est et de Cilaos au sud de l'île. A l'est de Salazie, se trouve un quatrième cirque appelé cirque des Marsouins, mais ce dernier a été partiellement comblé lors de la dernière éruption du Piton des Neiges ([Kieffer 1990](#)). Dans le sud-est de l'île, séparé du premier par de hautes plaines, se trouve un second massif montagneux, celui du Piton de la Fournaise (2632 m). Il s'agit également d'un volcan de point chaud, mais c'est l'un des plus actifs de la planète. La datation des roches les plus anciennes de l'édifice volcanique indique qu'il se serait formé il y a environ 530000 ans ([Gillot and Nativel 1989](#)). Les précipitations fréquentes que connaissent les hauteurs de La Réunion forment des cours d'eau, qui achèvent d'entailler les versants en de profondes ravines, qui courent jusqu'à l'océan. Enfin, au pied de ces montagnes s'étend le littoral, avec plus de 200 km de côtes, sur lequel se concentre la majorité des villes et donc de la population.

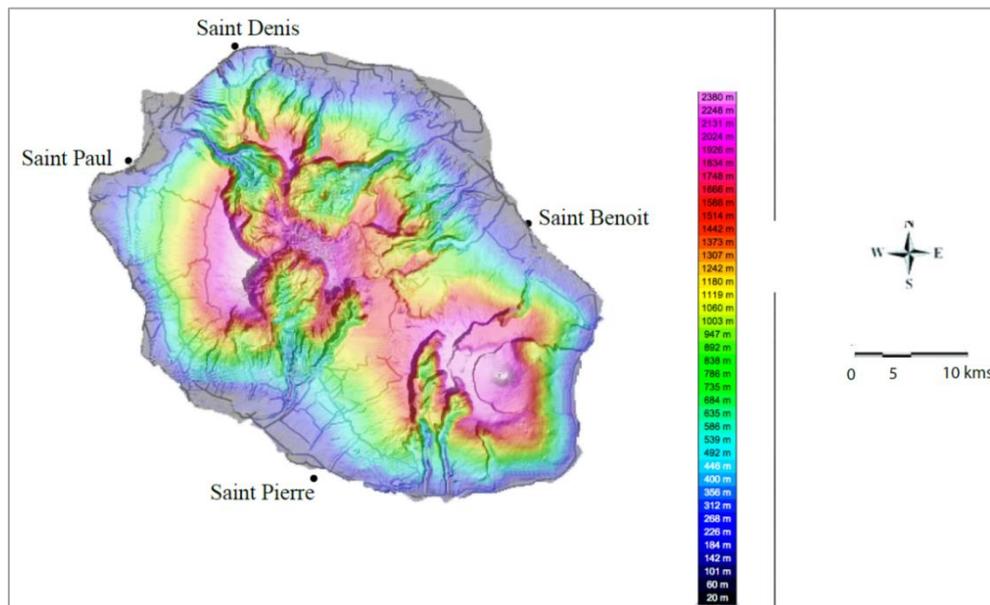


Figure II-27 : Carte de la topographie de La Réunion (<http://cartes-topographiques.fr>).

La colonisation par l'Homme des îles de l'archipel des Mascareignes a eu lieu au XVII^{ème} siècle, et plus précisément en 1660 à La Réunion avec l'installation des premiers français ([Cheke 2010](#)). Même s'il s'agit d'un événement récent, de nombreux habitats naturels ont été détruits, et ce de manière irréversible, emportant avec eux les deux-tiers de la faune vertebrée terrestre endémique de l'île ([Cheke 1987](#), [Mourer-Chauvire et al. 1999](#)). Cependant, grâce à ses ravines, pitons et remparts, le cœur de l'île est resté quasi intact. Ainsi, à l'échelle de l'archipel, La Réunion est l'île la plus préservée avec 25% des habitats naturels originaux conservés ([Strasberg et al. 2005](#)). Par ailleurs, Madagascar et les îles de l'Océan Indien

(archipels des Mascareignes, des Comores et des Seychelles) figurent sur la liste des 35 points chauds (ou *hotspots*) de biodiversité mondiale, en grand danger de disparition ([Myers et al. 2000](#), [Mittermeier et al. 2011](#)). C'est pourquoi en 2007, 42% de la surface de l'île est devenue parc national. Enfin, depuis 2010, les pitons, cirques et remparts sont inscrits au Patrimoine mondial de l'Unesco.

II.5.1.2. Climat

Le relief de l'île est à l'origine d'une multitude de microclimats, mais aussi d'une démarcation nette entre deux régions aux pluviométries très distinctes : la côte-au-vent, qui est la côte est de l'île, directement exposée aux alizés océaniques qui déversent d'importantes précipitations lorsqu'ils rencontrent les massifs montagneux ; et la côte-sous-le-vent, ou côte ouest qui, au contraire, bénéficie de la protection des massifs ([Figure II-28](#)). Du fait de la proximité du Tropique du Capricorne, il règne sur l'ensemble de l'île un climat tropical humide, caractérisé par l'alternance d'une saison sèche, l'été austral, et d'une saison des pluies pendant l'hiver austral ([McGregor and Nieuwolt 1998](#)). La Réunion étant située dans l'hémisphère sud, les saisons y sont inversées par rapport à l'Hexagone. Ainsi, l'hiver austral, caractérisé par un temps frais et sec (hormis pour la côte-au-vent), commence en mai et s'achève en novembre. Les températures moyennes oscillent entre 18 et 28°C sur la zone littorale, et entre 8 et 10°C aux alentours des 1000 m d'altitude. Aux altitudes les plus élevées, la température peut chuter en-dessous de 0°C, et les gelées sont fréquentes la nuit en plein cœur de l'hiver. L'été austral, de novembre à avril, est donc la saison chaude, avec de nombreuses précipitations et des nuages fréquents à l'intérieur des terres et en altitude. Les températures moyennes oscillent entre 21 et 31°C sur le littoral, et entre 10 et 24°C en altitude ([Jumaux et al. 2011](#)).

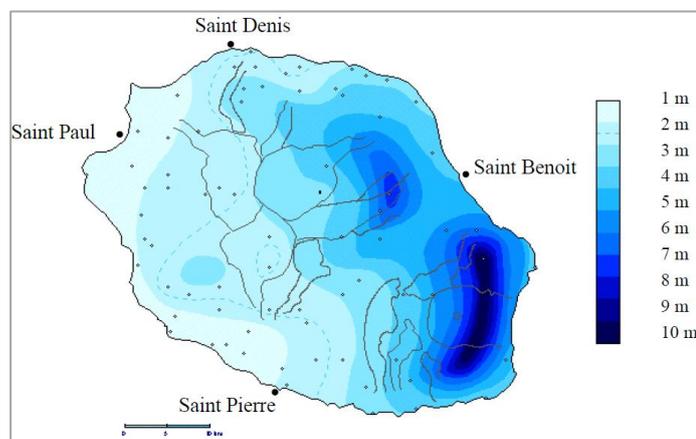


Figure II-28 : Carte de la pluviométrie moyenne annuelle à La Réunion (Atlas Climatique de La Réunion, 1997)

Du mois de novembre au mois d'avril, c'est la période cyclonique, durant laquelle des phénomènes météorologiques exceptionnels, de taille et d'intensité variables, apportent pluies torrentielles et vents violents. Par ailleurs, La Réunion est reconnue au niveau international pour ses nombreux records mondiaux de pluie, détenus pour des durées comprises entre 12 et 24 heures, et entre 3 et 15 jours (Météo France).

II.5.2. Production maraîchère et traitements phytopharmaceutiques

II.5.2.1. Occupation des sols

A La Réunion, ce sont 41943 ha de Surface Agricole Utile (SAU) qui sont exploités - 47943 si l'on tient compte des activités des particuliers non exploitants - ([Agreste DAAF de La Réunion 2018](#)) soit 20% de la surface totale de l'île. C'est un espace relativement réduit, du fait des contraintes géomorphologiques exposées précédemment. L'agriculture emploie 2% des réunionnais et sa contribution au Produit Intérieur Brut régional (PIB) est de 1,1% ([Bourgeois et al. 2018](#)). Cultivée sur 22700 ha (54% de la SAU) majoritairement répartis sur le littoral, la canne à sucre (*Saccharum officinarum*) est la première production végétale et compte pour 33,5% dans la valeur de la production agricole annuelle, soit 146 M€ ([Agreste DAAF de La Réunion 2019b](#)). La filière Canne-Sucre-Rhum est le premier secteur agro-industriel de l'île : elle représente à elle seule 50% des exportations réunionnaises en valeur ([Agreste DAAF de La Réunion 2019b](#)).

II.5.2.2. Maraîchage

La filière fruits et légumes réunionnaise, à laquelle étaient dédiés 5000 ha en 2018 soit 12% de la SAU, couvre près de 70% des besoins en frais de l'île ([Agreste DAAF de La Réunion 2019a](#)). La production totale en légumes était estimée à 52750 tonnes en 2017, dont 16400 tonnes pour la tomate à elle seule (*Solanum lycopersicum* L., 31%), ingrédient incontournable de la culture culinaire réunionnaise ([Agreste DAAF de La Réunion 2019a](#)). Les exploitations maraîchères sont des structures de dimension familiale, dont la surface n'excède pas 1 ha en moyenne ([Agreste DAAF de La Réunion 2015](#)). Bien que réparties sur l'ensemble de l'île, elles sont prédominantes dans le sud, et se rencontrent jusqu'à 1500 m d'altitude. Puisque les systèmes de culture sous abri permettent de pallier certaines contraintes biotiques et abiotiques, leur superficie a été multipliée par 10 en 20 ans ([Agreste DAAF de La Réunion 2019a](#)). Pour

deux tiers des exploitants, les cultures maraîchères viennent seulement en complément d'une autre activité principale, comme l'élevage ou la culture de la canne à sucre par exemple ([Agreste DAAF de La Réunion 2019a](#)). Les ravageurs des cultures, qui peuvent être vecteurs de maladies, sont une grande menace pour la pérennité de la filière. La pression est plus forte dans un pays au climat tropical humide comme La Réunion, par rapport à des pays tempérés, puisque les conditions qui favorisent l'enchaînement des cycles des ravageurs au cours d'une même année y sont réunies. Face à cette menace constante, la réponse est souvent chimique et systématique.

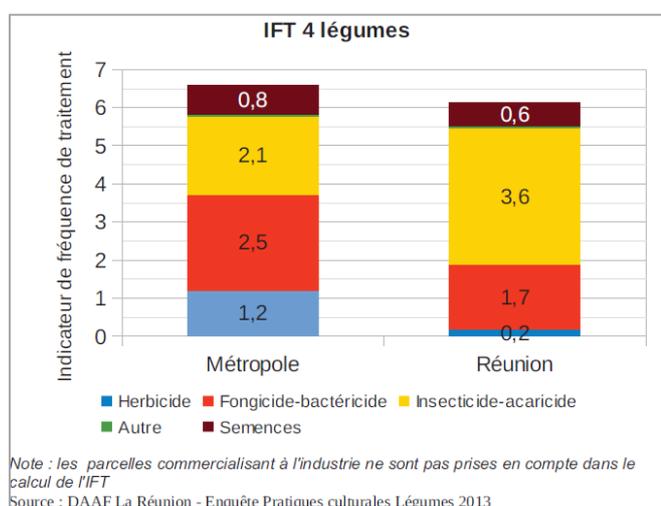
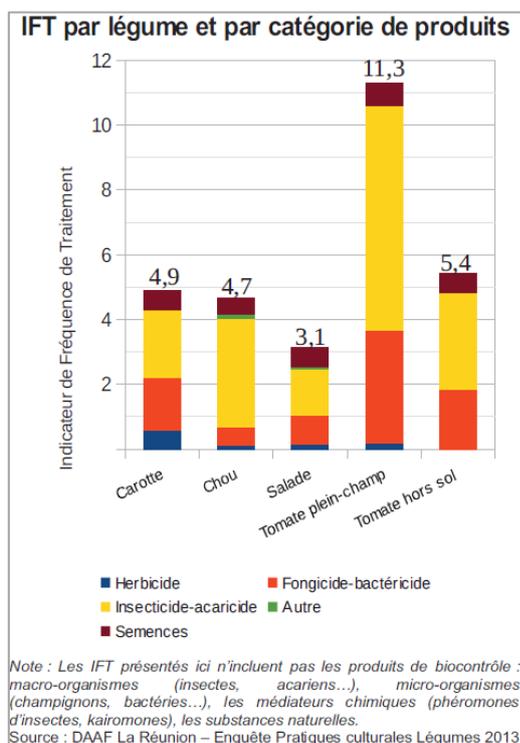
II.5.2.3. Traitements phytopharmaceutiques en culture de tomate

La Réunion, en tant que département français, est engagée dans une démarche de réduction de l'emploi des produits phytopharmaceutiques à des fins de préservation de l'environnement et de protection de la santé des producteurs et consommateurs de denrées agricoles. L'Indicateur de Fréquence de Traitement (IFT) est un outil de suivi de cette progression puisqu'il « comptabilise le nombre de doses homologuées (DH) appliquées sur un hectare pendant une campagne culturale », sachant que « la dose homologuée est définie comme la dose efficace d'application d'un produit sur une culture et pour un organisme cible (bioagresseur) donnés » ([Brunet et al. 2008](#)). L'IFT est un témoin de la pression phytosanitaire exercée sur les cultures et leurs ravageurs, permettant à l'agriculteur de situer ses pratiques culturales au regard de celles du territoire et de les moduler en conséquence.

Le volume n°102 d'Agreste, publié en décembre 2016 par la Direction de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt (DAAF) de La Réunion, restitue les résultats d'une enquête réalisée en 2014 (portant sur la campagne 2013) auprès de 495 exploitations, au sujet des « traitements phytosanitaires en cultures de carotte, chou à feuilles, salade, tomate » ([Agreste DAAF de La Réunion 2016](#)). En ce qui concerne la tomate, deux modalités y sont étudiées : la tomate cultivée en plein air et en pleine terre, que l'on appelle tomate de plein champ, et la tomate cultivée sous abri avec un substrat que l'on appelle tomate hors-sol. Les résultats présentés dans les trois prochains paragraphes, ont donc cette étude pour source.

Pour la tomate de plein champ et la tomate hors-sol, comme pour les autres légumes enquêtés, l'IFT des insecticides et acaricides est plus élevé que celui des fongicides, bactéricides, herbicides et autres ([Figure II-29](#)). La culture de tomate de plein champ possède un IFT total plus de deux fois supérieur à celui de la culture de tomate hors-sol (respectivement 11,3 et 5,4). En effet, à La Réunion 43% des producteurs de tomate de plein champ ont recours

à des traitements systématiques, contre 25% seulement chez les producteurs de tomate hors-sol. La quasi-totalité des surfaces en tomate de La Réunion est concernée par au moins un traitement insecticide, alors que dans l'Hexagone cela concerne 76% des surfaces. Bien que l'IFT total pour les 4 légumes enquêtés soit sensiblement le même à La Réunion (6,1) que dans l'Hexagone (6,6), les insecticides et acaricides représentent les deux tiers des usages dans le premier cas (3,6), contre seulement un tiers dans le second (2,1 ; [Figure II-30](#)). Les avermectines, les pyréthriinoïdes et les néonicotinoïdes sont les trois grandes familles de molécules insecticides qui couvrent au moins 70% des utilisations à La Réunion en cultures de tomate de plein champ et de tomate hors-sol. Le caractère tropical du territoire de La Réunion, associé à une réglementation d'homologation des produits phytosanitaires d'origine européenne, peut aboutir à une inadéquation entre les ennemis des cultures et les moyens de lutte autorisés.



Figures II-29 (à gauche) et II-30 (à droite) : IFT selon les légumes cultivés à La Réunion et par catégorie de produits phytosanitaires (à gauche) ; IFT de 4 légumes cultivés à La Réunion (carotte, chou à feuilles, salade, tomate) par rapport à l'IFT appliqué sur ces mêmes cultures en France métropolitaine (à droite). Ces graphiques ont pour source la DAAF de La Réunion.

Les aleurodes sont la cible de 42% des traitements insecticides sur les cultures de tomate hors-sol, alors que sur les cultures de tomate de plein champ il s'agit des noctuelles (36% ; [Figure II-31](#)). Les « autres insectes » (absence de précision qui pourrait traduire un problème d'identification de la part des producteurs) constituent une part importante des cibles des traitements insecticides, notamment en culture de tomate de plein champ (>30%). Ainsi, selon l'environnement de culture, la pression insecticide diffère.

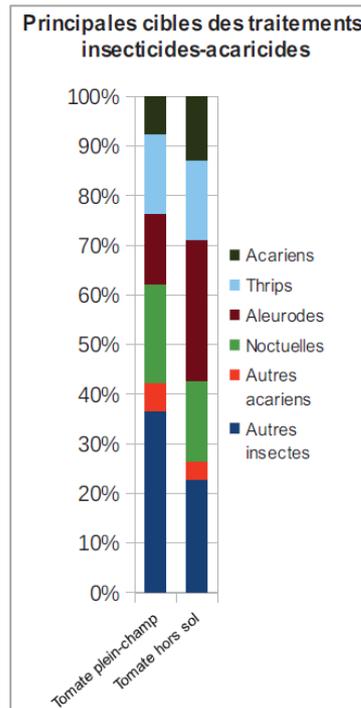


Figure II-31 : Principales cibles des traitements insecticides et acaricides (source : DAAF de La Réunion, Enquête Pratiques culturales Légumes 2013).

Bien que 31% des producteurs réunionnais continuent de traiter de manière systématique, la majorité d'entre eux décident de leurs interventions en fonction des ravageurs qu'ils observent sur leurs cultures. Parmi les autres méthodes de lutte rencontrées à La Réunion, en particulier chez les producteurs de tomate hors-sol, nous pouvons citer l'emploi de pièges physiques, de pièges à phéromones et de lampes UV. La protection agroécologique des cultures repose en partie sur la dynamique des populations d'auxiliaires. Même si les lâchers de macro-organismes n'ont pas été comptabilisés dans l'enquête Agreste pour des raisons techniques, l'existence à La Réunion d'une biofabrique appelée « La Coccinelle », prouve que ces méthodes sont également utilisées sur l'île. Cette biofabrique fait de l'élevage de masse d'insectes auxiliaires (7 espèces différentes en 2019, une dizaine à l'horizon 2020), notamment dans le cadre de la lutte contre les aleurodes sur cultures potagères.

II.5.3. *Bemisia tabaci*, le principal ravageur sur tomate

B. tabaci a été décrit pour la première fois à La Réunion en 1938 ([Bourriquet 1938](#)). Jusqu'à la fin des années 1990, celui-ci n'a jamais été considéré comme un problème pour la culture de la tomate à La Réunion. L'espèce IO est indigène à La Réunion, et a aussi été détectée à Maurice, aux Seychelles, à Madagascar et en Afrique de l'Est ([Delatte et al. 2005](#), [Sseruwagi et al. 2005](#), [Delatte et al. 2011](#)), puis à Rodrigues et aux Comores ([Delatte et al. 2011](#)), ainsi qu'en Afrique centrale ([Tocko-Marabena et al. 2017](#)). Suite à la première détection du TYLCV sur l'île de La Réunion en 1997 ([Peterschmitt et al. 1999](#)), associée à une pullulation inédite de *B. tabaci* sur cultures maraîchères, des analyses moléculaires ont été menées afin d'identifier les populations en présence ([Delatte et al. 2005](#)). Grâce à la comparaison de séquences du gène mitochondrial COI et à l'emploi de marqueurs RAPD, la présence de deux espèces a pu être mise en évidence ([Delatte et al. 2005](#)). Il s'agissait de l'espèce invasive MEAM1, ainsi introduite à la fin des années 1990 et responsable de cette sévère épidémie de TYLCV ([Delatte et al. 2007a](#)). Ainsi, avant l'introduction de l'espèce MEAM1 à La Réunion (et avec elle, celle du TYLCV), aucune mesure de protection des cultures n'avait été entreprise dans le but d'éradiquer *B. tabaci* ([Delatte et al. 2007a](#)). Au début des années 2010, suite à une nouvelle pullulation observée sur le terrain dans le sud de La Réunion, l'introduction d'une nouvelle espèce de *B. tabaci* est suspectée ([Thierry et al. 2015](#)). Grâce à l'analyse de données moléculaires et à l'étude de la diversité de la communauté endosymbiotique présente dans les populations de La Réunion, une seconde espèce invasive d'aleurode est identifiée : l'espèce MED-Q (Q1 et Q2 ; [Thierry et al. 2015](#)). Depuis lors, les trois espèces coexistent sur l'île.

Des préférences écologiques et des dynamiques différentes ont été mises en évidence chez les espèces MEAM1 et IO ([Delatte et al. 2006](#), [Delatte et al. 2009](#)). En effet, l'espèce indigène, localement adaptée, a été retrouvée sur l'ensemble de l'île, mais semble majoritaire dans l'est ([Figure II-32](#) ; [Thierry et al. 2011](#)). L'espèce invasive MEAM1 quant à elle, bien que présente également sur toute l'île, pullule dans les zones de maraîchage de la côte ouest, notamment dans les serres de tomate où elle est l'espèce dominante ([Thierry et al. 2011](#)). Alors que IO et MEAM1 vivent en [sympatrie](#) au sein de plusieurs sites sur l'île, ils tendent à se séparer selon les plantes hôtes (et par extension, selon l'habitat) : MEAM1 a montré une préférence pour les cultures d'intérêt agronomique, et IO pour les adventices ([Delatte et al. 2009](#) ; [Figure II-32](#)). D'autre part, des observations menées en laboratoire ont mis en évidence le fait que, sur plante cultivée, MEAM1 pouvait se distinguer de son homologue IO quant à sa valeur sélective (ou *fitness*). En effet, sur tomate, MEAM1 a démontré une capacité de reproduction plus

efficace, avec des durées de stades larvaires moindres et une fécondité supérieure (Delatte et al. 2009). Ceci conférerait à l'espèce invasive un avantage sélectif sur l'espèce résidente, et cela sans qu'aucun compromis n'ait été observé, dans les conditions de l'expérience (Delatte et al. 2009). Néanmoins, il a été constaté sur le terrain que l'espèce résidente restait prédominante sur les plantes hôtes de type adventices, ainsi qu'au sein d'un climat à humidité élevée (Delatte et al. 2009). Enfin, en ce qui concerne l'espèce MED-Q, l'analyse des données moléculaires de la campagne d'échantillonnage d'avril 2010 a montré que sa présence était, à cette époque, restreinte à la commune de Saint-Pierre (Thierry et al. 2015).

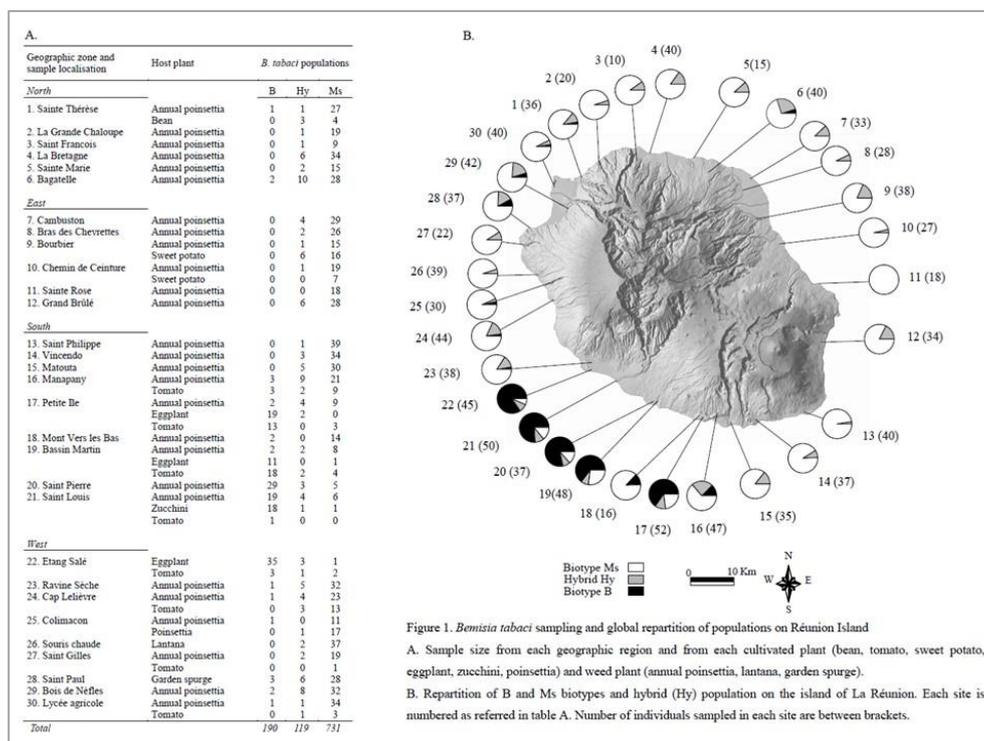


Figure 1. *Bemisia tabaci* sampling and global repartition of populations on Réunion Island
A. Sample size from each geographic region and from each cultivated plant (bean, tomato, sweet potato, eggplant, zucchini, poinsettia) and weed plant (annual poinsettia, lantana, garden spurge).
B. Repartition of B and Ms biotypes and hybrid (Hy) population on the island of La Réunion. Each site is numbered as referred in table A. Number of individuals sampled in each site are between brackets.

Figure II-32 : D'après Thierry et al. (2011); résultats de la campagne d'échantillonnage des populations d'aleurodes (avril 2006).

Des hybrides des deux espèces IO et MEAM1 ont été collectés sur le terrain, à plusieurs reprises et sur différents sites d'échantillonnage en l'espace de 9 ans (Delatte et al. 2006, Delatte et al. 2011, Thierry et al. 2015 ; Figure II-33). Pour la première fois de par le monde, la possibilité d'hybridation interspécifique en conditions naturelles de deux espèces de *B. tabaci* a été démontrée. Cependant, ces hybrides étaient présents en forte quantité en début d'invasion, puis en très faible quantité 9 ans après, au sein de populations à majorité d'individus « purs » MEAM1 ou « purs » IO (Delatte et al. 2006, Delatte et al. 2011, Thierry et al. 2015). La ségrégation partielle dans l'espace des niches occupées par les deux espèces contribue à un

isolement reproducteur prézygotique, mais elle n'est pas suffisante pour expliquer les faibles taux d'hybridation. Une des hypothèses avancées est que ces hybridations seraient non aléatoires, caractérisées par l'existence d'un déséquilibre nucléo-cytoplasmique chez les hybrides (Thierry et al. 2011). Ce phénomène serait à l'origine d'un isolement reproducteur postzygotique, qui contribuerait également à la diminution significative des hybrides entre IO et MEAM1 au cours du temps. Toutefois, ce phénomène n'expliquerait qu'en partie l'isolement, et d'autres mécanismes pré- ou post-zygotiques seraient à l'œuvre. Durant la campagne d'échantillonnage d'avril 2010, aucun hybride entre IO et MED-Q ou entre MEAM1 et MED-Q n'a été détecté (Thierry et al. 2015). En effet, bien que MEAM1 et MED-Q vivent en sympatrie dans les conditions naturelles, biologiquement, ils ne peuvent pas s'hybrider (Elbaz et al. 2010, Saleh et al. 2012, Qin et al. 2016).

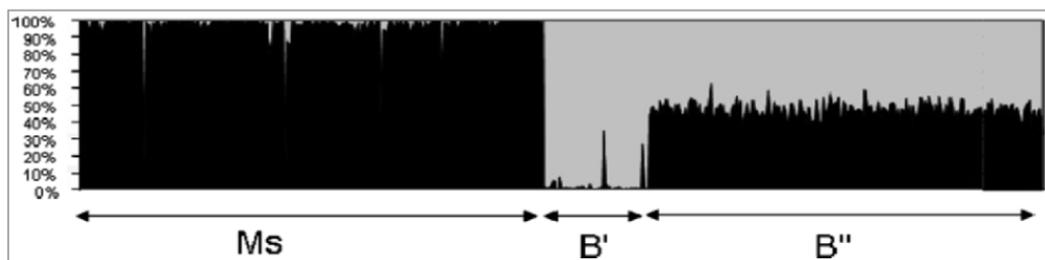


Figure II-33 : D'après Delatte et al. (2007a) ; l'analyse de la structure génétique des populations de La Réunion révèle l'existence d'hybrides interspécifiques (notés « B' ») entre MEAM1 (noté « B' ») et IO (noté « Ms »).

Sachant que les espèces IO et MEAM1 sont capables de s'hybrider, et que de nombreux mécanismes de résistance aux insecticides ont été mis en évidence chez MEAM1 (Basit 2019, Horowitz et al. 2020), nous ne pouvons pas, *a priori*, exclure la possibilité d'introgession d'(un) allèle(s) de résistance chez l'espèce résidente, ainsi que sa (leur) diffusion au sein des populations, sous la pression de sélection imposée par les traitements insecticides. Aussi, l'espèce IO n'a jamais été considérée comme une espèce invasive ; cependant, d'un point de vue phylogénétique, elle est regroupée avec MEAM1 et MED-Q au sein du clade des espèces « invasives » (Delatte et al. 2005, Boykin et al. 2007 ; Figure II-21). De plus, il a été montré que l'espèce IO était capable d'induire des symptômes d'argenture sur *Cucurbita sp.*, et qu'elle était aussi efficace que l'espèce MEAM1 pour transmettre le TYLCV (Delatte et al. 2005). Pour toutes ces raisons, les risques que pourrait représenter l'espèce IO pour l'agriculture de la zone SOOI ne doivent pas être négligés. Toutefois, chez cette espèce, les mécanismes de résistance aux insecticides n'ont jamais été étudiés, et de même, nous ne savons rien des niveaux de résistance des populations de MEAM1 et de MED-Q présentes à La Réunion.

III. Objectifs de la thèse

L'objectif général de ce travail de thèse est d'étudier l'évolution de la résistance aux insecticides chez trois espèces cryptiques du modèle *Bemisia tabaci*, dans un contexte d'invasion biologique en milieu insulaire.

En tant que vecteurs de nombreuses maladies virales, les populations d'aleurodes font l'objet d'une surveillance rapprochée. Dans les systèmes agricoles, ces espèces sont la cible de traitements insecticides répétés, visant à contrôler leurs populations. La présence de différentes espèces dans la même zone soulève des questions d'ordre pratique, mais également d'un point de vue plus fondamental. Premièrement, ces espèces peuvent présenter des caractéristiques biologiques différentes (par exemple, concernant l'efficacité avec laquelle elles transmettent un virus ou leurs traits d'histoire de vie), et démontrer des préférences écologiques (par exemple, pour le choix de la plante hôte). Deuxièmement, l'invasion par des espèces exotiques peut engendrer de la compétition (compétition par exploitation, déplacements compétitifs, etc.), de l'hybridation avec les espèces résidentes, ou encore l'introduction de nouveaux phytovirus dans la région.

L'hybridation (même partielle) peut renforcer les invasions biologiques, par la création de phénotypes transgressifs, plus extrêmes que les phénotypes des espèces (ou populations) mises en contact. Cela se traduit par des valeurs sélective et adaptative supérieures, chez les descendants issus de croisements interspécifiques. Pratiquement, dans le cas de ravageurs agronomiques, ce phénomène peut modifier l'efficacité des stratégies de lutte.

Comme détaillé précédemment, depuis son introduction sur l'île à la fin des années 1990, l'espèce exotique invasive MEAM1 est un fléau pour le maraîchage réunionnais. La réponse repose souvent sur l'emploi de produits phytosanitaires, ce qui peut conduire à l'évolution de résistances vis-à-vis de ces produits. Dans ce contexte, mon travail de thèse se décline en quatre grands axes, détaillés comme suit.

Afin de concevoir des mesures de contrôle et de gestion appropriées face à ce complexe d'espèces de ravageurs des cultures, il est primordial de commencer par faire l'état des lieux de la répartition des espèces résidente et invasives à La Réunion, et en particulier au sein des agroécosystèmes. J'ai cherché à comprendre cette distribution en fonction des différents écosystèmes échantillonnés (zone non agricole, abords de cultures, plein champ ou serre). De même, j'ai étudié la diversité génétique et la structure des populations au sein des espèces, selon différents facteurs abiotiques et biotiques. La dernière question abordée dans ce premier axe est

celle de l'hybridation interspécifique : sa fréquence, ses caractéristiques (sens d'hybridation), sa répartition et l'implication d'un tel phénomène sur les populations résidentes et introgressées, vis-à-vis de l'acquisition d'une résistance aux insecticides. Le milieu insulaire est ici un contexte particulier, puisque les mécanismes évolutifs y sont généralement plus rapides.

Je suis partie de deux hypothèses : i) la pression de sélection des traitements insecticides pourrait impacter la répartition des espèces d'aleurodes indigène et invasives à La Réunion, au sein des agroécosystèmes ; ii) l'hybridation entre l'espèce invasive MEAM1 et l'espèce résidente IO serait impliquée dans l'évolution de la résistance aux insecticides chez les espèces cryptiques d'aleurodes du complexe d'espèces *B. tabaci* à La Réunion.

Ces flux de gènes et hybridations interspécifiques permettent la diffusion d'allèles résistants entre populations et espèces. J'ai donc ensuite étudié une mutation déjà décrite chez *B. tabaci sensu lato*, connue pour conférer une résistance aux pyréthriinoïdes. J'ai étudié les allèles présents chez les trois espèces étudiées, ainsi que leurs fréquences dans les populations de La Réunion (selon le même échantillonnage que pour la génétique des populations). Ici aussi, j'ai apporté une attention particulière à l'impact de l'hybridation sur la présence de la mutation chez les différentes espèces.

Mes hypothèses de départ sont : i) les espèces invasives portent la(les) mutation(s) qui confère(nt) la résistance aux pyréthriinoïdes (à l'image de ce qui est observé à travers le monde), alors que IO ne la(les) porte pas ; ii) l'hybridation permet l'introgession de l'allèle de résistance (qui est bénéfique lors de traitements insecticides) chez l'espèce IO.

Ces deux axes de recherches sont groupés en une même publication en préparation, et constituent le premier chapitre du présent manuscrit.

Dans un second temps, j'ai évalué les niveaux de résistance aux insecticides des différentes populations pour l'espèce MEAM1 et l'espèce IO (l'espèce MED-Q et les hybrides étant trop rares et donc difficiles à tester), grâce à la conduite de bioessais. Un des objectifs était de relier le niveau de résistance estimé à la pression insecticide appliquée (ou *a minima*, avec le type de milieu de prélèvement).

Nos hypothèses sont les suivantes : i) l'espèce invasive MEAM1 est plus résistante aux insecticides que IO ; ii) des niveaux de résistance plus élevés sont rencontrés dans les zones où les traitements sont fréquents (les plein- champs et les serres, comparés aux abords de systèmes cultivés et aux milieux non cultivés).

A la suite de cette évaluation de la résistance, j'ai cherché à mettre en évidence un coût pour la *fitness*, associé à la résistance aux insecticides, chez l'espèce MEAM1. La présence

d'un coût lié à la résistance est un élément important pour la gestion à long terme des populations d'aleurodes. En effet, en l'absence de traitements insecticides, un coût associé à l'allèle résistant peut aboutir à une contre-sélection de cet allèle et donc à la baisse de sa fréquence dans la population. Mon but était donc de mesurer des traits d'histoire de vie liés à la *fitness* (fécondité, survie, taux d'éclosion...), sur un ensemble de populations montrant des niveaux de résistance contrastés. L'hypothèse est très simplement que des populations plus résistantes présentent des *fitness* plus faibles en absence de traitements.

Ces deux derniers axes de recherche font l'objet d'une publication parue dans la revue *Pest Management Science* et constituent le chapitre 2 de ce manuscrit.

A la suite de ces deux chapitres, je discute des résultats obtenus pour y apporter à la fois une vision évolutive globale des processus mis en évidence, mais aussi une vision plus pratique orientée vers la gestion de ces populations de ravageurs agronomiques.