

# Insectes pathogènes comme agents de lutte biologique : retour vers le futur

Traduit de: Insect pathogens as biological control agents: Back to the future

M. Goettel

## Besoin de citer ce document ?

Obtenez la citation dans les styles MLA, APA ou Chicago

## Tu veux plus de papiers comme ça ?

[Télécharger un pack PDF de documents connexes](#)

[Recherchez dans le catalogue Academia de 47 millions d'articles gratuits](#)

# Insectes pathogènes comme agents de lutte biologique : retour vers le futur

M. Goettel

[Original Paper](#) 

---

## Résumé

Le développement et l'utilisation d'agents entomopathogènes comme agents de lutte biologique classiques, de conservation et d'augmentation ont connu un certain nombre de succès et quelques revers au cours des 15 dernières années. Dans ce document de forum, nous présentons des informations actuelles sur le développement, l'utilisation et les orientations futures des virus, bactéries, champignons et nématodes spécifiques aux insectes en tant que composants de stratégies de lutte intégrée contre les ravageurs des cultures, des forêts, des habitats urbains et des insectes à usage médical. et importance vétérinaire. Les virus pathogènes des insectes constituent une source fructueuse d'agents de contrôle microbien (MCA), en particulier pour lutter contre les lépidoptères nuisibles. La plupart des recherches se concentrent sur les baculovirus, agents pathogènes importants de certains ravageurs d'importance mondiale dont le contrôle est devenu difficile en raison soit de la résistance aux pesticides, soit de la pression exercée pour réduire les résidus de pesticides. Les baculovirus sont reconnus comme des agents de contrôle sûrs, facilement produits en masse, hautement pathogènes et faciles à formuler et à appliquer. De nouveaux produits à base de baculovirus apparaissent dans de nombreux pays et gagnent une part de marché croissante. Cependant, l'absence d'un système pratique de production de masse in vitro, les coûts de production généralement plus élevés, la persistance post-application limitée, le taux de destruction lent et la spécificité élevée de l'hôte contribuent actuellement à une utilisation restreinte dans la lutte antiparasitaire. Surmonter ces limites constitue un domaine de recherche clé dans lequel des progrès pourraient ouvrir l'utilisation des virus d'insectes à des marchés beaucoup plus vastes. Un petit nombre de bactéries entomopathogènes ont été développées commercialement pour lutter contre les insectes nuisibles. Il s'agit notamment de plusieurs sous-espèces de *Bacillus thuringiensis*,

*Lysinibacillus* (*Bacillus*) *sphaericus*, *Paenibacillus* spp. et *Serratia entomophila*. La sous-espèce *kurstaki* de *B. thuringiensis* est la plus largement utilisée pour lutter contre les insectes nuisibles des cultures et des forêts, et la sous-espèce *israelensis* de *B. thuringiensis* et *L. sphaericus* sont les principaux agents pathogènes utilisés pour lutter contre des ravageurs médicalement importants, notamment les vecteurs diptères. Ces agents pathogènes combinent les avantages des pesticides chimiques et des MCA : ils agissent rapidement, sont faciles à produire à un coût relativement faible, faciles à formuler, ont une longue durée de conservation et peuvent être administrés à l'aide d'équipements d'application et de systèmes d'application conventionnels (c'est-à-dire dans des plantes transgéniques). Contrairement aux pesticides chimiques à large spectre, les toxines de *B. thuringiensis* sont sélectives et leur impact négatif sur l'environnement est très limité. Parmi les nombreux MCA produits commercialement, *B. thuringiensis* (Bt) détient plus de 50 % des parts de marché. Des recherches approfondies, notamment sur le mode d'action moléculaire des toxines Bt, ont été menées au cours des deux dernières décennies. Les gènes Bt utilisés dans les cultures transgéniques résistantes aux insectes appartiennent aux familles de toxines Cry et de protéines insecticides végétatives. Le Bt s'est révélé très efficace dans la lutte antiparasitaire du maïs et du coton, réduisant considérablement la quantité d'insecticides chimiques à large spectre utilisés tout en étant sans danger pour les consommateurs et les organismes non ciblés. Malgré ses succès, l'adoption des cultures Bt n'a pas été sans controverse. Bien qu'il y ait un manque de preuves scientifiques concernant leurs effets néfastes, cette controverse a créé dans certains milieux une perception largement répandue selon laquelle les cultures Bt sont dangereuses pour l'environnement. Outre la découverte d'isolats et de toxines plus efficaces, l'augmentation de l'utilisation de produits et de transgènes Bt dépendra d'innovations en matière de formulation, de meilleurs systèmes d'administration et, à terme, d'une acceptation plus large par le public des plantes transgéniques exprimant des toxines Bt spécifiques aux insectes. Les champignons sont des entomopathogènes naturels omniprésents qui provoquent souvent des épizooties chez les insectes hôtes et possèdent de nombreux traits souhaitables qui favorisent leur développement en tant que MCA. Actuellement, les pesticides microbiens commercialisés à base de champignons entomopathogènes occupent largement des marchés de niche. Une variété d'outils moléculaires et

les technologies ont récemment permis la reclassification de nombreuses espèces sur la base de la phylogénie, ainsi que la mise en correspondance des anamorphes (formes asexuées) et des téléomorphes (formes sexuelles) de plusieurs taxons entomopathogènes du Phylum Ascomycota. Bien que ces champignons soient traditionnellement considérés exclusivement comme des pathogènes des arthropodes, des études récentes ont démontré qu'ils occupent une grande diversité de niches écologiques. Les champignons entomopathogènes sont maintenant connus pour être des endophytes des plantes, des antagonistes des maladies des plantes, des colonisateurs de la rhizosphère et des promoteurs de croissance des plantes. Ces attributs nouvellement compris offrent la

possibilité d'utiliser les champignons dans de multiples rôles. En plus de la lutte contre les arthropodes nuisibles, certaines espèces fongiques pourraient simultanément supprimer les agents pathogènes des plantes et les nématodes parasites des plantes, tout en favorisant la croissance des plantes. Une meilleure compréhension de l'écologie fongique est nécessaire pour définir leurs rôles dans la nature et évaluer leurs limites en matière de lutte biologique. Des systèmes de production, de formulation et de distribution de masse plus efficaces doivent être conçus pour approvisionner un marché toujours croissant. Des tests supplémentaires dans des conditions de terrain sont nécessaires pour identifier les effets des facteurs biotiques et abiotiques sur l'efficacité et la persistance. Enfin, une plus grande attention doit être portée à leur utilisation dans le cadre des programmes de lutte intégrée ; en particulier, des stratégies intégrant des champignons en combinaison avec des prédateurs arthropodes et des parasitoïdes doivent être définies pour garantir la compatibilité et maximiser l'efficacité.

Les nématodes entomopathogènes (EPN) des genres *Steinernema* et *Heterorhabditis* sont de puissants MCA. Des progrès substantiels dans la recherche et l'application des EPN ont été réalisés au cours de la dernière décennie. Le nombre d'organismes nuisibles cibles qui se sont révélés sensibles aux EPN a continué d'augmenter. Des progrès à cet égard ont principalement été réalisés dans les habitats du sol où les EPN sont protégés des extrêmes environnementaux, mais des progrès ont également été réalisés dans l'utilisation des nématodes dans les habitats aériens grâce au développement de formulations protectrices améliorées. Les progrès ont également résulté des progrès de la technologie de production de nématodes utilisant à la fois des systèmes *in vivo* et *in vitro* ; de nouvelles méthodes d'application telles que la distribution de cadavres d'hôtes infectés ; et amélioration des souches de nématodes via l'amélioration et la stabilisation des caractères bénéfiques. Des recherches innovantes ont également permis de mieux comprendre les principes fondamentaux de la biologie de l'EPN, notamment des avancées majeures en matière de génomique, d'interactions nématodes-symbiotes bactériens, de relations écologiques et de comportement de recherche de nourriture. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour exploiter ces découvertes fondamentales vers des améliorations directes du contrôle microbien.

Ó 2015 Elsevier Inc. Tous droits réservés.

## Introduction

Depuis Lacey et al. (2001) ont abordé l'avenir possible du contrôle microbien des insectes, le développement de pesticides microbiens et la mise en œuvre du contrôle microbien ont connu un certain nombre de succès et ont subi quelques revers. Les entomopathogènes sont utilisés dans les trois catégories de lutte biologique, classique, de conservation et augmentative, telles que définies par Hoy (2008aHoy ( , 2008b et McCrevey

(2008). Certains agents pathogènes qui ne sont pas produits commercialement sont actuellement utilisés comme agents de lutte biologique classiques (Huger, 2005; Hajek, 2007; Hajek et al., 2008; Hajek et al., 2009; Hajek et Delalibera, 2010; Bedding, 2008) ou conservés en tant qu'agents pathogènes naturels dans les agroécosystèmes (Hummel et al., 2002; Nielsen et al., 2007; Steinkraus, 2007b; Pell et al., 2010). La lutte biologique renforcée, utilisant des agents de contrôle microbien (MCA) appliqués par inondation, est la stratégie la plus courante d'emploi d'entomopathogènes pour lutter contre les arthropodes nuisibles. Plus de 50 virus, bactéries, champignons, et les nématodes sont maintenant produits commercialement et utilisés de manière augmentative comme pesticides microbiens (Fig. 1) (Jackson, 2003; Goettel et al., 2005; Grewal et al., 2005a; Grewal et al., 2005b; Faria et Wraight, 2007; Kaya et Lacey, 2007; Copping, 2009; Ravensberg, 2011; Glare et al., 2012; Shapiro-Ilan et al., 2012b; Morales-Ramos et al., 2014). À l'échelle mondiale, les pesticides microbiens ne représentent qu'environ 1 à 2 % de tous les pesticides vendus (Thakore, 2006; Marrone, 2007; Bailey et al., 2010); cependant, ils ont connu une croissance à long terme au cours de la dernière décennie, contrairement aux pesticides chimiques, qui ont constamment diminué sur le marché mondial (Thakore, 2006; Bailey et al., 2010). Certaines sources ont récemment estimé que la croissance des pesticides microbiens pourrait atteindre 3 % du marché des pesticides en 2014 (Glare et al., 2012). Un puissant moteur de cette expansion est l'impact de la législation européenne visant à limiter les niveaux de résidus de la plupart des pesticides chimiques synthétiques, ainsi que d'une prochaine directive (EC 91/414) interdisant de nombreux autres pesticides, y compris ceux considérés comme des perturbateurs endocriniens humains (Ansell, 2008; Bielza et al., 2008; Marx-Stoelting et al., 2011). Ces réglementations obligent de plus en plus les agriculteurs cultivant des produits horticoles destinés à la vente dans l'Union européenne (UE) à réduire considérablement l'utilisation de pesticides chimiques conventionnels à large spectre. L'expansion des marchés des biopesticides en Europe reflète également les efforts des scientifiques du biocontrôle pour rationaliser et simplifier les procédures d'enregistrement des pesticides microbiens de l'UE dans le cadre du projet de réglementation des agents de contrôle biologique (REBECA), et créer un système réglementaire plus favorable qui soutient les efforts des entreprises pour commercialiser les MCA (Ehlers, 2007). L'adoption mondiale de protocoles d'enregistrement harmonisés et plus simples constituerait une étape précieuse pour promouvoir une plus grande disponibilité commerciale du MCA (Ehlers, 2007; Cherry et Gwynn, 2007; Bailey et al., 2010; CPL Business Consultants (2010). The 2010 Worldwide Biopesticides CAB International. Centre, Wallingford, Résumé du marché (Vol. 1), Fig. 1. Estimation des ventes mondiales de biopesticides par type en 2010 (en millions de dollars américains), CPL Business Consultants (2010), Résumé du marché mondial des biopesticides 2010, vol. 1. Centre international CAB, Wallingford. Kabaluk et al., 2010; Meeussen, 2012; Thornström, 2012). L'impact du secteur biologique en pleine croissance dans l'horticulture a également joué un rôle dans l'augmentation des opportunités de marché pour les biopesticides (Rohner-Thielen, 2005). Parmi les nombreux MCA produits commercialement, *Bacillus thuringiensis* détient la majorité des parts de marché (Glare et al., 2012) (Fig. 1).

Les entomopathogènes sont prêts à être utilisés dans les programmes de lutte intégrée contre les ravageurs et dans l'agriculture durable (Berger et al., 2007 ; Pell, 2007 ; Lacey et Shapiro-Ilan, 2008 ; Birch et al., 2011 ; Glare et al., 2012). Ils sont sans danger pour les applicateurs, l'approvisionnement alimentaire et l'environnement (Lacey et Siegel, 2000 ; O.E.C.D., 2002 ; Akhurst et Smith, 2002 ; Hokkanen et Hajek, 2003 ; Lacey et Merritt, 2003 ; Hajek et Goettel, 2007 ; O'Callaghan et Brownbridge, 2009 ; Mudgal et al., 2013), et leur spécificité minimise les impacts sur les organismes bénéfiques et autres organismes non ciblés. Cela favorise à son tour la biodiversité et le contrôle naturel des arthropodes nuisibles par les parasites et les prédateurs. Dans les sections suivantes, nous présentons des informations sur le statut actuel des entomopathogènes en tant que MCA et les perspectives de leur utilisation dans un avenir proche et lointain. Certaines des questions clés que nous proposons d'aborder sont les suivantes : Quelles sont les avancées majeures en matière de contrôle microbien qui ont été réalisées depuis 2001 ? Comment pouvons-nous nous attendre à ce que la lutte biologique évolue au cours de la prochaine décennie ou dans un avenir plus lointain ? Quels sont les principaux obstacles à la recherche ou à la mise en œuvre qui doivent être surmontés pour étendre de manière significative l'utilisation des MCA ? Quels sont les facteurs sociétaux qui pourraient freiner ou favoriser leur utilisation dans un futur proche ou lointain ?

## 2. Virus entomopathogènes

### Des avancées majeures depuis 2001

Le rôle des virus entomopathogènes dans la protection des cultures à l'échelle mondiale s'est accru au cours de la dernière décennie, bien que de manière constante et évolutive plutôt que par le biais d'avancées techniques majeures. La plupart des nouveaux produits viraux sont basés sur des espèces connues et étudiées depuis au moins deux décennies et représentent une commercialisation basée sur les connaissances existantes plutôt que sur des efforts de recherche récents. Les virus d'insectes semblent s'éloigner des produits de lutte biologique de « niche » étroite pour rejoindre le courant dominant de l'agriculture commerciale, comme en témoigne la disponibilité accrue de pesticides viraux commerciaux au cours des dernières années. Parmi les différents groupes de virus entomopathogènes (Miller et Ball, 1998 ; Eberle et al., 2012), la plupart des développements de produits et des recherches continuent de se concentrer sur les Baculoviridae (BV) (Miller, 1997 ; Moscardi et al., 2011). Parmi les quatre genres de baculovirus, Alpha-, Beta-, Gamma- et Deltabaculovirus (Jehle et al., 2006; Eberle et al., 2012; Herniou et al., 2012), seuls les nucléopolyhédrovirus spécifiques aux lépidoptères (NPV; Alphabaculovirus spp.) et les granulovirus (GV; Betabaculovirus spp.) ont été développés commercialement dans une mesure significative (Tableau 1).

La recherche sur le développement de virus non-BV pour la protection des cultures s'est

poursuivie, mais seulement dans une mesure limitée. Les études comprennent des travaux de terrain sur l'utilisation de tétravirus pour lutter contre les héliothes en Australie (Christian et al., 2005) et Cypovirus spp. (Reoviridae) (Bellonck et Mori, 1998) pour lutter contre les ravageurs du palmier à huile en Amérique du Sud (Zeddani et al., 2003), bien qu'aucun ne semble être proche de la commercialisation. L'utilisation du virus *Oryctes* (Nudiviridae) pour lutter contre le scarabée rhinocéros sur les palmiers à huile en Asie est un programme en cours (Ramle et al., 2005) qui a évolué pour inclure l'utilisation d'une phéromone pour collecter des adultes qui sont ensuite infectés et utilisés pour diffuser le virus (Jackson et al., 2005). Il s'agit d'une application intéressante de l'approche « attirer et infecter », bien qu'il n'existe pas encore de données publiées définitives sur le succès de cette recherche et son efficacité dans ce domaine.

Le manque d'efforts de recherche sur ces groupes non-BV constitue un obstacle important au développement ultérieur en tant qu'agents de protection des cultures, ce qui est surprenant à certains égards compte tenu de l'importance de certains des ravageurs cibles potentiels. Sans les progrès nécessaires dans les connaissances fondamentales sur la taxonomie virale, la pathologie, l'écologie et le développement de systèmes de production de masse commercialement viables, il est peu probable que les virus non-BV soient des cibles attractives pour la commercialisation par l'industrie au cours de la prochaine décennie.

L'accent mis sur le BV pour la commercialisation peut être attribué à plusieurs facteurs favorables. Il existe plus de connaissances de base sur la biologie, la pathologie et l'écologie de la BV que sur tout autre groupe de virus invertébrés, et la richesse des données facilite grandement le développement et l'enregistrement des produits. En outre, de nombreux scientifiques possèdent les connaissances nécessaires pour soutenir les initiatives de commercialisation, et les centres de recherche établis sur la BV sont plus étendus géographiquement, ce qui permet des collaborations entre les universitaires et les entreprises locales de pesticides microbiens. Des niveaux élevés de répllication *in vivo* de la plupart des BV présentant un intérêt commercial constituent également un facteur clé pour rendre la production commerciale potentiellement économiquement réalisable.

Le stade infectieux des BV est caractérisé par un ADN double brin circulaire dans des nucléocapsides en forme de bâtonnet qui sont enfermées dans des corps d'occlusion (OB) formés de protéines cristallines. Les détails de l'histoire biologique, de la biologie et de l'écologie de la VB sont traités en détail ailleurs et ne sont pas abordés ici (voir Miller, 1997 ; Fuxa, 2004 ; Cory et Myers, 2003 ; Cory et Evans, 2007 ; Moscardi et al., 2011 ; Harrison et Hoover, 2012). La nature robuste de l'OB est un facteur facilitant le développement commercial de produits à base de baculovirus, car il se prête facilement à la formulation, à l'application et au stockage à long terme par rapport aux virus d'insectes non occlus. Les OB peuvent être visualisés à l'aide de la microscopie optique à contraste de phase, ce qui facilite la quantification de la BV sans avoir recours à la microscopie électronique, qui nécessite un

équipement coûteux qui n'est souvent pas facilement disponible pour les fabricants de pesticides microbiens. Au cours de la dernière décennie, la gamme de produits commerciaux contre la BV a connu une expansion significative (Kabaluk et al., 2010 ; Gywnn, 2014), notamment dans la gamme d'insecticides BV disponibles en Europe et en Amérique du Nord. Ailleurs, le tableau est mitigé avec une expansion significative de la production et de l'utilisation de pesticides microbiens BV dans certaines parties de l'Asie, de l'Australasie et de l'Amérique du Sud, mais une faible expansion de leur utilisation en Afrique (Cherry et Gwynn, 2007 ; Kabaluk et al., 2010 ; Moscardi et coll., 2011).

L'intérêt porté à la BV est en grande partie dû à l'importance de ces agents pathogènes dans le contrôle de certaines espèces nuisibles de lépidoptères d'importance mondiale, telles que *Helicoverpa* spp. (Rowley et al., 2011) et *Spodoptera* spp. (Tableau 1). Ces espèces nuisibles ont une propension marquée à développer rapidement une résistance aux insecticides chimiques conventionnels, ce qui rend leur contrôle difficile. Ces espèces sont également nuisibles à un large éventail de cultures, offrant des niches de marché potentielles pour le BV dans les grandes cultures et les cultures protégées cultivées dans des serres et des serres (Grzywacz et al., 2005 ; Arrizubieta et al., 2014). En Chine, l'offre de NPV s'est élargie avec neuf produits BV désormais disponibles dans le commerce. Il existe au moins 12 fabricants chinois de *Helicoverpa armigera* NPV (HearNPV) et plusieurs de *Spodoptera litura* NPV (SpltNPV), *Autographa californica* NPV (AucaMNPV), *Plutella xylostella* GV (PlxyGV) et *Spodoptera exigua* NPV (SeMNPV) ainsi qu'un certain nombre de autres produits BV (Sun et Peng, 2007 ; Yang et al., 2012). Il est cependant difficile de déterminer l'utilisation totale du BV en Chine. Une source a estimé qu'en 2007, environ 250 tonnes de matière formulée avaient été produites, dont 80 % étaient du HearNPV, utilisé sur une superficie allant jusqu'à 100 000 ha (Sun et Peng, 2007). Une estimation publiée plus récemment indiquait que jusqu'à 2 000 tonnes de produits formulés à base de BV pourraient être produites chaque année, ce qui permet de déduire que les zones traitées se sont considérablement étendues par rapport à l'estimation précédente et pourraient avoir atteint jusqu'à 1 million d'hectares (Yang et al. ., 2012). En Inde, de nombreux nouveaux fournisseurs de HearNPV et SpltNPV sont apparus ces dernières années suite à l'adoption d'un enregistrement simplifié des pesticides microbiens et en réponse au problème croissant de la résistance aux insecticides synthétiques (Department of Biotechnology India, 2007 ; Rabindra et Grzywacz, 2010). La production totale de BV en Inde était estimée à plus de 50 tonnes en 2004 (Singhal, 2004), les organisations des secteurs public et privé étant actives dans le secteur manufacturier. Les problèmes de contrôle de qualité restent une préoccupation en Inde et dans certaines parties de l'Asie du Sud-Est (Jenkins et Grzywacz, 2000 ; Kambrekar et al., 2007 ; Grzywacz et al., 2014a). Il reste à voir si le marché est véritablement à grande échelle. Tableau 1 Les virus entomopathogènes qui ont été utilisés pour la lutte biologique contre les insectes nuisibles. la pénétration peut être réalisée dans ces régions avec la génération de produits existante. Les producteurs australiens ont incorporé le BV pour la gestion de *H. armigera* dans les grandes cultures, et l'importation du NPV d'*Helicoverpa zea* (HezeSNPV) pour le contrôle de



*H. armigera* est désormais complétée par des sources locales d'un isolat HearSNPV (Buerger et al., 2007 ; Hauxwell et al. , 2010). Une avancée majeure dans l'adoption du BV par les producteurs a été la combinaison de nouveaux hybrides de sorgho résistants aux cécidomyies avec HearSNPV pour produire un système IPM qui contrôle les deux principaux ravageurs des cultures parallèlement à la production locale du BV (Franzmann et al., 2008). HearNPV, SpltNPV et SeMNPV sont enregistrés en Thaïlande et au Vietnam, bien que l'approvisionnement semble actuellement dépendre des importations et des fournisseurs du secteur public plutôt que de sources commerciales locales (Nakai et Cuc, 2005 ; Ratanasatien et al., 2005 ; Skovmand, 2007). En Amérique du Sud, le Brésil est à la tête du développement du BV avec un programme bien établi de production et d'utilisation du NPV d'*Anticarsia gemmatalis* (AngeMNPV) pour lutter contre la chenille du pois mascate sur le soja (Moscardi, 1999 (Moscardi, , 2007 Sosa-Gómez et al., 2008). Plus récemment, la production et l'utilisation d'AngeMNPV ont commencé au Mexique (Williams et al., 2013a). La production d'AngeMNPV a été lancée au Brésil dans le cadre d'un projet du secteur public, mais des producteurs commerciaux ont ensuite été amenés à intensifier la production. La production d'insectes a ensuite été introduite au Brésil pour compléter le système de production initial basé sur les champs lorsque les superficies traitées ont atteint 2 millions d'hectares en 2004 (Moscardi, 2007). Les insecticides à large spectre d'action à la place des applications de BV ont été largement adoptés, AngeMNPV est désormais utilisé sur moins de 300 000 ha (Moscardi et al., 2011; Panazzi, 2013). Le changement rapide dans la fortune de ce qui était un pesticide microbien très efficace est une conséquence illustration de la nature dynamique de l'agriculture commerciale moderne et de la manière dont l'acceptation continue par les utilisateurs de pesticides microbiens efficaces ne peut être tenue pour acquise. Malgré la diminution de son utilisation, ce programme reste un modèle pour le développement d'un BV par le secteur public qui a réussi à engendrer une utilisation commerciale à grande échelle. Développement de *Spodoptera frugiperda* NPV (SpfrMNPV) pour lutter contre *S. frugiperda* dans le maïs, de *Condyllorrhiza vestigialis* NPV (CoveNPV) pour lutter contre les ravageurs des peupliers (*Populus* spp.) et d'*Erinnyis ello* GV pour lutter contre les ravageurs du manioc (Bellotti et al., 1999 ; Moscardi et al., 2011) est également en cours par des instituts de recherche au Brésil, tandis qu'une production commerciale de SpfrMNPV et d'*Autographa californica* MNPV (AcMNPV ou AucaMNPV) est également signalée au Guatemala, bien que l'échelle d'utilisation ne soit pas claire (Sosa-Gómez et al. , 2008). Les efforts se poursuivent pour étendre l'utilisation de la pyrale des tubercules de la pomme de terre, *Phthorimaea operculella* GV (PhopGV), actuellement produite en Bolivie par le secteur public ou par des organisations non gouvernementales (ONG) (Sporleder, 2003; Kroschel et Lacey, 2008; Lacey et Kroschel, 2009) tant pour les grandes cultures (Wright et al., 2007b; Arthurs et al., 2008c; Sporleder et Lacey, 2013) que pour l'utilisation des produits stockés en Amérique du Nord et du Sud (Arthurs et al., 2008b; Lacey et al., 2010a) ; Sporleder et Lacey, 2013). Des études se sont également concentrées sur la formulation du PhopGV (Sporleder, 2003; Arthurs et al., 2008b) et sa propagation *in vivo* pour le contrôle de l'hôte nuisible. Dans certaines régions d'Amérique du Sud, un nouveau ravageur de la pomme de terre, *Tecia solanovora*, a supplanté

*P. operculella* comme principal ravageur de la pomme de terre, menaçant l'efficacité du PhopGV dans les magasins de pommes de terre. L'identification d'une nouvelle souche de PhopGV montrant une activité contre les deux ravageurs est particulièrement prometteuse ; sans une telle double activité, l'utilisation par les agriculteurs risque de décliner précipitamment à mesure que *T. solanovora* se propage (Gómez-Bonilla et al., 2011).

L'un des virus développés commercialement les plus largement utilisés est le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella granulovirus* (CpGV). Bien que le CpGV ait été développé et commercialisé pour une utilisation en Europe en 1987 (Cross et al., 1999 ; Vincent et al., 2007), il a été enregistré plus récemment en Amérique du Nord (Vincent et al., 2007 ; Lacey et al., 2008b) et est désormais utilisée dans le monde entier (Lacey et al., 2008b; Sosa-Gómez et al., 2008). Une revue complète de la littérature sur le CpGV par Lacey et al. (2008b) ont conclu que le CpGV permet un bon contrôle des populations de carpocapses de la pomme. D'autres raisons expliquant son adoption généralisée sont qu'aucun intervalle de pulvérisation n'est requis tout au long de la saison de croissance et avant la récolte, et qu'il est sans danger pour les applicateurs, l'approvisionnement alimentaire et les organismes non ciblés. Bien qu'il soit largement utilisé en Europe et en Amérique du Nord, son adoption par les producteurs conventionnels est encore limitée par rapport aux producteurs biologiques. Le principal inconvénient de son utilisation est la persistance relativement faible du virus en raison de la dégradation solaire, ce qui nécessite une nouvelle application fréquente lorsque la pression du carpocapse de la pomme est élevée. En effet, compte tenu du problème de sa faible persistance sur le terrain, son utilisation relativement réussie par l'industrie pomicole est une illustration intéressante du fait que même des produits dont les performances ne sont pas optimales peuvent réussir dans de bonnes circonstances. Il se pourrait bien que si l'application peut être programmée pour coïncider avec le pic d'entrée dans les fruits des larves du premier stade du carpocapse des carpocapses et que le BV peut rapidement infecter une forte proportion de larves avant que des dommages importants ne surviennent, un contrôle adéquat peut être obtenu même dans un contexte où le BV a une faible persistance (Cherry et al., 2000; Grzywacz et al., 2008). Un autre facteur en faveur du CpGV est sa virulence élevée ainsi que la facilité et la rapidité avec lesquelles il infecte (Ballard et al., 2000a). L'écologie des ravageurs peut être un autre élément ; dans de nombreux systèmes de culture de pommes, il n'y a qu'une ou deux générations de ravageurs par an et les producteurs peuvent cibler les premiers stades larvaires avec un degré élevé de confiance, garantissant ainsi que même un virus à courte durée de vie peut obtenir un contrôle acceptable (Lacey et Shapiro-Ilan, 2008). Il convient également de noter que le CpGV n'est pas un produit autonome dans la production de pommes, mais un composant d'un système de lutte intégrée « douce » bien développé (Lacey et al., 2008b). Les BV, comme les autres agents de lutte biologique (BCA), peuvent être plus efficaces dans le cadre d'un système global de lutte intégrée plutôt que comme substituts chimiques (Lacey et Shapiro-Ilan, 2008). Le succès de la lutte intégrée douce sur les pommes peut également être lié à la longue durée des systèmes de culture arboricole qui facilitent

l'établissement réussi de complexes d'ennemis naturels, une situation moins courante dans les cultures annuelles. Un autre problème pourrait être que la notoriété relativement forte et la demande des consommateurs pour les « pommes biologiques » constituent une incitation commerciale supplémentaire pour permettre aux insecticides biologiques tels que le CpGV de conquérir une niche de marché importante.

L'expansion de l'utilisation du BV n'est pas sans problèmes potentiels. Suite à l'adoption généralisée du CpGV dans certaines parties de l'Europe, des niveaux extrêmement élevés de résistance ont été signalés dans certaines zones où il est utilisé depuis 20 ans ou plus (Fritsch et al., 2005 ; Eberle et Jehle, 2006 ; Sauphanor et al., 2006 ; Zichová et al., 2013). Des études en laboratoire révèlent que le développement rapide d'une résistance extrême (rapport de résistance de 100 000) est possible en raison de l'hérédité liée au sexe d'un gène de résistance dominant (Asser-Kaiser et al., 2007) et implique une mutation spécifique affectant un blocage précoce de la réplication du virus ( Asser-Kaiser et al., 2011). Il a été démontré que cette résistance peut être surmontée en utilisant des produits BV contenant des isolats de CpGV différents de ceux de la souche mexicaine originale utilisée dans tous les produits CpGV antérieurs (Eberle et al., 2008), et un certain nombre de nouveaux produits incorporant les nouveaux isolats de CpGV ont désormais commercialisées (Zichová et al., 2013; Andermatt Biocontrol, 2014). Cependant, pour garantir la durabilité future, une approche intégrée alternant d'autres interventions douces avec les produits CpGV est recommandée lorsque le virus est largement utilisé dans une région (Lacey et al., 2008b). Un contraste intéressant avec la résistance de *C. pomonella* est l'utilisation d'AngeMNPV au Brésil. Malgré la facilité avec laquelle la résistance à l'AngeMNPV peut être sélectionnée dans les populations de laboratoire d'*A. gemmatalis* (Abot et al., 1996) et l'utilisation intensive de l'AngeMNPV pendant de nombreuses années, aucun rapport de résistance sur le terrain à l'AngeMNPV n'a été confirmé (Moscardi, 2007). Ce contraste peut indiquer que l'utilisation géographique généralisée d'un virus est moins un facteur de sélection de résistance que le recours à une seule souche génétique. Si tel est le cas, les producteurs de produits BV devraient prévoir d'incorporer un mélange de souches de type sauvage dans un produit ou de développer et de disposer de souches alternatives dans le cadre d'une stratégie de gestion de la résistance du produit.

L'apparition d'un produit commercial GV contre le carpocapse de la pomme, *Cryptophlebia leucotreta*, en Afrique du Sud est une étape importante en tant que premier BV disponible dans le commerce et produit en Afrique subsaharienne (Singh et al., 2003 ; Moore et al., 2004a). Un autre BV en cours de développement actif en Afrique est le NPV de *Spodoptera exempta* NPV (SpexNPV) pour le contrôle de la chenille légionnaire africaine, un ravageur migrateur majeur en Afrique (Grzywacz et al., 2008). Une usine de production pilote a été créée au Kenya par un producteur commercial privé (Van Beek, 2007) et un produit HearNPV de ce producteur a été enregistré au Kenya et au Ghana en 2012 ; cependant, l'ampleur de son utilisation n'est pas claire. La teigne du diamant, *Plutella xylostella*, est un

autre ravageur mondial qui a été une cible prioritaire pour la recherche sur P.

xylostella GV (PlxyGV) et P. xylostella NPV (PlxyMNPV) (Kariuki et McIntosh, 1999 ; Grzywacz et al., 2004). Une comparaison de PlxyGV et de PlxyMNPV a montré que les deux avaient une pathogénicité similaire sur la base du nombre d'OB, mais que les infections à PlxyGV produisaient beaucoup plus d'OB par unité de poids de l'hôte (Farrar et al., 2007). Les produits commerciaux PlxyGV sont disponibles en Chine, bien que l'ampleur de leur utilisation soit incertaine (Yang et al., 2012).

La lutte contre les ravageurs du gazon a également été une priorité pour des ravageurs tels que *Agrotis ipsilon* en utilisant un NPV (*AgipMNPV*, Prater et al., 2006). Une grande partie du travail consiste à protéger le gazon des terrains de golf, mais même si *AgipMNPV* peut assurer un bon contrôle des premiers stades larvaires, sa persistance est limitée par des tontes fréquentes. De plus, l'exposition aux UV réduit le cycle secondaire du virus (Bixby-Brosi et Potter, 2010). Les isolats de BV en cours de développement par le secteur public (tableau 1) n'ont pas encore atteint le statut de produit.

Les recherches visant à élargir l'utilisation d'autres produits BV existants se poursuivent, notamment l'utilisation du NPV de *Spodoptera exigua* (*SeMNPV*) dans les serres du sud de l'Europe (Lasa et al., 2007). Un développement intéressant est la commercialisation au Japon d'une formulation conjointe d'*Adoxophyes orana* GV et d'*Homona magnanima* GV pour lutter contre deux ravageurs tordus du thé (Kunimi, 2007).

L'utilisation du BV dans la lutte contre les insectes nuisibles aux forêts en Amérique du Nord et en Europe, un axe traditionnel de recherche sur le BV (Cunningham, 1995 ; Martignoni, 1999 ; Podgwaite, 1999), est restée limitée. Le développement de certains ravageurs forestiers BV, comme la spongieuse NPV, s'est poursuivi (Cadogan et al., 2004; Moreau et Lucarotti, 2007) et la production commerciale de tenthrède *Neodiprion abietis* est désormais également en cours (Lucarotti et al., 2007). Le manque d'expansion de l'utilisation du BV dans la lutte antiparasitaire forestière peut refléter l'adoption préférentielle de produits à base de *Bacillus thuringiensis*, avec leur disponibilité immédiate et leur gamme d'hôtes plus large (Moreau et Lucarotti, 2007; van Frankenhuyzen et al., 2007), plutôt que leur rejet. de pesticides microbiens BV. En Asie, un certain nombre de ravageurs forestiers BV sont soit produits, soit utilisés en Chine, au Japon et en Inde ; l'ampleur de l'utilisation reste floue, bien que probablement limitée (Nair et al., 1996 ; Peng et al., 2000 ; Kunimi, 2007 ; Sun et Peng, 2007 ; Yang et al., 2012). L'utilisation du BV dans les produits stockés a également fait l'objet de recherches, en particulier sur *Plodia interpunctella* GV (*PlinGV*) (Vail et al., 1991 (Vail et al., 1993. Le *PlinGV* s'est montré prometteur en matière de contrôle à la fois par action directe et par action automatique). -diffusion mais n'a pas encore été développé commercialement.

## Problèmes de recherche qui limitent l'expansion de l'utilisation des virus d'insectes

La production de masse de BV à un coût que la plupart des utilisateurs potentiels peuvent supporter reste un problème important. La production d'insecticides commerciaux contre le BV dépend toujours de systèmes *in vivo* utilisant des insectes spécialement élevés ou collectés dans la nature (Reid et al., 2014 ; Grzywacz et al., 2014b). Les systèmes *in vivo* de production de BV dans des larves vivantes restent la méthode de production normale pour les entreprises commerciales et pour les programmes du secteur public (Moscardi, 1999 ; Van Beek et Davies, 2009 ; Grzywacz et al., 2014a), mais le coût relativement élevé de production de BV dans les insectes vivants par rapport à leurs homologues insecticides chimiques reste une contrainte car les prix agricoles sont difficiles à réduire en dessous de 20 \$ par ha et l'augmentation de la production *in vivo* de BV avec ses exigences en insectes de haute qualité exempts de maladies est également un défi (Reid et al., 2014). Le recours à l'automatisation et à la mécanisation pour l'inoculation, l'élevage et la récolte a facilité la production de masse et fait du BV une option commerciale viable pour la gamme et l'échelle d'utilisation actuelles. Cependant, cette approche de fabrication reste peu attrayante pour de nombreuses entreprises en Amérique du Nord et en Europe qui ne sont pas familières avec la culture massive d'insectes comme technique de production dominante, et même si l'approche de production *in vivo* reste capable de répondre aux besoins actuels du marché, la capacité de produire les quantités de BV nécessaires à la protection des grandes cultures à grande échelle sont loin d'être certaines. Il reste à voir si la récente forte baisse de l'utilisation de l'AgMNPV au Brésil après un investissement majeur dans des installations de production de masse en laboratoire (Moscardi et al., 2011 ; Panazzi, 2013) aura un impact significatif sur la volonté de financer une expansion majeure de la production de BV *in vivo*.

Même si la plupart des pesticides viraux sont produits dans des installations spécialisées, la production sur le terrain *in vivo* constitue une approche viable pour quelques produits commerciaux contre le BV, tels que l'AgMNPV, dans les pays en développement (Hunter-Fujita et al., 1998 ; Moscardi, 2007 ;). La production sur le terrain est prévue pour le SpexNPV en Afrique (Grzywacz et al., 2014b), bien qu'une production de masse commercialement viable à grande échelle n'ait pas encore été établie avec succès pour un BV autre que l'AgMNPV.

Face aux besoins futurs de production de masse à grande échelle de BV, la culture cellulaire *in vitro* reste une approche majeure pour surmonter les contraintes d'approvisionnement et de coûts qui limitent l'utilisation de BV (Black et al., 1997 ; Moscardi et al., 2011). La production massive d'hôtes pour produire des virus est en cours de développement depuis 30 ans mais n'a pas encore été étendue avec succès aux niveaux requis pour être acceptables sur le plan commercial (Granados et al., 2007). Bien qu'il existe de nombreuses lignées cellulaires capables de prendre en charge la répllication de la BV, les

cellules sont relativement fragiles par rapport aux cellules bactériennes et de levure normalement utilisées dans les systèmes de culture cellulaire à grande échelle. Répondre aux besoins commerciaux de la production de BV nécessiterait des bioréacteurs de > 10 000 l capables d'une production continue à haut rendement. (Black et coll., 1997 ; Reid et coll., 2014). Une production réussie de cellules d'insectes a été rapportée dans un certain nombre de bioréacteurs différents, mais seulement dans des volumes de 20 à 600 l (Reid et al., 2014). Outre le développement de réacteurs à grande échelle adaptés aux lignées cellulaires d'insectes, les systèmes in vitro nécessitent des milieux chimiquement définis à faible coût et optimisés pour la production de cellules d'insectes, ce qui n'est pas encore disponible. La qualité de la production de BV a également été un problème ; en particulier, un faible rendement cellulaire et le maintien de qualités phénotypiques acceptables sont des contraintes qui restent à surmonter (Pedrini et al., 2006 ; Nguyen et al., 2011). Ainsi, même si les recherches visant à développer des systèmes in vitro rentables se poursuivent (Granados et al., 2007 ; Szewczyk et al., 2006 ; Moscardi et al., 2011), rien n'indique pour l'instant que la production commerciale débutera dans un avenir proche. , bien que des « feuilles de route » techniques et commerciales pour de telles entreprises aient été élaborées (Reid et al., 2014).

La vitesse de destruction plus lente du BV par rapport à la plupart des insecticides synthétiques reste un obstacle important à leur adoption plus large (Copping et Menn, 2000 ; Szewczyk et al., 2006). La rapidité d'action reste un facteur important dans la sélection des souches, car des souches à action plus rapide réduiraient les dommages aux cultures et seraient plus attrayantes pour les utilisateurs habitués à la destruction rapide obtenue avec de nombreux pesticides chimiques, mais pas tous. Un objectif majeur de la recherche appliquée visant à augmenter la vitesse d'action a été la modification génétique (GM) de la BV pour insérer ou supprimer des gènes qui déclenchent rapidement l'arrêt de l'alimentation et accélèrent la mort. Les gènes insérés comprennent des toxines spécifiques aux insectes provenant des scorpions *Androctonus australis* et *Leiurus quinquestriatus*, de l'araignée *Tengeneria agrestis*, de l'acarien des démangeaisons *Pyemotes tritici* et des hormones juvéniles estérases (Burdan et al., 2000 ; Bonning et al., 2002 ; Szewczyk et al., 2006). Malgré des résultats prometteurs d'essais sur le terrain, le développement commercial de ces BV génétiquement modifiés semble être au point mort, peut-être parce que les recombinants produisent de faibles rendements dans les systèmes in vivo actuels ou parce que le climat de l'opinion publique et les barrières réglementaires ne sont pas suffisamment favorables aux produits génétiquement modifiés sur les principaux marchés potentiels. comme l'UE (Black et al., 1997 ; Glare et al., 2012).

L'adoption de nouvelles souches virales mutantes naturelles telles que le SfMNPV non liquéfiant (Valicente et al., 2008) est une autre voie permettant d'améliorer la rentabilité de la BV sans se heurter à de tels obstacles de perception ou d'enregistrement ; cependant, l'utilisation d'une souche naturelle à action plus rapide dans la pratique peut ne pas être sans inconvénients. Une souche de *S. frugiperda* NPV (SpfrMNPV) à destruction plus rapide a été

identifiée, mais elle produit moins d'OB que l'isolat à destruction plus lente, un compromis évolutif probablement courant qui pourrait réduire l'impact du cycle secondaire (Behle et Popham, 2012). Ainsi, malgré des recherches approfondies sur la modification génétique visant à surmonter certaines des contraintes reconnues de la BV telles que la gamme d'hôtes restreinte, l'action plus lente et la sensibilité aux UV, aucun produit recombinant de la BV présentant des performances améliorées n'a été commercialisé et il ne semble pas probable qu'il le sera dans un avenir proche. Cela est dû en partie à l'échec technique du développement de recombinants présentant les caractéristiques souhaitées, mais peut également refléter la hausse des coûts d'enregistrement et de déploiement de la technologie GM. En outre, des recherches récemment publiées sur les aspects génétiques et génomiques de la VB (avec 43 génomes séquencés) ont jeté un éclairage intéressant sur les relations et l'évolution de la VB (Jehle et al., 2006 ; Eberle et al., 2009 ; Herniou et al., 2012).

On espérait que les données génomiques aideraient au développement de produits ayant une efficacité améliorée, une gamme d'hôtes améliorée, etc. (Inceoglu et al., 2006), mais jusqu'à présent, il n'y a eu aucun impact commercial. Bien que généralement les OB soient stables, ils sont sensibles à l'inactivation des UV ainsi qu'à la dégradation phytochimique sur certaines espèces végétales (Cory et Hoover, 2006 ; Evans, 2007 ; Behle et Birthisel, 2014). Des mécanismes phytochimiques spécifiques qui interfèrent avec l'infectivité du BV sur les cultures ont été identifiés dans le coton (Hoover et al., 1998 (Hoover et al., 2000 et, plus récemment, dans le pois chiche (Stevenson et al., 2010). La faible persistance du La VB sur ces cultures et sur d'autres cultures est encore perçue comme une véritable limitation à la génération actuelle de pesticides microbiens BV (Copping et Menn, 2000 ; Moscardi et al., 2011 ; Behle et Birthisel, 2014). Cependant, étant donné le succès commercial relatif de CpGV, qui a une courte durée de persistance en raison principalement de l'inactivation solaire, une persistance limitée peut ne pas constituer un obstacle insurmontable à l'adoption, à condition que les produits offrent un degré de contrôle qui réponde aux exigences fondamentales des utilisateurs.

Le BV peut être appliqué à l'aide de n'importe quel système de pulvérisation commercial sans formulation spéciale (Gan-Mor et Matthews, 2003), bien que des autocollants, des stimulants gustatifs et des protecteurs UV soient souvent incorporés régulièrement dans les mélanges en réservoir pour améliorer l'efficacité (Burgess et Jones, 1998 ; Behle et Birthisel, 2014). Les taux d'application efficaces pour l'utilisation sur le terrain d'espèces NPV contenant plusieurs virions varient entre 0,5 et  $5 \times 10^{12}$  OB par ha (Moscardi, 1999), tandis que pour le GV avec un seul virion par corps d'occlusion, les taux peuvent être plus élevés (Moscardi, 1999). La recherche sur les nouvelles technologies d'application du BV semble avoir peu progressé ces dernières années, peut-être en raison du fait que les décisions des agriculteurs concernant l'acquisition et l'utilisation de pulvérisateurs ne seront probablement pas motivées dans une mesure significative par leur capacité spécifique à délivrer des agents microbiens tels que BV. L'utilisation de technologies d'application de précision pour la

protection des cultures suscite désormais davantage d'intérêt. Au cours de la prochaine décennie, l'utilisation d'inoculum appliqués de manière minimale ou précise à la place de la pulvérisation générale traditionnelle pourrait être l'une des voies les plus intéressantes pour exploiter la BV avec plus de succès et surmonter les problèmes de coût et de disponibilité.

En plus d'améliorer la vitesse de destruction, l'efficacité, la gamme d'hôtes et la persistance, la recherche appliquée sur la formulation du BV reste l'une des voies les plus importantes vers l'amélioration des produits BV (Burgess et Jones, 1998 ; Behle et Birthisell, 2014). Cependant, les recherches publiées sur cette question sont très limitées, probablement en raison de problèmes de propriété exclusive, de sorte qu'il n'est pas clair si le nombre limité de publications reflète un manque de progrès significatifs. Un certain nombre d'améliorations ont été signalées, mais il n'est pas clair si des progrès sont susceptibles d'apparaître dans les produits dans un avenir proche. La plupart des produits viraux sont produits et vendus sous forme de suspensions concentrées, de poudres mouillables et de granulés.

Une durée de conservation minimale de 18 mois était recommandée il y a plus de 30 ans (Couch et Ignoffo, 1981) et certains produits sont maintenant disponibles qui répondent à cette norme (Burgess et Jones, 1998 ; Lacey et al., 2008b) ; ceux-ci comprennent généralement des adjuvants qui stabilisent le virus et améliorent la suspension dans l'eau. Des facteurs affectant la durée de conservation des virus (température et composants de la formulation) ont été rapportés pour la VPN de l'arpencheuse du céleri *Anagrapha falcifera* (AnfaMNPV) (Tamez-Guerra et al., 2000; Behle et al., 2003) et du CpGV (Lacey et al. al., 2008a).

Certains producteurs expédient le virus sous forme de produit congelé et conseillent de le conserver congelé jusqu'à son utilisation, bien que cela ne soit pas toujours possible dans les conditions opérationnelles. La congélation n'est pas indispensable pour conserver le BV, qui peut rester actif dans des suspensions purifiées sur de longues périodes, même à température ambiante. Cependant, la réfrigération ou la congélation semblent nécessaires pour prévenir la perte d'activité liée à la prolifération des bactéries contaminantes et à l'oxydation des lipides dérivés de l'hôte (Burgess et Jones, 1998) et ainsi maintenir l'infectiosité des suspensions produites en masse (Lasa et al., 2008). Le besoin d'entreposage frigorifique du BV est moins contraignant dans les cultures sous serre et protégées où l'utilisation d'agents de lutte biologique tels que les prédateurs et les parasitoïdes, nécessitant un stockage spécial ou une utilisation immédiate dès réception, est devenue de plus en plus courante. Cela limite cependant son adoption dans de nombreuses grandes cultures où les agents de lutte biologique sont moins largement utilisés.

La plus grande disponibilité de formulations ayant une durée de conservation ambiante comparable aux pesticides synthétiques (> 2 ans) serait un stimulant substantiel pour l'expansion de l'utilisation du BV. Les formulations séchées à l'air, séchées par pulvérisation



et lyophilisées ont été largement étudiées avec des résultats prometteurs en termes de stabilité et d'activité au stockage (Alcázar et al., 1992 ; Tamez-Guerra et al., 2000 ; McGuire et al., 2001 ; Behle et al., 2003 ; Arthurs et al., 2008b). Le séchage par pulvérisation d'AnfaMNPV n'a pas réduit de manière significative l'activité des formulations de lignine sur une période de stockage de 6 mois à 4 °C (Behle et al., 2003). Les formulations lyophilisées du PhopGV étaient comparables en activité à l'émersion dans une suspension aqueuse de virus (Arthurs et al., 2008b). Les formulations lyophilisées et microencapsulées de HearSNPV se sont également révélées aussi efficaces sur le terrain que les suspensions aqueuses lorsqu'elles sont appliquées sur les pois chiches (Cherry et al., 2000). Cependant, les formulations d'AnfaMNPV séchées par pulvérisation auraient une activité résiduelle plus élevée que les formulations commerciales à base de glycérine (Behle et al., 2003). Les différences dans les résultats peuvent être liées à des facteurs spécifiques aux cultures et aux ravageurs, tels que l'inactivation chimique signalée sur le pois chiche, de sorte que les formulations peuvent devoir être adaptées dans certains cas à la culture spécifique (Stevenson et al., 2010). L'encapsulation des OB viraux dans la lignine via séchage par pulvérisation a été développée et testée avec MNPV et GV et a produit une mortalité plus élevée et une persistance plus longue que les contrôles non formulés (Tamez-Guerra et al., 2000 ; McGuire et al., 2001 ; Behle et al., 2003; Arthurs et al., 2006; Arthurs et al., 2008a; Behle et Popham, 2012). Castillejos et coll. (2002) ont signalé une persistance considérablement plus grande avec une formulation phagostimulante granulaire du SfmNPV qu'avec une suspension aqueuse. En revanche, les films de particules et les cires produits commercialement et commercialisés comme protecteurs contre les coups de soleil pour les fruits ne fourniraient aucune protection supplémentaire significative contre le CpGV (Lacey et al., 2004 ; Arthurs et al., 2006; Arthurs et al., 2008a).

L'une des principales préoccupations des producteurs est la nécessité de réappliquer fréquemment le BV en raison de son inactivation rapide lorsqu'il est exposé au soleil (Behle et Birthisel, 2014). Les BV sont particulièrement sensibles au spectre ultraviolet (Ignoffo, 1992 ; Burges et Jones, 1998 ; Tamez-Guerra et al., 2000 ; Lacey et Arthurs, 2005), bien que des facteurs phytochimiques spécifiques à la plante hôte puissent également contribuer à une faible persistance sur certaines cultures. et les espèces d'arbres (Cory et Hoover, 2006). Le rôle relatif de la faible persistance des UV dans la limitation de l'utilisation des produits BV varie considérablement en raison d'un complexe de facteurs biotiques et abiotiques spécifiques aux cultures, tels que les niveaux d'UV, l'architecture des cultures, les modèles d'infestation de ravageurs et les pratiques agricoles (Stevenson et al., 2010). Dans les cultures tropicales exposées à des UV élevés, la persistance du BV peut être inférieure à 24 h ; mais la persistance d'autres pesticides microbiens tels que le Bt et même de produits chimiques peut également être courte sur ces cultures en raison de la combinaison d'UV élevés et de températures élevées, qui entraînent l'inactivation, la dégradation chimique et la volatilité (Cherry et al., 2000).

Un problème qui complique l'évaluation de la recherche sur la persistance des UV est la variabilité des protocoles expérimentaux utilisés par les différents chercheurs. Certains chercheurs évaluent l'exposition naturelle à la lumière solaire, qui présente également des problèmes de variabilité, mais de nombreuses études utilisent diverses sources UV artificielles qui peuvent ne pas imiter fidèlement les spectres naturels de la lumière solaire ou l'exposition à la surface des feuilles. Les distances et la durée d'exposition varient et le choix du substrat peut être un problème déroutant. Par exemple, les effets directs du chauffage peuvent confondre l'effet de l'exposition aux UV lorsque les températures du substrat ne sont pas contenues dans des limites environnementales valables. Il a été démontré que les azurants optiques (Tinopal, Blankophor P167 et autres dérivés du stilbène), avec ou sans dioxyde de titane, augmentent la persistance du NPV et du GV (Farrar et al., 2003 ; Monobrullah et Nagata, 2001 ; Sporleder, 2003). Cependant, Sajap et al. (2009) ont constaté que, même si des adjuvants tels que Tinopal offraient une protection UV significativement améliorée dans des études en laboratoire sur le SpltMNPV, lors d'essais ultérieurs sur le terrain sur des crucifères, aucun avantage clair n'était conféré par rapport au SpltNPV non formulé. Un certain nombre d'autres matériaux absorbant des longueurs d'onde spécifiques, notamment des colorants spécialisés, des produits chimiques et des substances naturelles telles que le sulfate de lignine, le latex de polystyrène, le rouge Congo, le thé vert, les antioxydants, l'oxyde de fer et autres, ont été testés pour améliorer l'activité résiduelle des virus entomopathogènes ( Burges et Jones, 1998 ; Charmillot et al., 1998 ; Ballard et al., 2000b ; de Morães Lessa et Medugno, 2001 ; McGuire et al., 2001 ; Sporleder, 2003 ; Asano, 2005 ; Arthurs et al., 2006 ; Il a également été rapporté que la mélasse, le saccharose et le lait écrémé en poudre améliorent légèrement la persistance du CpGV (Charmillot et al., 1998 ; Ballard et al., 2000b). Alves et al. (2001) ont démontré une plus grande persistance du NPV dans une émulsion huileuse. gemmatalis. Certains additifs de formulation démontrés expérimentalement n'ont pas été adoptés pour un usage commercial en raison de facteurs tels que le coût élevé, la phytotoxicité, l'incompatibilité de stockage, l'inacceptabilité cosmétique sur les produits frais, ou parce que l'application aux concentrations requises est peu pratique en raison de la viscosité élevée. ou le blocage des filtres de pulvérisation, comme cela se produit avec certains additifs particuliers.

Il a été suggéré que le succès du HearNPV en Australie est lié à une acquisition très rapide, atténuant le problème de la faible persistance du BV sur les cultures (Murray et al., 2001), bien que l'utilisation d'additifs dans les mélanges en cuve pour améliorer l'efficacité du HearNPV soit également un facteur important de sa réussite (Mensah et al., 2005 ; Hauxwell et Reeson, 2008). L'augmentation de l'attrait des dépôts de pulvérisation en ajoutant des attractifs et des stimulants alimentaires aux mélanges en cuve s'est révélée prometteuse pour accélérer l'acquisition du virus ; par exemple, la mélasse serait l'un des stimulants alimentaires les plus efficaces pour les larves du carpocapse de la pomme (Ballard et al., 2000b). D'autres phagostimulants susceptibles d'améliorer l'efficacité du CpGV comprennent le glutamate monosodique (Pszczolkowski et al., 2002) et l'acide trans-1-aminocyclobutane-

1,3-dicarboxylique (trans-ACBD) (Pszczolkowski et Brown, 2004). Cependant, l'utilisation de concentrations élevées d'additifs tels que la mélasse peut avoir des effets secondaires inacceptables, tels que la stimulation de la croissance fongique défigurante telle que la fumagine sur les produits frais. Schmidt et coll. (2008) ont signalé une amélioration significative du CpGV utilisé en conjonction avec la kairomone, un attractif pour larves d'ester de poire et pour adultes. Cependant, Arthurs et al. (2007) ont rapporté des résultats incohérents lors d'essais similaires sur des pommes et des poires et ont suggéré que des améliorations plus pratiques dans les stratégies de formulation et d'application étaient nécessaires. Knight et Witzgall (2013) ont signalé une augmentation significative de la mortalité larvaire lors de la combinaison de l'une des trois levures, *Metschnikowia pulcherrima*, *Cryptococcus tephrensis* ou *Aureobasidium pullulans*, avec le CpGV par rapport au CpGV seul. Un essai sur le terrain a confirmé que les dommages aux fruits et la survie des larves étaient considérablement réduits lorsque les pommiers étaient pulvérisés avec du CpGV, du *M. pulcherrima* et du sucre.

Les tensioactifs mouillants et collants sont généralement recommandés pour améliorer le mélange, réduire la tension superficielle et augmenter les dépôts sur les surfaces des plantes (Burgess et Jones, 1998). L'utilisation d'autocollants supplémentaires avec des virus entomopathogènes a été rapportée par Ballard et al. (2000a) Ballard et al. (, 2000b, Tamez-Guerra et al. (2000) et Arthurs et al. (2008a). Il a également été démontré que les azurants optiques améliorent le pouvoir infectieux d'un certain nombre d'espèces de NPV, une réponse liée aux effets sur la membrane péritrophique (Morales et al., 2001; Murillo et al., 2003; Martinez et al., 2004; Farrar et al., 2005; Toprak et al., 2007). De même, Cisneros et al. (2002) ont démontré un effet synergique de 1 % de borax sur l'activité du SfMNPV. La recherche sur la formulation n'a pas encore produit d'impacts significatifs sur la performance globale des produits commerciaux BV, mais la disponibilité de formulations avec une persistance considérablement améliorée améliorerait l'attractivité du produit pour de nombreux systèmes de culture.

L'utilisation d'autres additifs pour améliorer l'efficacité de l'infection par la VB a été largement explorée. Les améliorants sont un groupe de protéines virales reconnues pour augmenter la puissance virale du NPV et du GV chez les hôtes hétérologues et suggèrent un potentiel significatif d'élargissement de la gamme d'hôtes de BV spécifique (Slavicek, 2012), bien qu'elles n'aient pas encore été développées pour un usage commercial. Il a également été rapporté que l'azadaractine et d'autres produits chimiques dérivés du neem réduisent efficacement la dose de BV nécessaire pour lutter contre les ravageurs dans les essais biologiques (Zamora-Avilés et al., 2013) et, s'ils sont validés sur le terrain, pourraient s'avérer utiles pour réduire le coût du produit. .

L'impact de l'expansion de la production de cultures génétiquement modifiées sur l'utilisation du BV reste à déterminer. Même si l'adoption de cultures génétiquement

modifiées résistantes aux insectes peut supprimer les marchés établis pour le BV dans certaines cultures telles que le coton (Buerger et al., 2007), elle peut également présenter des opportunités d'incorporation du BV dans les systèmes de culture GM pour faire face aux ravageurs secondaires non ciblés, ou dans le cadre d'une stratégie de gestion de la résistance des insectes (Thakore, 2006; Kennedy, 2008). Le HzNPV a amélioré de manière significative le contrôle de *H. zea* dans le maïs sucré génétiquement modifié, mais pas de manière aussi cohérente que l'application de l'insecticide spinosad (Farrar et al., 2009). La recherche sur l'utilisation de gènes de virus d'insectes dans des plantes transgéniques comme nouvelle source de résistance aux insectes pourrait, à long terme, permettre d'utiliser la BV dans la protection des cultures (Liu et al., 2006).

Bien que le BV puisse être déployé en utilisant des stratégies de base d'inoculation, de conservation ou d'augmentation, dans la pratique actuelle, le BV est appliqué de manière augmentative en tant que pesticide microbien « selon les besoins ». Toutefois, de l'avis de certains chercheurs, l'utilisation de pesticides constitue un obstacle à la réalisation du plein potentiel des agents biologiques et de leur capacité à se répliquer, à persister et à se propager (Waage, 1997). Une alternative à l'application conventionnelle par pulvérisation est la diffusion de formulations de BV via de nouvelles technologies de leurre et de contamination incorporant des phéromones (Vega et al., 2007). Les insectes adultes attirés par l'inoculum BV sont contaminés en surface et transmettent le virus à la surface des œufs, puis aux larves en train d'éclore. Cette stratégie a été récemment appliquée aux ravageurs des vergers (Cross et al., 2005) ; d'autres exemples sont présentés par Vega et al. (2007).

Malgré l'importance reconnue du cycle secondaire via la transmission horizontale et verticale du BV dans les populations de ravageurs, il y a eu peu d'exploitation délibérée de la capacité du BV à se répliquer et à cycliser de la manière dont des stratégies d'inoculation spécifiques sont utilisées pour le virus *Oryctes* (Jackson et al., 2005). ) ou des pratiques agricoles conçues pour promouvoir la conservation du BV (Moscardi, 1999 ; Cory et Evans, 2007). L'écologie des virus reste un domaine de recherche très actif pour les ravageurs des cultures et des forêts (Cory et Myers, 2003 ; Fuxa, 2004 ; Harrison et Hoover, 2012), élargissant nos connaissances sur l'épidémiologie de la VB et la dynamique des populations hôtes du virus. Les études ont porté sur le cycle secondaire, la transmission horizontale et verticale et l'interaction de la BV avec d'autres agents pathogènes tels que *Wolbachia* (Graham et al., 2010) et offrent des informations intéressantes sur la manière dont l'efficacité de la BV pourrait être améliorée sur le terrain grâce aux interactions biotiques. Bien que la recherche n'ait pas encore été exploitée pour améliorer notre utilisation du BV sur la plupart des cultures, l'écologie des interactions hôte-pathogène est considérée comme une voie à suivre pour développer de nouvelles stratégies de déploiement de nouveaux BV (Waage, 1997).

## Facteurs sociétaux et leur rôle dans la détermination de l'adoption des virus d'insectes

Les pressions environnementales et les préoccupations des consommateurs en matière de santé se concentrent de plus en plus sur les impacts sanitaires et environnementaux des produits phytosanitaires et la sécurité bien établie du BV (O.E.C.D., 2002 ; Leuschner et al., 2010 ; Mudgal et al., 2013) est un facteur majeur. avantage. Même si les enquêtes publiques n'ont pas montré que les risques liés à la sécurité alimentaire sont perçus comme une préoccupation majeure, ils constituent un problème important pour jusqu'à 25 % des consommateurs (Food Standards Agency, 2013). La récente controverse sur les néonicotinoïdes dans l'UE a montré que les préoccupations du public peuvent entraîner des changements importants dans la politique de protection des cultures, même si les preuves scientifiques sont controversées (Gross, 2013). Ces préoccupations au sein de l'UE ont conduit à la directive sur l'utilisation durable (SUD), une politique de réduction du recours aux pesticides chimiques et à l'adoption obligatoire de la lutte intégrée contre les ravageurs (IPM) pour toutes les cultures (Hillocks, 2012). En outre, les pesticides chimiques doivent être réenregistrés, ce qui a conduit à une réduction du nombre de produits chimiques de protection des cultures autorisés d'environ 1 000 en 1993 à moins de 330 aujourd'hui (Commission européenne, 2009). Ces mesures augmentent sans aucun doute le potentiel d'utilisation de la BV ; cependant, la demande accrue de nouveaux BCA suscite de sérieuses inquiétudes quant au fait que l'offre de nouveaux produits reste insuffisante pour remplacer les pesticides chimiques retirés (Hillocks, 2012).

L'enregistrement constitue l'un des obstacles à l'augmentation de l'offre de produits commerciaux BV (Bailey et al., 2010 ; Ehlers, 2011 ; Lapointe et al., 2012). Les autorités réglementaires de nombreux pays et juridictions ne sont pas en mesure de finaliser l'enregistrement des produits BV de manière opportune, économique et transparente (Kabaluk et al., 2010 ; Gywnn, 2014). Cela peut être dû à l'inertie bureaucratique dans certains cas, mais souvent l'absence de l'expertise biologique appropriée parmi les régulateurs a été citée comme une contrainte importante (Bailey et al., 2010). Certains organismes de réglementation tels que l'EPA des États-Unis semblent être proactifs dans le développement de l'expertise appropriée et d'une philosophie positive pour faciliter l'enregistrement de nouveaux produits BV grâce à des systèmes efficaces de procédure accélérée (Bailey et al., 2010), mais l'UE, bien qu'elle parraine activement l'examen de l'homologation des pesticides microbiens (Ehlers, 2011), n'a pas encore mis en place de procédure accélérée spécifique pour les pesticides microbiens. L'enregistrement dans l'UE présente des délais longs et des coûts plus élevés qui dissuadent les enregistrements, en particulier de la part des petites et moyennes entreprises (PME) qui sont souvent à la pointe de l'innovation en matière de pesticides microbiens et développent 80 % des nouveaux produits pesticides microbiens (Ravensberg, 2011). L'utilisation de pesticides microbiens n'a pas encore suscité d'inquiétude sérieuse dans le public, même si la question a été évoquée par certains auteurs comme

Lapointe et al. (2012), les attitudes peuvent changer à mesure que l'utilisation de la VB se développe.

## Virus d'insectes dans la prochaine décennie

Il existe un besoin évident de nouveaux produits BV actifs contre les parasites, dont l'impact pourrait augmenter à mesure que les actifs chimiques sont retirés. La plupart des produits BV récemment commercialisés ou mis sur le marché sont basés sur des espèces bien connues et étudiées depuis au moins 30 ans. La pénurie de nouvelles espèces de BV suscite de sérieuses inquiétudes. Compte tenu des progrès limités depuis 2001 dans l'identification de nouveaux BV, il est loin d'être certain que de nouveaux produits de protection des cultures apparaîtront sans un financement accru pour la recherche et le développement du BV contre les menaces nouvelles et émergentes résultant du retrait des produits chimiques. Il existe également un besoin de nouvelles technologies pour produire en masse le BV à des coûts appropriés à une utilisation à grande échelle du BV dans les grandes cultures. Bien que la production in vivo soit une technologie établie, il est loin d'être certain qu'elle puisse être étendue pour répondre à l'augmentation considérable de la production nécessaire pour remplacer les pesticides chimiques dans les grandes cultures. Il reste à voir si les systèmes in vitro permettront de surmonter les problèmes de coût et de qualité qui ont empêché leur adoption par les producteurs commerciaux. L'autre besoin clé est de mieux comprendre comment les BV interagissent avec les autres BCA afin d'identifier les synergies susceptibles d'améliorer leur performance globale. Beaucoup pensent que les BV, comme les autres BCA, n'atteindront jamais leur plein potentiel tant qu'ils ne seront pas déployés en tant que composants de systèmes IPM écologiques plutôt que de substituts aux insecticides chimiques.

## Bactéries entomopathogènes

### 3.1. *Bacillus thuringiensis* (Bt)

## Contexte et statut général

Un très grand nombre d'espèces bactériennes ont été signalées chez les insectes nuisibles et utiles (Jurat-Fuentes et Jackson, 2012), mais un nombre relativement restreint de bactéries entomopathogènes ont été développées commercialement pour lutter contre les insectes nuisibles aux cultures, aux forêts, au gazon, aux humains et bétail. Il s'agit notamment de plusieurs sous-espèces de *Bacillus thuringiensis* (Bt), *Lysinibacillus* (*Bacillus*) *sphaericus*, *Paenibacillus* spp. et *Serratia entomophila* (tableau 2). Les bactéries les plus largement utilisées pour lutter contre de nombreux insectes nuisibles sont les sous-espèces

Bt. (Glare et O'Callaghan, 2000 ; Federici, 2005 ; Bravo et al., 2011 ; Glare et al., 2012 ; Jurat-Fuentes et Jackson, 2012).

Les faits marquants de l'histoire et du développement commercial du Bt sont présentés par Beegle et Yamamoto (1992), Federici (2005), Sanchis (2011) et Davidson (2012). Les sous-espèces Bt représentent environ 98 % des pesticides microbiens bactériens pulvérisables formulés, en partie en raison de la large gamme d'hôtes ayant une activité contre les lépidoptères, les diptères (nématocères), les coléoptères (Chrysomelidae et Scarabaeidae), d'autres espèces d'autres ordres d'insectes et d'autres ravageurs. invertébrés (acariens et nématodes) (Carneiro et al., 1998 ; Schnepf et al., 1998 ; Wei et al., 2003 ; van Frankenhuyzen, 2009). Trois exemples notables sont les souches Bt ayant une activité sur les larves de scarabées (Bt subsp. japonensis (souche Buibui), Suzuki et al., 1992) ; deux espèces de tenthrèdes *Diprion pini* et *Pristiphora abietina* (Porcar et al., 2008) ; et les nématodes à galles, *Meloidogyne* spp. (Chen et al., 2000 ; Li et al., 2008 ; Khan et al., 2010).

Une prospection et un développement supplémentaires fourniront très probablement aux isolats de *B. thuringiensis* un spectre d'activité encore plus large. Crickmore et coll. (2014) fournissent une liste continuellement mise à jour des toxines Bt avec des liens vers des informations sur d'autres insectes hôtes et d'autres organismes qui y sont sensibles. Il existe actuellement pas moins de 73 familles de toxines cristallines (CRY) comprenant au total 732 toxines, 3 familles de protéines cytotoxiques (Cyt) comprenant 38 toxines différentes et 125 protéines insecticides végétatives (VIP) appartenant à 4 familles différentes (Crickmore et al., 2014).

La principale raison de l'utilisation du Bt est qu'il combine les avantages des pesticides chimiques et des pesticides microbiens. Comme les pesticides chimiques, le Bt agit rapidement, est facile à produire à faible coût, facile à formuler et a une longue durée de conservation. Il peut également être appliqué à l'aide d'équipements d'application et de systèmes d'application conventionnels (c'est-à-dire dans des plantes transgéniques). Contrairement aux pesticides chimiques à large spectre, les toxines de *B. thuringiensis* sont sélectives et leur impact négatif sur l'environnement est très limité (Glare et O'Callaghan, 2000 ; Lacey et Siegel, 2000 ; Hokkanen et Hajek, 2003 ; Lacey et Merritt, 2003 ; Birch et al., 2011).

3.1.2. Lutte contre les insectes nuisibles avec des produits pesticides microbiens *B. thuringiensis*  
3.1.2.1. Cultures et vergers. Bt n'a pas d'intervalle de pulvérisation avant la récolte et peut être appliqué jusqu'au début de la récolte. Son impact est minime, voire nul, sur les organismes bénéfiques de ces agroécosystèmes ; cependant, bien qu'efficace, il est sensible à la dégradation solaire et nécessite une application fréquente.

*B. thuringiensis* subsp. *kurstaki* (Btk, Dipel) et dans une moindre mesure *B. thuringiensis*

subsp. *aizawai* (Xentari) sont utilisés pour lutter contre les lépidoptères nuisibles dans les vergers et dans la production maraîchère (Glare et O'Callaghan, 2000 ; Lacey et Shapiro-Ilan, 2008 ; Glare et al., 2012). Il est largement utilisé dans la production de légumes biologiques et est de plus en plus utilisé par les producteurs conventionnels. La lutte contre une pléthore de lépidoptères nuisibles est courante dans les cultures en rangs, notamment les crucifères, les légumes solanacés, les cucurbitacées, le maïs, les légumineuses, le soja, le coton et autres. La mise en œuvre du Btk pour lutter contre les ravageurs des vergers, en particulier les tordeuses et autres défoliateurs, a été décrite par Lacey et Shapiro-Ilan (2008).

Une multitude d'articles sur la recherche appliquée et l'utilisation de produits à base de Bt pour la protection contre les lépidoptères nuisibles aux légumes et aux arbres fruitiers ont été publiés depuis 2000 et beaucoup sont référencés par Glare et O'Callaghan (2000), Metz (2003), Lacey et Kaya (2007), Jurat-Fuentes et Jackson (2012). Kabaluk et Gazdik (2005) fournissent un répertoire de biopesticides qui comprend les producteurs de plusieurs produits commerciaux Bt pour le contrôle des lépidoptères.

La lutte contre les coléoptères nuisibles dans les cultures utilisant *B. thuringiensis* produit commercialement se limite aux coléoptères de la famille des Chrysomelidae, principalement le doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata* (Wraight et al., 2007b). La toxine active du coléoptère (Cry 3Aa) est produite par *B. thuringiensis*. *B. thuringiensis* sous-espèce *tenebrionis* (Btt). Il peut constituer un moyen de lutte efficace, en particulier lorsqu'il est appliqué à intervalles réguliers contre les premiers stades larvaires. Le Btt a été rapidement développé comme pesticide microbien à la fin des années 1980 et au début des années 1990 (Gelernter et Trumble, 1999 ; Gelernter, 2002). Cependant, plusieurs facteurs, notamment la concurrence avec les insecticides néonicotinyl, ont entraîné sa quasi-disparition du marché (Gelernter, 2002). La toxine Cry3Aa exprimée dans la pomme de terre transgénique offre une protection complète contre *L. decemlineata*, mais l'opposition actuelle du public à son utilisation transgènes dans les aliments a entraîné le retrait des pommes de terre transgéniques du marché en Amérique du Nord et en Europe. Les lignées de pommes de terre transgéniques 'Spunta' avec le gène *cry11a1* se sont révélées complètement résistantes au ver tuberculeux de la pomme de terre lors d'essais en laboratoire et sur le terrain (Douches et al., 2002)(Douches et al., 2011).

3.1.2.2. Ravageurs des produits stockés. Plusieurs insectes nuisibles attaquent les céréales, les fruits, les noix, les pommes de terre et autres produits alimentaires stockés. Les produits Btk ont été utilisés pour lutter contre plusieurs de ces ravageurs (Lord et al., 2007 ; Shapiro-Ilan et al., 2007 ; Kroschel et Lacey, 2008). Une bonne efficacité du Btk a été démontrée et des protocoles ont été publiés pour l'évaluation du contrôle du Btk contre *Plodia interpunctella* et d'autres lépidoptères nuisibles aux céréales stockées (Lord et al., 2007). Malgré le volume considérable de grains dans les silos à grains, seuls les 10 premiers centimètres de grains nécessitent un traitement (Lord et al., 2007). Kroschel et Lacey (2008)



et Lacey et Kroschel (2009) ont décrit des exemples de mise en œuvre à grande échelle du Btk dans plusieurs pays pour lutter contre la teigne des tubercules de pomme de terre, *P. operculella*, dans les entrepôts rustiques de tubercules de pomme de terre.

3.1.2.3. Les forêts. Le Btk est le principal moyen non chimique de lutte contre les lépidoptères ravageurs des forêts. Son développement et son utilisation dans les années 1970 et 1980 ont facilité un développement commercial plus large dans les années 1980 et 1990 (van Frankenhuyzen et al., 2007). Btk a été largement utilisé contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) et la spongieuse (*Lymantria dispar*) (Bauce et al., 2004; van Frankenhuyzen et al., 2007). Les protocoles d'évaluation de Btk et d'autres isolats de Bt pour le contrôle de *C. fumiferana* et *L. dispar* sont présentés par van Frankenhuyzen et al. (2007). Btk a également été utilisé pour lutter contre les insectes nuisibles des principales cultures, forêts, gazons, humains et animaux domestiques.

## Espèces bactériennes

Habitat majeur ciblé

## Exemples d'ordres nuisibles majeurs Références sélectionnées

*Bacillus thuringiensis* sous-espèce *kurstaki* a Cultures en rangs, forêts, vergers

Lépidoptères : nombreuses familles et espèces Glare et O'Callaghan (2000), Federici (2005), Huang et al. 2007, ), van Frankenhuyzen (2009, Jurat-Fuentes et Jackson 2012B. *thuringiensis* sous-espèce *aizawai* a Cultures en rangs, vergers Lépidoptères Tabashnik et al. (1993), Glare et O'Callaghan (2000), Mashtoly et al. 2011B. *thuringiensis* sous-espèce *tenebrionis* a Pomme de terre Coléoptères : Chrysomelidae, principalement *Leptinotarsa decemlineata* Kreig et al. (1983), Langenbruch et al. (1985), Gelernter (2002) *B. thuringiensis* sous-espèce *israelensis* a Divers habitats aquatiques lenticules et lotiques Diptères : Culicidae et Simuliidae Lacey et Merritt (2003), Lacey 2007 *Serratia entomophila* a Coléoptères des pâturages : Scarabaeidae :

*Costelytra zealandica* Jackson et al. (1992) Jackson et al. ( , 2001, Jackson (2003), Jackson et Klein (2006) une production commerciale.

utilisé pour lutter contre d'autres lépidoptères défoliateurs forestiers en Amérique du Nord et en Europe, notamment *Thaumetopoea processionea*, *T. pityocampa*, *Lymantria monacha*, *Dendrolimus* sp., *Bupalus piniaria*, *Panolis flammea*, *Tortrix viridana*, *Operophtera brumata*, *Dioryctria abietella*, *Lambdina fiscellaria fiscellaria*, *Choristoneura occidentalis*, *C. pinus pinus*, *Orgyia leucostigmata*, *O. pseudotsugata* et autres (Fuxa et al., 1998 ; van

Frankenhuyzen, 2000). Les seuls insectes ravageurs forestiers non lépidoptères sensibles au Bt appartiennent à la famille des coléoptères Chrysomelidae. Bauer (1992) a effectué des essais biologiques de Btt pour déterminer son activité larvicide contre la chrysomèle du saule importée, *Plagioderia versicolora*, élevée sur des peupliers (*Populus*) ou des saules (*Salix*). Une bonne activité larvicide de la bactérie n'a été observée que sur les larves élevées sur peuplier. Genissel et al. (2003) ont signalé les effets délétères de l'alimentation des larves et des adultes de *Chrysomela tremulae* sur des feuilles de peuplier transgénique exprimant le gène cry3Aa de Bt. Aucun essai sur le terrain à grande échelle n'a encore été mené avec le Btt pour lutter contre les chrysomélidés dans les forêts.

3.1.2.4. Pelouse et gazon. Klein et coll. (2007) et Koppenhöfer et al. (2012) donnent un aperçu de l'utilisation de la sous-espèce Bt. pour lutter contre les ravageurs du gazon. Btk et Bt subsp. *aizawai* sont homologués pour lutter contre la pyrale des prés et la légionnaire, *Mythimna (Pseudaletia) unipuncta*, dans le gazon. Bien qu'elles ne soient pas largement utilisées pour lutter contre ces ravageurs, les souches Bt offrent un certain contrôle si elles sont utilisées lorsque les premiers stades larvaires sont présents et si les applications sont effectuées en début de soirée pour éviter autant que possible la dégradation par les UV. Oestergaard et coll. (2006) ont démontré la maîtrise de la tipule européenne, *Tipula paladosa*, avec *B. thuringiensis* subsp. *israelensis* (Bti) appliqué contre les premiers stades larvaires ; cependant, il n'existe aucun rapport dans la littérature sur l'utilisation courante du Bti pour lutter contre la mouche grue dans le gazon. La sous-espèce Bt. *japonensis* (souche Buibui) est insecticide contre le scarabée japonais, *Popillia japonica*, et d'autres espèces de scarabées nuisibles au gazon (Suzuki et al., 1992 ; Alm et al., 1997 ; Koppenhöfer et al., 1999; Koppenhöfer et al., 2012; Bixby et al., 2007). Koppenhöfer et al. (1999) ont observé une interaction additive et synergique entre les nématodes entomopathogènes (*Sterinernema* spp. et *Heterorhabditis bacteriophora*) et Bt subsp. *japonensis* (souche Buibui) pour lutter contre la larve *Cyclocephala* spp. Un avantage du Bt subsp. *japonensis* par rapport à *Paenibacillus popilliae*, une autre bactérie utilisée pour lutter contre *P. japonica*, est qu'elle peut être cultivée sur des milieux artificiels et qu'elle possède une gamme d'hôtes plus large au sein des Scarabaeidae.

3.1.2.5. Insectes médicalement importants. Plusieurs espèces de moustiques (Culicidae) sont des ravageurs répandus, dont beaucoup transmettent des agents pathogènes tels que *Plasmodium* spp. (paludisme), les nématodes filarioïdes (éléphantiasis, mansonellose) et les virus (fièvre jaune, dengue et plusieurs qui causent l'encéphalite) (Foster et Walker, 2009). Les habitats aquatiques dans lesquels le Bti est utilisé pour lutter contre les moustiques sont extrêmement divers en termes d'emplacement (marais salants, trous d'arbres, zones humides, conteneurs et divers autres habitats) et de qualité de l'eau (Skovmand et al., 2007). Les mouches noires (Simuliidae) sont toujours présentes dans les habitats lotiques (rivières, ruisseaux, ruisseaux) (Adler et al., 2004; Adler et McCreadie, 2009) et, en plus de leur activité très pestiférée, certaines espèces transmettent les nématodes filarioïdes qui causent

l'onchocercose humaine et bovine (Adler et McCreadie, 2009). Bti est la seule sous-espèce Bt. qui est produit commercialement pour lutter contre les diptères vecteurs et nuisibles chez les Culicidae (Lacey, 2007; Despres et al., 2011) et les Simuliidae (Adler et al., 2004; Skovmand et al., 2007). Bien que le Bti soit très efficace, sa persistance dans l'environnement, en particulier dans ceux à forte teneur en matières organiques, est de courte durée et nécessite de fréquentes applications. Un couvert foliaire dense et une sédimentation rapide des toxines dans les habitats lenticules plus profonds diminuent la quantité d'inoculum atteignant l'habitat et diminuent la durée d'exposition des larves. La toxine est transportée sur des distances plus courtes dans des cours d'eau peu profonds présentant un rapport substrat/volume d'eau élevé (larges et peu profonds). Les grands fleuves peuvent entraîner un transport efficace de la toxine jusqu'à 30 km. De nouvelles améliorations des formulations et des systèmes d'administration devraient accroître l'efficacité dans les habitats des moustiques et des mouches noires.

## Production de *B. thuringiensis*

Les milieux nutritifs et les conditions dans lesquelles Bt et *L. sphaericus* sont produits peuvent influencer considérablement l'activité larvicide. Les lignes directrices et les ingrédients typiques des milieux pour la fermentation en flacon agité, en cuve à agitation et en cuve profonde sont présentés par Beegle et al. (1991), Lisansky et al. (1993) et Couch (2000). Bien que la technologie de fermentation de *B. thuringiensis* continue d'être améliorée, les informations sur tout changement spécifique dans les méthodes et les milieux par l'industrie sont presque toujours exclusives (Couch, 2000). Cependant, des développements ont eu lieu dans la production à petite échelle utilisant des composants de milieux uniques tels que des matières premières locales d'origine végétale et animale et des sous-produits (tels que le lactosérum) qui fournissent des sources d'azote et de carbone peu coûteuses pour la production de Bt et de *L. sphaericus* (Aranda et coll., 2000 ; Lacey, 2007).

## Cultures transgéniques ou cultures Bt

Les progrès les plus importants sur le marché au cours des deux dernières décennies ont été associés au développement d'un produit Bt différent des pesticides microbiens, les cultures transgéniques Bt. Les toxines Cry et VIP sont les seules toxines actuellement utilisées dans les cultures transgéniques insecticides commerciales. Les toxines VIP ne se trouvent que dans les cultures transgéniques, mais plusieurs toxines Cry produites par les cultures Bt sont les mêmes que celles produites par les pesticides microbiens Bt tels que Dipel ou Xentari. Les cultures génétiquement modifiées ont été la technologie de production agricole la plus rapidement adoptée (Brookes et Barfoot, 2013 ; James, 2013). Bien que la mise en œuvre n'ait pas été sans controverse, son large acceptation est due à la spécificité pour les insectes et à la grande efficacité des toxines Cry de *B. thuringiensis*, ainsi qu'à leur

sécurité pour les consommateurs et les organismes non ciblés (Shelton et al., 2002 ; Bravo et al., 2011). Une grande diversité de gènes de toxines relativement simples à cloner et à exprimer se trouvent dans différentes souches de *B. thuringiensis*. Les gènes des toxines sont répartis en familles faciles à caractériser et les toxines sont organisées en domaines fonctionnels clairement distincts (Bravo et al., 2007). Ces caractéristiques facilitent non seulement l'élucidation du mode d'action (MOA) des toxines, mais font également des toxines et des gènes des toxines de bons modèles pour le génie génétique. Au début des années 1980, *B. thuringiensis* était déjà un produit commercialement prospère. Les protéines insecticides de *B. thuringiensis* étaient parmi les seuls produits génétiques répondant aux exigences techniques et éthiques de la biotechnologie végétale. Par la suite, les toxines de *B. thuringiensis* sont devenues la source la plus prometteuse pour le développement de plantes transgéniques résistantes aux insectes (Kennedy, 2008).

La superficie mondiale des cultures Bt a considérablement augmenté au cours des deux dernières décennies, atteignant 175 millions d'hectares en 2013 (Choudhary et Gaur, 2010 ; Brookes et Barfoot, 2013 ; James, 2013). Le taux d'adoption était de 100 % ou proche de 100 % en 2013 pour toutes les principales cultures transgéniques dans les pays producteurs primaires. Une stabilisation du taux d'adoption et des superficies plantées est donc attendue dans les années à venir (James, 2013).

L'utilisation accrue de coton et de maïs Bt a entraîné une diminution significative de l'utilisation d'insecticides chimiques (Phipps et Park, 2002 ; Brookes et Barfoot, 2013), en particulier dans le coton (Huanga et al., 2003 ; Edwards et Poppy, 2009 ; Krishna et Qaim, 2012). Cependant, les technologies transgéniques entrent également en concurrence avec les formulations pulvérisables de Bt en raison de la similitude des toxines utilisées et entraînent une part commerciale plus faible laissée aux pesticides microbiens Bt. En outre, tout en réduisant le marché global des insecticides chimiques, l'adoption généralisée des cultures Bt peut accroître le marché des herbicides, car de nouvelles générations de plantes transgéniques exprimant des gènes empilés de Bt et de résistance aux herbicides sont désormais sur le marché (James, 2013). Compte tenu des préoccupations environnementales généralisées concernant les pesticides chimiques à large spectre, il est possible que les cultures génétiquement modifiées déployant des produits génétiques sûrs spécifiques aux ravageurs, tels que les toxines Bt, soient finalement considérées comme une solution de lutte antiparasitaire plus acceptable pour l'environnement que le développement et l'application généralisée de nouveaux pesticides chimiques.

Compte tenu du coût élevé du développement et du déploiement d'une nouvelle culture transgénique, actuellement estimé à 136 millions de dollars (McDougall, 2013 ; Mumm, 2013), il ne sera pas économiquement viable de développer des variétés génétiquement modifiées pour toutes les cultures, y compris de nombreuses cultures à usage mineur ou d'importance locale, ou pour lutter contre tous les ravageurs et maladies spécifiques

(Shelton, 2012). La diversité des cultures non génétiquement modifiées et des variétés locales doit être maintenue pour de nombreuses raisons allant des différents climats et pratiques alimentaires culturelles spécifiques à la nécessité d'une base génétique diversifiée pour la tolérance aux maladies. Étant donné que toutes les cultures et variétés ne seront pas transgéniques, d'autres moyens de contrôle conventionnels mais néanmoins respectueux de l'environnement doivent être conservés et développés. Parmi ceux-ci devraient figurer de nouveaux pesticides microbiens à base de Bt, ainsi que d'autres pesticides à base d'entomopathogènes. Cependant, les niches pour les pesticides microbiens doivent répondre à de nouveaux problèmes pour éviter la concurrence, en se concentrant par exemple sur une mosaïque de problèmes de ravageurs secondaires. Les pesticides microbiens destinés à la foresterie et à la lutte anti-vectorielle peuvent constituer une exception au traitement des cultures en rangs car il n'existe pas de concurrence avec les produits transgéniques. Nous prévoyons que les pesticides microbiens, tels que les formulations pulvérisables et autres formulations Bt, continueront à connaître un avenir prospère dans les décennies à venir.

## Polémique autour des toxines de *Bacillus thuringiensis* dans les cultures génétiquement modifiées

Dans cette section, nous abordons les aspects biologiques de la controverse sur l'utilisation des cultures Bt et nous concentrons sur les préoccupations en matière de sécurité et d'environnement. Les questions socio-économiques et politiques qui divisent ne seront pas abordées et devraient faire l'objet d'un forum de discussion distinct. Les toxines Bt sont essentielles au déploiement d'un certain nombre de cultures GM résistantes aux insectes et, par conséquent, les pesticides microbiens de *B. thuringiensis* ont également été impliqués dans la vaste controverse autour de la sécurité et de l'efficacité des cultures GM. Un exemple notable concerne les inquiétudes concernant les effets des toxines Bt sur le papillon monarque, *Danaus plexippus*. Il a été rapporté que le pollen du maïs Bt épandu sur l'asclépiade dans des conditions de laboratoire produisait une mortalité chez les larves de *D. plexippus* (Losey et al., 1999). Des recherches de suivi ont déterminé que les résultats délétères étaient liés à une variété de maïs spécifique (Bt176, qui n'est plus utilisée commercialement) et qu'il n'y avait aucun impact négatif sur les monarques dans des conditions de terrain (Hellmich et al., 2001; Minorsky, 2001; Pleasants et al., 2001; Sears et al., 2001; Stanley-Horn et al., 2001; Tschenn et al., 2001; Zangerl et al., 2001; Dively et al., 2004; Anderson et al., 2005). Néanmoins, la controverse a généré une perception largement répandue selon laquelle les cultures génétiquement modifiées par Bt sont dangereuses pour l'environnement. Ce problème a été relancé 10 ans plus tard lorsque la France et l'Allemagne ont interdit la variété de maïs Bt MON810 sur la base d'une menace pour *D. plexippus*, malgré le fait que MON810 s'est avéré inoffensif pour les larves de monarque et que *D. plexippus* n'est pas trouvé dans Europe (Ricroch et al., 2010).

Un deuxième exemple relatif à l'impact sanitaire des cultures Bt est le « cas StarLink » (Bucchini et Goldman, 2002 ; Bernstein et al., 2003). Dans ce cas, le produit StarLink, un maïs Bt résistant aux insectes et enregistré avec la toxine Cry9Ca, a été trouvé dans l'alimentation humaine. Cela a été suivi par des rapports de choc allergique chez les consommateurs, bien que les études de suivi menées par les Centers for Disease Control n'aient pas réussi à confirmer un quelconque lien avec la toxine Cry9Ca (CDC, 2001). Néanmoins, des problèmes ont été confirmés dans la gestion et le contrôle des produits à base de maïs BT enregistrés comme aliments pour animaux, qui permettaient de les mélanger avec des aliments destinés à la consommation humaine (Bucchini et Goldman, 2002). La controverse a ensuite entraîné une perte importante de parts de marché pour les producteurs de maïs américains (Schmitz et al., 2005). Une conséquence supplémentaire de la controverse a donné lieu à des articles impliquant les cultures Bt soit dans des problèmes de santé, soit comme contribuant à des mauvaises récoltes désastreuses (Tirado, 2010 ;

Coalition pour une Inde sans OGM, 2012). Plusieurs de ces histoires se sont ensuite révélées fausses (Guere et al., 2008 ; Brookes et Barfoot, 2013).

Les pesticides microbiens Bt, bien qu'acceptés dans la lutte antiparasitaire, l'agriculture biologique et la lutte antivectorielle, sont également devenus des sujets de débat dans le domaine de la biotechnologie des cultures et ont été présentés par certains comme une menace pour la santé humaine ou environnementale. Par exemple, Poulin et coll. (2010) et Poulin (2012) ont démontré l'effet trophique négatif du traitement au Bti pour lutter contre les moustiques sur la faune non ciblée. La réduction des moustiques et des chironomides et, par conséquent, de leurs prédateurs en tant que proies des hirondelles domestiques, *Delichon urbicum*, a entraîné une réduction de la taille des couvées et de la survie des jeunes. Entre autres mesures, Poulin et al. (2010) ont recommandé la suspension de la lutte contre les moustiques dans certains habitats. Nous pensons que de telles mesures devraient prendre en compte l'effet de la réduction des moustiques sur la qualité de vie des humains et des animaux domestiques, mais surtout l'interruption de la transmission des maladies.

Un aspect positif des débats sur la sécurité des produits Bt est qu'ils ont donné lieu à de nouvelles études sur les effets réels des toxines Bt sur la santé et l'environnement. Celles-ci ont montré que les produits Bt et les gènes Bt commercialement approuvés sont sûrs et peuvent avoir des avantages positifs pour l'environnement, principalement grâce à l'utilisation réduite de pesticides chimiques et à l'absence d'effets sur les organismes non ciblés (Saxena et Stotsky, 2001 ; Phipps et Park, 2002; Shelton et al., 2002; Shelton et al., 2007; Lacey et Merritt, 2003; O'Callaghan et al., 2005; Wu et al., 2005; Romeis et al., 2006; Marvier et al., 2007; Roh et al., 2007 ; Chen et al., 2008 ; Kumar et al., 2008 ; Wolfenbarger et al., 2008).

## Résistance des insectes et mode d'action des toxines Bt

L'un des aspects les plus importants à aborder avec les produits à base de Bt et les cultures Bt est la gestion de la résistance. *B. thuringiensis* partage avec les pesticides chimiques le trait négatif de produire une résistance aux effets toxiques chez les populations d'insectes cibles. La résistance est l'interruption du mode d'action (MOA) de tout pesticide, et comprendre la résistance des insectes et les stratégies proposées de résistance aux insectes nécessite d'abord de résumer le mode d'action. Cette section vise à souligner la nature séquentielle du mode d'action des protéines insecticides de *B. thuringiensis* et sa sensibilité à la résistance. La résistance peut résulter de l'interruption de l'une des étapes décrites dans cette section et, en effet, plusieurs mécanismes de résistance ont été décrits. Le MOA est bien compris pour un nombre limité de toxines Bt, y compris les familles Cry et Cyt utilisées dans les pesticides microbiens, ainsi que les Cry et VIP dans les cultures transgéniques.

Le MOA des protéines Cry est de loin le plus connu (Whalon et Wingerd, 2003 ; Bravo et al., 2007 ; Bravo et al., 2011 ; Pigott et Ellar, 2007 ; Vachon et al., 2012). La pathogenèse commence par l'ingestion du cristal Bt. Le cristal, qui contient des protoxines, est ensuite solubilisé par le pH alcalin de l'intestin moyen de l'insecte et les protoxines solubles sont activées par les sérine protéases de l'intestin moyen libérant la toxine active. La structure de ces toxines activées a été déterminée pour plusieurs familles. Dans la famille Cry1, trois domaines fonctionnels ont été identifiés (Li et al., 1991 ; Grochulski et al., 1995 ; Galitsky et al., 2001 ; Morse et al., 2001 ; Boonserm et al., 2005 ; Boonserm et al., 2006 (Fig. 2)). Le domaine I est constitué de 7 hélices alpha organisées en une structure en forme de tonneau et est impliqué dans la formation des pores. Les domaines II et III sont constitués de couches de feuillet bêta qui reconnaissent des sites de liaison spécifiques à la surface du bordure en brosse de l'intestin moyen (Pigott et Ellar, 2007). Ces sites de liaison ont été identifiés principalement comme des protéines de type aminopeptidase N (APN) et des protéines de type cadhérine, bien que d'autres récepteurs putatifs tels que les phosphatases alcalines (ALP), les glycolipides ou un 270- kDa glycoconjugate (Pigott et Ellar, 2007). Suite à une liaison spécifique, la toxine subit un changement de conformation et s'insère dans la membrane de l'intestin moyen pour former un canal ou pore ionique (Knowles et Ellar, 1987 ; Vié et al., 2001). ; Bravo et al., 2004 ; Vachon et al., 2012) transportant des ions avec leurs acides aminés chargés libres (Masson et al., 1999 ; Vachon et al., 2002 ; Vachon et al., 2004 ; Girard et al., 2009 ; Lebel et coll., 2009). Le transport d'ions déclenche un déséquilibre physiologique conduisant à la mort de la cellule, à la destruction de l'intestin moyen et finalement à la mort de l'insecte. Ce processus de déséquilibre ionique, initialement décrit comme une lyse colloïdale-osmotique (Knowles et Ellar, 1987 ; Bravo et al., 2004), n'est probablement pas le seul mécanisme impliqué dans la mort cellulaire. Les voies de signalisation qui suivent la liaison au récepteur ont été décrites récemment (Zhang et al., 2006). Ces voies sont déclenchées lors de l'activation du récepteur par la liaison aux protéines et déclenchent des mécanismes de mort cellulaire. Cependant, ces deux mécanismes ne sont pas exclusifs et pourraient tous deux contribuer à la toxicité globale des

toxines Cry comme suggéré par Jurat-Fuentes et Adang (2006) et discuté par Vachon et al. (2012).

La résistance aux toxines Bt a été signalée pour la première fois chez *Plodia interpunctella*, un insecte ravageur des céréales entreposées, par McGaughey (1985McGaughey (, 1994). Depuis, une résistance au champ a été signalée chez la fausse-teigne des diamants, *Plutella xylostella*, et la fausse-arpenteuse du chou, *Trichoplusia ni*, ainsi que plusieurs autres espèces majeures. insectes nuisibles soumis à une sélection en laboratoire (Tabashnik, 1994; Moar et al., 1995; Rahman et al., 2004; Shelton et al., 2007; Furlong et al., 2013). Comme les pesticides microbiens Bt, les cultures Bt sont également sensibles aux problèmes de résistance et un certain nombre de cas ont été rapportés, en particulier avec des constructions monogéniques de première génération (Rahman et al., 2004; Shelton et al., 2007; Tabashnik, 2008; Tabashnik et al., 2008aTabashnik et al., , 2008bTabashnik et al., 2009Tabashnik et al., 2013. La modification des sites de liaison du Bt est le mécanisme de résistance le plus fréquemment rapporté, cependant d'autres mécanismes affectant différentes étapes du mode d'action ont été décrits et peuvent potentiellement se développer (Frutos et al., 1999 ; Griffitts et Aroian, 2005 ; Heckel et al., 2007). Un point clé est que la résistance affecte de la même manière à la fois les pesticides microbiens et les cultures transgéniques, et qu'une résistance croisée à d'autres toxines similaires utilisées dans les deux modes d'administration pourrait survenir.

## Directions futures

Étant donné que *B. thuringiensis* reste le principal pesticide microbien pulvérisable, la demande croissante de produits biologiques devrait encourager le développement de produits Bt supplémentaires. La demande serait également stimulée en partie par la législation en matière de sécurité exigeant une réduction du nombre de pesticides chimiques. La durabilité future des cultures Bt reposera sur une combinaison de gènes de toxines multi-empilés et de refuges pour retarder la résistance (Caprio et Sumerford, 2007 ; Tabashnik, 2008 ; Head et Greenplate, 2012 ; Storer et al., 2012). La lutte contre la résistance et la gestion de la résistance dépendront d'une connaissance détaillée du mode d'action des toxines Bt (Griffitts et Aroian, 2005 ; Shelton et al., 2007). Les constructions de gènes multiples ciblant différents sites de liaison constituent la base de la pyramide des gènes qui sous-tend le développement de nouvelles générations de cultures Bt (Shelton et al., 2002). Outre la découverte d'isolats et de toxines plus efficaces, l'augmentation de l'utilisation de produits et de transgènes Bt dépendra d'innovations en matière de formulation, de meilleurs systèmes d'administration et, à terme, d'une acceptation plus large par le public des plantes transgéniques exprimant les toxines Bt.



## Lysinibacillus (Bacillus) sphaericus

Bien que moins couramment utilisé que le Bti pour lutter contre les moustiques, *L. sphaericus* offre certains avantages que le Bti n'offre pas. Seul le sous-groupe IIA comprend des isolats ayant une activité larvicide contre les moustiques (Charles et al., 1996). La partie responsable de l'activité larvicide des moustiques dans les isolats du sérotype 5a5b de *L. sphaericus* est une toxine binaire (Charles et al., 1996), les deux protéines étant nécessaires pour une toxicité totale. Les rôles individuels des composants de la toxine ont été élucidés par Charles et al. (1997) et Schwartz et al. (2001). Comme pour le Bti, les toxines ingérées sont solubilisées dans l'intestin moyen alcalin et clivées en partie active par les protéases. Les deux protéines composantes de la toxine, BinA (42 kDa) et BinB (51 kDa), se lient à des récepteurs spécifiques situés sur la bordure en brosse des cellules épithéliales du caecum gastrique et de l'intestin moyen et provoquent la formation de pores entraînant une perturbation de l'équilibre osmotique, une lyse des cellules, et finalement la mort de l'insecte (Charles et al., 1996). La toxine binaire de *L. sphaericus* est plus spécifique et sa portée est plus étroite que les toxines Bti ; il est principalement actif contre les moustiques *Culex*. Plusieurs espèces d'*Aedes* du groupe *Stegomyia* (telles que *Aedes aegypti*) ne sont pas sensibles aux formulations de *L. sphaericus*.

Les protocoles d'évaluation à court terme des formulations de *L. sphaericus* sur le terrain sont similaires à ceux du Bti (Skovmand et al., 2007). Les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent l'activité larvicide du Bti et de *L. sphaericus* comprennent les espèces de moustiques et leurs stratégies alimentaires respectives, le taux d'ingestion, l'âge et la densité des larves, les facteurs d'habitat (température, rayonnement solaire, profondeur de l'eau, turbidité, teneur en tanins et matière organique, présence de végétation, etc.), facteurs de formulation (type de formulation, teneur en toxines, efficacité avec laquelle le matériau atteint la cible et taux de sédimentation), conditions de stockage, facteurs de production, moyens d'application et fréquence des traitements (Lacey, 2007). Les formulations de *L. sphaericus* ont été utilisées principalement dans des habitats enrichis en matières organiques, mais elles sont également actives contre de nombreuses espèces et sur plusieurs genres dans des habitats à faible enrichissement organique. Il a été démontré que la bactérie persiste plus longtemps que le Bti dans les habitats pollués et peut se recycler dans les cadavres de larves (Lacey, 2007). Un inconvénient de *L. sphaericus* est le développement de résistances chez certaines populations de *Culex quinquefasciatus* et *Cx. pipiens*. Des niveaux faibles à extrêmement élevés de résistance à la toxine binaire de *L. sphaericus* ont été signalés dans les populations de *Cx. quinquefasciatus* en Inde, au Brésil, en Chine, en Thaïlande, en Tunisie et en France (Charles et al., 1996 ; Lacey, 2007). La combinaison de *L. sphaericus* et des gènes de toxines du Bti augmente la gamme d'hôtes de la bactérie et pourrait offrir un moyen de combattre la résistance (Federici et al., 2007).

## Espèce de *Paenibacillus*

*Paenibacillus* spp. sont des agents pathogènes obligatoires sporulés des larves de coléoptères de la famille des Scarabaeidae (Klein, 1992 ; Klein et al., 2007 ; Koppenhöfer et al., 2012). La maladie provoquée par ces bactéries est connue sous le nom de maladie laiteuse en raison de l'aspect laiteux de l'hémolymphe des larves infectées. Les spores de la bactérie doivent être ingérées pour envahir l'hémocèle et produire une infection. Des épizooties naturelles ont été observées chez *P. japonica*, mais des résultats variables ont été obtenus après application de poudres de spores. Dans certains cas, des épizooties ont été provoquées à la suite d'applications (Klein, 1992), dans d'autres, peu ou pas d'activité a été observée (Klein, 1992 ; Lacey et al., 1994). On sait que les spores persistent plusieurs années dans le sol (Klein, 1992). *P. popilliae* a été le premier pesticide microbien homologué en Amérique du Nord (1948) pour lutter contre *P. japonica* (Klein, 1992), mais son développement commercial à grande échelle a été limité en raison de la nécessité d'une production in vivo et de la gamme étroite d'hôtes au sein de ce pesticide. les Scarabaeidae. Une percée dans la production in vitro de *P. popilliae* et le développement de souches efficaces contre d'autres espèces de scarabées importantes (par exemple *Cyclocephala* spp., *R. majalis*, *A. orientalis* et *Melolontha melolontha*) amélioreraient considérablement la commercialisation de ces bactéries.

## *Serratia entomophila*

La bactérie endémique non sporulée *Serratia entomophila* (Enterobacteriaceae) a été découverte et développée en Nouvelle-Zélande et est utilisée pour lutter contre la larve de graminées de Nouvelle-Zélande, *Costelytra zealandia* (Jackson et al., 1992 ; Jackson, 2007). La culture des pâturages pour la culture et le réensemencement tue généralement les vers blancs et élimine les souches pathogènes de bactéries, laissant les nouveaux pâturages vulnérables aux attaques de ravageurs. Cela offre une opportunité de lutte biologique accrue, où *S. entomophila* est appliqué aux populations de *C. zealandia* pour favoriser les épizooties et prévenir l'apparition de dommages aux pâturages.

Les souches de *Serratia* spp. provoquer la maladie de l'ambre chez *C. zealandia* (Jackson et al., 2001). La bactérie doit être ingérée pour que la production de toxines soit initiée et la progression de la maladie s'accompagne d'un arrêt de l'alimentation, d'un nettoyage de l'intestin et d'un arrêt de la synthèse des enzymes digestives. Les larves infectées prennent une coloration ambrée distinctive avant de mourir (Jackson et al., 2001). *Serratia entomophila* est maintenant commercialisée sous forme de produit granulaire sec stabilisé Bioshield™ (Jackson et al., 1992 ; Johnson et al., 2001). La formulation est stable dans les conditions ambiantes pendant plusieurs mois et est appliquée à l'aide d'un semoir conventionnel, ce qui a favorisé l'adoption de ce pesticide microbien par le secteur pastoral en Nouvelle-Zélande (Jackson, 2007). Le recyclage de la maladie par les larves de vers de

graminées produit une population endémique de bactéries pathogènes empêchant les épidémies récurrentes et dommageables du ravageur. La technologie de stabilisation de cette bactérie non sporulée pourrait être utile à l'avenir pour d'autres espèces de bactéries entomopathogènes non sporulées. Martin et coll. (2007a) Martin et al. (, 2007b) ont isolé *Chromobacterium subtsugae*, une nouvelle espèce et un nouveau genre de bactérie mobile à Gram négatif, présentant une toxicité per os pour les larves du doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata*, les adultes de la chrysomèle des racines du maïs, *Diabrotica* spp., et la punaise verte du sud, *Nezara viridula*. Il est encourageant de constater que des bactéries vivantes n'étaient pas nécessaires pour la toxicité envers les adultes de *N. viridula* (Martin et al., 2007b). Marrone Bio Innovations (MBI) a enregistré un insecticide/acaricide biologique (Grandevo O) contenant du *C. subtsugae* souche PRAA4-1T et milieu de fermentation utilisé pour utilisation sur les cultures comestibles, les plantes ornementales et le gazon contre les chenilles défoliatrices et certains coléoptères. MBI a également signalé que la formulation avait de multiples effets tels qu'une fécondité et une ponte réduites, une alimentation et une activité gastrique réduites. poison sur les pucerons, les psylles, les aleurodes, les *Lygus*, les cochenilles, les thrips et les acariens phytophages. Les gènes codant pour les toxines et les VIP de cette bactérie pourraient éventuellement être candidats à l'incorporation dans les cultures génétiquement modifiées pour cibler une large gamme d'hôtes nuisibles.

## Chromobactérie subtsugae

## Champignons entomopathogènes

### Contexte et statut général

Les champignons sont les agents pathogènes naturels prédominants dans les populations d'arthropodes. Les observations d'épizooties parmi les populations d'insectes sont fréquentes, ce qui indique le grand potentiel de ces microbes pour la régulation des espèces nuisibles. Les champignons entomopathogènes infectent leurs hôtes par la cuticule externe et sont pathogènes pour les insectes à corps mou et dur, ainsi que pour une gamme d'autres arthropodes, notamment les Acari (tiques, acariens). L'invasion cuticulaire permet également aux champignons d'infecter les insectes suceurs tels que les pucerons, les aleurodes, les psylles et les cochenilles (Burgess, 2007 ; McCoy et al., 2009 ; Lacey et al., 2011). Par conséquent, les champignons ont été largement évalués comme agents de contrôle d'une grande variété d'arthropodes nuisibles d'importance agricole (y compris la foresterie et l'élevage) et horticole (Chandler et al., 2000 ; Shah et Pell, 2003 ; Brownbridge, 2006 ; Abolins et al., 2007 ; Charnley et Collins, 2007 ; Jaronski, 2007 ; Maniania et al., 2007 ;

al., 2010 ; Goettel et al., 2010). Les récentes découvertes des effets des champignons entomopathogènes sur les moustiques adultes, y compris la prévention du développement d'agents pathogènes humains transmis par des vecteurs au sein des moustiques infectés par des champignons, ont donné lieu à une recrudescence des recherches sur leur potentiel dans le contrôle des maladies transmises par les moustiques, comme le paludisme (Blanford et al., 2005 (Blanford et al., 2009; Scholte et al., 2003; Scholte et al., 2004; Scholte et al., 2005; Kikankie et al., 2010). Bien que les champignons entomopathogènes aient traditionnellement été considérés exclusivement comme des agents pathogènes des arthropodes, des études récentes suggèrent qu'ils jouent des rôles supplémentaires dans la nature. Beaucoup sont maintenant connus pour être des plantes endophytes, des antagonistes des maladies des plantes, des colonisateurs de la rhizosphère et des promoteurs de la croissance des plantes (Elliot et al., 2000 ; Vega et al., 2009 ; Behie et al., 2012 ; Jaber et Salem, 2014).

Plusieurs champignons entomopathogènes hypocréens sont des constituants importants des écosystèmes naturels et agro-écologiques et semblent être des habitants omniprésents des sols du monde entier. Ils ont été récupérés dans un large éventail de zones géographiques, climatiques et agro-écologiques (Bidochka et al., 2001 (Bidochka et al., 2002; Shimazu et al., 2002; Keller et al., 2003; Shapiro-Ilan et al., 2003a; Meyling et Eilenberg, 2006a; Jaronski, 2007; Queseda-Moraga et al., 2007; Zimmermann, 2007a; Zimmermann, 2007b; Zimmermann, 2008; Inglis et al., 2008; Inglis et al., 2012; Reay et al., 2008; Meyling et al., 2009 ; Scheepmaker et Butt, 2010). Des champignons tels que *Beauveria bassiana* s.l. et *Metarhizium anisopliae* s.l. se trouvent couramment dans les sols cultivés et non perturbés, bien que leur répartition naturelle semble être liée à l'habitat (Bidochka et al., 2001 ; Keller et al., 2003 ; Meyling et Eilenberg, 2006a ; Meyling et al., 2009), et les populations du sol sont influencées par les pratiques agricoles (Hummel et al., 2002 ; Jaronski, 2007 ; Jaronski, 2010 ; Meyling et Eilenberg, 2007).

Les champignons possèdent de nombreuses caractéristiques souhaitables qui favorisent leur développement en tant qu'agents de lutte biologique. Ils présentent un risque minime pour les organismes bénéfiques non ciblés tels que les abeilles, les vers de terre et les collemboles, qui sont des fournisseurs clés de services écosystémiques, et pour les ennemis naturels des arthropodes tels que les guêpes parasites et les coléoptères prédateurs (Goettel et al., 2001 ; Traugott et al., 2005 ; Brownbridge et Glare, 2007 ; O'Callaghan et Brownbridge, 2009). Cela renforce leur rôle potentiel dans la lutte intégrée ; la préservation des ennemis naturels leur permet de contribuer davantage à la régulation globale des ravageurs, et le maintien de la biodiversité est de plus en plus reconnu comme étant essentiel à la productivité à long terme de nos fermes et de nos forêts. Leurs attributs nouvellement découverts offrent également la possibilité de leur utilisation dans de multiples rôles, par exemple en plus de la lutte contre les arthropodes nuisibles, la suppression simultanée des agents pathogènes des plantes et des nématodes parasites des plantes (Goettel et al., 2008 ;

Kim et al., 2009 ; Koike et al., 2011) ou des biofertilisants (Kabaluk et Ericsson, 2007; Behie et al., 2012). Chandler et coll. (2008) ont considéré que le développement de champignons anamorphiques, par exemple *B. bassiana*, *M. anisopliae*, avait suivi une voie « industrielle » ; des systèmes de production de masse ont été conçus pour fournir de grandes quantités d'inoculum qui peuvent ensuite être formulées et appliquées de manière répétée sous forme de pulvérisations, de granulés, etc. (Shah et Pell, 2003 ; Brownbridge, 2006 ; Charnley et Collins, 2007). À l'inverse, les stratégies de lutte antiparasitaire utilisant les champignons entomopathogènes se sont davantage appuyées sur des approches « écologiques » ; les recherches complémentaires se sont concentrées sur la compréhension des conditions qui favorisent les épizooties naturelles, par ex. la manipulation des conditions environnementales pour accroître l'incidence et la propagation de la maladie, l'utilisation de disséminations d'inoculatifs pour établir la maladie au sein d'une population d'organismes nuisibles afin d'obtenir une suppression à long terme, ou la conservation des épizooties naturelles (Steinkraus et al., 2002;Steinkraus, 2006Steinkraus, , 2007aSteinkraus, , 2007bNielsen et al., 2007;Pell, 2007;Hajek, 2009;Solter et Hajek, 2009;Pell et al., 2010).

Les produits commerciaux basés sur certains champignons pathogènes - mycoïsecticides et mycoacaricides - sont principalement basés sur *Beauveria* spp., *Metarhizium* spp., *Isaria fumosorosea* (anciennement *Paecilomyces fumosoroseus*) et *Lecanicillium* spp. (Inglis et al., 2001 ; Faria et Wraight, 2007 ; Wraight et al., 2007aWraight et al., , 2007b. Le tableau 3 fournit des exemples de champignons utilisés pour le contrôle microbien de plusieurs insectes et acariens nuisibles. Les produits fongiques occupent en grande partie une niche marchés, souvent au sein de pays individuels ou de régions géographiquement liées. Dans la plupart des cas, les champignons sont activement utilisés comme pesticides microbiens pour réguler les populations de ravageurs, et les voies menant à leur développement et à leur réglementation ont généralement reflété celles des pesticides de synthèse. Malgré ces évolutions positives, les champignons restent un ressource sous-utilisée pour la lutte antiparasitaire. Dans quelle mesure le domaine a-t-il progressé depuis la publication de Lacey et al. en 2001 pour nous rapprocher de la réalisation de ce potentiel de lutte biologique ? Nous mettrons ici en évidence certains des développements récents qui pourraient promouvoir des opportunités d'utilisation champignons entomopathogènes et identifier certains des facteurs critiques qui doivent encore être abordés pour permettre leur utilisation plus large.

## Mode d'action

Tous les champignons ont le même mode d'action fondamental. D'excellentes études sur les processus mécaniques, moléculaires et biochimiques impliqués dans l'infection par les insectes sont disponibles et ne seront donc pas abordées ici en détail (par exemple, voir Hajek et St. Leger, 1994; Hajek, 1997; Inglis et al., 2001; Charnley, 2003 ; Charnley et Collins, 2007 ; Ortiz-Urquiza et Keyhani, 2013). La lutte contre les insectes par les champignons

entomopathogènes est obtenue lorsqu'un nombre suffisant de propagules infectieuses (généralement des conidies) entrent en contact avec un hôte sensible et que les conditions sont propices au développement d'une mycose mortelle. Les champignons ont été appliqués pour lutter contre les ravageurs du sol par incorporation directe de conidies, de granulés mycéliens, de microslérotes ou de granulés inertes ou à base de nutriments contenant des propagules fongiques (conidies ou mycéliums) (Ansari et al., 2006b(Ansari et al., , 2008a(Ansari et al., 2008bBrownbridge, 2006;Charnley et Collins, 2007;Jaronski, 2007;Jaronski et Jackson, 2008), alors que les ravageurs se nourrissant des feuilles ont généralement été ciblés par des pulvérisations de conidies formulées (Jaronski, 2010).

La virulence des isolats fongiques envers différents hôtes arthropodes varie. La virulence diminue généralement avec des sous-cultures répétées sur des milieux artificiels et peut souvent être retrouvée par passage sur l'hôte (par exemple Nahar et al., 2008). Les isolats virulents expriment généralement une abondance de protéases liées aux spores, produisent et libèrent efficacement des exoenzymes lors de la pénétration cuticulaire et génèrent des toxines lorsque le champignon colonise l'hôte (Vey et al., 2001 ; Freimoser et al., 2005 ; Qazi et Khachatourians, 2007. ;Zimmermann, 2007aZimmermann, , 2007bZimmermann, , 2008Khan et al., 2012). La sélection de souches supérieures présentant ces caractéristiques, ou la manipulation d'isolats pour promouvoir ces caractéristiques, a été considérée comme un moyen de surmonter ce qui est souvent considéré comme un obstacle important à leur utilisation plus large, à savoir que les champignons tuent leurs hôtes trop lentement. La virulence fongique peut également être améliorée grâce à une manipulation génétique dirigée par laquelle des gènes spécifiques sont insérés dans le génome fongique pour favoriser l'expression de toxines qui augmentent la virulence des organismes parents, par exemple, l'insertion de gènes de toxines de scorpion dans *M. anisopliae* et *B. bassiana* (Wang et St. Leger, tableau 3. Un aperçu des champignons entomopathogènes qui ont été développés pour le contrôle microbien des insectes nuisibles.

## Noms des espèces

Insectes ciblés Produit dans Références sélectionnées

*Aschersonia aleyrodis* Hemiptera (Aleyrodidae) Russie Fransen (1990), Meekers et al. (2002), Lacey et coll. (2008aLacey et al. ( , 2008b

*Isaria fumosorosea* Acari, Diptères, Coléoptères, Hémiptères, Thysanoptères, Belgique, Colombie, Mexique, États-Unis, Venezuela Wraight et al. (2000Wraight et al. ( , 2007aWraight et al. ( , 2007b, Lacey et al. (2008aLacey et al. ( , 2008bLacey et al. ( , 2011, Zimmermann (2008) *Lagenidium giganteum* Diptera (Culicidae) États-Unis Kerwin et Petersen (1997) ) *Metarhizium acridum* Orthoptera Australie, Afrique du Sud, États-Unis Lomer et al. (1999Lomer et al. ( , 2001, Thomas (2000) *Nomurea rileyi* Lepidoptera Columbia, Inde

Moscardi et Sosa-Gomez (2007), Thakre et al. 2011a Condensé et modifié de Faria et Wraight (2007). Pour obtenir des informations à jour sur les produits homologués dans les pays de l'OCDE, visitez <https://www5.agr.gc.ca/MPDD-CPM/search-recherche.do?lang=fra>. Pour plus d'informations sur la production et l'utilisation réussie de champignons entomopathogènes comme pesticides microbiens en Amérique latine, voir Pava-Ripoll et al., 2008 ; St Leger et al., 2011. Dans les deux cas, les souches recombinantes ont présenté une virulence considérablement accrue. Cette approche a le potentiel d'améliorer la destruction des insectes et de réduire la quantité d'inoculum nécessaire pour réguler une population de ravageurs. De plus, la fusion de protoplastes peut être utilisée pour améliorer la virulence et élargir la gamme d'hôtes. Par exemple, la fusion de protoplastes a été utilisée avec plusieurs souches et espèces de *Lecanicillium* pour développer des souches hybrides aux effets multiples (toxiques et parasitaires) contre les nématodes parasites des plantes, les pathogènes des plantes et les pucerons, avec des compétences végétales (en tant que colonisateurs de racines et endophytes), rendant ces souches prometteurs pour le développement en tant que pesticides microbiens à large spectre ciblant les agents pathogènes des plantes, les insectes et les nématodes parasites des plantes (Goettel et al., 2008 ; Koike et al., 2011).

Les champignons entomophthoraliens éjectent activement des spores lorsque les conditions sont favorables (humidité élevée), ce qui peut rapidement infecter un insecte sensible, même lorsque ces conditions ne prévalent que pendant de courtes périodes (Steinkraus, 2006). Cette caractéristique confère à ces agents pathogènes un grand potentiel épizootique et, dans de nombreux groupes d'insectes, ils comptent parmi les facteurs naturels de mortalité les plus importants. En revanche, les spores des champignons hypocréaliens *Beauveria* et *Metarhizium* spp. ont tendance à se disperser passivement, via les courants de vent ou les éclaboussures de pluie, bien que la transmission puisse également se produire lorsque des insectes sensibles entrent en contact avec des individus infectés, ou que les conidies puissent être distribuées sur le corps d'autres arthropodes (Rath, 2002 ; Wraight et Ramos, 2002 ; Meyling et Eilenberg, 2006b ; Roy et al., 2007 ; Vega et al., 2007). Les champignons hypocréaliens et entomophthoraliens peuvent survivre à des intervalles répétés de faible humidité, reprenant leur développement (infection) lorsque les conditions favorables reviennent. Cela peut entraîner des épizooties spectaculaires comme celles observées lors des infestations d'aleurodes sur le cotonnier lorsque le couvert forestier se ferme et crée un microclimat humide favorisant l'infection de l'hôte et la propagation de la maladie au sein de la population (Lacey et al., 1996). Ces champignons peuvent cependant infecter les insectes même dans des conditions de faible humidité ambiante ; la fixation des petites conidies aux sites d'infection dans les plis intersegmentaires ou sous les élytres où les niveaux d'humidité sont élevés peut expliquer cela, et le microclimat localisé qui existe autour d'un insecte ou à l'interface insecte-feuille peut avoir un impact plus significatif sur la processus d'infection que les conditions ambiantes (Inglis et al., 2001; Vidal et al., 2003; Vidal et Fargues, 2007; Jaronski, 2010).

Les champignons peuvent persister dans le sol pendant plusieurs années avec de nouvelles « bouffées » d'inoculum fournies suite à l'infection et à la colonisation réussies d'un hôte sensible. Cela conduit à des concentrations localisées élevées de conidies infectieuses et à de plus grandes possibilités d'infection par les insectes (Enkerli et al., 2001; Keller et al., 2000; Keller et al., 2003; Rath, 2002; Milner et al., 2003; Meyling et Eilenberg, 2007). La survie à long terme des champignons entomopathogènes dans un environnement semble dépendre de l'accès à des hôtes sensibles, car ils sont généralement considérés comme des saprophytes faibles (Keller et al., 2003; Hummel et al., 2002; Roberts et St. Leger, 2004; Jaronski, 2007). Cependant, les découvertes récentes de leurs rôles en tant qu'endophytes ou organismes compétents dans la rhizosphère nécessitent des recherches plus approfondies à cet égard. Pour les espèces dont le spectre d'hôtes est relativement étroit, le manque d'hôtes peut limiter leur présence naturelle et leur longévité (Keller et al., 2003; Meyling et Eilenberg, 2007).

## Le visage changeant des champignons

Une variété d'outils et de systèmes moléculaires complètent désormais les schémas de classification fongiques plus traditionnels, permettant l'examen des relations évolutives (phylogénétiques) entre les isolats ainsi que la correspondance des anamorphes et des téléomorphes (Driver et al., 2000; Rehner et Buckley, 2005; Hibbett et al., 2007; Humber, 2008; Bischoff et al., 2009; Blackwell, 2010). En outre, ils facilitent la différenciation et l'identification des champignons dans les échantillons environnementaux, permettent de définir des associations potentielles (habitat, hôte) et peuvent fournir des informations précieuses permettant d'améliorer les souches ou de sélectionner des isolats présentant des caractéristiques spécifiques (Nielsen et al., 2001; Nielsen et al., 2005; Ranjard et al., 2001; Sung et al., 2001; Sung et al., 2007; Bidochka et al., 2002; Enkerli et al., 2005; Huang et al., 2005; McGuire et al., 2006; Rehner et al., 2006; Hibbett et al., 2007; Inglis et al., 2007; Meyling et al., 2009; Enkerli et Widmer, 2010). Ces techniques changent la façon dont nous observons les champignons dans l'environnement, et potentiellement modifier les voies vers leur développement en tant que MCA.

## L'importance de sélectionner l'isolat fongique approprié et d'autres considérations

La littérature regorge d'exemples de champignons qui ont donné de bons résultats lors d'essais en laboratoire et ont montré un « grand potentiel » (Vega et al., 2012) pour ensuite échouer une fois testés sur le terrain. Cela a souvent conduit à rechercher de « nouveaux et meilleurs » isolats plutôt qu'à étudier les facteurs sous-jacents ayant un impact sur les performances dans l'environnement. Sans diminuer la valeur implicite de la recherche de nouveaux organismes (en général, les excellents candidats ne manquent pas), il faut plutôt



mettre davantage l'accent sur la recherche pour aborder les facteurs critiques afin de transformer le « potentiel » en « produit » viable.

Les isolats doivent être écologiquement compétents pour fonctionner et persister dans l'environnement de l'organisme nuisible cible, et la sélection des candidats ne doit pas être uniquement basée sur la performance dans un système d'essai biologique optimisé. Les essais biologiques doivent être effectués dans des conditions discriminatoires visant à reproduire les conditions dans lesquelles l'agent pathogène sera utilisé (Butt et Goettel, 2000). Les facteurs environnementaux et comportementaux des insectes influencent tous l'activité des agents pathogènes, de sorte que leur incorporation dans un programme de tests permettra d'identifier des isolats robustes avant les activités de développement en aval.

Les champignons et les arthropodes ont développé des relations complexes, et certains arthropodes vivant dans le sol présentent des réponses comportementales adaptatives qui les empêchent d'entrer en contact avec l'inoculum fongique (Villani et al., 2002 ; Thompson et Brandenburg, 2005 ; Baverstock et al., 2010). Il semble également y avoir une variation dans le niveau de réponse à différents isolats fongiques ou à différents stades de croissance fongiques, c'est-à-dire stade végétatif vs conidies (Thompson et Brandenburg, 2005), et dans certains cas, les insectes peuvent être attirés ou repoussés par des substances volatiles ou métabolites fongiques qui pourraient renforcer ou décourager l'activité (Villani et al., 1994 ; Engler et Gold, 2004 ; Kepler et Bruck, 2006 ; Rohles et Churchill, 2011). De telles réponses comportementales doivent être prises en compte lors de la sélection des souches appropriées pour la lutte contre les insectes nuisibles, ainsi que du type d'inoculum utilisé dans un programme de lutte antiparasitaire. De même, notre capacité à manipuler le comportement des insectes grâce à l'utilisation de divers composés pourrait offrir de nouvelles opportunités pour améliorer l'efficacité des agents pathogènes (Roy et al., 2007).

## Considérations écologiques

Les champignons entomopathogènes sont des composants naturels de la plupart des écosystèmes terrestres. Une meilleure compréhension de l'écologie fondamentale de ces organismes dans l'environnement naturel et après l'application serait d'une immense valeur dans le développement d'approches de contrôle plus écologiquement rationnelles (Wraight et Hajek, 2009 ; Vega et al., 2009 ; Roy et al., 2010aRoy et al., , 2010b). Le manque de données de terrain est dû, en partie, à la complexité de l'environnement et aux interactions complexes entre différents facteurs environnementaux et biologiques qui peuvent perturber les observations. autour de la cause et de l'effet (Jaronski, 2007). De même, les interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques, par exemple la lumière du soleil, l'humidité et l'activité microbienne sur le phylloplan, affectent l'efficacité et la persistance des traitements fongiques appliqués contre les ravageurs foliaires (Jaronski, 2010). Les tests *in vitro* peuvent fournir des informations précieuses sur les réponses fongiques à des intrants spécifiques,

mais ils fournissent rarement des données pouvant être directement extrapolées pour prédire les réponses sur le terrain. Des efforts supplémentaires doivent être investis dans l'évaluation des effets des pratiques agricoles (par exemple, Klingen et al., 2002a; Klingen et al., 2002b; Hummel et al., 2002; Townsend et al., 2003) sur la persistance et en particulier sur l'efficacité dans des conditions de terrain. .

La production de bonnes données écologiques a également été entravée par un manque historique d'outils pour examiner et quantifier les populations fongiques. Traditionnellement, les études reposaient sur des techniques fastidieuses d'isolement et de placage. De même, les évaluations des risques ont eu tendance à se concentrer sur les interactions avec les macro-organismes ; la surveillance des interactions avec d'autres microbes a été limitée et biaisée par notre incapacité à cultiver tous les micro-organismes du sol et des feuilles. Cependant, de nouveaux outils et des méthodes moléculaires de plus en plus puissantes deviennent disponibles pour examiner les communautés fongiques et peuvent être appliqués à l'étude des entomopathogènes. Par exemple, l'utilisation des séquences nucléaires ITS et EF1-alpha a permis de différencier les isolats et de déterminer les relations phylogénétiques au sein des espèces, permettant ainsi de définir des liens avec les origines géographiques et de l'hôte (Driver et al., 2000 ; Bidochka et al., 2001; Bidochka et al., 2002; Rehner et Buckley, 2005; Rehner et al., 2006; Inglis et al., 2008; Inglis et al., 2012; Meyling et al., 2009). La capacité de transformer les champignons pour exprimer la protéine fluorescente verte (GFP) permet d'observer les mutants de la GFP in situ, et l'expression de la protéine peut être liée à des événements spécifiques au cours de l'infection ou de la croissance grâce au choix d'un promoteur approprié (Lorang et al. , 2001 ; Hu et St. Leger, 2002 ; Skadsen et Hohn, 2004 ; Wu et al., 2008). Diverses autres techniques moléculaires telles que le RFLP, le T-RFLP, l'AFLP et les marqueurs microsatellites spécifiques à une souche ont été utilisées comme outils de diagnostic permettant de suivre les champignons dans l'environnement (Enkerli et al., 2001 (Enkerli et al., 2004 (Enkerli et al., 2005; Castrillo et al., 2003; Rehner et Buckley, 2003; Schwarzenbach et al., 2007a; Schwarzenbach et al., 2007b; Inglis et al., 2008; Inglis et al., 2012; Enkerli et Widmer, 2010). dans l'utilisation des techniques de PCR fournissent des méthodes très spécifiques de surveillance des populations fongiques en « temps réel » et de manière quantitative, dans les sols, les insectes et les plantes (Ownley et al., 2004 ; Wang et al., 2004 ; Entz et al., 2005; Castrillo et al., 2008; Meyling et al., 2009; Enkerli et Widmer, 2010; Inglis et al., 2012). L'utilisation de la qPCR avec l'analyse automatisée des espaceurs intergéniques ribosomiques (ARISA) permet aux communautés microbiennes du sol de être profilés et les réponses à des événements spécifiques doivent être surveillées ; ces techniques sont susceptibles d'être de plus en plus appliquées à l'étude des entomopathogènes pour évaluer le sort des espèces de contrôle biologique et leurs impacts sur la structure de la communauté microbienne (Ranjard et al., 2001 ; Hartmann et al. , 2005 ; Shah et al., 2009 ; Torzilli et al., 2006 ; Martin, 2007 ; Enkerli et al., 2008 ; Enkerli et Widmer, 2010 ; Inglis et al., 2012).

Tous les facteurs biotiques présents dans les sols sont influencés par les conditions environnementales dominantes, les types de sols, l'état nutritionnel, les pratiques agricoles et les intrants sous forme de pesticides et d'amendements du sol. Les interactions complexes entre les facteurs abiotiques et biotiques rendent extrêmement difficile la quantification des effets spécifiques de chacun d'entre eux sur la dynamique des champignons entomopathogènes dans le sol (par exemple Queseda-Moraga et al., 2007). Cependant, nous pouvons identifier trois composants biotiques principaux qui ont une influence majeure sur la persistance et l'efficacité des champignons. Il s'agit des micro-organismes du sol, des plantes et des invertébrés.

De manière générale, les champignons entomopathogènes sont considérés comme des saprophytes faibles dans l'environnement compétitif du sol, et les niveaux d'inoculum introduits diminueront en l'absence d'un hôte arthropode (Inglis et al., 2001 ; Roberts et St. Leger, 2004 ; Längle et al., 2005). Les métabolites produits par d'autres microbes du sol peuvent nuire à la germination et à la croissance, ou être directement toxiques, entraînant une réduction de l'infectiosité ou de la multiplication ; par conséquent, la survie et l'efficacité des entomopathogènes sont généralement supérieures dans les sols stérilisés par rapport aux sols non stérilisés (Jaronski, 2007). Même ainsi, dans les sols indigènes, les conidies infecteront un hôte sensible lorsqu'elles entreront en contact avec la cuticule de l'insecte ; *Metarhizium* et *Beauveria* germeront, grandiront et se conidieront lorsqu'ils seront appliqués au sol et l'amendement du sol avec des nutriments peut vaincre la fongistasis (apparente) (Keller, 2000 ; Milner et al., 2003 ; Bruck, 2005 ; Brownbridge, 2006 ; Jaronski, 2007 ; Jaronski et Jackson, 2008). Cela suggère que la fongistasis n'est pas à elle seule la seule raison de la faible germination dans le sol et que les champignons peuvent nécessiter des signaux supplémentaires dérivés de l'hôte ou des nutriments pour initier leur développement. L'antibiose se produit également entre les champignons entomopathogènes et d'autres micro-organismes, un phénomène qui a des implications pour la protection des plantes cultivées contre les agents pathogènes (Ownley et al., 2004 (Ownley et al., 2010. Très peu de tentatives ont été faites pour évaluer les effets des micro-organismes phylloplanes). sur la persistance et le pouvoir infectieux des champignons appliqués sur le feuillage, malgré le fait que les surfaces végétales sont occupées par une gamme diversifiée de microfaune (Jaronski, 2010).

Les espèces de plantes cultivées et les pratiques de travail du sol affectent la prévalence et la persistance des champignons (Hummel et al., 2002 ; Klingen et al., 2002b ; Jaronski, 2007). Les entomopathogènes fongiques pourraient être affectés par la chimie de la surface des plantes et par les substances volatiles (Cory et Ericsson, 2010). Certains entomopathogènes, en particulier *M. anisopliae*, sont plus communément associés aux sols agricoles (labourés) qu'aux habitats naturels, bien que la prévalence et la diversité fongiques soient normalement plus grandes dans les sols non perturbés (Bidochka et al., 2001 (Bidochka et al., 2002 Inglis et al., 2008 ; Meyling et Eilenberg, 2007 ; Meyling et al.,

2009). Les exsudats des racines des plantes contiennent de nombreux nutriments qui soutiennent le développement de populations microbiennes dans la rhizosphère ; des tests in vitro ont démontré que les glucides et les composés azotés stimulent la germination et la croissance de *M. anisopliae*, tandis que les acides organiques peuvent inhiber la germination (Li et Holdom, 1993). Certains isolats de *M. anisopliae* sont compétents pour la rhizosphère, un trait qui améliore la persistance dans la zone racinaire (Hu et St. Leger, 2002 ; Bruck, 2005 ; L'adaptation physiologique du champignon pour fonctionner comme agent pathogène ou saprophyte implique l'expression de différents produits génétiques, démontrant que le champignon semble avoir développé divers mécanismes qui améliorent la survie dans différents environnements (Wang et al., 2005 ; Wang et St. Leger, 2007; Bruck, 2010; St. Léger et coll., 2011).

Les endophytes peuvent être définis au sens large comme des microbes vivant dans des tissus végétaux sains (Hyde et Soyong, 2008). Il s'agit généralement de bactéries et de champignons qui n'ont aucun effet ou qui entretiennent une relation bénéfique avec leur hôte, notamment la capacité de conférer naturellement une résistance aux ravageurs et aux maladies (Backman et Sikora, 2008). Récemment, *B. bassiana* a été reconnue comme un endophyte présent naturellement ou ayant été introduit avec succès dans un large éventail d'espèces végétales (Vega et al., 2008 ; Parsa et al., 2013). Dans plusieurs cas, la colonisation des tissus végétaux par le champignon a fourni une protection contre les dommages causés par les insectes ou a inhibé le développement et l'établissement des insectes, comme le charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus* (Akello et al., 2007), le foreur de tige, *Sesamia calamistis* (Cherry et al., 2007). al., 2004), et le cynipride, *Iraella luteipes* (Quesada-Moraga et al., 2009), probablement en raison de la production in planta de métabolites insecticides en déclenchant les défenses de la plante hôte, ou en raison d'une dissuasion alimentaire/antibiose . Certains isolats ont également démontré une activité antimicrobienne et peuvent fournir une protection contre l'infection par des agents pathogènes des plantes (Ownley et al., 2004 (Ownley et al., 2010, y compris plus récemment, le virus de la mosaïque jaune de la courgette chez les cucurbitacées (Jaber et Salem, 2014). ). En tant qu'endophytes, les champignons se trouvent dans un environnement protégé où ils ne sont pas exposés à des facteurs abiotiques et biotiques qui peuvent limiter l'efficacité lorsque les champignons sont appliqués sur le feuillage ou le sol, et peuvent offrir une protection contre les espèces cryptiques, par exemple les foreurs de tiges, qui serait autrement difficile à contrôler (Brownbridge, 2006; Jaronski, 2007 Jaronski, , 2010.

La topographie et la chimie foliaires peuvent affecter l'activité et la persistance des champignons (Jaronski, 2010). Bien que les traits physiques spécifiques ou les composés responsables de ces différences observées soient souvent inconnus, les travaux de plusieurs auteurs indiquent que les deux facteurs peuvent avoir un impact significatif sur l'infection par les insectes en raison de la réduction des taux d'acquisition de conidies (Kouassi et al., 2003; Ugine et al., 2007a Ugine et al., , 2007b et les effets toxiques des produits chimiques produits

(sous forme d'exsudats ou de substances volatiles) à la surface des feuilles (Inyang et al., 1998) ou consommés par l'hôte (Olleka et al., 2009). compromis par l'utilisation de pratiques d'application inefficaces et de paramètres de pulvérisation différents sur les cultures à différents stades de développement, ce qui a clairement été démontré comme affectant les taux d'infection par les insectes (Ugine et al., 2007a (Ugine et al., 2007b). De toute évidence, nous avons besoin développer une meilleure compréhension des interactions complexes entre une série de facteurs, par exemple le type de culture et sa physiologie, l'âge, la souche fongique, la biologie des ravageurs, la méthode d'application, etc., afin de concevoir des pratiques d'utilisation efficaces.

Les invertébrés ont de nombreux effets sur les niveaux d'entomopathogènes dans le sol. Certains, comme les collemboles, les acariens et les vers de terre, ingèrent des conidies et jouent un rôle dans leur dispersion dans le sol et dans leur élimination (Broza et al., 2001 ; Dromph, 2003 ; Milner et al., 2003 ; Brownbridge et Glare, 2007 ; Shapiro -Ilan et Brown, 2013). Les insectes hôtes sont essentiels à la survie à long terme de nombreuses espèces de champignons entomopathogènes. L'accès à un hôte et son infection réussie sont le seul moyen par lequel certaines espèces peuvent se multiplier de manière significative. La prévalence fongique au fil du temps peut donc être étroitement corrélée à la présence de populations d'insectes sensibles (Meyling et Eilenberg, 2007), bien que la mesure dans laquelle elles se reproduisent de manière endophytique ou épiphyte reste à déterminer. L'utilisation d'insecticides peut contribuer au déclin des populations fongiques en réduisant la disponibilité d'hôtes appropriés plutôt qu'en ayant des effets négatifs directs sur la survie des champignons (Klingen et Haukeland, 2006). Malheureusement, la plupart des études sur les effets des pesticides chimiques sur la viabilité des champignons entomopathogènes ont été réalisées à l'aide de techniques *in vitro* qui ressemblent peu au système agricole dans lequel l'agent pathogène rencontrera le produit chimique. Il s'agit d'un domaine de recherche qui pourrait être très bénéfique. La connaissance des interactions positives ou négatives pourrait permettre d'ajuster les pratiques de lutte intégrée pour favoriser l'infection par les insectes.

Une réaction d'évitement des conidies de *M. anisopliae* et de *B. bassiana* a été observée chez les courtilières, ce qui peut conduire à des performances incohérentes de ces champignons sur le terrain (Villani et al., 2002; Thompson et Brandenburg, 2005). Cependant, il semble y avoir une variation dans le niveau de réponse aux différents isolats (Thompson et Brandenburg, 2005). Les insectes peuvent également être attirés par les champignons. Engler et Gold (2004) ont montré que les termites étaient attirés par les préparations mycéliennes et les extraits volatils de *M. anisopliae*, et que les femelles de *P. japonica* pondaient préférentiellement dans les sols traités avec des mycéliums (Villani et al., 1994). Cet effet de recrutement a également été observé chez les larves du charançon noir de la vigne (*BVW*) *Otiorynchus sulcatus*, qui ont répondu positivement aux milieux traités par *M. anisopliae* (Kepler et Bruck, 2006). De telles réponses comportementales doivent être prises en compte lors de la sélection des souches appropriées pour la lutte contre les insectes nuisibles et

peuvent être utiles dans le développement de stratégies de lutte biologique plus efficaces.

## Fabrication et formulation

Suivant le modèle traditionnel, des systèmes de production de masse ont été conçus pour maximiser le rendement de l'inoculum au coût le plus bas possible pour une utilisation dans des applications inondatives (Wraight et al., 2001 ; Cliquet et Jackson, 2005 ; Jackson et al., 2010 ; Jaronski, 2010 ; Jaronski et Jackson, 2012). La recherche a mis l'accent sur l'optimisation de la production de biomasse, la stabilité et la facilité de manipulation pour l'application (Charnley et Collins, 2007). L'hypothèse générale était que le contrôle pourrait être obtenu si une quantité suffisante d'inoculum pouvait être produite à un coût suffisamment bas et appliquée à des taux suffisamment élevés (Brownbridge et al., 2008 ; Jaronski, 2010). Le rôle de l'environnement et son impact sur l'activité fongique n'ont pas nécessairement été une considération primordiale dans le développement des techniques de production et de formulation (Jackson et al., 2010). Cependant, il existe une marge considérable pour modifier les moyens et les techniques de production afin de fournir un matériel infectieux plus écologique et mieux adapté à une utilisation dans des environnements spécifiques. Une meilleure connaissance des facteurs écologiques dominants dans l'habitat du ravageur permettra d'identifier les contraintes potentielles à la survie et/ou à l'infection fongique et fournira des pistes de recherche pour surmonter ces contraintes. En combinaison avec le développement de mécanismes de distribution alternatifs, il est probable que des produits de contrôle microbien plus efficaces deviendront disponibles.

L'efficacité contre les ravageurs du sol est influencée par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques. Par conséquent, les facteurs environnementaux sont essentiels à la performance, et le maintien de la bioactivité doit être une considération primordiale lors du développement des milieux de production (Kiewnick, 2004 ; Tarocco et al., 2005 ; Brownbridge, 2006 ; Jaronski, 2007 ; Jaronski, 2010). La formulation peut améliorer les caractéristiques ou rendre les préparations fongiques plus faciles à appliquer, mais leurs performances dépendent en fin de compte de l'inclusion d'un matériel biologique robuste et « adapté à l'usage » (Jackson, 1999 ; Brownbridge et al., 2008). La méthode de production choisie dépendra de la nature des préparations fongiques. L'inoculum requis, et les isolats peuvent avoir des caractéristiques de croissance différentes selon les milieux de production (Charnley et Collins, 2007 ; Jaronski et Jackson, 2012). Un excellent aperçu des considérations écologiques dans la production et la formulation de champignons entomopathogènes a été récemment publié par Jackson et al. (2010), et les lecteurs sont invités à y consulter pour un examen plus complet de ces facteurs.

Les substrats solides ont été largement utilisés pour produire des conidies aériennes de champignons entomopathogènes et autres champignons bénéfiques (Kiewnick, 2001 ;

Wraight et al., 2001 ; Krishna, 2005 ; Charnley et Collins, 2007 ; Jaronski et Jackson, 2012). La température, le pH, l'aération et les composants du substrat influencent tous le rendement, la viabilité, la stabilité et la virulence des conidies (Jaffee et Zasoski, 2001 ; Rangel, 2006 ; Jackson et al., 2010). Bien que ces paramètres soient plus difficiles à réguler dans un système à substrat solide, cette méthode reste la méthode prédominante utilisée pour les produits commerciaux en raison, en partie, de la flexibilité d'un système qui se prête à l'échelle de production artisanale utilisée dans de nombreuses régions du monde. le monde. Des bioréacteurs de fermentation à l'état solide produisant jusqu'à  $3 \cdot 10^{13}$  conidies par kg de substrat ont été développés (Jenkins et Gryzwacz, 2000 ; Wraight et al., 2001 ; Kiewnick, 2004 ; Kang et al., 2005 ; Kiewnick et Sikora, 2006. ; Jaronski et Jackson, 2012).

Les économies des processus de fermentation liquide à grande échelle pour les micro-organismes sont bien établies et ont fourni le paradigme pour la production de masse de microbes avec des applications pharmaceutiques (par exemple, production d'insuline) ou nutraceutiques (par exemple, probiotiques). Les systèmes de fermentation liquide à grande échelle sont utilisés avec succès pour les bactéries importantes en agriculture (par exemple, *B. thuringiensis*, *S. entomophila*). En culture submergée, les champignons produisent généralement des propagules végétatives - des mycéliums ou des blastospores de type levure ; les conditions de culture et la composition du milieu auront une influence primordiale sur le type et la quantité d'inoculum produit (Jackson et al., 2003 ; Vega et al., 2003 ; Cliquet et Jackson, 2005 ; Charnley et Collins, 2007 ; Jaronski et Jackson, 2012. ). Les systèmes de production ont été conçus avec comme objectif principal un rendement élevé, mais là encore, le pouvoir infectieux de la biomasse résultante ainsi que sa compétence et sa stabilité écologiques sont des facteurs clés qui doivent être pris en compte lors du développement du procédé. Les conditions et les milieux de culture peuvent être manipulés pour conférer des caractéristiques spécifiques à la biomasse résultante, notamment une infectivité (puissance) et une stabilité améliorées pendant le séchage et le stockage (Vega et al., 2003 ; Cliquet et Jackson, 2005 ; Liu et Chen, 2005 ; Leland et al., 2005aLeland et al., 2005bJackson, 2008, 2012). Jackson (2008, 2012) et Jackson et coll. (2010) ont récemment décrit des méthodes pour induire la production de microsclérotés par *M. anisopliae* en milieu liquide. Les agrégats étaient facilement séchés à l'air, stables à température ambiante et ont montré une efficacité supérieure contre la mouche des racines de la betterave sucrière dans les analyses de sol par rapport aux granulés de gruaux de maïs conventionnels. Le matériel sporulait abondamment dans des sols non stériles et était actif à de faibles niveaux d'humidité du sol (Jaronski, 2007 ; Jaronski et Jackson, 2008). De telles techniques de production/formulation surmontent certaines des contraintes biotiques et abiotiques à l'efficacité fongique et peuvent accroître les possibilités d'utilisation de ces agents de lutte biologique contre les ravageurs du sol.

Les progrès des technologies de formulation permettent désormais de stabiliser les microbes sensibles à l'environnement et ont des applications sur une grande variété

d'organismes bénéfiques. Les formulations peuvent améliorer les caractéristiques de manipulation et la sécurité d'un micro-organisme (par exemple, en éliminant la poussière de spores lors de la préparation d'un mélange à pulvériser), améliorer la stabilité avant et après l'application, améliorer la persistance, favoriser l'efficacité et faciliter l'administration facile à l'organisme nuisible cible ( Wraight et al., 2001;Brownbridge, 2006;Brownbridge et al., 2006;Thompson et al., 2006;Charnley et Collins, 2007;Jaronski, 2007Jaronski, , 2010Jaronski et Jackson, 2008;Jackson et al., 2010). Il est toutefois essentiel de maintenir la viabilité, idéalement même lorsque les conditions de stockage sont sous-optimales (Jackson et al., 2010). Une formulation efficace fait partie intégrante de l'utilité plus large des pesticides microbiens dans les systèmes de production agricole, et les microbes peuvent échouer s'ils sont mal formulés. Les formulations peuvent être adaptées pour s'adapter à l'environnement dans lequel le microbien sera utilisé, au système d'administration envisagé et à la nature de l'inoculum utilisé. Tout comme les systèmes de production, ils doivent être développés de manière rationnelle pour garantir la conservation des caractéristiques clés essentielles à l'efficacité microbienne, tant dans les environnements foliaires que dans le sol (Jaronski, 2010). Par exemple, une formulation d'huile de *M. anisopliae* var. *acidum* a été développée pour surmonter les limites des habitats secs pour le contrôle des criquets et des sauterelles (Lomer et al., 1999 (Lomer et al., 2001Bateman, 2004;Moore, 2008).

## Améliorer la livraison

Bien que les systèmes de production de masse puissent être perfectionnés pour surmonter des contraintes environnementales particulières, des stratégies permettant une utilisation plus efficace doivent également être étudiées pour capturer tout le potentiel de ces microbes, ainsi que pour réduire la quantité d'inoculum nécessaire pour obtenir un contrôle satisfaisant, car il existe une limite physique et économique à la quantité de matériau pouvant être appliquée. Certaines circonstances peuvent nécessiter l'application répétée d'agents de lutte biologique fongique lorsque de simples pulvérisations ne sont pas appropriées ou efficaces. La lutte contre les insectes cryptiques, par exemple, ne peut être obtenue avec des pulvérisations conventionnelles. Il faut donc se tourner vers des techniques d'application non seulement plus efficaces, mais aussi moins consommatrices de matière. Comme pour d'autres critères de développement, la prise en compte de la biologie du ravageur est primordiale pour concevoir de nouvelles techniques de distribution.

Le méligèthe *Meligethes aeneus* est un ravageur répandu du colza et d'autres cultures crucifères importantes en Europe. Les adultes et les larves se nourrissent du pollen des bourgeons et des fleurs ouvertes, ce qui affecte la production de graines et donc le rendement. Les coléoptères sont très difficiles à atteindre avec des pulvérisations régulières dans cet environnement protégé. Les abeilles domestiques (*Apis mellifera*), qui visitent fréquemment les fleurs des cultures oléagineuses pour y chercher du nectar et du pollen, ont été utilisées avec succès pour transmettre des conidies sèches de *M. anisopliae* aux fleurs de



colza, ce qui a entraîné des niveaux élevés de mortalité et de mycose dus au pollen (Butt et al., 1998). Les abeilles mellifères ont ensuite été utilisées pour disséminer *B. bassiana* sur les fleurs de canola afin de lutter contre la punaise terne, *Lygus lineolaris* (Al-mazra'awi et al., 2006a) et peuvent transmettre des conidies sèches à une gamme de cultures importantes sur le plan agricole, démontrant des opportunités d'utiliser les abeilles pour délivrer ces agents de contrôle (Al-mazra'awi et al., 2007). Les bourdons sont utilisés pour polliniser de nombreuses cultures en serre et peuvent également être utilisés comme vecteurs de *B. bassiana* et d'autres inoculants microbiens pour lutter contre les thrips, la punaise terne et la pourriture grise dans les tomates et les poivrons de serre (Al-mazra'awi et al., 2006b). Dans tous les cas, la distribution fongique était efficacement ciblée sur la partie d'une culture où les ravageurs se produisaient, et des quantités relativement faibles de conidies étaient nécessaires pour effectuer le contrôle (Kapongo et al., 2008a (Kapongo et al., , 2008b Kevan et al. , 2008).

Les champignons peuvent être introduits dans l'environnement du sol via l'enrobage des graines. Cette technique est traditionnellement utilisée pour protéger les semences et les plants en développement contre les maladies transmises par le sol et les ravageurs souterrains à l'aide de fongicides et d'insecticides persistants à large spectre. Avec l'avènement de nouveaux polymères pouvant être utilisés pour enrober des graines sans chaleur, l'enrobage des graines avec des microbes est devenu possible. L'enrobage des semences avec des inoculants fongiques peut être utilisé pour établir des champignons tels que *Trichoderma* spp. dans la rhizosphère et prévenir les pertes dues aux maladies des racines. Des entomopathogènes compétents pour les rhizo, tels que *M. anisopliae*, peuvent s'établir sur les racines en développement des semis, atténuant ainsi les dommages causés par les insectes, et des entomopathogènes endophytes, tels que *B. bassiana*, peuvent coloniser la plante en lui conférant une résistance aux agents pathogènes des plantes. Bien que l'efficacité de la lutte biologique de ces approches doive être validée, une suppression ciblée d'un ravageur avec des quantités réduites d'inoculum pourrait être assurée.

Des gains d'efficacité peuvent également être réalisés grâce à des dispositifs d'autodiffusion. Plusieurs insectes nuisibles ont été efficacement régulés grâce à cette approche (Vega et al., 2007; Baverstock et al., 2010). Les mouches tsé-tsé, *Glossina* spp., constituent des obstacles majeurs au développement rural dans de nombreux pays africains. Les tentatives de contrôle précédentes se sont concentrées sur la manipulation de l'habitat et l'application généralisée d'insecticides. L'efficacité à long terme de ces approches est médiocre et le coût élevé et les risques environnementaux posés par les applications généralisées d'insecticides ont donné l'impulsion au développement d'approches de gestion alternatives. Les applications de pulvérisation de champignons à l'échelle d'une zone sont peu pratiques en raison de problèmes de coût, de ciblage et de mauvaise persistance sur le terrain, créant un scénario idéal pour le développement d'un dispositif d'auto-inoculation. Divers pièges ont été conçus qui sont très attractifs pour les glossines, par exemple des

pièges biconiques appâtés avec de l'urine de vache (Dransfield et al., 1990) ; en combinant cette technologie avec un dispositif d'inoculation peu coûteux de piégeage et de libération, une méthode efficace et économique d'administration de doses mortelles de conidies de *M. anisopliae* à des glossines adultes a été développée au Kenya (Miania, 2002). Une approche similaire a été adoptée pour le développement d'un dispositif d'auto-dissémination pour lutter contre les mouches des fruits adultes (Dimbi et al., 2003). Le potentiel de transmission horizontale entre les individus inoculés augmente encore la probabilité que ces ravageurs puissent être contrôlés à l'aide de champignons dans un dispositif d'auto-inoculation (Quesada-Moraga et al., 2008; Thaochan et Ngampongsai, 2015).

Les dispositifs d'autodissémination semblent prometteurs pour une utilisation contre les ravageurs des cultures maraîchères et fruitières de plein champ, ainsi que dans les zones forestières, où les applications conventionnelles généralisées d'agents pathogènes fongiques sont peu pratiques. Un phénomène comportemental courant chez de nombreux coléoptères est qu'ils hivernent en masse, ce qui permet de cibler un traitement fongique sur une population compacte (Dowd et Vega, 2003). Les coléoptères hivernants, *Carpophilus luqubris*, ont été contaminés et infectés par une souche virulente de *B. bassiana* à l'aide d'un dispositif auto-inoculatif appâté avec des phéromones. Les insectes ont été ciblés alors qu'ils quittaient les champs de maïs récoltés à l'automne ; la maladie s'est propagée au sein de la population par transmission horizontale et s'est établie dans la population hivernante (Dowd et Vega, 2003). Des dispositifs auto-inoculatifs ont également été utilisés avec succès pour introduire *B. bassiana* dans une population de scolytes de l'épinette, *Ips typographus* (Kreutz et al., 2004). La transmission de l'agent pathogène s'est produite entre les individus traités et non traités et a considérablement réduit les dommages causés par les adultes aux épinettes et le nombre de larves de dendroctones sous l'écorce de l'épinette. La capacité de lutter contre d'autres insectes d'importance agricole à l'aide de cette technologie a été examinée par Vega et al. (2007). Cela inclut les ravageurs aux habitudes cryptiques tels que les mineuses des feuilles, qui sont très difficiles à contrôler avec des pesticides microbiens ou conventionnels (Migiro et al., 2010).

La connaissance de la biologie des ravageurs est essentielle au développement de ces technologies nouvelles mais simples, qui présentent un excellent potentiel pour fournir des moyens de contrôle sélectifs et rentables.

Le comportement des insectes peut être manipulé avec une variété de produits allélochimiques et d'autres composés de manière à améliorer l'efficacité des stratégies de lutte antiparasitaire basées sur les agents pathogènes (Pell et al., 2007 ; Baverstock et al., 2010). Par exemple, divers produits allélochimiques des thrips attireront, arrêteront ou repousseront ces insectes, ce qui soulève la possibilité d'utiliser ces matériaux pour concentrer les thrips dans des zones spécifiques d'une culture (Tsao et al., 2005 ; Teulon et al., 2007a; Teulon et al., 2007b; Davidson et al., 2007; Davidson et al., 2008). L'utilisation

d'attractifs avec des composés répulsifs permet d'envisager le développement d'une approche « push-pull » dans les cultures en serre (van Tol et al., 2007). En concentrant les infestations dans une zone limitée, les efforts de contrôle peuvent être concentrés là-bas, plutôt que de pulvériser une culture entière.

L'attraction différentielle de certains insectes nuisibles vers des variétés ou espèces végétales particulières offre une autre manière de modifier le comportement des ravageurs afin d'améliorer l'efficacité des agents de lutte biologique fongique. Par exemple, les thrips des petits fruits sont plus fortement attirés par certaines variétés de chrysanthèmes, qui peuvent être utilisées comme « plantes pièges » dans un système de production (Buitenhuis et Shipp, 2006). Les plantes pièges peuvent être disposées sous forme d'« îles » au sein d'une culture et des agents de lutte biologique fongiques peuvent être appliqués aux îles au sein d'une zone de culture plus large. Malgré une large gamme d'hôtes, le charançon noir de la vigne a des préférences distinctes en matière d'alimentation et de ponte. Les adultes sont attirés différemment par les substances volatiles des plantes (van Tol et al., 2002) et par les dégâts causés par les insectes sur *Taxus* et *Euonymus* spp. invoque la production d'odeurs très attrayantes pour d'autres coléoptères (Van Tol et al., 2002). Ces plantes attrayantes et d'autres peuvent être utilisées comme cultures pièges pour limiter la distribution des charançons et la ponte à des zones spécifiques, permettant ainsi des efforts de contrôle tels que *M. anisopliae* (Bruck, 2005 ; Shah et al., 2007). De plus, certains champignons semblent attirer les charançons, ce qui pourrait encore améliorer l'efficacité (Kepler et Bruck, 2006). En définissant une utilisation plus efficace pratiques contre les insectes pathogènes, ces contrôles deviennent plus rentables. Des interactions synergiques ont souvent été observées lorsque des agents pathogènes fongiques ont été appliqués conjointement avec des doses sublétales d'insecticides. On pense que la synergie se produit en raison de l'action de l'insecticide sur les insectes pathogènes. comportement, soit en stimulant le mouvement à travers le milieu traité dans le but de s'échapper vers un environnement moins toxique et, ce faisant, conduisant à l'acquisition de plus d'inoculum fongique, soit en affectant négativement le comportement de mouvement et de toilettage, conduisant à une plus grande rétention d'inoculum sur le corps d'un insecte (Quintela et McCoy, 1998 ; Jaramillo et al., 2005 ; Shah et al., 2007 Shah et al., , 2008 Ansari et al., 2007). Une synergie conduisant à une efficacité et un contrôle améliorés peut également se produire lorsque différentes espèces ou souches de champignons sont appliquées simultanément. Par exemple, l'application combinée de *B. bassiana* et de *M. acridum* (identifiés comme *M. flavoviride*) pourrait être utilisée pour surmonter certaines des contraintes de température chez les ravageurs thermorégulateurs tels que les sauterelles, en particulier lorsque les températures fluctuent ou sont élevées pendant une période significative. temps (Inglis et al., 1997). L'application de champignons entomopathogènes peut également être pratiquée en combinaison avec d'autres insectes pathogènes, notamment les nématodes et le Bt (Ansari et al., 2008a (Ansari et al., 2008b (Ansari et al., 2010). Les applications combinées peuvent rendre l'insecte hôte plus susceptibles en compromettant la santé, en prolongeant les stades de développement

ou simplement en raison de l'action combinée de deux microbes sur différentes composantes de la population nuisible. Des effets similaires peuvent être obtenus en utilisant des entomopathogènes en combinaison avec des prédateurs ou des parasitoïdes (Roy et Pell, 2000 ; Wraight, 2003). Par exemple, Labbé et al. (2009) ont démontré que les applications de *B. bassiana* pour lutter contre les aleurodes des serres (*Trialeurodes vaporariorum*) étaient compatibles avec l'utilisation simultanée du parasitoïde *Encarsia formosa* et du prédateur généraliste *Dicyphus hesperus*.

De toute évidence, il existe des possibilités d'utiliser divers mécanismes pour améliorer l'efficacité des stratégies de biocontrôle fongique. De telles approches peuvent réduire la quantité d'inoculum nécessaire pour lutter contre un organisme nuisible et assurer une protection contre les facteurs environnementaux qui, autrement, dégraderaient rapidement l'organisme après l'application, tout en améliorant l'efficacité et la rentabilité. Ce domaine doit être exploré plus en profondeur plutôt que de rester concentré sur le paradigme des pesticides.

## Lutte biologique de conservation

Contrairement aux approches inoculatives ou augmentatives évoquées ci-dessus, le biocontrôle de conservation repose sur la modification des habitats ou des techniques de gestion des cultures pour promouvoir l'impact des fournisseurs de services écosystémiques, en particulier l'activité naturelle des agents de biocontrôle au sein d'un système de culture (Steinkraus, 2007a(Steinkraus, , 2007bPell et al., 2010). L'utilisation réussie de cette approche repose sur une compréhension approfondie de la biologie et de l'écologie du ravageur et du complexe de l'ennemi naturel et, dans le cas des champignons, des conditions qui favorisent le développement d'épizooties (Pell et al., 2010). et al., 2010 ; Meyling et Hajek, 2010). Même si le contrôle biologique de conservation peut être considéré comme à ses balbutiements pour les entomopathogènes, cette tactique a été utilisée avec succès à grande échelle. Par exemple, des systèmes prédictifs ont été conçus pour informer les agriculteurs lorsque les conditions favorisent le développement d'épizooties naturelles de *Neozygites fresenii* chez les pucerons du cotonnier, réduisant ainsi le besoin d'autres stratégies d'atténuation (Steinkraus et al., 2002;Steinkraus, 2007aSteinkraus, , 2007b. Il existe des possibilités de créer une nouvelle norme autour de « l'utilisation » de ces ennemis naturels. Ils ne créent pas nécessairement des opportunités commerciales pour la vente de bioinsecticides, mais le développement de systèmes permettant de manipuler les conditions environnementales pour favoriser l'incidence naturelle et l'efficacité des champignons peut fournir une méthode de lutte antiparasitaire efficace et respectueuse de l'environnement. Les champignons entomopathogènes entomophthoraliens et hypocréaliens peuvent apporter une contribution significative à la réduction des ravageurs et peuvent constituer la base d'un programme de gestion intégrée des cultures (Meyling et Eilenberg, 2007 ; Pell, 2007 ; Pell et al., 2010).

Une plus grande adoption de la lutte fongique en agriculture dépendra d'une plus grande efficacité, d'une réduction des coûts et d'une capacité à élargir la gamme d'espèces nuisibles pouvant être ciblées. Bon nombre de ces approches potentielles vont au-delà de l'utilisation de champignons comme pesticides microbiens et nécessitent une approche plus écologique de leur application.

Il existe plusieurs domaines clés dans lesquels nous devons continuer à acquérir de nouvelles connaissances pour faire progresser le développement et l'utilisation de contrôles fongiques. Une connaissance détaillée de l'écologie fongique est nécessaire pour mieux comprendre leur rôle dans la nature et leurs limites en matière de lutte biologique. Des systèmes de production, de formulation et de distribution de masse plus efficaces sont nécessaires pour approvisionner un marché plus vaste ; la plupart des champignons sont produits en masse à l'aide de substrats solides et il existe des limites physiques évidentes à la quantité d'inoculum pouvant être produite à l'aide de ces procédés. Des tests supplémentaires dans des conditions de terrain sont nécessaires pour identifier les effets des facteurs biotiques et abiotiques et leurs interactions sur l'efficacité, la persistance et les limitations potentielles de l'utilisation de ces agents de lutte biologique dans certaines cultures ou emplacements ; et un investissement plus important dans l'optimisation des pratiques d'utilisation est nécessaire. Il existe de grandes opportunités d'utiliser les champignons dans des approches de lutte biologique classiques et de conservation qui peuvent améliorer la stabilité, l'efficacité et la rentabilité de l'environnement.

## Nématodes entomopathogènes

### Contexte et statut général

Bien qu'il existe de nombreux taxons de nématodes qui ont montré un potentiel en matière de lutte biologique, les nématodes entomopathogènes (EPN), Rhabditida : Steinernematidae et Heterorhabditidae, ont connu le plus de succès et ont reçu le plus d'attention (Grewal et al., 2005a), et constituent donc le plus grand nombre de taxons de nématodes. se concentrer dans cet article. Nous incluons seulement une brève description de la biologie fondamentale et des cycles de vie de l'EPN ; des aspects plus détaillés peuvent être trouvés ailleurs (par exemple, Kaya et Gaugler, 1993 ; Gaugler, 2002 ; Grewal et al., 2005aGrewal et al., , 2005b.

Les EPN tuent les hôtes arthropodes via une symbiose mutualiste avec des bactéries, *Xenorhabdus* spp. et *Photorhabdus* spp. pour les steinernematides et les hétérorhabditidés, respectivement (Poinar, 1990). Les juvéniles infectieux (IJ), seul stade de vie libre, pénètrent dans les hôtes par les ouvertures naturelles (bouche, anus et stigmates) ou, dans certains

cas, par la cuticule. Après avoir pénétré dans l'hémocèle de l'hôte, les nématodes libèrent leurs symbiotes bactériens, qui sont principalement responsables de la mort de l'hôte dans les 24 à 48 heures, de la défense contre les envahisseurs secondaires et de la nutrition des nématodes (Dowds et Peters, 2002). Les nématodes muent et accomplissent jusqu'à trois générations au sein de l'hôte, après quoi les IJ quittent le cadavre pour trouver de nouveaux hôtes (Kaya et Gaugler, 1993).

Les EPN possèdent de nombreux attributs positifs en tant qu'agents de contrôle biologique (Shapiro-Ilan et Grewal, 2008). Ils sont sans danger pour les humains et sont généralement sans danger pour les autres organismes non ciblés et l'environnement (Akhurst et Smith, 2002; Ehlers, 2005), ce qui a conduit à l'absence d'exigences d'homologation des pesticides dans de nombreux pays comme les États-Unis et les pays du monde. Union européenne (Ehlers, 2005). À quelques exceptions près, par exemple *Steinernema scarabaei* (Koppenhöfer et Fuzy, 2003), les nématodes entomopathogènes ont une large gamme d'hôtes. Il a été signalé que certaines espèces de nématodes infectent des dizaines d'espèces d'insectes répartis sur cinq ordres ou plus (Poinar, 1979 ; Klein, 1990), et certaines espèces de nématodes sont utilisées commercialement contre 12 espèces d'insectes ou plus (voir tableau 4). Les nématodes entomopathogènes se prêtent à une production de masse en utilisant des méthodes *in vivo* (insectes infectés) ou *in vitro* (fermentation solide ou liquide) (Shapiro-Ilan et Gaugler, 2002 ; Shapiro-Ilan et al., 2014a).

Un certain nombre de facteurs biotiques et abiotiques affectent l'efficacité de la lutte antiparasitaire EPN (Kaya et Gaugler, 1993 ; Shapiro-Ilan et al., 2002a). Facteurs biotiques tels que le choix des espèces de nématodes et le taux d'application (généralement un minimum de 25 IJ par cm<sup>2</sup> est nécessaire) sont critiques (Shapiro-Ilan et al., 2002a). Les facteurs environnementaux sont également essentiels pour déterminer l'efficacité des applications EPN (Shapiro-Ilan et al., 2006a). Par exemple, les nématodes sont très sensibles à la dessiccation et à la lumière ultraviolette, ainsi les applications faites sur le sol ou d'autres habitats cryptiques, et effectuées tôt le matin ou le soir, ont tendance à être plus efficaces. Les EPN ont été développés comme agents de biocontrôle à un niveau commercial. Ils sont actuellement produits par au moins 12 entreprises en Asie, en Europe et en Amérique du Nord (Kaya et al., 2006) et, à ce jour, au moins 13 espèces différentes ont atteint un développement commercial, une application et des ventes : *Heterorhabditis bacteriophora*, *H. indica*, *H. marelata*, *H. megidis*, *H. zealandica*, *Steinernema carpocapsae*, *S. Feltiae*, *S. glaseri*, *S. kushidai*, *S. krausseii*, *S. longicaudum*, *S. riobrave* et *S. scapterisci* (Lacey et al., 2001 ; Georgis et al., 2006 ; Kaya et al., 2006 ; Shapiro-Ilan et al., 2014a). L'application commerciale s'étend à une grande variété de ravageurs économiquement importants dans divers produits (tableau 4) (Georgis et al., 2006). Des progrès significatifs ont accru l'utilité des EPN en matière de biocontrôle depuis 2001 ; de nouveaux ravageurs ont été ciblés, les technologies de production et d'application ont été améliorées et nos connaissances fondamentales en écologie et en génétique se sont considérablement élargies. Ce qui suit est une mise à jour

des progrès de la recherche concernant l'application de l'EPN depuis 2001.

## Nouvelles cibles EPN

La recherche visant à développer des EPN pour de nouveaux organismes nuisibles cibles est restée active. Des niveaux élevés d'efficacité ont été démontrés contre des insectes nuisibles non testés auparavant (ou insuffisamment testés). La plupart des nouvelles cibles sont des ravageurs du sol car l'environnement est favorable aux EPN. Par exemple, les EPN ont provoqué une suppression substantielle (75 à 100 %) de deux ravageurs des racines des fruits à noyau, le foreur méditerranéen à tête plate, *Capnodis tenebrionis* (L.) (Morton et Garcia-del-Pino, 2008 ; Martinez del Altube et al., 2008) et le foreur du pêcher, *Synanthedon exitiosa* (Cottrell et Shapiro-Ilan, 2006; Shapiro-Ilan et al., 2009a). Outre les foreurs de racines, des progrès ont été réalisés dans la lutte efficace contre d'autres insectes nuisibles vivant dans le sol, tels que le ver du noisetier, *Cydia latiferreana* (Bruck et Walton, 2007 ; Chambers et al., 2010), le charançon de la goyave, *Conotrachelus psidii*. (Dolinski et al., 2006), le grand charançon du pin, *Hylobius abietis* L. (Dillon et al., 2007; Williams et al., 2013b), le ver orange nombril, *Amyeloides transitella* (Siegel et al., 2006), le charançon des noix de pécan, *Curculio caryae* (Shapiro-Ilan et al., 2006b), charançon du prunier, *Conotrachelus nenuphar* (Shapiro-Ilan et al., 2004a, 2008a; Alston et al., 2005; Perea et al., 2009), tordeuse orientale du fruit, *Grapholita molesta*, (Riga et al., 2006 ; De Carvalho Barbosa Negrison et al., 2013) et le petit coléoptère des ruches, *Aethina tumida* (Ellis et al., 2010 ; Shapiro-Ilan et al., 2010a).

De nouveaux développements dans l'utilisation de l'EPN ont également eu lieu dans des habitats hors sol. Étant donné que les nématodes sont sensibles aux conditions environnementales défavorables, les difficultés rencontrées lors de leur application sur des cibles aériennes constituent un obstacle majeur à l'utilisation accrue des EPN. Néanmoins, des progrès significatifs ont été réalisés dans ce domaine au cours des dernières années, notamment l'application de *S. Feltiae* pour lutter contre l'aleurode de la patate douce, *Bemisia tabaci*, dans les serres (contrôle > 80 %) (Cuthbertson et al., 2007) et l'application de *S. carpocapsae* pour le contrôle de *P. xylostella*, qui est améliorée par une nouvelle formulation de tensioactif-polymère. De plus, les traitements contre *S. carpocapsae* pour lutter contre le petit perceur du pêcher, *Synanthedon pictipes*, ont été grandement améliorés par une application ultérieure d'un gel pulvérisable couramment utilisé pour protéger les structures contre le feu (Shapiro-Ilan et al., 2010b). et *S. carpocapsae* ont entraîné des niveaux élevés de suppression du charançon rouge du palmier, *Rhynchophorus ferrugineus*, lorsqu'ils sont appliqués dans une formulation de chitosane (Llacer et al., 2009). Les applications d'EPN sur les troncs de pommiers pour lutter contre le carpocapse de la pomme, *C. pomonella*, ont été améliorées lorsque les traitements incluaient le gel anti-feu pulvérisable ou la mousse de farine de bois comme agent protecteur (Lacey et al., 2010a; Lacey et al., 2010b). En outre, l'utilisation des EPN pour lutter contre les ravageurs des produits stockés est prometteuse (Mbata et Shapiro-Ilan, 2005 ; Ramos-Rodríguez et al., 2006 ; Athanassiou et al., 2008).

En plus du développement de nouvelles cibles pour les EPN, une expansion et des améliorations significatives ont été apportées au contrôle d'un certain nombre de parasites cibles « traditionnels », c'est-à-dire ceux qui ont été considérés comme des cibles commerciales, ou des cibles commerciales potentielles, depuis plus d'une décennie. . Un exemple typique est l'utilisation des EPN pour lutter contre les vers blancs (Coleoptera : Scarabaeidae). Des progrès dans la lutte contre les vers blancs ont été réalisés grâce à la découverte de nouvelles espèces ou souches de steinernematides et d'hétérorhabditidés hautement virulentes, ainsi qu'à une analyse approfondie de la spécificité nématode-hôte et à l'élucidation des mécanismes à l'origine de cette spécificité (par exemple, les différences d'infection itinéraires et paramètres optimaux du sol) Fuzy, 2003, 2007; Grewal et al., 2004; Koppenhöfer et al., 2006.

Une nouvelle découverte particulièrement prometteuse est celle récemment découverte de *S. scarabaei*, qui est très virulent contre une variété de vers blancs et présente une persistance à long terme dans l'environnement du sol (Stock et Koppenhöfer, 2003 ; Koppenhöfer et Fuzy, 2003 ; Koppenhöfer et al. , 2009). De plus, un contrôle amélioré du carpocapse de la pomme, *C. pomonella*, a été observé grâce à l'utilisation d'un équipement d'application optimal, à l'ajout d'adjuvants et au paillage (Unruh et Lacey, 2001 ; Lacey et al., 2006aLacey et al., , 2006b. Un nouveau contrôle pour lutter contre le carpocapse de la pomme consiste à ajouter des EPN à l'eau dans les réservoirs de décharge des pommes, ciblant ainsi les insectes hivernants qui sont hébergés dans des bacs à fruits infestés. Des progrès ont été réalisés dans la suppression d'autres ravageurs cibles établis, notamment les moucheron fongiques (Diptera : Sciaridae) (optimisé substrat et calendrier des applications) (Cloyd et Zaborski, 2004; Jagdale et al., 2004Jagdale et al., , 2007, le charançon des racines du diaprepes, *Diaprepes abbreviatus* (extension de la lutte à d'autres plantes hôtes) (Jenkins et al., 2008 ), le foreur des racines de la vigne, *Vitacea polistiformis*, ( Williams et al., 2010) et la chrysomèle occidentale des racines du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera*, en Europe (Toepfer et al., 2008).

La recherche a progressé considérablement au-delà de l'application directe des EPN comme agents de lutte uniques pour la suppression des insectes nuisibles. Les études sur la combinaison des EPN avec d'autres tactiques de contrôle ont considérablement augmenté depuis 2001. Des interactions positives/synergiques ont été observées entre diverses nouvelles combinaisons avec des produits chimiques (Fuzy, 2002, 2008 ; Polavarapu et al., 2007 ; Reis-Menini et Prata, 2008), microbiens. agents (par exemple, *M. anisopliae* s.l.) (Ansari et al., 2004 (Ansari et al., 2006aAcevedo et al., 2007) et les prédateurs arthropodes (Premachandra et al., 2003). Cependant, les interactions neutres ou négatives avec ces Des agents pathogènes peuvent également être observés en fonction des agents pathogènes, des hôtes ou des paramètres d'application spécifiques (Koppenhöfer et Fuzy, 2002 ; Shapiro-Ilan et al., 2004b). Il est intéressant de noter que les nématodes entomopathogènes ont également été signalés comme synergistes en conjonction avec les cultures génétiquement



modifiées (c.-à-d. , maïs Bt) (Gassmann et al., 2008).

La recherche de l'EPN s'est étendue au-delà du ciblage des insectes nuisibles pour inclure des ravageurs tels que les nématodes parasites des plantes ; l'efficacité du contrôle des nématodes parasites des plantes à l'aide des EPN varie en fonction d'un certain nombre de facteurs tels que les espèces cibles et le système de culture (Lewis et al., 2001 ; Fallon et al., 2002 Fallon et al., 2004 Jagdale et al., 2002 Jagdale et al., 2009Nyczepir et al., 2004;Perez et Lewis, 2004;Lewis et Grewal, 2005;Shapiro-Ilan et al., 2006c). Enfin, la recherche a inclus l'utilisation de bactéries partenaires symbiotiques nématodes (séparées des nématodes) ou de leurs sous-produits, comme mécanismes de contrôle des arthropodes (Mohan et al., 2003 ; Jung et Kim, 2006 ; Bussaman et al., 2006 ; ffrench-Constant et al., 2007 ; Abdel-Razek, 2010 ; Da Silva et al., 2013) ou des agents pathogènes des plantes (Isaacson et Webster, 2002 ; Ji et al., 2004 ; Böszörményi et al., 2009 ; Shapiro-Ilan et al. , 2009b).

## Avancées de la recherche fondamentale

La recherche fondamentale sur les EPN élargit l'utilité de ces organismes dans les efforts de lutte biologique. La recherche fondamentale en écologie des EPN a considérablement progressé au cours des dernières années. Par exemple, un certain nombre de progrès ont été réalisés dans la compréhension de la dynamique de l'attraction de l'hôte et de l'infection. De nouveaux signaux provoquant des réponses EPN ont été découverts, notamment les vibrations (Torr et al., 2004), les stimuli électromagnétiques (Shapiro-Ilan et al., 2009cIlan et al., 2013) et l'attraction vers les racines des plantes en réponse à des « appels de détresse » chimiques. " déclenché par une attaque de ravageurs (van Tol et al., 2001; Rasmann et al., 2005; Ali et al., 2013). Il a également été constaté que les racines des plantes renforcent l'infection par les nématodes en fournissant des voies de déplacement pour les nématodes (Ennis et al., 2010). Comportements d'infection et de recherche de nourriture tels que la réponse de saut Kaya, 1999, 2002), la réponse aux exsudats de l'hôte (Kunkel et al., 2006), la réponse différentielle aux hôtes infectés et non infectés (Christen et al., 2007 ; Ramos-Rodríguez et al. , 2007), la signalisation chimique (Kaplan et al., 2012) et la réponse olfactive (Dillman et al., 2012), ainsi que la compétition au sein de l'hôte (combat entre mâles) (Zenner et al., 2014) ont été élucidées. De plus, de larges modèles de dynamique d'infection hôte-parasite ont été développés et/ou testés, comme l'hypothèse d'inféctivité progressive Dempsey et Griffin, 2002; Ryder et Griffin, 2003), des stratégies d'infection optimales basées sur des compromis (Fenton et Rands, 2004), l'infection sensible au risque et le comportement de « suivre le leader » (Fushing et al., 2009), et les mouvements de groupe/comportements de recherche de nourriture (Shapiro-Ilan et al., 2014b). Ces découvertes élargissent considérablement nos connaissances sur les facteurs qui déterminent les stratégies de recherche de nourriture et d'infection (par exemple, la découverte du mouvement agrégatif suggère que les nématodes peuvent se déplacer ensemble dans le sol en groupes, à la manière d'une meute de loups). La recherche

fondamentale a également progressé dans le domaine de l'écologie des sols. Des informations ont été acquises sur les interactions avec d'autres agents biotiques telles que les associations phorétiques (Campos-Herrera et al., 2006), le rôle alternatif des EPN en tant que charognards plutôt que parasites (San-Blas et Gowen, 2008), la réponse et la compétition du réseau trophique. parmi les espèces de nématodes entomopathogènes ou non (Millar et Barbercheck, 2001 ; Somasekhar et al., 2002 ; Duncan et al., 2003aDuncan et al., , 2003bDuncan et al., , 2007Hodson et al., 2012), et la dissuasion ou sensibilité aux antagonistes (Zhou et al., 2002; El-Borai et al., 2009). Certaines de ces relations, par exemple les associations phorétiques provoquant une dispersion accrue de l'EPN, ont un impact direct sur l'amélioration de l'efficacité du contrôle biologique (Shapiro-Ilan et Brown, 2013). De plus, des progrès ont été réalisés dans l'élucidation de l'impact de la complexité de l'habitat du sol en référence à la dynamique spatiale de l'EPN et à la théorie des cascades trophiques (Efron et al., 2001 ; Spiridonov et al., 2007 ; Denno et al., 2008 ; Hoy et al., 2008 ; Jabbour et Barbercheck, 2008 ; Ram et al., 2008). Les recherches axées sur la dynamique des sols, telles que les études citées ci-dessus, élucident les facteurs biotiques et abiotiques qui ont un impact sur la distribution et la persistance des nématodes et ont donc un impact direct sur notre capacité à améliorer l'efficacité des applications inondantes à court terme, et servent également de base au développement d'inoculatifs, approches classiques ou de conservation (Loya et Hower, 2002; Preisser et al., 2005; Adjei et al., 2006; Barbara et Buss, 2006; Stuart et al., 2008).

L'expansion de la recherche fondamentale en nématologie entomopathogène a également été réalisée grâce à des progrès considérables dans les études génétiques fondamentales, notamment la génétique moléculaire et la génomique. Il convient de noter en particulier que les génomes entiers des nématodes entomopathogènes et de leurs symbiotes ont été séquencés (par exemple, Duchaud et al., 2003 ; Bai et Grewal, 2007 ; Ciche, 2007 ; Bai et al., 2009Bai et al., , 2013Schwartz et al. , 2011). Des outils supplémentaires (c.-à-d. ARNi) pour évaluer la génomique fonctionnelle de la séquence dès qu'elle devient disponible ont été développés (Ciche et Sternberg, 2007), et des analyses de certains gènes EPN et de leur expression ont déjà été rapportées, notamment des gènes liés au stress, à l'implication dans colonisation de l'hôte et relation hôte-pathogène (Chen et al., 2006; Sandhu et al., 2006; Bai et Grewal, 2007; Tyson et al., 2007; Cowles et Goodrich-Blair, 2008; Hao et al., 2008Hao et al., 2012Somvanshi et al., 2008 ; Bai et al., 2009 ; Easom et al., 2010). Compte tenu des caractères uniques de la biologie de l'EPN et des progrès réalisés dans les études génétiques, le complexe nématode-bactérie entomopathogène est en cours de développement et reconnu comme système modèle pour comprendre la pathogénicité et la symbiose (Goodrich-Blair, 2007 ; Clarke, 2008 ; Hussa et Goodrich-Blair , 2013).

Bien que les résultats ne soient pas immédiatement apparents, les progrès de la génétique moléculaire et de la génomique favoriseront le développement de nouveaux outils pour améliorer le biocontrôle avec les EPN. De plus, des progrès significatifs ont été réalisés

dans les études génétiques appliquées qui pourraient avoir des avantages à plus court terme pour l'utilité de l'EPN. Par exemple, de nouvelles souches EPN présentant des caractéristiques améliorées (par exemple, tolérance environnementale) ont été développées grâce à des méthodes d'amélioration génétique de sélection et/ou d'hybridation (Strauch et al., 2004 ; Shapiro-Ilan et al., 2005 ; Nimkingrat et al., 2013). La détérioration des caractères bénéfiques est un problème important qui peut survenir lors de cultures répétées d'EPN ; par exemple, la virulence, la tolérance environnementale et la capacité de reproduction peuvent diminuer après plusieurs passages in vivo (Bai et al., 2005 ; Bilgrami et al., 2006). Un aperçu de la nature de la détérioration des caractères bénéfiques (Bai et al., 2005 ; Bilgrami et al., 2006 ; ainsi que la découverte de méthodologies pour surmonter le problème, par exemple grâce à la création de lignées consanguines homozygotes (Bai et al., 2005; Anbesse et al., 2013), et la connaissance des gènes spécifiques qui changent (Adhikari et al., 2009) favoriseront le maintien de la stabilité de la souche et les performances de biocontrôle.

## Technologie de production et d'application

Des progrès considérables dans la technologie de production et d'application de l'EPN ont été réalisés, notamment l'amélioration des milieux de culture liquides (Gil et al., 2002 ; Islas-López et al., 2005 ; Chavarria-Hernandez et al., 2006) et une meilleure compréhension de la biologie de l'EPN, la dynamique des populations et les paramètres physiques au sein du bioréacteur (Chavarria-Hernandez et de la Torre, 2001 ; Han et Ehlers, 2001 ; Neves et al., 2001 ; Johnigk et al., 2004 ; Chavarria-Hernandez et al., 2008 ; Belur et al., 2013). Des aspects microbiologiques et moléculaires détaillés du cycle de vie de l'EPN ont également été élucidés (Chaston et al., 2013 ; Moshayov et al., 2013). La production in vivo d'EPN a été améliorée grâce au développement d'équipements mécanisés et à des procédures d'inoculation améliorées (Shapiro-Ilan et al., 2002b, 2008b; Brown et al., 2006).

L'application aqueuse a bénéficié d'une compréhension avancée des impacts de divers types d'équipement d'application sur les EPN (Fife et al., 2003 (Fife et al., 2004 (Fife et al., 2006; Brusselman et al., 2012). De plus, en termes de technologie d'application, l'approche consistant à utiliser des cadavres d'hôtes infectés comme véhicule de distribution d'EPN a suscité un intérêt considérable. Dans cette approche, les hôtes infectés par des nématodes sont appliqués sur la zone cible et la suppression des ravageurs est obtenue par la descendance des IJ qui émergent, provenant des cadavres d'insectes. Au cours des dernières années, un certain nombre de ravageurs différents ont été ciblés en utilisant la méthode d'application sur des hôtes infectés (Bruck et al., 2005; Dillon et al., 2007; Del Valle et al., 2008; Jagdale et Grewal, 2008). La recherche a confirmé que, par rapport à l'application en suspension aqueuse, l'application sur un hôte infecté peut être supérieure en termes d'infectiosité, de survie, de dispersion et d'efficacité de la lutte antiparasitaire (Perez et al., 2003; Shapiro-Ilan et al., 2003b ; Fujimoto et al., 2007). De plus, des études indiquent que l'approche peut être facilitée en formulant les hôtes infectés dans des enrobages (Shapiro-

Ilan et al., 2001; Ansari et al., 2009; Del Valle et al., 2009) en utilisant des insectes à corps dur comme hôte (Shapiro-Ilan et al., 2008c) et développement d'équipements pour distribuer les cadavres (Zhu et al., 2011). Néanmoins, la méthode d'application sur cadavre n'a jusqu'à présent été utilisée commercialement qu'à très petite échelle par rapport aux méthodes conventionnelles.

## L'avenir des nématodes entomopathogènes

Les EPN sont cultivés commercialement depuis plus de 25 ans. Des progrès substantiels ont été réalisés en termes de nombre d'insectes nuisibles ciblés ainsi que de nombre d'espèces de nématodes différentes produites. Néanmoins, l'application au niveau commercial n'a pas répondu aux attentes. Dans les années 1980 et 1990, les entreprises prévoyaient des ventes bien supérieures à 100 millions de dollars, mais aujourd'hui, le marché ne représente que 10 % de ces prévisions (Gaugler et Han, 2002 ; Georgis, 2002). Il existe un certain nombre d'obstacles qui ont entravé l'expansion des marchés de l'EPN, notamment le coût du produit, son efficacité et sa durée de conservation. Ces obstacles peuvent être surmontés grâce à diverses initiatives décrites ci-dessous.

Une approche pour améliorer l'efficacité et élargir la liste des organismes nuisibles cibles auprès desquels les EPN peuvent être commercialisés consiste à améliorer les EPN eux-mêmes. Les méthodes permettant d'améliorer et d'étendre l'utilisation des EPN comprennent la découverte de souches ou d'espèces plus efficaces et l'amélioration génétique via la sélection, l'hybridation ou la manipulation moléculaire (Gaugler, 1987 ; Burnell, 2002 ; Grewal et al., 2005b). La découverte de nouvelles souches et espèces est une approche simple qui peut rapidement conduire à une efficacité accrue basée sur des différences innées dans la virulence des nématodes, leur tolérance environnementale ou d'autres propriétés. Par exemple, dans les années 1990, la découverte et la commercialisation ultérieure de *S. scapterisci* pour lutter contre les courtilières et de *S. riobrave* contre les charançons des racines de *Diaprepes* et d'autres insectes ont eu un impact considérable sur les marchés de l'EPN (Shapiro-Ilan et al., 2002a). Le taux de découverte d'espèces EPN a augmenté de façon spectaculaire (Poinar, 1990 ; Adams et Nguyen, 2002 ; Stock et Hunt, 2005). Sur plus de 100 espèces EPN signalées à ce jour (par exemple au cours des neuf dernières décennies), plus de 40 % ont été décrites au cours de la dernière décennie (après 2001). De plus, les nombreuses nouvelles souches d'espèces existantes qui sont découvertes peuvent également offrir une virulence améliorée ou d'autres propriétés (par exemple, Stuart et al., 2004). Il est certain que le nombre de nouvelles souches et espèces continuera d'augmenter, ajoutant ainsi davantage d'options potentielles pour le développement du biocontrôle. Cependant, afin de tirer parti des avantages qu'offrent les découvertes de souches/espèces, la caractérisation du contrôle biologique de ces nouveaux organismes doit suivre le rythme de la recherche d'enquête/découverte. Actuellement, moins de 20 % des plus de 35 espèces découvertes depuis 2001 ont été testées pour leur efficacité de lutte biologique en

laboratoire, en serre ou sur le terrain ; il existe clairement un potentiel inexploité important. En plus de l'utilité accrue découlant de la découverte, nous pouvons également nous attendre à ce que les progrès à venir en génomique (Bai et Grewal, 2007 ; Cliche, 2007 ; Bai et al., 2009 ; Bai et al., 2013) offrent des opportunités substantielles d'amélioration dirigée des souches grâce à méthodes génétiques.

L'amélioration des technologies de production, de formulation et d'application entraînera une efficacité accrue. L'efficacité de la production et la réduction des coûts sont attendues avec la récente augmentation significative du nombre de laboratoires ou d'entreprises qui recherchent des méthodologies de culture liquide ainsi que le regain d'intérêt pour le développement de systèmes *in vivo* automatisés efficaces (de la Torre, 2003; Ehlers et Shapiro-Ilan, 2005 ; Shapiro-Ilan et al., 2014a). De plus, des progrès fructueux sont attendus grâce à la mise en œuvre de nouvelles approches d'application telles que la distribution d'hôtes infectés, les méthodologies d'attraction et de destruction, les sachets de thé à libération lente, la manipulation de l'habitat et les trempages prophylactiques des plantes, ainsi que la recherche avancée sur l'impact de l'équipement d'application (Wright et al., 2005 ; Hiltbold et al., 2012 ; Nielsen et Lewis, 2012 ; Duncan et al., 2013). Contrairement à la technologie de production, à quelques exceptions près, l'activité de développement de formulations améliorées a pris du retard et la durée de conservation (en particulier à température ambiante) continue d'être un obstacle à l'expansion des marchés de l'EPN. Ainsi, des solutions créatives pour développer des formulations supérieures sont nécessaires ; Alternativement, de nouvelles approches de commercialisation, par exemple une commercialisation « frais », où la durée de conservation ne constitue pas un problème important, peuvent être une option.

L'utilisation commerciale s'élargira également à mesure que la liste des organismes nuisibles cibles jugés appropriés pour l'application s'allongera. Comme indiqué ci-dessus, la recherche visant à accroître l'utilisation des EPN pour contrôler des cibles nouvelles ou existantes a été un domaine de recherche actif au cours de la dernière décennie et nous pouvons nous attendre à ce que ces efforts se poursuivent. L'expansion des ravageurs cibles et des marchés dépend en grande partie de l'établissement de l'efficacité sur le terrain. À un certain point, si la virulence innée est trop faible, les chances de succès sont faibles (Shapiro-Ilan et al., 2002a). Ainsi, des efforts de recherche substantiels ont été consacrés à déterminer l'efficacité sur le terrain, et un grand nombre d'ouvrages ont démontré des niveaux élevés (par exemple, 75 %) de contrôle contre de nombreux ravageurs économiquement importants (Klein, 1990 ; Shapiro-Ilan et al., 2002a ; Grewal et al., 2005a) (tableau 4). Il convient de noter que certains ravageurs répertoriés dans le tableau 4 ne sont jamais devenus des cibles commerciales importantes malgré le fait que des niveaux élevés d'efficacité peuvent être démontrés dans des conditions de terrain. Il est donc clair que l'efficacité n'est pas le seul facteur de réussite sur le marché.

Il convient également de noter que certains des ravageurs cibles commercialement ne sont pas nécessairement fortement soutenus par les niveaux élevés d'efficacité sur le terrain (par exemple, P75 %) rapportés dans plusieurs articles scientifiques. Il est possible que certains de ces organismes nuisibles ne soient pas réellement adaptés à la lutte avec les EPN, mais soient néanmoins répertoriés comme cibles par certaines sociétés commerciales. Dans certains de ces cas cependant, il se peut que des recherches approfondies « internes » menées par les producteurs d'EPN aient conduit aux marchés existants. Alternativement, il se peut que pour certains organismes nuisibles cibles, des niveaux d'efficacité élevés, similaires à ceux attendus pour les pesticides chimiques, ne soient pas nécessaires au succès de l'EPN.

## Commercialisation

Bien que des recherches sur l'utilisation d'entomopathogènes comme MCA soient menées depuis plus de 150 ans (Davidson, 2012), la plupart des efforts n'ont pas abouti à des produits pesticides microbiens commercialement réussis. Bien que certains problèmes soient liés à des contraintes biologiques, l'absence d'un modèle clairement compris pour la commercialisation des MCA constitue un facteur majeur. Divers facteurs contribuent au potentiel de réussite sur le marché, qui est essentiellement une mesure des coûts et des avantages, notamment la protection attendue de la culture et de sa valeur, ainsi que l'efficacité des produits concurrents (Black et al., 1997 ; Shapiro-Ilan et al., 2002a; Ravensberg, 2011; Glare et al., 2012). Le développement des MCA est une activité extrêmement complexe, que de nombreux scientifiques ne parviennent pas à apprécier correctement (Lisansky, 1997).

La publication du livre *A Roadmap to the Successful Development and Commercialization of Microbial Pest Control Products* par Ravensberg (2011) est la première tentative complète d'analyser et de communiquer dans un volume unique accessible au public l'ensemble du processus de développement de produits à partir d'entomopathogènes. Il est particulièrement intéressant que des exemples aient été tirés de projets réels de développement de produits et que l'auteur explique les défis réglementaires et commerciaux qui peuvent être peu familiers aux chercheurs scientifiques axés sur les études biologiques, mais qui doivent être abordés lors du développement de programmes de recherche qui faciliteront la commercialisation éventuelle.

L'enregistrement est souvent identifié comme le plus grand obstacle à la commercialisation des MCA (Montesinos, 2003 ; Chandler et al., 2008 ; Ravensberg, 2011 ; Sundh et al., 2012a). Les questions liées à l'enregistrement des MCA ont été largement abordées dans trois ouvrages récents traitant des moyens de simplifier l'enregistrement et de réduire les coûts de développement des MCA (Bailey et al., 2010 ; Ehlers, 2011 ; Sundh et al., 2012b). Les MCA doivent être considérés comme des entités vivantes au sein d'un écosystème plutôt que comme de simples substituts aux pesticides chimiques (Sundh et

Goettel, 2013). Kabaluk et coll. (2010) ont comparé en détail de nombreux systèmes d'enregistrement utilisés dans le monde. Les problèmes particuliers liés au développement de produits MCA réussis pour l'Afrique ont également été explorés en détail (Cherry et Gwynn, 2007 ; Grzywacz et al., 2009).

## Conclusions

À l'échelle mondiale, les ravageurs consomment chaque année la quantité de nourriture estimée pour nourrir un milliard de personnes supplémentaires (Birch et al., 2011). La population humaine devrait passer de 6 milliards aujourd'hui à 9 milliards en 2050 et la quantité de nourriture produite doit augmenter en conséquence. L'augmentation de la production agricole se traduira par une augmentation des quantités de nourriture disponible pour les ravageurs, avec pour conséquence une augmentation de la population de ravageurs et une pression accrue des ravageurs.

Le coût plus élevé associé à la génération actuelle de produits pesticides microbiens par rapport à la plupart des insecticides chimiques est toujours considéré comme un facteur limitant majeur sur de nombreux marchés prometteurs, notamment en Asie et dans les pays en développement (Skovmand, 2007). L'impact mondial croissant des réglementations sur les limites maximales de résidus dans l'élimination des produits chimiques à large spectre moins chers et plus anciens devrait abaisser quelque peu cet obstacle, bien que la disponibilité immédiate de pesticides « hors brevet » bon marché sur de nombreux marchés constitue toujours un défi sérieux pour les pesticides microbiens. Glare et coll. (2012) affirment que les MCA n'ont pas encore atteint leur plein potentiel, même si toutes les prévisions suggèrent que les pesticides microbiens surpasseront les autres options de lutte antiparasitaire en termes d'augmentation de part de marché dans un avenir proche. Même si les perspectives pour la plupart des produits microbiens sont plus positives qu'elles ne l'ont été depuis de nombreuses années, il existe un certain nombre de problèmes génériques qui détermineront l'ampleur de l'expansion de leur utilisation à court et à long terme.

La plupart des MCA sont spécifiques aux arthropodes et la plupart des cultures sont susceptibles d'être affectées par une série de ravageurs. Les MCA devront donc être intégrés avec succès à d'autres produits microbiens ou à des stratégies de lutte antiparasitaire afin de fournir la lutte antiparasitaire complète dont les agriculteurs ont besoin. Plusieurs études ont été réalisées pour évaluer les interactions des insectes pathogènes avec les pesticides et fongicides chimiques. En général, peu d'effets délétères ont été observés sur le terrain et les effets indésirables observés *in vitro* n'étaient souvent pas des prédicteurs fiables d'un antagonisme dans des conditions naturelles. Nous ne pouvons pas supposer que tous les agents de biocontrôle, simplement parce qu'ils sont des organismes vivants, sont compatibles ou interagissent positivement, mais peu d'études ont documenté les interactions entre les ACM. L'importance de telles études est évidente et des recherches

supplémentaires sont clairement nécessaires pour fournir des stratégies intégrées, compatibles, rentables et fiables de lutte biologique contre les ravageurs pour les systèmes de culture, et pas seulement pour les ravageurs individuels des cultures. Par exemple, une virulence synergique envers le scarabée, *Cyclocephala* spp., a été observée pour des combinaisons d'EPN avec *P. popilliae* (Thurston et al., 1993(Thurston et al., 1994o ou avec *B. thuringiensis* sous-espèce japonensis (Koppenhöfer et Kaya, 1997; Koppenhöfer et al., 1999). Cependant, les interactions entre les nématodes entomopathogènes et d'autres entomopathogènes peuvent également être antagonistes (Baur et al., 1998; Brinkman et Gardner, 2000; Koppenhöfer et Kaya, 1997; Shapiro-Ilan et al., 2004b). Les progrès dans notre compréhension des processus d'infection, combinés à la disponibilité de nouveaux outils moléculaires qui nous aident à surveiller le devenir des entomopathogènes dans l'environnement et à quantifier les effets des facteurs environnementaux sur l'efficacité et la persistance, continuent de fournir de nouvelles connaissances qui permettront soutenir le développement rationnel de ces technologies.

La législation visant à limiter de plus en plus les résidus de pesticides chimiques dans les produits agricoles (y compris les fleurs et les produits non alimentaires) incite fortement les agriculteurs à adopter des contrôles non chimiques à la place des pesticides chimiques. La sensibilisation et la demande des consommateurs poussent également les grands détaillants de produits agricoles à obliger les producteurs à mettre en œuvre des techniques de gestion plus durables des ravageurs et des maladies. Cela crée de nouvelles opportunités de marché pour les microbiens et entraîne l'élargissement de la gamme de produits microbiens disponibles pour les agriculteurs. Il ne fait guère de doute qu'au cours de la prochaine décennie, de nouvelles opportunités majeures se présenteront pour étendre l'utilisation des microbiens en agriculture.

Cependant, alors que les législateurs réduisent le nombre de pesticides chimiques et restreignent leur utilisation, les agences de régulation continuent de fonctionner dans un cadre réglementaire pour les produits chimiques, qui limite les progrès en réglementant les pesticides microbiens de la même manière que les insecticides chimiques. Bien que des mesures soient prises pour modifier la réglementation afin de créer une voie plus simple pour l'enregistrement des produits biologiques, le système actuel reste un obstacle majeur à une plus grande disponibilité des pesticides microbiens et à leur utilisation élargie. Une plus grande harmonisation des pratiques d'enregistrement au-delà des frontières internationales et l'acceptation de données de sécurité « génériques » contribueront à rationaliser le processus d'enregistrement et à réduire le temps et le coût de mise sur le marché de nouveaux produits microbiens.

Les produits microbiens, même lorsqu'ils sont efficaces, doivent être capables de rivaliser avec d'autres technologies non chimiques telles que la lutte culturelle, les prédateurs et les parasitoïdes, tant en termes de coût que de facilité d'utilisation. Cela nécessite que la



recherche se concentre sur l'amélioration des techniques de production pour réduire les coûts et sur la formulation pour améliorer le stockage et l'utilisation, ainsi que sur la persistance pour réduire le besoin d'applications fréquentes. Une tâche majeure consiste à garantir que des produits de qualité soient disponibles et que les agriculteurs disposent des connaissances nécessaires pour les appliquer. En concentrant les ressources sur la recherche transitoire pour concevoir des pratiques robustes, les pesticides microbiens peuvent devenir des éléments importants des systèmes de production agricole intégrés.

## Recommandations

Des efforts clairs doivent être faits pour impliquer les parties prenantes tout au long de la chaîne de commercialisation, y compris les producteurs, les régulateurs, les agriculteurs, les détaillants et les consommateurs, afin de garantir l'acceptation et le soutien des approches de biocontrôle et l'incorporation des ACM dans les stratégies de lutte intégrée. Les programmes de sensibilisation et de démonstration qui favorisent la compréhension de ce que les producteurs peuvent (ou ne peuvent pas) attendre de ces agents de contrôle, associés à une formation appropriée sur leur utilisation, amélioreront encore davantage leur intégration réussie dans les systèmes de production agricole. Même si le climat pour les pesticides microbiens devient plus positif, des recherches importantes sont encore nécessaires pour surmonter les limites des produits microbiens actuels et élargir la gamme de produits disponibles si l'on veut qu'ils jouent un rôle beaucoup plus important dans la prochaine génération d'agriculture et de lutte antiparasitaire. Nos recommandations pour répondre à ces besoins comprennent :

1. Poursuivre la recherche de nouveaux entomopathogènes. Compte tenu du retrait des pesticides chimiques, de nouveaux entomopathogènes diversifiés, spécifiques à un hôte et multi-hôtes, sont nécessaires de toute urgence. Les agents pathogènes peuvent fournir de nouveaux MCA efficaces ainsi que la diversité génétique nécessaire à l'adaptation à un plus large éventail d'habitats et de climats. Les nouveaux entomopathogènes peuvent également servir de sources de nouveaux gènes de résistance aux insectes et d'autres traits avantageux pouvant être incorporés dans le génome d'autres micro-organismes ou plantes.
2. Poursuivre le développement de méthodes de production, de formulations et d'application qui amélioreront l'efficacité, l'acceptabilité par les utilisateurs et la rentabilité des MCA pour une variété de cultures et de climats.
3. Se concentrer sur la sélection stratégique des ravageurs cibles et des marchés pour relever le défi du développement de la lutte non chimique contre les ravageurs mondiaux, y compris les vecteurs de maladies. La lutte contre les vecteurs de maladies humaines, animales et végétales est une priorité publique mondiale croissante et la recherche MCA doit répondre à ces objectifs.
4. Poursuivre le développement de plantes transgéniques utilisant les gènes MCA pour d'autres cultures majeures. Développer des connaissances objectives et fondées sur des preuves pour accroître la compréhension du public sur les cultures transgéniques.
5. Adopter des procédures d'enregistrement

rationalisées pour les MCA et harmoniser les systèmes d'enregistrement mondiaux. 6. Mener d'autres études sur l'écologie des insectes pathogènes et leur rôle dans l'environnement, ce qui augmentera leur potentiel d'utilisation efficace et durable dans la lutte antiparasitaire.

à Jean-Louis Schwartz pour la préparation et l'autorisation d'utiliser la figure représentant la structure atomique de la toxine Cry1Aa de *Bacillus thuringiensis*. La préparation du manuscrit a été financée en partie par le Natural Resources Institute de l'Université de Greenwich ; Département de l'Agriculture des États-Unis, Service de recherche agricole ; CIRAD, Université Montpellier 2, Centre d'Études des agents Pathogènes et Biotechnologies pour la Santé (CPBS) ; AgResearch Ltd et le Centre de recherche et d'innovation de Vineland ; et Agriculture et Agroalimentaire Canada.

Contrôle Micobiano de Pragas na América Latina: avanços e desafios. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, Piracicaba, Brésil, pp. 69-110. An, R., . Différences de virulence de *Heterorhabditis bacteriophora* et *Steinernema scarabaei* par rapport à trois espèces de vers blancs : la contribution relative des nématodes et de leurs bactéries symbiotiques. Biol. Contrôle 43, 310-316. Anbesse, S., Sumaya, N.H., Dörfler, A.V., Strauch, O., Ehlers, R.-U., 2013. La sélection sélective pour la tolérance à la dessiccation en culture liquide fournit des lignées consanguines génétiquement stables du nématode entomopathogène *Heterorhabditis bacteriophora*. Appl. Microbiol. Biotechnologie. 97, 731-739. Andermatt Biocontrol, 2014. Portefeuille de produits 2014. <[http://www.export.biocontrol.ch/media/pdf/home/ander\\_matt\\_biocontrol\\_product\\_portfolio.pdf](http://www.export.biocontrol.ch/media/pdf/home/ander_matt_biocontrol_product_portfolio.pdf)> (consulté le 20.01.14).

Anderson, P.L., Hellmich II, R.L., Prasifka, J.R., Lewis, L.C., 2005. Effets sur la condition physique et le comportement des larves de papillon monarque exposées à une combinaison d'anthères de maïs et de pollen exprimant Cry1ab. Environ. Entomol. 34, 944-952. Ansari, MA, Tirry, L., Moens, M., 2004 317-332. Arrizubieta, M., Williams, T., Caballero, P., Simón, O., 2014. Sélection d'un isolat de nucléopolydévirus d'*Helicoverpa armigera* comme base d'un insecticide biologique. Ravageur. Gérer. Sci., sous presse. <http://dx.doi.org/10.1002/ps.3637>. Arthurs, S., Lacey, L.A., Fritts Jr., R., 2005. Optimisation de l'utilisation du granulovirus du carpocapse de la pomme : effets du taux d'application et de la fréquence de pulvérisation sur le contrôle des larves du carpocapse de la pomme dans les vergers de pommiers du nord-ouest du Pacifique. J. Écon. Entomol. 98, 1459-1468. Arthurs, S.P., Lacey, L.A., Behle, R.W., 2006. Évaluation de formulations et d'adjuvants à base de lignine séchés par pulvérisation comme protecteurs contre la lumière ultraviolette pour le granulovirus du carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* (L). J. Invertébr. Pathol. 93, 88-95. Arthurs, S.P., Hilton, R., Knight, A.L., Lacey, L.A., 2007. Évaluation de l'ester de poire kairomone en tant qu'additif de formulation pour le granulovirus du carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae) dans les fruits à pépins. J. Écon. Entomol. 100, 702-709. Arthurs, S., Lacey, L.A., Behle, RW, 2008a. Évaluation des lignines et des films de particules comme protecteurs solaires pour le granulovirus du carpocapse de la pomme,

*Cydia pomonella* L. *Biocontrol Sci. Technologie*. 18, 829-839. Arthurs, SP, Lacey, LA, de la Rosa, F., 2008b. Évaluation d'un granulovirus (PoGV) et de *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* pour lutter contre le ver des tubercules de la pomme de terre dans les tubercules stockés. *J. Econ. Entomol.* 101, 1540-1546. Arthurs, SP, Lacey, LA, Pruneda, JN, Rondon, S., 2008c. Évaluation en semi-terrain d'un granulovirus et de *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki* pour le contrôle tout au long de la saison de la teigne des tubercules de pomme de terre, *Phthorimaea operculella*. *Entomol. Exp. Appl.* 129, 276-285. Asano, S., 2005. Protection ultraviolette d'un produit granulovirus à l'aide d'oxyde de fer.

*Appl. Entomol. Zool.* 40, 359-364. Asser-Kaiser, S., Fritch, E., Undorf-Spahn, K., Kienzle, J., Eberle, KE, Gund, NA, Reineke, A., Zebitz, CP, Heckel, DG, Huber, J., Jehle, J.A., 2007. Émergence rapide de la résistance au baculovirus chez le carpocapse de la pomme en raison d'une transmission dominante liée au sexe. *Sciences* 317, 1916-1918. Asser-Kaiser, S., Radtke, P., El-Salamouny, S., Winstanley, D., Jehle, J.A., 2011 Résistance au baculovirus chez le carpocapse de la pomme (*Cydia pomonella* L.) causée par un blocage précoce de la réplication du virus. *Virologie* 410, 360-367. Athanassiou, C.G., Palyvos, N.E., Kakouli-Duarte, T., 2008. Effet insecticide de *Steinernema Feltiae* (Filipjev) (Nematoda : Steinernematidae) contre *Tribolium*

## Références

Abdel-Razek, A.S., 2010. Field evaluation of bacterial symbionts of entomopathogenic nematodes for suppression of hairy rose beetle, *Tropinota squalida* Scop., (Coleoptera: Scarabaeidae) population on cauliflower in Egypt. *Arch. Phytopathol. Plant Protect.* 43, 18–25.

Abolins, S., Thind, B., Jackson, V., Luke, B., Moore, D., Wall, R., Taylor, M.A., 2007. Control of the sheep scab mite *Psoroptes ovis* in vivo and in vitro using fungal pathogens. *Vet. Parasitol.* 148, 310–317.

Abot, A.R., Moscardi, F., Fuxa, J.R., Sosa-Gómez, D.R., Richter, A.R., 1996. Development of resistance by *Anticarsia gemmatilis* from Brazil and United States to a nuclear polyhedrosis virus under laboratory selection pressure. *Biol. Control* 7, 126–130.

Acevedo, J.P.M., Samuels, R.I., Machado, I.R., Dolinski, C., 2007. Interactions between isolates of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* and the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* JPM4 during infection of the sugar cane borer *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Pyralidae).

*J. Invertebr. Pathol.* 96, 187–192.

- Adams, B.J., Nguyen, K.B., 2002. Taxonomy and systematics. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 1–34.
- Adhikari, B.N., Chin-Yo, L., Xiaodong, B., Ciche, T.A., Grewal, P.S., Dillman, A.R., Chaston, J.M., Shapiro-Ilan, D.I., Bilgrami, A.L., Gaugler, R., Sternberg, P.W., Adams, B.J., 2009. Transcriptional profiling of trait deterioration in the insect pathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora*. *BMC Genom.* 10, 609.
- Adjei, M.B., Smart Jr., G.C., Frank, J.H., Leppla, N.C., 2006. Control of pest mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae) in bahiagrass pastures with the nematode *Steinernema scapterisci* (Rhabditida: Steinernematidae). *Florida Entomol.* 89, 532–535.
- Adler, P.H., McCreddie, J.W., 2009. Black flies (Simuliidae). In: Mullen, G.R., Durden, L.A. (Eds.), *Medical and Veterinary Entomology*, second ed. Academic Press, San Diego, CA, USA, pp. 183–200.
- Adler, P.H., Currie, D.C., Wood, D.M., 2004. *The Black Flies (Simuliidae) of North America*. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA, pp. 941.
- Akello, J.T., Dubois, T., Gold, C.S., Coyne, D., Nakavuma, J., Paparu, P., 2007. *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin as an endophyte in tissue culture banana (*Musa* spp.). *J. Invertebr. Pathol.* 96, 34–42.
- Akhurst, R., Smith, K., 2002. Regulation and safety. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 311–332.
- Al-mazra'awi, M.S., Shipp, J.L., Broadbent, A.B., Kevan, P.G., 2006a. Dissemination of *Beauveria bassiana* by honey bees (Hymenoptera: Apidae) for control of tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae) on canola. *Environ. Entomol.* 35, 1569–1577.
- Al-mazra'awi, M.S., Shipp, J.L., Broadbent, A.B., Kevan, P.G., 2006b. Biological control of *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae) and *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) by *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) vectored *Beauveria bassiana* in greenhouse sweet pepper. *Biol. Control* 37, 89–97.
- Al-Mazra'awi, M.S., Kevan, P.G., Shipp, J.L., 2007. Development of *Beauveria bassiana* dry formulation for vectoring by honey bees *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) to the flowers of crops for pest control. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 733–741.
- Alcázar, J., Cervantes, M., Raman, K.V., 1992. Efectividad de un virus granulosis formulado en polvo para controlar *Phthorimaea* en papa almacenada. *Rev. Peruana Entomol.* 35, 113–116.

Ali, J.G., Campos-Herrera, R., Alborn, H.T., Duncan, L.W., Stelinski, L.L., 2013. Sending mixed messages: a trophic cascade produced by a belowground herbivore- induced cue. *J. Chem. Ecol.* 39, 1140–1147.

Alm, S.R., Villani, M.G., Yeh, T., Shutter, R., 1997. *Bacillus thuringiensis* serovar japonensis strain Buibui for control of Japanese and Oriental Beetle Larvae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 32, 477–484.

Alston, D.G., Rangel, D.E.N., Lacey, L.A., Golez, H.G., Kim, J.J., Roberts, D.W., 2005. Evaluation of novel fungus and nematode isolates for control of *Conotrachelus nenuphar* (Coleoptera: Curculionidae) larvae. *Biol. Control* 35, 163–171.

Alves, S.B., Lopes, R.B. (Eds.), 2008. *Controle Micobiano de Pragas na América Latina: avanços e desafios*. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, Piracicaba, Brasil, pp. 414.

Alves, L.F.A., Batista-Filho, A., Augusto, B.N.T., 2001. Fotoprotección de preparaciones del virus de la poliedrosis nuclear (VPNAg) en condiciones de campo y laboratorio. *Manejo Integr. Plagas* 62, 60–64.

Alves, S.B., Lopes, R.B., Vieira, S.A., Tamai, M.A., 2008. Fongos entomopatogênicos usados no controle de pragas na América Latina. In: Alves, S.B., Lopes, R.B. (Eds.), *confusum du Val* (Coleoptera: Tenebrionidae) and *Ephestia kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) in stored wheat. *J. Stored Prod. Res.* 44, 52–57.

Backman, P.A., Sikora, R.A., 2008. Endophytes: an emerging tool for biological control. *Biol. Control* 46, 1–3.

Bai, C., Shapiro-Ilan, D.I., Gaugler, R., Hopper, K.R., 2005. Stabilization of beneficial traits in *Heterorhabditis bacteriophora* through creation of inbred lines. *Biol. Control* 32, 220–227.

Bai, X., Grewal, P.S., 2007. Identification of two down-regulated genes in entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* infective juveniles upon contact with insect hemolymph. *Mol. Biochem. Parasitol.* 156, 162–166.

Bai, X., Adams, B.J., Ciche, T.A., Clifton, S., Gaugler, R., Hogenhout, S.A., Spieth, J., Sternberg, P.W., Wilson, R.K., Grewal, P.S., 2009. Transcriptomic analysis of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* TTO1. *BMC Genom.* 10, 205.

Bai, X., Adams, B.J., Ciche, T.A., Clifton, S., Gaugler, R., Kim, K.-S., Spieth, J., Steinberg, P.W., Wilson, R.K., Grewal, P.S., 2013. A lover and a fighter: the genome sequence of an

entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora*. PLoS ONE 8 (7) (Art. no. 69618).

Bailey, A., Chandler, D., Grant, W.P., Greaves, J., Prince, G., Tatchell, M., 2010. Biopesticides: Pest Management and Regulation. CABI International, Wallingford, 232pp.

Ballard, J., Ellis, D.J., Payne, C.C., 2000a. Uptake of granulovirus from the surface of apples and leaves by first instar larvae of the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Olethreutidae). *Biocontrol Sci. Technol.* 10, 617–625.

Ballard, J., Ellis, D.J., Payne, C.C., 2000b. The role of formulation additives in increasing the potency of *Cydia pomonella* granulovirus for codling moth larvae, in laboratory and field experiments. *Biocontrol Sci. Technol.* 10, 627–640.

Barbara, K.A., Buss, E.A., 2006. Augmentative applications of *Steinernema scapterisci* (Nematoda: Steinernematidae) for mole cricket (Orthoptera: Gryllotalpidae) control on golf courses. *Florida Entomol.* 89, 257–262.

Bateman, R., 2004. Constraints and enabling technologies for mycopesticide development. *Outlooks Pest Manage.* 15, 64–69.

Bauce, E., Carissey, N., Dupont, A., van Frankenhuyzen, K., 2004. *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* aerial spray prescriptions for balsam fir stand protection against spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Econ. Entomol.* 97, 1624–1634.

Bauer, L.S., 1992. Response of the imported willow leaf beetle to *Bacillus thuringiensis* var. *san diego* on poplar and willow. *J. Invertebr. Pathol.* 59, 330–331.

Baur, M.E., Kaya, H.K., Tabashnik, B.E., Chilcutt, C.E., 1998. Suppression of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) with an entomopathogenic nematode (Rhabditida: Steinernematidae) and *Bacillus thuringiensis* Berliner. *J. Econ. Entomol.* 91, 1089–1095.

Baverstock, J., Roy, H.E., Pell, J.K., 2010. Entomopathogenic fungi and insect behaviour: from unsuspecting hosts to targeted vectors. *Biocontrol* 55, 89–102.

Bedding, R.A., 2008. Controlling the pine-killing woodwasp, *Sirex noctilio*, with nematodes. In: Hajek, A.E., Glare, T.R., O'Callaghan, M. (Eds.), *Use of Microbes for Control and Eradication of Invasive Arthropods*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 213–235.

Beegle, C.C., Yamamoto, T., 1992. History of *Bacillus thuringiensis* Berliner research and development. *Can. Entomol.* 124, 587–616.

- Beegle, C.C., Rose, R.I., Ziniu, Y., 1991. Mass production of *Bacillus thuringiensis* and *B. sphaericus* for microbial control of insect pests. In: Maramorosch, K. (Ed.), *Biotechnology for Biological Control of Pests and Vectors*. CRC Press, Boca Raton, pp. 195–216.
- Behie, S.W., Zelisko, P.M., Bidochka, M.J., 2012. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants. *Science* 22, 1576–1577.
- Behle, R., Birthisel, T., 2014. Formulation of entomopathogens as bioinsecticides. In: Morales-Ramos, J.A., Guadalupe Rojas, M., Shapro-Ilan, D.L. (Eds.), *Mass Production of Beneficial organisms*. Elsevier, Amsterdam, pp. 483–517.
- Behle, R.W., Popham, H.J.R., 2012. Laboratory and field evaluations of efficacy of a fast killing baculovirus isolate from *Spodoptera frugiperda*. *J. Invertebr. Pathol.* 109, 194–200.
- Behle, R.W., Tamez-Guerra, P., McGuire, M.R., 2003. Field activity and storage stability of *Anagrapha falcifera* nucleopolyhedrovirus (AfMNPV) in spray-dried lignin-based formulations. *J. Econ. Entomol.* 96, 1066–1075.
- Belloncik, S., Mori, H., 1998. Cypoviruses. In: Miller, L.K., Ball, A.L. (Eds.), *The Insect Viruses*. Plenum Press, New York, pp. 337–364.
- Bellotti, A.C., Smith, L., Lapointe, S.L., 1999. Recent advances in cassava pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 44, 343–370.
- Belur, P.D., Inman III, F.L., Holmes, L.D., 2013. Determination of specific oxygen uptake rate of *Photobacterium luminescens* during submerged culture in lab scale bioreactor. *Biocontrol Sci. Technol.* 23, 1458–1468.
- Berger, P., Hauxwell, C., Murray, D., 2007. Nucleopolyhedrovirus introduction in Australia. *Virol. Sinica* 22, 173–179.
- Bergoin, M., Tijssen, P., 1998. Biological and molecular properties of densoviruses and their use in protein expression and biological control. In: Miller, L.K., Ball, L.A. (Eds.), *The Insect Viruses*. Plenum, New York, pp. 141–169.
- Bernstein, J.A., Bernstein, I.M., Bucchini, L., Goldman, L.R., Hamilton, R.G., Lehrer, S., Rubin, C., Sampson, H.A., 2003. Clinical and laboratory investigation of allergy to genetically modified foods. *Environ. Health Perspect.* 111, 1114–1121.
- Bidochka, M.J., Kamp, A.M., Lavender, T.M., Dekoning, J., De Croos, J.N.A., 2001. Habitat association in two genetic groups of the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*:

uncovering cryptic species? *Appl. Environ. Microbiol.* 67, 1335–1342.

Bidochka, M.J., Menzies, F.V., Kamp, A.M., 2002. Genetic groups of the insect- pathogenic fungus *Beauveria bassiana* are associated with habitat and thermal growth preferences. *Arch. Microbiol.* 178, 531–537.

Bielza, P., Denholm, I., Sterk, G., Leadbeater, A., Leonard, P., Jørgensen, L.N., 2008. Declaration of Ljubljana – the impact of a declining European pesticide portfolio on resistance management. *Outlooks Pest Manage.* 19 (6), 246–248.

Bilgrami, A.L., Gaugler, R., Shapiro-Ilan, D.I., Adams, B.J., 2006. Source of trait deterioration in entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema carpocapsae* during in vivo culture. *Nematology* 8, 397–409.

Birch, A.N.E., Begg, G.S., Squire, G.R., 2011. How agro-ecological research helps to address food security issues under new IPM and pesticide reduction policies for global crop production systems. *J. Exp. Bot.* 62, 3251–3261.

Bird, A.E., Hesketh, H., Cross, J.V., Copland, M., 2004. The common black ant, *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae), as a vector of the entomopathogen *Lecanicillium longisporum* to rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Homoptera: Aphididae). *Biocontrol Sci. Technol.* 14, 757–767.

Bischoff, J.F., Rehner, S.A., Humber, R.A., 2009. A multilocus phylogeny of the *Metarhizium anisopliae* lineage. *Mycologia* 101, 512–530.

Bixby, A., Alm, S.R., Power, K., Grewal, P., Swier, S., 2007. Susceptibility of four species of turfgrass-infesting scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae) to *Bacillus thuringiensis* serovar japonensis strain Buibui. *J. Econ. Entomol.* 100, 1604–1610.

Bixby-Brosi, A.J., Potter, D.A., 2010. Evaluating a naturally occurring baculovirus for extended biological control of the black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) in golf course habitats. *J. Econ. Entomol.* 103, 1555–1563.

Black, B.C., Brennan, L.A., Dierks, P.M., Gard, I.E., 1997. Commercialisation of baculovirus insecticides. In: Miller, L.K. (Ed.), *The Baculoviruses*. Plenum Press, New York, pp. 341–387.

Blackwell, M., 2010. Fungal evolution and taxonomy. *Biocontrol* 55, 7–16.

Blanford, S., Chan, B.H.K., Jenkins, N., Sim, D., Turner, R.J., Read, A.F., Thomas, M.B., 2005. Fungal pathogen reduces potential for malaria transmission. *Science* 308, 1638–1641.



- Blanford, S., Read, A., Thomas, M.B., 2009. Thermal behavior of *Anopheles stephensi* in response to infection with malaria and fungal entomopathogens. *Malaria J.* 8, 72.
- Blommers, L.H.M., 1994. Integrated pest management in European apple orchards. *Annu. Rev. Entomol.* 39, 213–241.
- Bonning, B.C., Boughton, J.A., Jin, H., Harrison, R.L., 2002. Genetic enhancement of baculovirus insecticides. In: Upadhyay, K. (Ed.), *Advances in Microbial Control of Insect Pests*. Kluwer Academic, Plenum, New York, pp. 109–126.
- Boonserm, P., Davis, P., Ellar, D.J., Li, J., 2005. Crystal structure of the mosquito-larvicidal toxin Cry4Ba and its biological implications. *J. Mol. Biol.* 348, 363–382.
- Boonserm, P., Mo, M., Angsuthanasombat, C., Lescar, J., 2006. Structure of the functional form of the mosquito larvicidal Cry4Aa toxin from *Bacillus thuringiensis* at a 2.8-Å resolution. *J. Bacteriol.* 188, 3391–3401.
- Böszörményi, E., Ersek, T., Fodor, A., Fodor, A.M., Foldes, L.S., Hevesi, M., Hogan, J.S., Katona, Z., Klein, M.G., Kormany, A., Pekar, S., Szentirmai, A., Sztaricskai, F., Taylor, R.A.J., 2009. Isolation and activity of *Xenorhabdus* antimicrobial compounds against the plant pathogens *Erwinia amylovora* and *Phytophthora nicotianae*. *J. Appl. Microbiol.* 107, 746–759.
- Bravo, A., Gómez, I., Conde, J., Muñoz-Garay, C., Sánchez, J., Miranda, R., Zhuang, M., Gill, S.S., Soberón, M., 2004. Oligomerization triggers binding of a *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab pore-forming toxin to aminopeptidase N receptor leading to insertion into membrane microdomains. *Biochim. Biophys. Acta* 1667, 38–46.
- Bravo, A., Gill, S.S., Soberon, M., 2007. Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control. *Toxicon* 49, 423–435.
- Bravo, A., Likitvivanavong, S., Gill, S.S., Soberón, M., 2011. *Bacillus thuringiensis*: a story of a successful bioinsecticide. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 41, 423–431.
- Brinkman, M.A., Gardner, W.A., 2000. Possible antagonistic activity of two entomopathogens infecting workers of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *J. Entomol. Sci.* 35, 205–207.
- Brookes, G., Barfoot, P., 2013. *GM Crops: Global Socio-Economic and Environmental Impacts 1996–2011*. PG Economics Ltd., UK, pp. 191.
- Brown, I.M., Shapiro-Ilan, D.I., Gaugler, R., 2006. Entomopathogenic nematode infectivity

enhancement using physical and chemical stressors. *Biol. Control* 39, 147–153.

Brownbridge, M., 2006. Entomopathogenic fungi: status and considerations for their development and use in integrated pest management. *Recent Res. Develop. Entomol.* 5, 27–58.

Brownbridge, M., Glare, T., 2007. Impact of entomopathogenic fungi on soil-dwelling invertebrates. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 295–312.

Brownbridge, M., Costa, S., Jaronski, S.T., 2001. Effects of in vitro passage of *Beauveria bassiana* on virulence to *Bemisia tabaci*. *J. Invertebr. Pathol.* 77, 280–283.

Brownbridge, M., Nelson, T.L., Hackell, D.L., Eden, T.M., Wilson, D.J., Willoughby, B.E., Glare, T.R., 2006. Field application of biopolymer-coated *Beauveria bassiana* F418 for clover root weevil (*Sitona lepidus*) control in Waikato and Manawatu. *N. Z. Plant Protect.* 59, 304–311.

Brownbridge, M., Townsend, R.J., O'Callaghan, M., Bell, N.L., Mander, C., Jackson, T.A., 2008. Developing opportunities for entomopathogenic microbes and nematodes in crop protection. In: Butcher, M.R., Walker, J.T.S., Zydenbos, S.M. (Eds.), *Future Challenges in Crop Protection: Repositioning New Zealand's Primary Industries for the future*. New Zealand Plant Protection Society Inc., pp. 129–142.

Broza, M., Pereira, R.M., Stimac, J.L., 2001. The nonsusceptibility of soil Collembola to insect pathogens and their potential as scavengers of microbial pesticides. *Pedobiologia* 45, 523–534.

Bruck, D.J., 2005. Ecology of *Metarhizium anisopliae* in soilless potting media and the rhizosphere: implications for pest management. *Biol. Control* 32, 155–163.

Bruck, D.J., 2010. Fungal entomopathogens in the rhizosphere. *Biocontrol* 55, 103–112.

Bruck, D.J., Walton, V.M., 2007. Susceptibility of the filbertworm (*Cydia latiferreana*, Lepidoptera: Tortricidae) and filbert weevil (*Curculio occidentalis*, Coleoptera: Curculionidae) to entomopathogenic nematodes. *J. Invertebr. Pathol.* 96, 93–96.

Bruck, D.J., Shapiro-Ilan, D.I., Lewis, E.E., 2005. Evaluation of application technologies of entomopathogenic nematodes for control of the black vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus*. *J. Econ. Entomol.* 98, 1884–1889.

Brusselman, E., Beck, B., Pollet, S., Temmerman, F., Spanoghe, P., Moens, M., Nuyttens, D.,

2012. Effect of the spray application technique on the deposition of entomopathogenic nematodes in vegetables. *Pest Manage. Sci.* 68, 444–453.
- Bucchini, L., Goldman, L.R., 2002. Starlink corn: a risk analysis. *Environ. Health Perspect.* 110, 5–13.
- Buerger, P., Hauxwell, C., Murray, D., 2007. Nucleopolydrovirus introduction in Australia. *Virologica Sinica* 22, 173–179.
- Buitenhuis, R., Shipp, J.L., 2006. Factors influencing the use of trap plants for the control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse potted chrysanthemum. *Environ. Entomol.* 35, 1411–1416.
- Burdan, J.P., Hails, R.S., Windass, J.D., Suner, M.M., Cory, J.S., 2000. Infectivity, speed of kill and productivity of a baculovirus expressing the itch mite toxin txp-1 in a second and forth instar of *Trichoplusia ni*. *J. Invertebr. Pathol.* 75, 226–236.
- Burges, H.D., 2007. Techniques for testing microbials for control arthropod pests in greenhouses. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 463–479.
- Burges, H.D., Jones, K.A., 1998. Formulation of bacteria, viruses and protozoa to control insects. In: Burges, H.D. (Ed.), *Formulation of Microbial Biopesticides*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 33–127.
- Burnell, A., 2002. Genetics and genetic improvement. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 333–356.
- Bussaman, P., Sermswan, R.W., Grewal, P.S., 2006. Toxicity of the entomopathogenic bacteria *Photorhabdus* and *Xenorhabdus* to the mushroom mite (*Luciaphorus* sp.; Acari: Pygmephoridae). *Biocontrol Sci. Technol.* 16, 245–256.
- Butt, T.M., Goettel, M.S., 2000. Bioassays of entomogenous fungi. In: Navon, A., Ascher, K.R.S. (Eds.), *Bioassays of Entomopathogenic Microbes and Nematodes*. CABI International Press, Wallingford, UK, pp. 141–195.
- Butt, T.M., Carreck, N.L., Ibrahim, L., Williams, I.H., 1998. Honey-bee-mediated infection of pollen beetle (*Meligethes aeneus* Fab.) by the insect-pathogenic fungus, *Metarhizium anisopliae*. *Biocontrol Sci. Technol.* 8, 533–538.

- Cadogan, B.L., Scharbach, R.D., Brown, K.W., Ebling, P.M., Payne, N.J., Krause, R.E., 2004. Experimental aerial application of a new isolate of nucleopolyhedrovirus, CfMNPV against *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Crop Protect.* 23, 1–9.
- Campbell, J.F., Kaya, H.K., 1999. How and why a parasitic nematode jumps. *Nature* 397, 485–486.
- Campbell, J.F., Kaya, H.K., 2002. Variation in entomopathogenic nematode (Steinernematidae and Heterorhabditidae) infective stage jumping behavior. *Nematology* 4, 471–482.
- Campbell, J.F., Koppenhöfer, A.M., Kaya, H.K., Chinnasri, B., 1999. Are there temporarily non-infectious dauer stages in entomopathogenic nematode populations: a test of the phased infectivity hypothesis. *Parasitology* 118, 499–508.
- Campos-Herrera, R., Trigo, D., Gutiérrez, C., 2006. Phoresy of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* by the earthworm, *Eisenia fetida*. *J. Invertebr. Pathol.* 92, 50–54.
- Caprio, M.A., Sumerford, D.V., 2007. Evaluating transgenic plants for suitability in pest and resistance management programs. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 769–789.
- Carneiro, R.M.D.G., Souza, I.S., Belarmino, L.C., 1998. Nematicidal activity of *Bacillus* spp. strains on juveniles of *Meloidogyne javanica*. *Nematol. Brasil.* 22, 12–21.
- Castillejos, V., Trujillo, J., Ortega, L.D., Antonio-Santizo, J., Cisneros, J., Penagos, D.I., Valle, J., Williams, T., 2002. Granular phagostimulant nucleopolyhedrovirus formulations for control of *Spodoptera frugiperda* in maize. *Biol. Control* 24, 300–310.
- Castrillo, L.A., Vandenberg, J.D., Wraight, S.P., 2003. Strain-specific detection of introduced *Beauveria bassiana* in agricultural fields by use of sequence-characterized amplified region markers. *J. Invertebr. Pathol.* 82, 75–83.
- Castrillo, L.A., Griggs, M.H., Vandenberg, J.D., 2008. Quantitative detection of *Beauveria bassiana* GHA (Ascomycota: Hypocreales), a potential microbial control agent of the emerald ash borer, by use of real-time PCR. *Biol. Control* 45, 163–169.
- CDC, 2001. National Center for Environmental Health. Investigation of Human Health Effects Associated with Potential Exposure to Genetically Modified Corn: A Report to the U.S. Food

and Drug Administration from the Centers for Disease Control and Prevention, Atlanta, GA.

Chambers, U., Bruck, D.J., Olsen, J., Walton, V.M., 2010. Control of overwintering filbertworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae with *Steinernema carpocapsae*. *J. Econ. Entomol.* 103, 416–422.

Chandler, D., Davidson, G., 2005. Evaluation of entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* against soil-dwelling stages of cabbage maggot (Diptera: Anthomyiidae) in glasshouse and field experiments and effect of fungicides on fungal activity. *J. Econ. Entomol.* 98, 1856–1862.

Chandler, D., Davidson, G., Pell, J.K., Ball, B.V., Shaw, K., Sunderland, K.D., 2000. Fungal biocontrol of Acari. *Biocontrol Sci. Technol.* 10, 357–384.

Chandler, D., Davidson, G., Jacobson, R.J., 2005. Laboratory and glasshouse evaluation of entomopathogenic fungi against the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), on tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Biocontrol Sci. Technol.* 15, 37–54.

Chandler, D., Davidson, G., Grant, W.P., Greaves, J., Tatchell, G.M., 2008. Microbial biopesticides for integrated crop management: an assessment of environmental and regulatory sustainability. *Trends Food Sci. Technol.* 19, 275–283.

Charles, J.F., Nielsen-LeRoux, C., Delécluse, A., 1996. *Bacillus sphaericus* toxins: molecular biology and mode of action. *Annu. Rev. Entomol.* 41, 451–472.

Charles, J.-F., Silva-Filha, M.H., Nielsen-LeRoux, C., Humphreys, M.J., Berry, C., 1997. Binding of the 51- and 42-kDa individual components from the *Bacillus sphaericus* crystal toxin to mosquito larval midgut membranes from *Culex* and *Anopheles* sp. (Diptera: Culicidae). *FEMS Microbiol. Lett.* 156, 153–159.

Charles, J.-F., Delecluse, A., Nielsen-LeRoux, C. (Eds.), 2000. *Entomopathogenic Bacteria: From Laboratory to Field Application*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 524 pp.

Charmillot, P.J., Pasquier, D., Scalo, A., 1998. Le virus de la granulose du carpocapse *Cydia pomonella*: 2. Efficacité en microparcelles, rémanence et rôle des adjuvants. *Rev. Suisse Viticult. Arboricult. Horticul.* 30, 61–64.

Charnley, A.K., 2003. Fungal pathogens of insects: cuticle degrading enzymes and toxins. *Adv. Bot. Res.* 40, 241–321.

- Charnley, A.K., Collins, S.A., 2007. Entomopathogenic fungi and their role in pest control. In: Kubicek, C.P., Druzhinina, I.S. (Eds.), *Environmental and Microbial Relationships: The Mycota IV*, second ed. Springer-Verlag, Berlin, pp. 159–187.
- Chaston, J.M., Murfin, K.E., Heath-Heckman, E.A., Goodrich-Blair, H., 2013. Previously unrecognized stages of species-specific colonization in the mutualism between *Xenorhabdus* bacteria and *Steinernema* nematodes. *Cell. Microbiol.* 15, 1545–1559.
- Chavarria-Hernandez, N., de la Torre, M., 2001. Population growth kinetics of the nematode, *Steinernema feltiae*, in submerged liquid culture. *Biotechnol. Lett.* 23, 311–315.
- Chavarria-Hernandez, N., Espino-Garcia, J.-J., Sanjuan-Galindo, R., Rodriguez-Hernandez, A.-I., 2006. Monoxenic liquid culture of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* using a culture medium containing whey kinetics and modeling. *J. Biotechnol.* 125, 75–84.
- Chavarria-Hernandez, N., Islas-López, M.-A., Vergara-Maciel, G., Gayosso-Canales, M., Rodriguez-Hernandez, A.-I., 2008. Kinetics of infective juvenile production of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* in submerged monoxenic culture. *Bioprocess Biosyst. Eng.* 31, 419–426.
- Chen, J., Abawi, G.S., Zuckerman, B.M., 2000. Efficacy of *Bacillus thuringiensis*, *Paecilomyces marquandii*, and *Streptomyces costaricanus* with and without organic amendments against *Meloidogyne hapla* infecting lettuce. *J. Nematol.* 32, 70–77.
- Chen, M., Zhao, J.Z., Collins, H.L., Cao, J., Shelton, A.M., 2008. A critical assessment of the effects of Bt transgenic plants on parasitoids. *PLoS ONE* 3, e2284.
- Chen, S., Glazer, I., Gollop, N., Cash, P., Argo, E., Innes, A., Stewart, E., Davidson, I., Wilson, M.J., 2006. Proteomic analysis of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* IS-6 IJs under evaporative and osmotic stresses. *Mol. Biochem. Parasitol.* 145, 195–204.
- Cherry, A.J., Gwynn, R.L., 2007. Perspective on the development of biocontrol in Africa. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 665–676.
- Cherry, A.J., Rabindra, R.J., Parnell, M.A., Geetha, N., Kennedy, J.S., Grzywacz, D., 2000. Field evaluation of *Helicoverpa armigera* nucleopolyhedrovirus formulations for control of the chickpea pod-borer, *H. armigera* (Hubn.), on chickpea (*Cicer arietinum* var. Shoba) in southern India. *Crop Protect.* 19, 51–60.
- Cherry, A.J., Banito, A., Djegui, D., Lomer, C., 2004. Suppression of the stem borer *Sesamia*

calamistis (Lepidoptera: Noctuidae) in maize following seed dressing, topical application and stem injection with African isolates of *Beauveria bassiana*. *Int. J. Pest Manage.* 50, 67–73.

Choudhary, B., Gaur, K., 2010. *Bt Cotton in India: A Country Profile*. ISAAA Series of Biotech Crop Profiles. ISAAA, Ithaca, NY.

Christen, J.J., Campbell, J.F., Lewis, E.E., Shapiro-Ilan, D.I., Ramaswamy, S.B., 2007. Responses of the entomopathogenic nematode *Steinernema riobrave* to its insect hosts *Galleria mellonella* and *Tenebrio molitor*. *Parasitology* 134, 889–898.

Christian, P.D., Murray, D., Powell, R., Hopkinson, J., Gibb, N.N., Hanzlik, T.N., 2005. Effective control of a field population of *Helicoverpa armigera* by using the small RNA virus *Helicoverpa armigera* stunt virus (Tetraviridae: Omegatetravirus). *J. Econ. Entomol.* 98, 1839–1847.

Ciche, T.A., 2007. The biology and genome of *Heterorhabditis bacteriophora*. (February 20, 2007). In: *WormBook* (Ed.), *The C. elegans Research Community*. <http://dx.doi.org/10.1895/wormbook.1.135.1>. <<http://www.WormBook.wormbook.org>>. Ciche, T.A., Sternberg, P.W., 2007. Postembryonic RNAi in *Heterorhabditis bacteriophora*: a nematode insect parasite and host for insect pathogenic symbionts. *BMC Dev. Biol.* 7, 101.

Cisneros, J., Angel-Perez, J., Penagos, D.I., Ruiz, V.J., Goulson, D., Caballero, P., Cave, R.D., Williams, T., 2002. Formulation of a nucleopolyhedrovirus with boric acid for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in maize. *Biol. Control* 23, 87–95.

Clarke, D.J., 2008. *Photorhabdus*: a model for the analysis of pathogenicity and mutualism. *Cell Microbiol.* 10, 2159–2167.

Cliquet, S., Jackson, M.A., 2005. Impact of carbon and nitrogen nutrition on the quality, yield and composition of blastospores of the bioinsecticidal fungus *Paecilomyces fumosoroseus*. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 32, 204–210.

Cloyd, R.A., Zaborski, E.R., 2004. Fungus gnats, *Bradysia* spp. (Diptera: Sciaridae), and other arthropods in commercial bagged soilless growing media and rooted plant plugs. *J. Econ. Entomol.* 97, 503–510.

Coalition for GM Free India, 2012. 10 Years of Bt Cotton: False Hype and Failed Promises Cotton Farmers' Crisis Continues with Crop Failure and Suicides. <[http://www.keineentechnik.de/fileadmin/pics/Informationsdienst/SchulSeiten/fotos/2012\\_Coalition\\_GM\\_free\\_India\\_Bt\\_Cotton\\_Hype\\_False\\_Promises.pdf](http://www.keineentechnik.de/fileadmin/pics/Informationsdienst/SchulSeiten/fotos/2012_Coalition_GM_free_India_Bt_Cotton_Hype_False_Promises.pdf)>.

Copping, L.G., 2009. *Manual of Biocontrol Agents*, fourth ed. British Crop Protection Council,

Alton, UK, p. 1350.

Copping, L.G., Menn, J.J., 2000. Biopesticides: a review of their actions, applications and efficacy. *Pest Manage. Sci.* 56, 651–676.

Cory, J.S., Ericsson, J.D., 2010. Fungal entomopathogens in a tritrophic context. *Biocontrol* 55, 75–88.

Cory, J.S., Evans, H., 2007. Viruses. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 149–174.

Cory, J.S., Hoover, K., 2006. Plant mediated effects in insect-pathogen interactions. *Trends Ecol. Evol.* 21, 278–286.

Cory, J.S., Myers, J.H., 2003. The ecology and evolution of insect baculoviruses. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 239–272.

Cottrell, T.E., Shapiro-Ilan, D.I., 2006. Susceptibility of the peachtree borer, *Synanthedon exitiosa*, to *Steinernema carpocapsae* and *Steinernema riobrave* in laboratory and field trials. *J. Invertebr. Pathol.* 92, 85–88.

Couch, T.L., 2000. Industrial fermentation and formulation of entomopathogenic bacteria. In: Charles, J.-F., Delecluse, A., Nielsen-LeRoux, C. (Eds.), *Entomopathogenic Bacteria: From Laboratory to Field Application*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 297–316.

Couch, T.L., Ignoffo, C.M., 1981. Formulation of insect pathogens. In: Burges, H.D. (Ed.), *Microbial Control of Pests and Plant Diseases 1970–1980*. Academic Press, London, pp. 621–634.

Cowles, C.E., Goodrich-Blair, H., 2008. The *Xenorhabdus nematophila* *niABC* genes confer the ability of *Xenorhabdus* spp. to colonize *Steinernema carpocapsae* nematodes. *J. Bacteriol.* 190, 4121–4128.

CPL Business Consultants, 2010. *The 2010 Worldwide Biopesticides Market Summary*, vol. 1. CPL Scientific, pp. 39.

Crickmore, N., Zeigler, D.R., Feitelson, J., Schnepf, E., Van Rie, J., Lereclus, D., Baum, J., Dean, D.H., 2014. *Bacillus thuringiensis* Toxin Nomenclature. <<http://www>.



lifesci.sussex.ac.uk/Home/Neil\_Crickmore/Bt/>.

Cross, J.V., Solomon, M.G., Chandler, D., Jarrett, P., Richardson, P.N., Winstanley, D., Bathon, H., Huber, J., Keller, B., Langenbruch, G.A., Zimmermann, G., 1999. Biocontrol of pests of apples and pears in Northern and Central Europe: 1. Microbial agents and nematodes. *Biocontrol Sci. Technol.* 9, 125–149.

Cross, J.V., Winstanley, D., Naish, N., Helton, S., Keane, G., van Wezel, R., Gakek, D., 2005. Semiochemical driven auto-dissemination of *Cydia pomonella* and *Adoxophyes orana* baculoviruses. *IOBC Bull.* 28, 319–324.

Cunningham, J.C., 1995. Baculoviruses as microbial pesticides. In: Reuveni, R. (Ed.), *Novel Approaches to Integrated Pest Management*. Lewis, Boca Raton, Florida, pp. 261–292.

Cuthbertson, A.G.S., Walters, K.F.A., 2005. Pathogenicity of the entomopathogenic fungus, *Lecanicillium muscarium*, against the sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci* under laboratory and glasshouse conditions. *Mycopathologia* 160, 315–319.

Cuthbertson, A.G.S., Walters, K.F.A., Northing, P., Luo, W., 2007. Efficacy of the entomopathogenic nematode, *Steinernema feltiae*, against sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) under laboratory and glasshouse conditions. *Bull. Entomol. Res.* 97, 9–14.

Da Silva, O.S., Prado, G.R., Da Silva, J.L.R., Silva, C.E., Da Costa, M., Heermann, R., 2013. Oral toxicity of *Photobacterium luminescens* and *Xenorhabdus nematophila* (Enterobacteriaceae) against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Parasitol. Res.* 112, 2891–2896.

Davidson, E.W., 2012. History of insect pathology. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, second ed. Academic Press, San Diego, pp. 13–28.

Davidson, M.M., Butler, R.C., Winkler, S., Teulon, D.A.J., 2007. Pyridine compounds increase trap capture of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) in a covered crop. *N. Z. Plant Protect.* 60, 56–60.

Davidson, M.M., Perry, N.B., Larsen, L., Green, V.C., Butler, R.C., Teulon, D.A.J., 2008. 4-Pyridyl carbonyl compounds as thrips lures: effectiveness for western flower thrips in Y-tube bioassays. *J. Agric. Food Chem.* 56, 6554–6561.

De Carvalho Barbosa Negrisoni, C.R., Negrisoni, A.S., Garcia, M.S., Dolinski, C., Bernardi, D., 2013. Control of *Grapholita molesta* (Busck, 1916) (Lepidoptera: Tortricidae) with entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae, Steinernematidae) in peach

orchards. *Exp. Parasitol.* 135, 466–470.

de la Torre, M., 2003. Challenges for mass production of nematodes in submerged culture. *Biotechnol. Adv.* 21, 407–416.

de Morães Lessa, M., Medugno, C.C., 2001. Heteroflocculation of sulfate polystyrene latex and *Anticarsia gemmatalis* nucleopolyhedrovirus as a model system for studying sunlight protection. *J. Colloid Interface Sci.* 239, 328–333.

Del Valle, E.E., Dolinski, C., Barreto, E.L.S., Souza, R.M., Samuels, R.I., 2008. Efficacy of *Heterorhabditis baujardi* LP77 (Nematoda: Rhabditida) applied in *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) insect cadavers to *Conotrachelus psidii* (Coleoptera: Curculionidae) larvae. *Biocontrol Sci. Technol.* 18, 33–41.

Del Valle, E.E., Dolinski, C., Barreto, E.L.S., Souza, R.M., 2009. Effect of cadaver coatings on emergence and infectivity of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis baujardi* LPP7 (Rhabditida: Heterorhabditidae) and the removal of cadavers by ants. *Biol. Control* 50, 21–24.

Dempsey, C.M., Griffin, C.T., 2002. Phased activity in *Heterorhabditis megidis* infective juveniles. *Parasitology* 124, 605–613.

Denno, R.F., Gruner, D.S., Kaplan, I., 2008. Potential for entomopathogenic nematodes in biological control: a meta-analytical synthesis and insights from trophic cascade theory. *J. Nematol.* 40, 61–72.

Department of Biotechnology India, 2007. List of Biopesticides and Their Producers. <[http://www.dbtbiopesticides.nic.in/upfiles/st\\_doc/Listofbiopesticidesandcommercialproducers.pdf](http://www.dbtbiopesticides.nic.in/upfiles/st_doc/Listofbiopesticidesandcommercialproducers.pdf)> (accessed 20.01.14).

Despres, L., Lagneau, C., Frutos, R., 2011. Using the bio-insecticide *Bacillus thuringiensis israelensis* in mosquito control. In: Stoytcheva, M. (Ed.), *Pesticides in the Modern World*. <<http://www.intechopen.com/books/mostdownloaded/pesticides-in-the-modern-world-pests-control-and-pesticides-exposure-and-toxicity-assessment>>.

Dillon, A.B., Downes, M.J., Ward, D., Griffin, C.T., 2007. Optimizing application of entomopathogenic nematodes to manage large pine weevil, *Hylobius abietis* L. (Coleoptera: Curculionidae) populations developing in pine stumps, *Pinus sylvestris*. *Biol. Control* 40, 253–263.

Dillman, A.R., Guillermin, M.L., Lee, J., Kim, B., Sternberg, P.W., Hallem, E.A., 2012. Olfaction shapes host-parasite interactions in parasitic nematodes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109

(35), E2324–E2333.

Dimbi, S., Maniania, N.K., Lux, S.A., Ekesi, S., Mueke, J.K., 2003. Pathogenicity of *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sorokin and *Beauveria bassiana* (Balsamo)

Vuillemin, to three adult fruit fly species: *Ceratitis capitata* (Weidemann), *C. rosai* var. *fasciventris* Karsch and *C. cosyra* (Walker) (Diptera: Tephritidae).

*Mycopathologia* 156, 375–382.

Dively, G.P., Rose, R., Sears, M.K., Hellmich, R.L., Stanley-Horn, D.E., Calvin, D.D., Russo, J.M., Anderson, P.L., 2004. Effects on monarch butterfly larvae (Lepidoptera: Danaidae) after continuous exposure to Cry1Ab-expressing corn during anthesis. *Environ. Entomol.* 33, 1116–1125.

Dolci, P., Guglielmo, F., Secchi, F., Ozino, O., 2006. Persistence and efficacy of *Beauveria brongniartii* strains applied as biocontrol agents against *Melolontha melolontha* in the Valley of Aosta (northwest Italy). *J. Appl. Microbiol.* 100, 1063–1072.

Dolinski, C., Del Valle, E., Stuart, R.J., 2006. Virulence of entomopathogenic nematodes to larvae of the guava weevil, *Conotrachelus psidii* (Coleoptera: Curculionidae), in laboratory and greenhouse experiments. *Biol. Control* 38, 422–427.

Douches, D.S., Li, W., Zarka, K., Coombs, J., Pett, W., Grafius, E., El-Nasr, T., 2002. Development of Bt-cryV insect resistant potato lines Spunta-G2 and Spunta-G3. *HortScience* 37, 1103–1107.

Douches, D.S., Coombs, J., Lacey, L.A., Felcher, K., Pett, W., 2011. Evaluations of transgenic potatoes for resistance to potato tuberworm in the laboratory and field. *Am. J. Potato Res.* 88, 91–95.

Dowd, P.F., Vega, F.E., 2003. Autodissemination of *Beauveria bassiana* by sap beetles (Coleoptera: Nitidulidae) to overwintering sites. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 65–75.

Dowds, B.C.A., Peters, A., 2002. Virulence mechanisms. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 79–98.

Down, R.E., Cuthbertson, A.G.S., Mathers, J.J., Walters, K.F.A., 2009. Dissemination of the entomopathogenic fungi, *Lecanicillium longisporum* and *L. muscarium*, by the predatory bug, *Orius laevigatus*, to provide concurrent control of *Myzus persicae*, *Frankliniella occidentalis* and *Bemisia tabaci*. *Biol. Control* 50, 172–178.

Dransfield, R.D., Brightwell, R., Kyorku, C., Williams, B., 1990. Control of tsetse fly (Diptera: Glossinidae) populations using traps at Nguruman, south-west Kenya. *Bull. Entomol. Res.* 80, 265–276.

Driver, F., Milner, R.J., Trueman, J.W.H., 2000. A taxonomic revision of *Metarhizium* based on phylogenetic analysis of rDNA sequence data. *Mycol. Res.* 104, 134– 150.

Dromph, K.M., 2003. Collembolans as vectors of entomopathogenic fungi. *Pedobiologia* 47, 245–256.

Duchaud, E., Rusniok, C., Frangeul, L., Buchrieser, C., Givaudan, A., Taourit, S., Bocs, S., Boursaux-Eude, C., Chandler, M., Charles, J.F., Dassa, E., Derose, R., Derzelle, S., Freyssinet, G., Gaudriault, S., Medigue, C., Lanois, A., Powell, K., Siguier, P., Vincent, R., Wingate, V., Zouine, M., Glaser, P., Boemare, N., Danchin, A., Kunst, F., 2003. The genome sequence of the entomopathogenic bacterium *Photorhabdus luminescens*. *Nat. Biotechnol.* 21, 1307–1313.

Duncan, L.W., Dunn, D.C., Bague, G., Nguyen, K., 2003a. Competition between entomopathogenic and free-living bacterivorous nematodes in larvae of the weevil *Diaprepes abbreviatus*. *J. Nematol.* 35, 187–193.

Duncan, L.W., Graham, J.H., Dunn, D.C., Zellers, J., McCoy, C.W., Nguyen, K., 2003b. Incidence of endemic entomopathogenic nematodes following application of *Steinernema riobrave* for control of *Diaprepes abbreviatus*. *J. Nematol.* 35, 178– 186.

Duncan, L.W., Graham, J.H., Dunn, D.C., Zellers, J., Bright, D., Dunn, D.C., El-Borai, F.E., Porazinska, D.L., 2007. Food web responses to augmenting the entomopathogenic nematodes in bare and animal manure-mulched soil. *J. Nematol.* 39, 176–189.

Duncan, L.W., Stuart, R.J., El-Borai, F.E., Campos-Herrera, R., Pathak, E., Giurcanu, M., Graham, J.H., 2013. Modifying orchard planting sites conserves entomopathogenic nematodes, reduces weevil herbivory and increases citrus tree growth, survival and fruit yield. *Biol. Control* 64, 26–36.

Easom, C.A., Joyce, S.A., Clarke, D.J., 2010. Identification of genes involved in the mutualistic colonization of the nematode *Heterorhabditis bacteriophora* by the bacterium *Photorhabdus luminescens*. *BMC Microbiol.* 10, 45.

Eberle, K.E., Jehle, J.A., 2006. Field resistance of codling moth against *Cydia pomonella* granulovirus (CpGV) is autosomal and incompletely dominant inherited. *J. Invertebr. Pathol.* 93, 201–206.

Eberle, K.E., Asser-Kaiser, S., Sayed, S.M., Nguyen, H.T., Jehle, J.A., 2008. Overcoming the resistance of codling moth against conventional *Cydia pomonella* granulovirus (CpGV-M) by a new isolate CpGV-I12. *J. Invertebr. Pathol.* 93, 293–298.

Eberle, K.E., Sayed, S., Rezapanah, M., Shojai-Estabragh, S., Jehle, J.A., 2009. Diversity and evolution of the *Cydia pomonella* granulovirus. *J. Gen. Virol.* 90, 662–671.

Eberle, K.E., Wennmann, J.T., Kleespies, R.G., Jehle, J.A., 2012. Basic techniques in insect virology. In: Lacey, L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 16–75.

Edwards, M.G., Poppy, G.M., 2009. Environmental impacts of genetically modified crops. In: Ferry, N., Gatehouse, A. (Eds.), *Environmental Impact of Genetically Modified Crops*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 23–41.

Efron, D., Nestel, D., Glazer, I., 2001. Spatial analysis of entomopathogenic nematodes and insect hosts in a citrus grove in a semi-arid region in Israel. *Environ. Entomol.* 30, 254–261.

Ehlers, R.-U., 2005. Forum on safety and regulation. In: Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI, Wallingford, UK, pp. 107–114.

Ehlers, R.-U., 2007. REBECA Regulation of Biological Control Agents Final Activity Report SSPE-CT-2005 022709. <<http://www.rebeca-net.de/?p=320>> (accessed 25.04.10).

Ehlers R. (Ed.), 2011. *Regulation of Biological Control Agents*. Springer, Dordrecht. 416pp.

Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I., 2005. Mass production. In: Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 65–78.

Ehlers, R.-U., Oestergaard, J., Hollmer, S., Wingen, M., Strauch, O., 2005. Genetic selection for heat tolerance and low temperature activity of the entomopathogenic nematode-bacterium complex *Heterorhabditis bacteriophora*-*Photorhabdus luminescens*. *Biocontrol* 50, 699–716.

Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), 2007. *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India.

Ekesi, S., Dimbi, S., Maniania, N.K., 2007. The role of entomopathogenic fungi in the integrated management of fruit flies (Diptera: Tephritidae) with emphasis on species occurring in Africa. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 239–274.

- El-Borai, F.E., Bright, D.B., Graham, J.H., Stuart, R.J., Cubero, J., Duncan, L.W., 2009. Differential susceptibility of entomopathogenic nematodes to nematophagous fungi from Florida citrus orchards. *Nematology* 11, 231–241.
- Elliot, S.L., Sabelis, M.W., Janssen, A., van der Geest, L.P.S., Beerling, E.A.M., Fransen, J., 2000. Can plants use entomopathogens as bodyguards? *Ecol. Lett.* 3, 228–235.
- Ellis, J.D., Spiewok, S., Delaplane, K.S., Buchholz, S., Neumann, P., Tedders, W.L., 2010. Susceptibility of *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae) larvae and pupae to entomopathogenic nematodes. *J. Econ. Entomol.* 103, 1126–1134.
- Engler, K.M., Gold, R.E., 2004. Effects of multiple generations of *Metarhizium anisopliae* on subterranean termites feeding and mortality. *Sociobiology* 44, 211–240.
- Enkerli, J., Widmer, F., 2010. Molecular ecology of fungal entomopathogens: molecular genetic tools and their applications in population and fate studies. *Biocontrol* 55, 17–37.
- Enkerli, J., Widmer, F., Gessler, C., Keller, S., 2001. Strain-specific microsatellite markers in the entomopathogenic fungus *Beauveria brongniartii*. *Mycol. Res.* 105, 1079–1087.
- Enkerli, J., Widmer, F., Keller, S., 2004. Long-term field persistence of *Beauveria brongniartii* strains applied as biocontrol agents against European cockchafer larvae in Switzerland. *Biol. Control* 29, 115–123.
- Enkerli, J., Kölliker, R., Keller, S., Widmer, R., 2005. Isolation and characterization of microsatellite markers from the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Mol. Ecol. Notes* 5, 384–386.
- Enkerli, J., Schwarzenbach, K., Widmer, F., 2008. Assessing potential effects of the *Beauveria brongniartii* biological control agent on fungal community structures in soil microcosms. In: Abstracts, 41st Annual Meeting of the Society for Invertebrate Pathology, August 3–8, 2008, Warwick University, UK, pp. 81.
- Ennis, D.E., Dillon, A.B., Griffin, C.T., 2010. Simulated roots and host feeding enhance infection of subterranean insects by the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae*. *J. Invertebr. Pathol.* 103, 140–143.
- Entz, S.C., Johnson, D.L., Kawchuk, L.M., 2005. Development of a PCR-based diagnostic assay for specific detection of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* var. *acidum*. *Mycol. Res.* 109, 1302–1312.

- European Commission, 2009. EU Action on Pesticides Factsheet. Directorate- General for Health and Consumers, European Commission, ISBN 978-92-79- 11599-8.  
<[http://ec.europa.eu/food/plant/plant\\_protection\\_products/eu\\_policy/docs/factsheet\\_pesticides\\_en.pdf](http://ec.europa.eu/food/plant/plant_protection_products/eu_policy/docs/factsheet_pesticides_en.pdf)> (accessed 12.07.14).
- Fallon, D.J., Kaya, H.K., Gaugler, R., Sipes, B.S., 2002. Effects of entomopathogenic nematodes on *Meloidogyne javanica* on tomatoes and soybeans. *J. Nematol.* 34, 239–245.
- Fallon, D.J., Kaya, H.K., Gaugler, R., Sipes, B.S., 2004. Effect of *Steinernema feltiae*-*Xenorhabdus bovienii* insect pathogen complex on *Meloidogyne javanica*. *Nematology* 6, 671–680.
- Faria, M.R., Wraight, S.P., 2007. Mycoinsecticides and mycoacaricides: a comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. *Biol. Control* 43, 237–256.
- Farrar Jr., R.R., Shapiro, M., Javaid, I., 2003. Photostabilized titanium dioxide and a fluorescent brightener as adjuvants for a nucleopolyhedrovirus. *Biocontrol* 48, 543–560.
- Farrar Jr., R.R., Shapiro, M., Shepard, B.M., 2005. Enhanced activity of the nucleopolyhedrovirus of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on Bt- transgenic and nontransgenic sweet corn with a fluorescent brightener and a feeding stimulant. *Environ. Entomol.* 34, 825–832.
- Farrar, R.R., Shapiro, M., Shepard, M., 2007. Relative activity of baculoviruses of the diamondback moth *Plutella xylostella* (L) (Lepidoptera: Plutellidae). *Biocontrol* 52, 657–667.
- Farrar, R.R., Shepard, B.M., Shapiro, M., Hassell, R.L., Schaffer, M.L., Smith, C.M., 2009. Supplemental control of lepidopterous pests on Bt transgenic sweet corn with biologically based spray treatments. *J. Insect Sci.* 9, 8, <[insectscience.org/9.08](http://insectscience.org/9.08)>.
- Federici, B.A., 2005. Insecticidal bacteria: an overwhelming success for invertebrate pathology. *J. Invertebr. Pathol.* 89, 30–38.
- Federici, B.A., Park, H.-W., Bideshi, D.K., Wirth, M.C., Johnson, J.J., Sakano, Y., Tang, M., 2007. Developing recombinant bacteria for control of mosquito larvae. *Bull. Am. Mosquito Control Assoc.* 7, 164–175.
- Fenton, A., Rands, S.A., 2004. Optimal parasite infection strategies: a state- dependant approach. *Int. J. Parasitol.* 34, 813–821.
- French-Constant, R.H., Dowling, A., Waterfield, N.R., 2007. Insecticidal toxins from *Photorhabdus* bacteria and their potential use in agriculture.

Toxicon 49, 436– 451.

Fife, J.P., Derksen, R.C., Ozkan, H.E., Grewal, P.S., 2003. Effects of pressure differentials on the viability and infectivity of entomopathogenic nematodes. *Biol. Control* 27, 65–72.

Fife, J.P., Derksen, R.C., Ozkan, H.E., Grewal, P.S., Chalmers, J.J., Krause, C.R., 2004. Evaluation of a contraction flow field on hydrodynamic damage to entomopathogenic nematodes – a biological pest control agent. *Biotechnol. Bioeng.* 86, 96–107.

Fife, J.P., Ozkan, H.E., Derksen, R.C., Grewal, P.S., 2006. Using computational fluid dynamics to predict damage of a biological pesticide during passage through a hydraulic nozzle. *Biosyst. Eng.* 94, 387–396.

Food Standards Agency, 2013. Biannual Public Attitudes Tracker November 2013. Social Science Research Unit, Food Standards Agency, London, pp. 62.  
<<http://food.gov.uk/science/research/ssres/publictrackingsurvey/>> (accessed 12.07.14).

Foster, W.A., Walker, E.D., 2009. Mosquitoes (Culicidae). In: Mullen, G.R., Durden, L.A. (Eds.), *Medical and Veterinary Entomology*, second ed. Academic Press, San Diego, CA, USA, pp. 201–253.

Fransen, J.J., 1990. Natural enemies of whiteflies: fungi. In: Gerling, D. (Ed.), *Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept Andover, UK, pp. 187–210.

Franzmann, B.A., Hardy, A.T., Murray, D.A.H., Henzell, R.G., 2008. Host plant resistance and biopesticides: ingredients for successful integrated pest management (IPM) in Australian Sorghum production. *Aust. J. Exp. Agric.* 48, 1594–1600.

Freimoser, F.M., Hu, G., St. Leger, R.J., 2005. Variation in gene expression patterns as the insect pathogen *Metarhizium anisopliae* adapts to different host cuticles or nutrient deprivation in vitro. *Microbiology* 151, 361–371.

Fritsch, E.K., Undorf-Spahn, J., Kienzle, C.P., Zebitz, W., Huber, J., 2005. Apfelwickler granulovirus: erste hinweise auf unterschiede in der empfindlichkeit lokaler apfelwickler populationen. *Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd* 57, 29–34.

Frutos, R., Rang, C., Royer, M., 1999. Managing insect resistance to plants producing *Bacillus thuringiensis* toxins. *Crit. Rev. Biotechnol.* 19, 227–276.

Fujimoto, A., Lewis, E.E., Cobanoglu, G., Kaya, H.K., 2007. Dispersal, infectivity and sex ratio of early- or late-emerging infective juveniles of the entomopathogenic nematode *Steinernema*



carpocapsae. *J. Nematol.* 39, 333–337.

Furlong, M.J., Wright, D.J., Dodsall, L.M., 2013. Diamondback moth ecology and management: problems, progress and prospects. *Annu. Rev. Entomol.* 58, 517– 541.

Fushing, H.L., Zhu, L., Shapiro-Ilan, D.I., Campbell, J.F., Lewis, E.E., 2009. State-space based mass event-history model I: many decision-making agents with one target. *Ann. Appl. Stat.* 2, 1503–1522.

Fuxa, J.R., 2004. Ecology of nucleopolyhedroviruses. *Agric. Ecosyst. Environ.* 103, 27–43.

Fuxa, J.R., Aaappath, R., Goyer, R.A., 1998. Pathogens and Microbial Control of North American Forest Insect Pests. USDA Forest Service FHTET-97-27.

Galitsky, N., Cody, V., Wojtczak, A., Ghosh, D., Luft, J.R., Pangborn, W., English, L., 2001. Structure of the insecticidal bacterial d-endotoxin CryBb1 of *Bacillus thuringiensis*. *Acta Crystallogr. A* D57, 1101–1109.

Gan-Mor, S., Matthews, G.A., 2003. Recent developments in sprayers for application of biopesticides – an overview. *Biosyst. Eng.* 84, 119–125.

Gassmann, A.L., Stock, S.P., Sisterson, M.S., Carrière, Y., Tabashnik, B.E., 2008. Synergism between entomopathogenic nematodes and *Bacillus thuringiensis* crops: integrating biological control and resistance management. *J. Appl. Ecol.* 45, 957–966.

Gaugler, R., 1987. Entomogenous nematodes and their prospects for genetic improvement. In: Maramorosch, K. (Ed.), *Biotechnology in Invertebrate Pathology and Cell Culture*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 457–484.

Gaugler, R. (Ed.), 2002. *Entomopathogenic Nematology*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 388 pp.

Gaugler, R., Han, R., 2002. Production technology. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 289–310.

Gaugler, R., Brown, I., Shapiro-Ilan, D.I., Atwa, A., 2002. Automated technology for in vivo mass production of entomopathogenic nematodes. *Biol. Control* 24, 199– 206.

Gelernter, W.D., 2002. The discovery, development and death of *Bacillus thuringiensis* as a microbial control product for the Colorado potato beetle. In: *Proceedings of VIII International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*, Foz de Iguaçu, Brazil, August

18–23, 2002, Society for Invertebrate Pathology, published in Documentos Embrapa Soja 184, pp. 262–264.

Gelernter, W.D., Trumble, J.T., 1999. Factors in the success and failure of microbial insecticides in vegetable crops. *Integr. Pest Manage. Rev.* 4, 301–306.

Genissel, A., Leple, J.C., Millet, N., Augustin, S., Jouanin, L., Pilate, G., 2003. High tolerance against *Chrysomela tremulae* of transgenic Poplar plants expressing a synthetic cry3Aa gene from *Bacillus thuringiensis* ssp. *tenebrionis*. *Mol. Breeding* 11, 103–110.

Georgis, R., 2002. The Biosys experiment: an insider's perspective. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 357–372.

Georgis, R., Koppenhöfer, A.M., Lacey, L.A., Bélair, G., Duncan, L.W., Grewal, P.S., Samish, M., Tan, L., Torr, P., van Tol, R.W.H.M., 2006. Successes and failures in the use of parasitic nematodes for pest control. *Biol. Control* 38, 103–123.

Gil, G.H., Choo, H.Y., Gaugler, R., 2002. Enhancement of entomopathogenic nematode production in in-vitro liquid culture of *Heterorhabditis bacteriophora* by fed-batch culture with glucose supplementation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 58, 751–755.

Girard, F., Vachon, V., Prefontaine, G., Marceau, L., Schwartz, J.L., Masson, L., Laprade, R., 2009. Helix alpha 4 of the *Bacillus thuringiensis* Cry1Aa toxin plays a critical role in the postbinding steps of pore formation. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 359–365.

Glare, T.R., O'Callaghan, M., 2000. *Bacillus thuringiensis: Biology, Ecology and Safety*. J. Wiley and Sons Ltd., Chichester, UK, 350 pp.

Glare, T.R., Caradus, J., Gelernter, W., Jackson, T., Keyhani, N., Kohl, J., Marrone, P., Morin, L., Stewart, A., 2012. Have biopesticides come of age? *Trends Biotechnol.* 30, 250–258.

Glare, T.R., Goettel, M.S., Eilenberg, J., 2010. Addendum: entomopathogenic fungi and their role in regulation of insect populations, 2004–2009. In: Gilbert, L.I., Gill, D.S. (Eds.), *Insect Control: Biological and Synthetic Agents*. Academic Press, San Diego, pp. 432–438.

Goettel, M.S., Eilenberg, J., Glare, T.R., 2005. Entomopathogenic fungi and their role in regulation of insect populations. In: Gilbert, L.I., Iatrou, K., Gill, S. (Eds.), *Comprehensive Molecular Insect Science*, vol. 6. Elsevier, pp. 361–406.

Goettel, M.S., Eilenberg, J., Glare, T.R., 2010. Entomopathogenic fungi and their role in regulation of insect populations. In: Gilbert, L.I., Gill, D.S. (Eds.), *Insect Control: Biological and*

Synthetic Agents. Academic Press, San Diego, pp. 387– 431.

Goettel, M.S., Hajek, A.E., Siegel, J.P., Evans, H.C., 2001. Safety of fungal biocontrol agents. In: Butt, T., Jackson, C., Magan, N. (Eds.), *Fungi as Biocontrol Agents – Progress, Problems and Potential*. CABI Press, Wallingford, UK, pp. 347–375.

Goettel, M.S., Koike, M., Kim, J.J., Aiuchi, D., Shinya, R., Brodeur, J., 2008. Potential of *Lecanicillium* spp. for management of insects, nematodes and plant diseases. *J. Invertebr. Pathol.* 98, 256–261.

Gómez-Bonilla, Y., López-Ferber, M., Caballero, P., Léry, X., Muñoz, D., 2011. Characterization of a Costa Rican granulovirus strain highly pathogenic against its indigenous hosts, *Phthorimaea operculella* and *Tecia solanivora*. *Entomol. Exp. Appl.* 140, 238–246.

Goodrich-Blair, H., 2007. They've got a ticket to ride: *Xenorhabdus nematophila*- *Steinernema carpocapsae* symbiosis. *Curr. Opin. Microbiol.* 10, 225–230.

Graham, R.I., Grzywacz, D., Mushobozi, W., Wilson, K., 2010. *Wolbachia* in a major African crop pest increases susceptibility to viral disease rather than protects. *Ecol. Lett.* 15, 993–1000.

Granados, R.R., Li, G., Blissard, G.W., 2007. Insect cell culture and biotechnology. *Viol. Sinica* 22, 83–93.

Grewal, P.S., Power, K.T., Grewal, S.K., Suggars, A., Haupricht, S., 2004. Enhanced consistency of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) with new strains of entomopathogenic nematodes. *Biol. Control* 30, 73–82.

Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), 2005a. *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI, Wallingford, UK, 505 pp.

Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I., 2005b. Critical issues and research needs for expanding the use of nematodes in biocontrol. In: Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Nematodes as Biological Control Agents*. CABI, Wallingford, UK, pp. 479–489.

Griffitts, J.S., Aroian, R.V., 2005. Many roads to resistance: how invertebrates adapt to Bt toxins. *BioEssays* 27, 614–624.

Grochulski, P., Masson, L., Borisova, S., Puzstai-Carey, M., Schwartz, J.L., Brousseau, R., Cygler, M., 1995. *Bacillus thuringiensis* CryIA(a) insecticidal toxin: crystal structure and channel formation. *J. Mol. Biol.* 254, 447–464.

Gross, M., 2013. EU ban puts spotlight on complex effects of neonicotinoids. *Curr. Biol.* 23, R462–R464.

Gruere, G.P., Mehta-Bhatt, P., Sengupta, D., 2008. Bt Cotton and Farmer Suicides: Reviewing the Evidence. International Food Policy Research Institute, Discussion Paper 00808, IFPRI, Rome.

Grzywacz, D., Cherry, A.C., Gwynn, R., 2009. Biological pesticides for Africa: why has so little of the research undertaken to date led to new products to help Africa's poor? *Pest. Outlook* 20, 77–81.

Grzywacz, D., Parnell, D., Kibata, G., Odour, G., Ogutu, O.O., Miano, D., Winstanley, D., 2004. The development of endemic baculoviruses of *Plutella xylostella* (Diamondback moth, DBM) for control of DBM in East Africa. In: Endersby, N., Ridland, P.M. (Eds.), *The Management of Diamondback Moth and Other Crucifer Pests. Proceedings of the 4th International Workshop, 26–29 November 2001, Melbourne, Victoria, Australia*, pp. 197–206.

Grzywacz, D., Richards, A., Rabindra, R.J., Saxena, H., Rupela, O.P., 2005. Efficacy of biopesticides and natural plant products for *Heliothis/Helicoverpa* control. In: Sharma, H.C. (Ed.), *Heliothis/Helicoverpa Management – Emerging Trends and Strategies for Future Research*. Oxford and IBH Pub. Co. Pvt. Ltd., New Delhi, India, pp. 371–389.

Grzywacz, D., Mushobozi, W.L., Parnell, M., Jolliffe, F., Wilson, K., 2008. The evaluation of *Spodoptera exempta* nucleopolyhedrovirus (SpexNPV) for the field control of African armyworm (*Spodoptera exempta*) in Tanzania. *Crop Protect.* 27, 17–24.

Grzywacz, D., Moore, D., Rabindra, R.J., 2014a. Mass production of entomopathogens in less industrialized countries. In: Morales-Ramos, Juan A., Guadalupe Rojas, M., Shapiro-Ilan, David I. (Eds.), *Mass Production of Beneficial Organisms*. Elsevier, Amsterdam, pp. 519–553.

Grzywacz, D., Stevenson, P.C., Mushobozi, W.M., Belmain, S., Wilson, K., 2014b. The use of indigenous ecological resources for pest control in Africa. *Food Secur.*, in press. <http://dx.doi.org/10.1007/s12571-013-0313-5>.

Gwynn, R. (Ed.), 2014. *The Manual of Biocontrol Agents*, British Crop Protection Council. Alton, Hampshire, UK, p. 278.

Hajek, A.E., 1997. Ecology of terrestrial fungal entomopathogens. *Adv. Microb. Ecol.* 15, 193–249.

Hajek, A.E., 2007. Introduction of a fungus into North America for control of gypsy moth. In:

Vincent, C., Goettel, M.S., Lazarovits, G. (Eds.), *Biological Control: A Global Perspective*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 53–62.

Hajek, A.E., 2009. Invasive arthropods and approaches to their microbial control. In: Hajek, A.E., Glare, T.R., O'Callaghan, M. (Eds.), *Use of Arthropods for Control and Eradication of Invasive Arthropods*. Springer BV, Netherlands, pp. 3–18.

Hajek, A.E., St. Leger, R., 1994. Interactions between fungal pathogens and insect hosts. *Annu. Rev. Entomol.* 39, 293–322.

Hajek, A.E., Delalibera Jr., L., 2010. Fungal pathogens as classical biological control agents against arthropods. *Biocontrol* 55, 147–158.

Hajek, A.E., Goettel, M.S., 2007. Guidelines for evaluating effects of entomopathogens on non-target organisms. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 815–833.

Hajek, A.E., Delalibera Jr., I., McManis, L., 2007. Introduction of exotic pathogens and documentation of their establishment and impact. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 299–325.

Hajek, A.E., Glare, T.R., O'Callaghan, M. (Eds.), 2009. *Use of Microbes for Control and Eradication of Invasive Arthropods*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 366 pp.

Hajek, A.E., Papierok, B., Eilenberg, J., 2012. Methods for study of the entomophthorales. In: Lacey, L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 285–316.

Han, R., Ehlers, R.-U., 2001. Effect of *Photorhabdus luminescens* phase variants on the in vivo and in vitro development and reproduction of the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema carpocapsae*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 35, 239–247.

Hao, Y.-J., Montiel, R., Nascimento, G., Toubarro, D., Simões, N., 2008. Identification, characterization of functional candidate genes for host-parasite interactions in entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* by suppressive subtractive hybridization. *Parasitol. Res.* 103, 671–683.

Hao, Y.-J., Montiel, R., Lucena, M.A., Costa, M., Simões, N., 2012. Genetic diversity and comparative analysis of gene expression between *Heterorhabditis bacteriophora* Az29 and Az36 isolates: uncovering candidate genes involved in insect pathogenicity. *Exp. Parasitol.* 130, 116–125.

Harrison, R., Hoover, K., 2012. Baculoviruses and other occluded insect viruses. In: Vega, F., Kaya, H. (Eds.), *Insect Pathology*. Elsevier, Amsterdam, pp. 73–131.

Hartmann, M., Frey, B., Kölliker, R., Widmer, F., 2005. Semi-automated genetic analyses of soil microbial communities: comparison of T-RFLP and RISA based on descriptive and discriminative statistical approaches. *J. Microbiol. Methods* 61, 349–360.

Hauxwell, C., Reeson, A., 2008. Improved formulations of baculovirus insecticides against *Helicoverpa armigera* in Australian broad acre crops. In: *Proceedings XXIII International Congress of Entomology*, 6–12 July, 2008, Durban, South Africa, pp. 1104.

Hauxwell, C., Tichon, M., Buerger, P., Anderson, S., 2010. Australia. In: Kabaluk, J.T., Svircev, A.M., Goettel, M.S., Woo, S.G. (Eds.), *The Use and Regulation of Microbial Pesticides in Representative Jurisdictions Worldwide*. IOBC Global, pp. 80–88.

Head, G.P., Greenplate, J., 2012. The design and implementation of insect resistance management programs for Bt crops. *GM Crops Food* 3, 144–153.

Heckel, D.G., Gahan, L.J., Baxter, S.W., Zhao, J.Z., Shelton, A.M., Gould, F., Tabashnik, B.E., 2007. The diversity of Bt resistance genes in species of Lepidoptera. *J. Invertebr. Pathol.* 95, 92–197.

Hellmich, R.L., Siegfried, B.D., Sears, M.K., Stanley-Horn, D.E., Daniels, M.J., Mattila, H.R., Spencer, T., Bidne, K.G., Lewis, L.C., 2001. Monarch larvae sensitivity to *Bacillus thuringiensis* –purified proteins and pollen. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 11925–11930.

Herniou, E.A., Arif, B.M., Becnel, J.J., Blissard, G.W., Bonning, B., Harrison, R., Jehle, J.A., Theilmann, D.A., Vlak, J.M., 2012. Family Baculoviridae. In: King, A.M.Q., Adams, M.J., Carstens, E.B., Lefkowitz, E.J. (Eds.), *Virus Taxonomy, Classification and Nomenclature of Viruses*, Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Elsevier Academic Press, Amsterdam, pp. 163–173.

Hibbett, D.S., Binder, M., Bischoff, J.F., Blackwell, M., et al., 2007. A higher level phylogenetic classification of the fungi. *Mycol. Res.* 111, 509–547.

Hillocks, R., 2012. Farming with fewer pesticides; EU Pesticides review and resulting

challenges for UK Agriculture. *Crop Protect.* 31, 85–93.

Hiltpold, I., Hibbard, B.E., French, B.W., Turlings, T.C.J., 2012. Capsules containing entomopathogenic nematodes as a Trojan horse approach to control the western corn rootworm. *Plant Soil* 358, 11–25.

Hirao, A., Ehlers, R.-U., 2010. Influence of inoculum density on population dynamics and dauer juvenile yields in liquid culture of biocontrol nematodes *Steinernema carpocapsae* and *S. feltiae* (Nematoda: Rhabditida). *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 85, 507–515.

Hirao, A., Ehlers, R.-U., Strauch, O., 2010. Life cycle and population development of the entomopathogenic nematodes *Steinernema carpocapsae* and *S. feltiae* (Nematoda, Rhabditida) in monoxenic liquid culture. *Nematology* 12, 201–210.

Hodson, A.K., Siegel, J.P., Lewis, E.E., 2012. Ecological influence of the entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*, on pistachio orchard soil arthropods. *Pedobiologia* 55, 51–58.

Hokkanen, H.M.T., Hajek, A.E. (Eds.), 2003. *Environmental Impacts of Microbial Insecticides: Need and Methods for Risk Assessment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 269 pp.

Hoover, K., Stout, M.J., Alaniz, S.A., Hammock, B.D., Duffey, S.S., 1998. Influence of induced plant defences in cotton and tomato on the efficacy of baculoviruses on noctuid larvae. *J. Chem. Ecol.* 24, 253–271.

Hoover, K., Washburn, J.O., Volkman, L.E., 2000. Midgut-based resistance of *Heliothis virescens* to baculovirus infection mediated by phytochemicals in cotton. *J. Insect Physiol.* 6, 999–1007.

Hoy, M.A., 2008a. Augmentative biological control. In: Capinera, J.L. (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*, second ed. Springer Dordrecht, The Netherlands, pp. 327–334.

Hoy, M.A., 2008b. Classical biological control. In: Capinera, J.L. (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*, second ed. Springer Dordrecht, The Netherlands, pp. 905–923.

Hoy, C.W., Grewal, P.S., Lawrence, J., Jagdale, G., Acosta, N., 2008. Canonical correspondence analysis demonstrates unique soil conditions for entomopathogenic nematode species compared with other free-living nematode species. *Biol. Control* 46, 371–379.

Hu, G., St. Leger, R., 2002. Field studies using a recombinant mycoinsecticide (*Metarhizium*

anisopliae) reveal that it is rhizosphere competent. *Appl. Environ. Microbiol.* 68, 6383–6387.

Huanga, J., Hu, R., Pray, C., Qiao, F., Rozell, S., 2003. Biotechnology as an alternative to chemical pesticides: a case study of Bt cotton in China. *Agric. Econ.* 29, 55–67.

Huger, A.M., 2005. The *Oryctes* virus: its detection, identification, and implementation in biological control of the coconut palm rhinoceros beetle, *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Invertebr. Pathol.* 89, 78–84.

Hummel, R.L., Walgenbach, J.F., Barbercheck, M.E., Kennedy, G.G., Hoyt, G.D., Arellano, C., 2002. Effects of production practices on soil-borne entomopathogens in western North Carolina vegetable systems. *Environ. Entomol.* 31, 84–91.

Hunter-Fujita, F.R., Entwistle, P.F., Evans, H.F., Crook, N.E. (Eds.), 1998. *Insect Viruses and Pest Management*. Wiley and Sons, New York, 632 pp.

Hussa, E.A., Goodrich-Blair, H., 2013. It takes a village: ecological and fitness impacts of multipartite mutualism. *Annu. Rev. Microbiol.* 67, 161–178.

Hyde, K.D., Soyong, K., 2008. The fungal endophyte dilemma. *Fungal Divers.* 33, 163–173.

Inceoglu, A.B., Kamita, S., Hammock, B.D., 2006. Genetically modified baculoviruses: historical overview and future outlook. In: Bonning, B.C. (Ed.), *Advances in Virus Research: Insect Viruses: Biotechnological Applications*, vol. 68. Academic Press, San Diego, pp. 109–126.

Ignoffo, C.M., 1992. Environmental factors affecting persistence of entomopathogens. *Florida Entomol.* 75, 516–525.

Ignoffo, C.M., 1999. The first viral pesticide: past present and future. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 22, 407–417.

Ilan, T., Kim-Shapiro, D.B., Bock, C.H., Shapiro-Ilan, D.I., 2013. The impact of magnetic fields, electric fields and current on the directional movement of *Steinernema carpocapsae*. *Int. J. Parasitol.* 43, 781–784.

Inglis, G.D., Johnson, D.L., Goettel, M.S., 1997. Use of pathogen combinations to overcome the constraints of temperature on entomopathogenic Hyphomycetes against grasshoppers. *Biol. Control* 8, 143–152.

Inglis, G.D., Goettel, M.S., Butt, T.M., Strasser, H., 2001. Use of hyphomycetous fungi for managing insect pests. In: Butt, T., Jackson, C., Magan, N. (Eds.), *Fungi as Biocontrol Agents*



– Progress, Problems and Potential. CABI Press; CAB International, Wallingford, UK; UK, pp. 23–69.

Inglis, G.D., Duke, G.M., Goettel, M.S., Kabaluk, J.T., 2008. Genetic diversity of *Metarhizium anisopliae* var. *anisopliae* in southwestern British Columbia. *J. Invertebr. Pathol.* 98, 101–113.

Inglis, G.D., Enkerli, J., Goettel, M.S., 2012. Laboratory techniques used for entomopathogenic fungi: hypocreales. In: Lacey, L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 189–253.

Inyang, E., Butt, T.M., Ibrahim, L., Clarke, S.J., Pye, B.J., Beckett, A., Archer, S., 1998. The effect of plant growth and topography on the acquisition of conidia of the insect pathogen *Metarhizium anisopliae* by larvae of *Phaedon cochleariae*. *Mycol. Res.* 102, 1365.

Isaacson, P.J., Webster, J.M., 2002. Antimicrobial activity of *Xenorhabdus* sp. RIO (Enterobacteriaceae) symbiont of the entomopathogenic nematode, *Steinernema riobrave* (Rhabditida: Steinernematidae). *J. Invertebr. Pathol.* 79, 146–153.

Islas-López, M.-A., Sanjuan-Galindo, R., Rodriguez-Hernandez, A.-I., Chavarria-Hernandez, N., 2005. Monoxenic production of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* using culture media containing agave juice (aguamiel) from Mexican maguey-pulquero (*Agave* spp.) effects of the contents of nitrogen, carbohydrates and fat on infective juvenile production. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 68, 91–97.

Jaber, L.R., Salem, N.M., 2014. Endophytic colonization of squash by the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales) for managing Zucchini yellow mosaic virus in cucurbits. *Biocontrol Sci. Technol.* 24, 1096–1109.

Jabbour, R., Barbercheck, M.E., 2008. Soil and habitat complexity effects on movement of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* in maize. *Biol. Control* 47, 235–243.

Jackson, M.A., Cliquet, S., Iten, L.B., 2003. Media and fermentation processes for the rapid production of high concentrations of stable blastospores of the bioinsecticidal fungus *Paecilomyces fumosoroseus*. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 23–33.

Jackson, M.A., Erhan, S., Poprawski, T.J., 2006. Influence of formulation additives on the desiccation tolerance and storage stability of blastospores of the entomopathogenic fungus *Paecilomyces fumosoroseus* (Deuteromycotina: Hyphomycetes). *Biocontrol Sci. Technol.* 16, 61–75.

Jackson, M.A., Dunlap, C.A., Jaronski, S.T., 2010. Ecological considerations in producing and

formulating fungal entomopathogens for use in insect biocontrol. *Biocontrol* 55, 129–145.

Jackson, T.A., 1999. Factors in the success and failure of microbial control agents for soil-dwelling pests. *Integr. Pest Manage. Rev.*, 281–285

Jackson, T.A., 2003. Environmental safety of inundative application of a naturally occurring biocontrol agent, *Serratia entomophila*. In: Hokkanen, H.M.T., Hajek, A.E. (Eds.), *Environmental Impacts of Microbial Insecticides: Need and Methods for Risk Assessment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 169–176.

Jackson, T.A., 2007. A novel bacterium for control of grass grub. In: Vincent, C., Goettel, M.S., Lazarovits, G. (Eds.), *Biological Control: A Global Perspective*. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 160–168.

Jackson, T.A., 2009. The Use of *Oryctes* Virus for Control of Rhinoceros Beetle in the Pacific Islands. *Use of Microbes for Control and Eradication of Invasive Arthropods Progress in Biological Control*, vol. 6. Springer, New York, pp. 133–140.

Jackson, T.A., Klein, M., 2006. Scarabs as pests: a continuing problem. In: Jameson, M.L., Ratcliffe, B.C. (Eds.), *Scarabaeoidea in the 21st Century: A Festschrift Honoring Henry F. Howde*. Coleopterists Society Monograph Number 5, pp. 102–119.

Jackson, T.A., Pearson, J.F., O'Callaghan, M., Mahanty, H.K., Wilcocks, M.J., 1992. Pathogen to product – development of *Serratia entomophila* (Enterobacteriaceae) as a commercial biological agent for the New Zealand grass grub (*Costelytra zealandica*). In: Jackson, T.A., Glare, T.R. (Eds.), *Use of Pathogens in Scarab Pest Management*. Intercept Press, Andover, pp. 191–198.

Jackson, T.A., Boucias, D.G., Thaler, J.O., 2001. Pathobiology of amber disease caused by *Serratia* spp., in the New Zealand grass grub, *Costelytra zealandica*. *J. Invertebr. Pathol.* 78, 232–243.

Jackson, T.A., Crawford, A.M., Glare, T.R., 2005. *Oryctes* virus-time for a new look at a useful biocontrol agent. *J. Invertebr. Pathol.* 89, 91–94.

Jagdale, G.B., Grewal, P.S., 2008. Influence of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* infected host cadaver or their extracts on the foliar nematode *Aphelenchoides fragariae* on *Hosta* in the greenhouse and laboratory. *Biol. Control* 44, 13–23.

Jagdale, G.B., Somasekhar, N., Grewal, P.S., Klein, M.G., 2002. Suppression of plant-parasitic nematodes by application of live and dead infective juveniles of an entomopathogenic

- nematode, *Steinernema carpocapsae*, on boxwood (*Buxus* spp.). *Biol. Control* 24, 42–49.
- Jagdale, G.B., Casey, M.L., Grewal, P.S., Lindquist, R.K., 2004. Application rate and timing, potting medium, and host plant effects on efficacy of *Steinernema feltiae* against the fungus gnat, *Bradysia coprophila*, in floriculture. *Biol. Control* 29, 296–305.
- Jagdale, G.B., Casey, M.L., Canas, L., Grewal, P.S., 2007. Effect of entomopathogenic nematode species, split application and potting medium on the control of the fungus gnat, *Bradysia difformis* (Diptera: Sciaridae), in the greenhouse at alternating cold and warm temperatures. *Biol. Control* 43, 23–30.
- Jagdale, G.B., Kamoun, S., Grewal, P.S., 2009. Entomopathogenic nematodes induce components of systemic resistance in plants: biochemical and molecular evidence. *Biol. Control* 51, 102–109.
- James, C., 2013. Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2013. ISAAA Brief No. 44, Ithaca, NY.
- James, R.R., 2009. Microbial control for invasive arthropod pests of honey bees. In: Hajek, A.E., Glare, T.R., O'Callaghan, M. (Eds.), *Use of Arthropods for Control and Eradication of Invasive Arthropods*. Springer BV, Netherlands, pp. 271–290.
- Jaramillo, J., Borgemeister, C., Ebbsa, L., Gaigl, A., Tobón, R., Zimmermann, G., 2005. Effect of combined applications of *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sorokin (Deuteromycotina: Hyphomycetes) strain CIAT 224 and different dosages of imidacloprid on the subterranean burrower bug *Cyrtomenus bergi* Froeschner (Hemiptera: Cydnidae). *Biol. Control* 34, 12–20.
- Jaronski, S.T., 2007. Soil ecology of the entomopathogenic Ascomycetes: a critical examination of what we (think) we know. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 91–143.
- Jaronski, S.T., 2010. Ecological factors in the inundative use of fungal entomopathogens. *Biocontrol* 55, 159–185.
- Jaronski, S.T., Jackson, M.A., 2008. Efficacy of *Metarhizium anisopliae* microsclerotial granules. *Biocontrol Sci. Technol.* 18, 849–863.
- Jaronski, S.T., Jackson, M.A., 2012. Mass production of entomopathogenic Hypocreales. In: Lacey, L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 257–286.

Jehle, J.A., Blissard, G.W., Bonning, B.C., Cory, J.S., Herniou, E.A., Rohrmann, G.R., Theilmann, D.A., Theim, S.M., Vlak, J.M., 2006. On the classification and nomenclature of baculoviruses: a proposal for revision. *Arch. Virol.* 151, 1257–1266.

Jenkins, D.A., Shapiro-Ilan, D.I., Goenaga, R., 2008. Efficacy of entomopathogenic nematodes versus *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) larvae in a high clay content Oxisol soil: greenhouse trials with potted Litchi chinensis. *Florida Entomol.* 91, 75–78.

Jenkins, N.E., Gryzwacz, D., 2000. Quality control of fungal and viral biocontrol agents: assurance of product performance. *Biocontrol Sci. Technol.* 10, 753–777.

Ji, D., Yi, Y., Kang, G.-H., Choi, Y.-H., Kim, P., Baek, N.-I., Kim, Y., 2004. Identification of an antibacterial compound, benzylideneacetone, from *Xenorhabdus nematophila* against major plant-pathogenic bacteria. *FEMS Microbiol. Lett.* 239, 241–248.

Johnigk, S.-A., Ecke, F., Poehling, M., Ehlers, R.-U., 2004. Liquid culture mass production of biocontrol nematodes, *Heterorhabditis bacteriophora* (Nematoda: Rhabditida): improved timing of dauer juvenile inoculation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 64, 651–658.

Johnson, V.W., Pearson, J.F., Jackson, T.A., 2001. Formulation of *Serratia entomophila* for biological control of grass grub. *N. Z. Plant Protect.* 54, 125–127.

Jones, K.A., Irving, N.S., Moawad, G., Grzywacz, D., Hamid, A., Farghaly, A., 1994. Field trials with NPV to control *Spodoptera littoralis* on cotton in Egypt. *Crop Protect.* 13, 337–340.

Jung, S., Kim, Y., 2006. Synergistic effect of *Xenorhabdus nematophila* K1 and *Bacillus thuringiensis* subsp. *aizawai* against *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae).

*Biol. Control* 39, 201–209.

Jurat-Fuentes, J.L., Adang, M.J., 2006. Cry toxin mode of action in susceptible and resistant *Heliothis virescens* larvae. *J. Invertebr. Pathol.* 92, 166–171.

Jurat-Fuentes, J.L., Jackson, T.A., 2012. Bacterial entomopathogens. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, second ed. Academic Press, San Diego, pp. 265–349.

Kabaluk, J.T., Ericsson, J.D., 2007. *Metarhizium anisopliae* seed treatment increases yield of field corn when applied for wireworm control. *Agron. J.* 99, 1377–1381.

Kabaluk, T., Gazdik, K., 2005. *Directory of Microbial Pesticides for Agricultural Crops in OECD Countries*. <<http://www.organicagcentre.ca/Docs/MicrobialDirectory-English-V237-05->

Revision1.pdf>.

Kabaluk, T., Svircev, A., Goettel, M., Woo, S.G. (Eds.), 2010. Use and Regulation of Microbial Pesticides in Representative Jurisdictions Worldwide. IOBC Global, 108 pp.

Kambrekar, D.N., Kulkarni, D.A., Giraddi, R.S., 2007. An assessment of quality of HaNPV produced by private laboratories. Karnataka J. Agric. Sci. 20, 417–419.

Kang, S.W., Lee, S.H., Yoon, C.S., Kim, S.W., 2005. Conidia production by *Beauveria bassiana* (for the biocontrol of diamondback moth) during solid-state fermentation in a packed-bed bioreactor. Biotechnol. Lett. 27, 135–139.

Kaplan, F., Alborn, H.T., von Reuss, S.H., Ajredini, R., Ali, J.G., Akyazi, F., Stelinski, L.L., Edison, A.S., Schroeder, F.C., Teal, P.E., 2012. Interspecific nematode signals regulate dispersal behavior. PLoS ONE 7 (6) (Art. no. e38735).

Kapongo, J.-P., Shipp, J.L., Kevan, P.G., Broadbent, A.B., 2008a. Optimal concentration of *Beauveria bassiana* vectored by bumble bees in relation to pest and bee mortality in greenhouse tomato and sweet pepper. Biocontrol 53, 797–812.

Kapongo, J.-P., Shipp, J.L., Kevan, P.G., Sutton, J.S., 2008b. Co-vectoring of *Beauveria bassiana* and *Clonostachys rosea* by bumble bees (*Bombus impatiens*) for control of insect pests and suppression of grey mould in greenhouse tomato and sweet pepper. Biol. Control 46, 508–514.

Kariuki, C.W., McIntosh, A.H., 1999. Infectivity studies of a new baculovirus isolate for control of diamondback moth (Plutellidae: Lepidoptera). J. Econ. Entomol. 92, 1093–1098.

Kaya, H.K., Gaugler, R., 1993. Entomopathogenic nematodes. Annu. Rev. Entomol. 38, 181–206.

Kaya, H.K., Lacey, L.A., 2007. Introduction to microbial control. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 3–7.

Kaya, H.K., Aguilera, M.M., Alumai, A., Choo, H.Y., de la Torre, M., Foder, A., Ganguly, S., Hazir, S., Lakatos, T., Pye, A., Wilson, M., Yamanaka, S., Yang, H., Ehlers, R.-U., 2006. Status of entomopathogenic nematodes and their symbiotic bacteria from selected countries or regions of the world. Biol. Control 38, 134–155.

Keller, S., 2000. Use of *Beauveria brongniartii* in Switzerland and its acceptance by farmers. IOBC/WPRS Bull. 23, 67–71.

Keller, S., David-Henriet, A.-I., Schweizer, C., 2000. Insect pathogenic soil fungi from *Melolontha melolontha* control sites in the canton Thurgau. IOBC/WPRS Bull. 23, 73–78.

Keller, S., Kessler, P., Schweizer, C., 2003. Distribution of insect pathogenic soil fungi in Switzerland with special reference to *Beauveria brongniartii* and *Metarhizium anisopliae*. Biocontrol 48, 307–319.

Kennedy, G.G., 2008. Integration of insect-resistant genetically modified crops within IPM programs. In: Romeis, J., Shelton, A.M., Kennedy, G.G. (Eds.), Integration of Insect – Resistant, Genetically Modified Crops within IPM Programs. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 1–26.

Kepler, R.M., Bruck, D.J., 2006. Examination of the interaction between the black vine weevil (Coleoptera: Curculionidae) and an entomopathogenic fungus reveals a new tritrophic interaction. Environ. Entomol. 35, 1021–11029.

Kerwin, J.L., Petersen, E.E., 1997. Fungi: oomycetes and chytridiomycetes. In: Lacey, L.A. (Ed.), Manual of Techniques in Insect Pathology. Academic Press, San Diego, pp. 251–268.

Kevan, P.G., Kapongo, J.-P., Al-mazra'awi, M.S., Shipp, J.L., 2008. Honey bees, bumble bees, and biocontrol: new alliances between old friends. In: James, R.R., Pitts- Singer, T.L. (Eds.), Bee Pollination in Agricultural Eco-systems. Oxford University Press, pp. 65–79.

Khan, M.Q., Abbasi, M.W., Zaki, M.J., Khan, S.A., 2010. Evaluation of *Bacillus thuringiensis* isolates against root-knot nematodes following seed application in okra and mungbean. Pak. J. Bot. 42, 2903–2910.

Khan, S., Guo, L., Maimaiti, Y., Mijit, M., Qiu, D., 2012. Entomopathogenic fungi as microbial biocontrol agents. Mol. Plant Breed. 3, 63–79.

Kiewnick, S., 2001. Advanced fermentation and formulation technologies for fungal antagonists. In: Sikora, R.A. (Ed.), Tri-trophic Interactions in the Rhizosphere and Root Health. IOBC/WPRS Bulletin 24, pp. 77–79.

Kiewnick, S., Sikora, R.A., 2006. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* strain 251. Biol. Control 39, 179– 187.

Kikankie, C.K., Brooke, B.D., Knols, B.G.J., Koekemoer, L.L., Farenhorst, M., Hunt, R.H., Thomas,

- M.B., Coetzee, M., 2010. The infectivity of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* to insecticide-resistant and susceptible *Anopheles arabiensis* mosquitoes at two different temperatures. *Malaria J.* 9, 71–80.
- Kim, J.J., Goettel, M.S., Gillespie, D.R., 2009. Evaluation of *Lecanicillium longisporum*, *Vertalec* Ò against the cotton aphid, *Aphis gossypii*, and cucumber powdery mildew, *Sphaerotheca fuliginea* in a greenhouse environment. *Crop Protect.* 29, 540–544.
- Klein, M.G., 1990. Efficacy against soil-inhabiting insect pests. In: Gaugler, R., Kaya, H.K. (Eds.), *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 195–214.
- Klein, M.G., 1992. Use of *Bacillus popilliae* in Japanese beetle control. In: Jackson, T.A., Glare, T.R. (Eds.), *Use of Pathogens in Scarab Pest Management*. Intercept Limited, Hampshire, UK, pp. 179–189.
- Klein, M.G., Grewal, P.S., Jackson, T.A., Koppenhöfer, A.M., 2007. Lawn turf and grassland pests. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 655–675.
- Klingen, I., Haukeland, S., 2006. The soil as a reservoir for natural enemies of pest insects and mites with emphasis on fungi and nematodes. In: Eilenberg, J., Hokkanen, H.M.T. (Eds.), *An Ecological and Societal Approach to Biological Control*. Springer, The Netherlands, pp. 145–211.
- Klingen, I., Eilenberg, J., Meadow, R., 2002a. Effects of farming system, field margins and bait insect on the occurrence of insect pathogenic fungi in soils. *Agric. Ecosyst. Environ.* 91, 191–198.
- Klingen, I., Hajek, A., Meadow, R., Renwick, J.A.A.A., 2002b. Effect of brassicaceous plants on the survival and infectivity of insect pathogenic fungi. *Biocontrol* 47, 411–425.
- Knight, A.L., Witzgall, P., 2013. Combining mutualistic yeast and pathogenic virus—a novel method for codling moth control. *J. Chem. Ecol.* 39, 1019–1026.
- Knowles, B.H., Ellar, D.J., 1987. Colloid-osmotic lysis is a general feature of the mechanism of action of *Bacillus thuringiensis*-endotoxins with different insect specificity. *Biochim. Biophys. Acta* 924, 507–518.
- Koike, M., Shinya, R., Aiuchi, D., Mori, M., Ogino, R., Shinomiya, H., Tani, M., Goettel, M., 2011.

Future biological control for soybean cyst nematode. In: El-Shemy, H.A. (Ed.), *Soybean Physiology and Biochemistry*. Intech, Croatia, pp. 193–208.

Kolodny-Hirsch, D.M., Sitchawat, T., Jansiri, T., Chenrchaivachirakul, A., Ketunuti, U., 1997. Field evaluation of a commercial formulation of the *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) nuclear polyhedrosis virus for control of Beet Armyworm on vegetable crops in Thailand. *Biocontrol Sci. Technol.* 7, 475–488.

Koppenhöfer, A.M., Fuzy, E.M., 2002. Comparison of neonicotinoid insecticides as synergists for entomopathogenic nematodes. *Biol. Control* 24, 90–97.

Koppenhöfer, A.M., Fuzy, E.M., 2003. Ecological characterization of *Steinernema scarabaei*, a scarab-adapted entomopathogenic nematode from New Jersey. *J. Invertebr. Pathol.* 83, 139–148.

Koppenhöfer, A.M., Fuzy, E.M., 2007. Soil moisture effects and persistence of the entomopathogenic nematodes *Steinernema scarabaei*, *S. glaseri*, *Heterorhabditis zealandica*, and *H. bacteriophora*. *Appl. Soil Ecol.* 35, 128–139.

Koppenhöfer, A.M., Fuzy, E.M., 2008. Effect of the anthranilic diamide insecticide, chlorantraniliprole, on *Heterorhabditis bacteriophora* (Rhabditida: Heterorhabditidae) efficacy against white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae).

*Biol. Control* 45, 93–102.

Koppenhöfer, A.M., Choo, H.Y., Kaya, H.K., Lee, D.W., Gelernter, W.D., 1999. Increased field and greenhouse efficacy against scarab grubs with a combination of an entomopathogenic nematode and *Bacillus thuringiensis*. *Biol. Control* 14, 37–44.

Koppenhöfer, A.M., Grewal, P.S., Fuzy, E.M., 2006. Virulence of the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis bacteriophora*, *H. zealandica*, and *Steinernema scarabaei* against five white grub species (Coleoptera: Scarabaeidae) of economic importance in turfgrass in North America. *Biol. Control* 38, 397–404.

Koppenhöfer, A.M., Grewal, P.S., Fuzy, E.M., 2007. Differences in penetration routes and establishment rates of four entomopathogenic nematode species into four white grub species. *J. Invertebr. Pathol.* 94, 184–195.

Koppenhöfer, A.M., Grewal, P.S., Fuzy, E.M., 2009. Long-term effects and persistence of *Steinernema scarabaei* applied for suppression of *Anomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biol. Control* 48, 63–72.



Koppenhöfer, A.M., Jackson, T.A., Klein, M.G., 2012. Bacteria for use against soil-inhabiting insects. In: Lacey, L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 129–149.

Koppenhöfer, A.M., Kaya, H.K., 1997. Additive and synergistic interactions between entomopathogenic nematodes and *Bacillus thuringiensis* for scarab grub control. *Biol. Control* 8, 131–137.

Kouassi, M., Coderre, D., Todorova, S.I., 2003. Effect of plant type on the persistence of *Beauveria bassiana*. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 415–427.

Kreutz, J., Zimmermann, G., Vaupel, O., 2004. Horizontal transmission of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* among the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Col., Scolytidae), in the laboratory and under field conditions. *Biocontrol Sci. Technol.* 14, 837–848.

Kreig, A., Huger, A.M., Langenbruch, G.A., Schnetter, W., 1983. *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*: ein neuer, gegenüber Larven von Coleopteren wirksamer Pathotyp. *Z. Angew. Entomol.* 96, 500–508.

Krishna, C., 2005. Solid-state fermentation systems – an overview. *Crit. Rev. Biotechnol.* 25, 1–30.

Krishna, V.V., Qaim, M., 2012. Bt cotton and sustainability of pesticide reductions in India. *Agric. Syst.* 107, 47–55.

Kroschel, J., Lacey, L.A. (Eds.), 2008. *Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth, Phthorimaea operculella (Zeller) – A Potato Pest of Global Importance*. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany, 147 pp.

Kumar, S., Chandra, A., Pandey, K.C., 2008. *Bacillus thuringiensis* (Bt) transgenic crop: an environment friendly insect-pest management strategy. *J. Environ. Biol.* 29, 641–653.

Kunkel, B.A., Shapiro-Ilan, D.I., Campbell, J.F., Lewis, E.E., 2006. Effect of *Steinernema glaseri*-infected host exudates on movement of conspecific infective juveniles. *J. Invertebr. Pathol.* 93, 42–49.

Kunimi, Y., 2007. Current status and prospects on microbial control in Japan. *J. Invertebr. Pathol.* 95, 181–186.

Labbé, R.M., Gillespie, D.R., Cloutier, C., Brodeur, J., 2009. Compatibility of an

entomopathogenic fungus with a predator and a parasitoid in the biological control of greenhouse whitefly. *Biocontrol Sci. Technol.* 19, 429–446.

Lacey, L.A., 2007. *Bacillus thuringiensis* serovariety *israelensis* and *Bacillus sphaericus* for mosquito control. *Bull. Am. Mosquito Control Assoc.* 7, 133–163.

Lacey, L.A., Arthurs, S.P., 2005. New method for testing solar sensitivity of commercial formulations of the granulovirus of codling moth (*Cydia pomonella*, Tortricidae: Lepidoptera). *J. Invertebr. Pathol.* 90, 85–90.

Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), 2007. *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 868 pp.

Lacey, L.A., Kroschel, J., 2009. Microbial control of the potato tuber moth (Lepidoptera: Gelechiidae). *Fruit Veget. Cereal Sci. Biotechnol.* 3, 46–54.

Lacey, L.A., Merritt, R.W., 2003. The safety of bacterial microbial agents used for black fly and mosquito control in aquatic environments. In: Hokkanen, H.M.T., Hajek, A.E. (Eds.), *Environmental Impacts of Microbial Insecticides: Need and Methods for Risk Assessment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 151–168.

Lacey, L.A., Shapiro-Ilan, D.I., 2008. Microbial control of insect pests in temperate orchard systems: potential for incorporation into IPM. *Annu. Rev. Entomol.* 53, 121–144.

Lacey, L.A., Siegel, J.P., 2000. Safety and ecotoxicology of entomopathogenic bacteria. In: Charles, J.-F., Delecluse, A., Nielsen-LeRoux, C. (Eds.), *Entomopathogenic Bacteria: From Laboratory to Field Application*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 253–273.

Lacey, L.A., Amaral, J.J., Klein, M.G., Simões, N.J., Martins, A., Mendes, C., 1994. Microbial control of *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) on Terceira. In: *International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*, Society for Invertebrate Pathology, August 28–September 2, 1994, Montpellier, France, pp. 409–415.

Lacey, L.A., Fransen, J.J., Carruthers, R., 1996. Global distribution of naturally occurring fungi of *Bemisia*, their biologies and use as biological control agents. In: Gerling, D., Mayer, R. (Eds.), *Bemisia 1995: Taxonomy, Biology, Damage, and Management*. Intercept, Andover, UK, pp. 401–433.

Lacey, L.A., Frutos, R., Kaya, H.K., Vail, P., 2001. Insect pathogens as biological control agents:

do they have a future? *Biol. Control* 21, 230–248.

Lacey, L.A., Arthurs, S.P., Knight, A., Becker, K., Headrick, H., 2004. Efficacy of codling moth granulovirus: effect of adjuvants on persistence of activity and comparison with other larvicides in a Pacific Northwest apple orchard. *J. Entomol. Sci.* 39, 500–513.

Lacey, L.A., Neven, L.G., Headrick, H.L., Fritts Jr., R., 2005. Factors affecting entomopathogenic nematodes (Steinernematidae) for control of overwintering codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in fruit bins. *J. Econ. Entomol.* 98, 1863–1869.

Lacey, L.A., Arthurs, S.P., Granatstein, D., Headrick, H., Fritts Jr., R., 2006a. Use of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae) in conjunction with mulches for control of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Entomol. Sci.* 41, 107– 119.

Lacey, L.A., Arthurs, S.P., Unruh, T.R., Headrick, H., Fritts Jr., R., 2006b. Entomopathogenic nematodes for control of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in apple and pear orchards: effect of nematode species and seasonal temperatures, adjuvants, application equipment and post-application irrigation. *Biol. Control* 37, 214–223.

Lacey, L.A., Arthurs, S.P., Knight, A., Huber, J., 2007. Microbial control of lepidopteran pests of apple orchards. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, pp. 527–546.

Lacey, L.A., Headrick, H.L., Arthurs, S.P., 2008a. The effect of temperature on the long-term storage of codling moth granulovirus formulations. *J. Econ. Entomol.* 101, 288–294.

Lacey, L.A., Thomson, D., Vincent, C., Arthurs, S.P., 2008b. Codling moth granulovirus: a comprehensive review. *Biocontrol Sci. Technol.* 18, 639–663.

Lacey, L.A., Headrick, H.L., Horton, D.R., Schriber, A., 2010a. Effect of granulovirus on the mortality and dispersal of potato tuber worm (Lepidoptera: Gelechiidae) in refrigerated storage warehouse conditions. *Biocontrol Sci. Technol.* 20, 437– 447.

Lacey, L.A., Shapiro-Ilan, D.I., Glenn, G.M., 2010b. The effect of post-application anti-desiccant agents and formulated host-cadavers on entomopathogenic nematode efficacy for control of diapausing codling moth larvae (Lepidoptera: Tortricidae). *Biocontrol Sci. Technol.* 20, 909–921.

Lacey, L.A., Liu, T.-X., Buchman, J.L., Munyaneza, J.E., Goolsby, J.A., Horton, D.R., 2011. Entomopathogenic fungi (Hypocreales) for control of potato psyllid, *Bactericera cockerelli*

(Šulc) (Hemiptera: Triozidae) in an area endemic for zebra chip disease of potato. *Biol. Control* 36, 271–278.

Langenbruch, G.A., Krieg, A., Huger, A.M., Schnetter, W., 1985. Erst Feldversuche zur Bekämpfung der Larven des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata*) mit *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*. *Mededel. Faculteit Landbouwkunde, Rijksuniversiteit Gent* 50, 441–449.

Längle, T., Pernfuss, B., Seger, C., Strasser, H., 2005. Field efficacy evaluation of *Beauveria brongniartii* against *Melolontha melolontha* in potato cultures. *Sydowia* 57, 54–93.

Lapointe, R., Thumbi, D.K., Lucarotti, C.J., 2012. Recent advances in our knowledge of baculovirus molecular biology and its relevance for the registration of baculovirus-based products for insect pest population control. In: Soloneski, S., Larramendy, M.L. (Eds.), *Integrated Pest Management and Pest Control*. InTech Open Access Publisher, Rijeka, Croatia, pp. 481–522, ISBN 978-953-307-926-4 (Chapter 21).

Lasa, R.C., Pagola, I., Ibanez, J.E., Belda, J.E., Caballero, P., Williams, T., 2007. Efficacy of *Spodoptera exigua* multiple nucleopolyhedrovirus (SeMNPV) as a biological insecticide for beet armyworm in greenhouses in Southern Spain. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 221–232.

Lasa, R., Williams, T., Caballero, P., 2008. Insecticidal properties and microbial contaminants in a *Spodoptera exigua* multiple nucleopolyhedrovirus (Baculoviridae) formulation stored at different temperatures. *J. Econ. Entomol.* 101, 42–49.

Lebel, G., Vachon, V., Préfontaine, G., Girard, F., Masson, L., Juteau, M., Bah, A., Larouche, G., Vincent, C., Laprade, R., Schwartz, J.L., 2009. Mutations in domain I interhelical loops affect the rate of pore formation by the *Bacillus thuringiensis* Cry1Aa toxin in insect midgut brush border membrane vesicles. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 3842–3850.

Leland, J.E., Mullins, D.E., Vaughan, L., Warren, H.L., 2005a. Effects of media composition on submerged culture spores of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium anisopliae* var. *acridum*, part 1: comparison of cell wall characteristics and drying stability among three spore types. *Biocontrol Sci. Technol.* 15, 379–392.

Leland, J.E., Mullins, D.E., Vaughan, L., Warren, H.L., 2005b. Effects of media composition on submerged culture spores of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium anisopliae* var. *acridum*, part 2: effects of media osmolality on cell wall characteristics, carbohydrate concentrations, drying stability, and pathogenicity. *Biocontrol Sci. Technol.* 15, 393–409.

Leuschner, R.G.K., Robinson, T.P., Hugas, M., Sandro Cocconcelli, P., Richard-Forget, F., Klein,

G., Licht, T.R., Nguyen-The, C., Querol, A., Richardson, M., Suarez, J.E., Thrane, U., Vlak, J.M., von Wright, A., 2010. Qualified presumption of safety (QPS): a generic risk assessment approach for biological agents notified to the European Food Safety Authority (EFSA). *Trends Food Sci. Technol.* 21, 425–435.

Lewis, E.E., Grewal, P.S., 2005. Interactions with plant parasitic nematodes. In: Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI, Wallingford, UK, pp. 349–362.

Lewis, E.E., Grewal, P.S., Sardanelli, S., 2001. Interactions between the *Steinernema feltiae*-*Xenorhabdus bovienii* insect pathogen complex and the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita*. *Biol. Control* 21, 55–62.

Li, D.P., Holdom, D.G., 1993. Effect of soil matric potential on sporulation and conidial survival of *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes).

*J. Invertebr. Pathol.* 62, 73–277.

Li, J., Carrol, J., Ellar, D.J., 1991. Crystal structure of insecticidal d-endotoxin from *Bacillus thuringiensis* at 2.5 Å resolution. *Nature* 353, 815–821.

Li, X.Q., Tan, A., Voegtline, M., Bekele, S., Chen, C.S., Aroian, R.V., 2008. Expression of Cry5B protein from *Bacillus thuringiensis* in plant roots confers resistance to root-knot nematode. *Biol. Control* 47, 97–102.

Lisansky, S., 1997. Microbial biopesticides. In: Evans, H.F. (Ed.), *Microbial Insecticides; Novelty or Necessity*. BCPC Symposium Proceedings No. 68. British Crop Protection Council, Farnham, UK, pp. 3–11.

Lisansky, S.G., Quinlan, R., Tassoni, G., 1993. *The Bacillus thuringiensis Production Handbook: Laboratory Methods, Manufacturing, Quality Control, Registration*. CPL Press, Newberry, UK.

Liu, S., Li, H., Sivakumar, S., Boning, B.C., 2006. Virus derived genes for insect resistant transgenic plants. In: Bonning, B.C. (Ed.), *Advances in Virus Research: Insect Viruses: Biotechnological Applications*, vol. 68. Academic Press, San Diego, pp. 427–457.

Liu, S.F., Chen, S.Y., 2005. Efficacy of the fungi *Hirsutella minnesotensis* and *Hirsutella rhossiliensis* from liquid culture for control of *Heterodera glycines*. *Nematology* 7, 149–157.

Llàcer, E., Martínez de Altube, M.M., Jacas, J.A., 2009. Evaluation of the efficacy of *Steinernema carpocapsae* in a chitosan formulation against the red palm weevil,

Rhynchophorus ferrugineus, in Phoenix canariensis. *Biocontrol* 54, 559–565.

Lomer, C.J., Bateman, R.P., Dent, D., De Groot, H., Douro-Kpindou, O.K., Kooyman, C., Langewald, J., Ouambama, Z., Peveling, R., Thomas, M., 1999. Development of strategies for the incorporation of biological pesticides into the integrated management of locusts and grasshoppers. *Agric. For. Entomol.* 1, 71–88.

Lomer, C.J., Bateman, R.P., Johnson, D.L., Langewald, J., Thomas, M., 2001. Biological control of locusts and grasshoppers. *Annu. Rev. Entomol.* 46, 667–702.

Lorang, J.M., Tuori, R.P., Martinez, J.P., Sawyer, T.L., Redman, R.S., Rollins, J.A., Wolpert, T.J., Johnson, K.B., Rodriguez, R.J., Dickman, M.B., Ciuffetti, L.M., 2001. Green fluorescent protein is lighting up fungal biology. *Appl. Environ. Microbiol.* 67, 1987–1994.

Lord, J.C., Campbell, J.F., Sedlacek, J.D., Vail, P.V., 2007. Application and evaluation of entomopathogens for managing insects in stored products. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 677–693.

Losey, J.E., Rayor, L.S., Carter, M.E., 1999. Transgenic pollen harms monarch larvae. *Nature* 399, 214.

Loya, L.J., Hower, A.A., 2002. Population dynamics, persistence, and efficacy of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* (Oswego strain) in association with the clover root curculio (Coleoptera: Curculionidae) in Pennsylvania. *Environ. Entomol.* 31, 1240–1250.

Lucarotti, C.J., Moreau, G., Kettela, E.G., 2007. Abietiv™, a viral biopesticide for control of the balsam fir sawfly. In: Vincent, C., Goettel, M.S., Lazarovits, G. (Eds.), *Biological Control: A Global Perspective*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 353–361.

Maniania, N.K., 2002. A low-cost contamination device for infecting adult tsetse, *Glossina* spp., with the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the field. *Biocontrol Sci. Technol.* 12, 59–66.

Maniania, N.K., Nchu, F., Ekesi, S., 2007. Fungal pathogens for biocontrol of ticks. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 275–294.

Marrone, P.G., 2007. Barriers to adoption of biological control agents and biological

pesticides. CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources 2, No. 051. ISSN 1749-8848.

<http://dx.doi.org/10.1079/PAVSNNR20072051>. <<http://www.cababstractsplus.org/cabreviews>>.

Martignoni, M.E., 1999. History of TM biocontrol: the first registered virus based product for insect control of a forest insect. *Am. Entomol.* 45, 30–37.

Martin, K.J., 2007. Introduction to molecular analysis of ectomycorrhizal communities. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71, 601–610.

Martin, P.A., Gundersen-Rindal, D., Blackburn, M., Buyer, J., 2007a. *Chromobacterium subtsugae* sp. nov., a betaproteobacterium toxic to Colorado potato beetle and other insect pests. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 57, 993–999.

Martin, P.A., Hirose, E., Aldrich, J.R., 2007b. Toxicity of *Chromobacterium subtsugae* to southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) and corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 100, 680–684.

Martinez, A.M., Caballero, P., Villanueva, M., Miralles, N., San-Martin, I., Lopez, E., Williams, T., 2004. Formulation with an optical brightener does not increase probability of developing resistance to *Spodoptera frugiperda* nucleopolyhedrovirus in the laboratory. *J. Econ. Entomol.* 97, 1202–1208.

Martinez del Altube, M.D.M., Strauch, O., Fernandez De Castro, G., Pena, A.M., 2008. Control of the flat-headed root borer *Capnodis tenebrionis* (Linne) (Coleoptera: Buprestidae) with the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* (Weiser) (Nematoda: Steinernematidae) in a chitosan formulation in apricot orchards. *Biocontrol* 53, 531–539.

Marvier, M., McCreedy, C., Regetz, J., Kareiva, P., 2007. A meta-analysis of effects of Bt cotton and maize on nontarget invertebrates. *Science* 316, 1475–1477.

Marx-Stoelting, P., Pfeil, R., Solecki, R., Ulbrich, B., Grote, K., Ritz, V., Banasiak, U., Heinrich-Hirsch, B., Moeller, T., 2011. Assessment strategies and decision criteria for pesticides with endocrine disrupting properties relevant to humans. *Reprod. Toxicol.* 31, 574–584.

Mashtoly, T.A., Abolmaaty, A., Thompson, N., El-Said El-Zemaity, M., Hussien, M.I., Alm, S.R., 2010. Enhanced toxicity of *Bacillus thuringiensis japonensis* strain Buibui toxin to oriental beetle and northern masked chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae with *Bacillus* sp. NFD2. *J. Econ. Entomol.* 103, 1547–1554.

Mashtoly, T.A., Abolmaaty, A., El-Said El-Zemaity, M., Hussien, M.I., Alm, S.R., 2011. Enhanced toxicity of *Bacillus thuringiensis* subspecies *kurstaki* and *aizawai* to black cutworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae) with *Bacillus* sp. NFD2 and *Pseudomonas* sp. FNFD1. *J. Econ. Entomol.* 104, 41–46.

Masson, L., Tabashnik, B.E., Liu, Y.B., Brousseau, R., Schwartz, J.L., 1999. Helix 4 of the *Bacillus thuringiensis* Cry1Aa toxin lines the lumen of the ion channel. *J. Biol. Chem.* 274, 31996–32000.

Mbata, G.N., Shapiro-Ilan, D.I., 2005. Laboratory evaluation of virulence of heterorhabditid nematodes to *Plodia interpunctella* Hubner (Lepidoptera: Pyralidae). *Environ. Entomol.* 34, 676–682.

McCoy, C.W., Samson, R.A., Boucias, D.G., Osborne, L.S., Peña, J., Buss, L.J., 2009. *Pathogens Infecting Insects and Mites of Citrus*. LLC Friends of Microbes, Winter Park, FL, USA, 193 pp.

McCrevy, K.W., 2008. Conservation biological control. In: Capinera, J.L. (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*, second ed. Springer Dordrecht, The Netherlands, pp. 1021–1023.

McDougall, P., 2013. The Cost and Time Involved in the Discovery, Development and Authorisation of a New Plant Biotechnology Derived Trait. Croplife International, 24 pp. <<http://www.croplife.org/PhillipsMcDougallStudy>>.

McGaughey, W.H., 1985. Insect resistance to the biological insecticide *Bacillus thuringiensis*. *Science* 229, 193–195.

McGaughey, W.H., 1994. Problems of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Agric. Ecosyst. Environ.* 49, 95–102.

McGuire, M.R., Tamez-Guerra, P., Behle, R.W., Streett, D.A., 2001. Comparative field stability of selected entomopathogenic virus formulations. *J. Econ. Entomol.* 94, 1037–1044.

McGuire, M.R., Leland, J.E., Dara, S.K., Park, Y.-H., Ulloa, M., 2006. Effect of different isolates of *Beauveria bassiana* on field populations of *Lygus hesperus*. *Biol. Control* 38, 390–396.

Meekers, E.T.M., Faransen, J.J., van Lenteren, J.C., 2002. Pathogenicity of *Aschersonia* spp. against whiteflies *Bemisia argentifolii* and *Trialeurodes vaporariorum*. *J. Invertebr. Pathol.* 81, 1–11.

Meeussen, J.J., 2012. OECD guidelines and harmonization for microbial control agents. In: Sundh, I., Wilcks, A., Goettel, M.S. (Eds.), *Beneficial Microorganisms in Agriculture, Food and*



the Environment. CABI International, Wallingford, UK, pp. 308–321.

Mensah, R.K., Liang, W., Gibb, D., Coates, R., Johnson, D., 2005. Improving efficacy of nuclear polyhedrosis virus and *Bacillus thuringiensis* against *Helicoverpa* spp. with ultra-violet light protected petroleum spray oils on cotton in Australia. *Int. J. Pest Manage.* 51, 101–109.

Metz, M. (Ed.), 2003. *Bacillus thuringiensis: a cornerstone of modern agriculture*. J. New Seeds 5(1–3).

Meyling, N.V., Eilenberg, J., 2006a. Isolation and characterisation of *Beauveria bassiana* isolates from phylloplanes of hedgerow vegetation. *Mycol. Res.* 110, 188–195.

Meyling, N.V., Eilenberg, J., 2006b. Occurrence and distribution of soil borne entomopathogenic fungi within a single organic agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 113, 336–341.

Meyling, N.V., Pell, J.K., 2006. Detection and avoidance of an entomopathogenic fungus by a generalist insect predator. *Ecol. Entomol.* 31, 162–171.

Meyling, N.V., Eilenberg, J., 2007. Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems: potential for conservation biocontrol. *Biol. Control* 43, 145–155.

Meyling, N.V., Hajek, A.E., 2010. Principles from community and metapopulation ecology: application to fungal entomopathogens. *Biocontrol* 55, 39–54.

Meyling, N., Pell, J.K., Eilenberg, J., 2006. Dispersal of *Beauveria bassiana* by the activity of nettle insects. *J. Invertebr. Pathol.* 93, 121–126.

Meyling, N.V., Lübeck, M., Buckley, E.P., Eilenberg, J., Rehner, S.A., 2009. Community composition, host range and genetic structure of the fungal entomopathogen *Beauveria* in adjoining agricultural and seminatural habitats. *Mol. Ecol.* 18, 1282–1293.

Migiro, L.N., Maniania, N.K., Chabi-Olaye, A., Vandenberg, J., 2010. Pathogenicity of entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *Beauveria bassiana* (Hypocreales: Clavicipitaceae) isolates to the adult pea leafminer (Diptera: Agromyzidae) and prospects of an autoinoculation device for infection in the field. *Environ. Entomol.* 39, 468–475.

Millar, L.C., Barbercheck, M.E., 2001. Interaction between endemic and introduced entomopathogenic nematodes in conventional-till and no-till corn. *Biol. Control* 22, 235–245.

Miller, L.K. (Ed.), 1997. *The Baculoviruses*. Plenum Press, New York, 477 pp.

Miller, L.K., Ball, L.A. (Eds.), 1998. *The Insect Viruses*. Plenum Press, New York, 411 pp.

Milner, R.J., Samson, P., Morton, R., 2003. Persistence of conidia of *Metarhizium anisopliae* in sugarcane fields: effect of isolate and formulation on persistence over 3.5 years. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 507–516.

Minorsky, P.V., 2001. The hot and the classic. The monarch butterfly controversy. *Plant Physiol.* 127, 709–710.

Moar, W.J., Puzstai-Carey, M., Van Faassen, H., Bosh, D., Frutos, R., Rang, C., Luo, K., Adang, M.J., 1995. Development of *Bacillus thuringiensis* CryIC resistance by *Spodoptera exigua*, (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Environ. Microbiol.* 61, 2086–2092.

Mohan, S., Raman, R., Gaur, H.S., 2003. Foliar application of *Photorhabdus luminescens*, symbiotic bacteria from entomopathogenic nematode

*Heterorhabditis indica*, to kill cabbage butterfly *Pieris brassicae*. *Curr. Sci.* 84, 1397.

Monobrullah, M.D., Nagata, M., 2001. Optical brighteners as ultraviolet protectants and as enhancers in pathogenicity of *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lep., Noctuidae) nucleopolyhedrovirus. *J. Appl. Entomol.* 125, 377–382.

Montesinos, E., 2003. Development, registration and commercialization of microbial pesticides for plant protection. *Int. Microbiol.* 6, 245–252.

Moore, D., 2008. A plague on locusts – the LUBILOSA story. *Outlooks Pest Manage.* 19, 14–17.

Moore, S.D., Kirkman, W., Stephen, P., 2004a. Crytogran: a virus for biological control of false codling moth. *S. Afr. Fruit J.* 7, 56–60.

Moore, S.D., Pittaway, T., Boucher, G., Fourie, J.G., 2004b. Evaluation of *Helicoverpa armigera* Nucleopolyhedrovirus (HearNPV) for control of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on citrus in South Africa. *Biocontrol Sci. Technol.* 14, 239–250.

Morales, L., Moscardi, F., Sosa-Gomez, D.R., Paro, F.E., Soldorio, I.L., 2001. Fluorescent brighteners improve *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedrovirus (AgMNPV) activity on AgMNPV-susceptible and resistant strains of the insect. *Biol. Control* 20, 247–253.

Morales-Ramos, J.A., Guadalupe Rojas, M., Shapro-Ilan, D.L. (Eds.), 2014. Mass Production of Beneficial Organisms. Elsevier, Amsterdam, pp. 483–517.

Moreau, G., Lucarotti, C.J., 2007. A brief review of the past use of baculoviruses for the management of eruptive forest defoliators and recent developments on a sawfly virus in Canada. *For. Chronicle* 83, 105–112.

Morse, R.J., Yamamoto, T., Stroud, R.M., 2001. Structure of Cry2Aa suggests an unexpected receptor binding epitope. *Structure* 9, 409–417.

Morton, A., Garcia-del-Pino, F., 2008. Field efficacy of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* against the Mediterranean flat-headed rootborer *Capnodis tenebrionis*. *J. Appl. Entomol.* 132, 632–637.

Moscardi, F., 1999. Assessment of the application of baculoviruses for the control of Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 44, 257–289.

Moscardi, F., 2007. Development and use of the nucleopolyhedrovirus of the velvetbean caterpillar in soybeans. In: Vincent, C., Goettel, M.S., Lazarovits, G. (Eds.), *Biological Control: A Global Perspective*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 344–353.

Moscardi, F., Sosa-Gomez, D., 2007. Microbial control of insect pests of soybean. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 411–426.

Moscardi, F., de Souza, M.L., de Castro, M.E.B., Moscardi, M.L., Szewczyk, B., 2011. Baculovirus pesticides: present state and future perspectives. In: Ahmad, I., Ahmad, F., Pichtel, J. (Eds.), *Microbes and Microbial Technology*. Springer, Dordrecht, pp. 415–445.

Moshayov, A., Koltai, H., Glazer, I., 2013. Molecular characterisation of the recovery process in the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora*. *Int. J. Parasitol.* 43, 843–852.

Mudgal, S., De Toni, A., Tostivint, C., Hokkanen, H., Chandler, D., 2013. Scientific Support, Literature Review and Data Collection and Analysis for Risk Assessment on Microbial Organisms Used as Active Substance in Plant Protection Products – Lot 1 Environmental Risk Characterization. EFSA Supporting Publications, EN-518. 149 pp.  
<[www.efsa.europa.eu/publications](http://www.efsa.europa.eu/publications)>.

Mumm, R., 2013. A look at product development with genetically modified crops: examples

from maize. *J. Agric. Food Chem.* 61, 8254–8259.

Murray, D., Ferguson, J., Lloyd, R., Hopkinson, J., Maclean, S., Powell, R., 2001. Advances in Heliothis management on grain sorghum in Australia. In: Borrell, A.K., Henzell, R.G. (Eds.), *Proceedings of the Fourth Australian Sorghum Conference, 2001*. Kooralbyn, University of Queensland, Australia.

Murillo, R., Lasa, R., Goulson, D., Williams, T., Munoz, D., Caballero, P., 2003. Effect of Tinopal LPW on the insecticidal properties and genetic stability of the nucleopolyhedrovirus of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Entomol.* 96, 1668–1674.

Nahar, P.B., Kulkarni, S.A., Kulye, M.S., Chavan, S.B., Kulkarni, G., Rajendran, A., Yadav, P.D., Shouche, Y., Deshpande, M.V., 2008. Effect of repeated in vitro sub culturing on the virulence of *Metarhizium anisopliae* against *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Biocontrol Sci. Technol.* 18, 337–355.

Nair, K.S.S., Babjan, B., Sajeev, T.V., Sudheendrakumar, V.V., Mohamed-Ali, M.I., Varma, R.V., Mohandas, K., 1996. Field efficacy of nuclear polyhedrosis virus for protection of teak against the defoliator *Hyblea puera* Cramer (Lepidoptera: Hyblaeidae). *J. Biol. Control* 10, 79–85.

Nakai, M., 2009. Biological control of Tortricidae in tea fields in Japan using insect viruses and parasitoids. *Viol. Sinica* 24, 323–332.

Nakai, M., Cuc, N.T.T., 2005. Field application of an insect virus in the Mekong Delta: Effects of a Vietnamese nucleopolyhedrovirus on *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) and its parasitic natural enemies. *Biocontrol Sci. Technol.* 15, 443–453.

Nakai, M., Goto, C., Shiotsuki, T., Kunimi, Y., 2002. Granulovirus prevents pupation and retards development of *Adoxophyes honmai* larvae. *Physiol. Entomol.* 27, 157–164.

Neves, J.M., Teixeira, J.A., Simoes, N., Mota, M., 2001. Effect of airflow rate on yield of *Steinernema carpocapsae* Az 20 in liquid culture in an external-loop airlift bioreactor. *Biotechnol. Bioeng.* 72, 369–373.

Nguyen, Q., Qi, Y.M., Wu, Y., Chan, L.C.L., Nielsen, L.K., Reid, S., 2011. In vitro production of *Helicoverpa* baculovirus biopesticides—automated selection of insect cell clones for manufacturing and systems biology studies. *J. Virol. Methods* 175, 197–2005.

Nielsen, C., Hajek, A.E., 2005. Control of invasive soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae), populations by existing natural enemies in New York State, with emphasis on entomopathogenic fungi. *Environ. Entomol.* 34, 1036–1047.

Nielsen, A.L., Lewis, E.E., 2012. Designing the ideal habitat for entomopathogen use in nursery production. *Pest Manage. Sci.* 68, 1053–1061.

Nielsen, C., Jensen, A.B., Eilenberg, J., 2007. Survival of entomophthoralean fungi infecting aphids and higher flies during unfavourable conditions and implications for conservation biological control. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 13–38.

Nimkingrat, P., Khanam, S., Strauch, O., Ehlers, R.-U., 2013. Hybridisation and selective breeding for improvement of low temperature activity of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae*. *Biocontrol* 58, 417–426.

Nyczepir, A., Shapiro-Ilan, D.I., Lewis, E.E., Handoo, Z., 2004. Effect of entomopathogenic nematodes on *Mesocriconea xenoplax* populations in peach and pecan. *J. Nematol.* 36, 181–185.

O.E.C.D., 2002. Consensus Document on Information Used in Assessment of Environmental Applications Involving Baculoviruses. Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology No. 20. ENV/JM/ MONO(2002) 1 OECD.

O'Callaghan, M., Brownbridge, M., 2009. Environmental impacts of microbial control agents used for control of invasive insects. In: Hajek, A.E., Glare, T.R., O'Callaghan, M. (Eds.), *Use of Microbes for Control and Eradication of Invasive Arthropods*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 305–327.

O'Callaghan, M., Glare, T.R., Burgess, E.P.J., Malone, L.A., 2005. Effects of plants genetically modified for insect resistance on nontarget organisms. *Annu. Rev. Entomol.* 50, 271–292.

Oestergaard, J., Belau, C., Strauch, O., Ester, A., van Rozen, K., Ehlers, R.U., 2006. Biological control of *Tipula paludosa* (Diptera: Nematocera) using entomopathogenic nematodes (*Steinernema* spp.) and *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis*. *Biol. Control* 39, 525–531.

Olleka, A., Mandour, N., Ren, S., 2009. Effect of host plant on susceptibility of whitefly *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales). *Biocontrol Sci. Technol.* 19, 717–727.

Ortiz-Urquiza, A., Keyhani, N.O., 2013. Action on the surface: entomopathogenic fungi versus the insect cuticle. *Insects* 4, 357–374.

Ownley, B.H., Pereira, R.M., Klingeman, W.E., Quigley, N.B., Leckie, B.M., 2004. *Beauveria bassiana*, a dual purpose biocontrol organism with activity against insect pests and plant

pathogens. In: Lartey, R.T., Caesar, A.J. (Eds.), *Emerging Concepts in Plant Health Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 255–269.

Ownley, B.H., Gwinn, K.D., Vega, F.E., 2010. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution. *Biocontrol* 55, 113–128.

Panazzi, A.R., 2013. History and contemporary perspectives of the integrated pest management of soybean in Brazil. *Neotrop. Entomol.* 42, 119–127.

Papierok, B., Hajek, A.E., 1997. Fungi: entomophthorales. In: Lacey, L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Insect Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 187–212.

Parsa, S., Ortiz, V., Vega, F.E., 2013. Establishing fungal entomopathogens as endophytes: towards endophytic biological control. *J. Vis. Exp.*, e50360

Pava-Ripoll, M., Posada, F.J., Momen, B., Wang, C., St. Leger, R.J., 2008. Increased pathogenicity against coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae) by *Metarhizium anisopliae* expressing the scorpion toxin (AaIT) gene. *J. Invertebr. Pathol.* 99, 220–226.

Pedrini, M.R.S., Christian, P., Nielsen, L.K., Reid, S., Chan, L.C.L., 2006. Importance of virus medium interactions on biological activity of wild type Heliothine nucleopolyhedroviruses propagated via suspension insect cell cultures. *J. Virol. Methods* 136, 262–272.

Pell, J.K., 2007. Ecological approaches to pest management using entomopathogenic fungi: concepts, theory, practice and opportunities. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 145–177.

Pell, J.K., Hannam, J.J., Steinkraus, D.C., 2010. Conservation biological control using fungal entomopathogens. *Biocontrol* 55, 187–198.

Peng, H., Zhou, X.M., Sheng, R.J., 2000. Development of *Dendrolimus punctatus* wenshanensis cytoplasm polyhedrosis virus (Dpw CPV) insecticide. *Virol. Sinica* 15, 155–161.

Pereault, R.J., Whalon, M.E., Alston, D.G., 2009. Field efficacy of entomopathogenic fungi and nematodes targeting caged last-instar plum curculio (Coleoptera: Curculionidae) in Michigan cherry and apple orchards. *Environ. Entomol.* 38, 1126–1134.

Perez, E.E., Lewis, E.E., 2004. Suppression of *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne hapla*

with entomopathogenic nematodes on greenhouse peanuts and tomatoes. *Biol. Control* 30, 336–341.

Perez, E.E., Lewis, E.E., Shapiro-Ilan, D.I., 2003. Impact of host cadaver on survival and infectivity of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae and Heterorhabditidae) under desiccating conditions. *J. Invertebr. Pathol.* 82, 111–118.

Phipps, R.H., Park, J.R., 2002. Environmental benefits of genetically modified crops: global and European perspectives on their ability to reduce pesticide use. *J. Anim. Feed Sci.* 11, 1–18.

Pigott, C.R., Ellar, D.J., 2007. Role of receptors in *Bacillus thuringiensis* crystal toxin activity. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 71, 255–281.

Pleasant, J.M., Hellmich, R.L., Dively, G.P., Sears, M.K., Stanley-Horn, D.E., Mattila, H.R., Foster, J.E., Clark, T.L., Jones, G.D., 2001. Corn pollen deposition on milkweeds in and near cornfields. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 11913–11918.

Podgwaite, J.D., 1999. Gypchek a biological insecticide for gypsy moth. *J. For.* 97, 16–19.

Poinar Jr., G.O., 1979. *Nematodes for Biological Control of Insects*. CRC Press, Boca Raton, FL, 277 pp.

Poinar Jr., G.O., 1990. Biology and taxonomy of Steinernematidae and Heterorhabditidae. In: Gaugler, R., Kaya, H.K. (Eds.), *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 23–62.

Polavarapu, S., Koppenhöfer, A.M., Barry, J.D., Holdcraft, R.J., Fuzy, E.M., 2007. Entomopathogenic nematodes and neonicotinoids for remedial control of oriental beetle, *Anomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in highbush blueberry. *Crop Protect.* 26, 1266–1271.

Porcar, M., Gomez, F., Gruppe, A., Gomez-Pajuelo, A., Segura, I., Schroder, R., 2008. Hymenopteran specificity of *Bacillus thuringiensis* strain PS86Q3. *Biol. Control* 45, 427–432.

Poulin, B., 2012. Indirect effects of bioinsecticides on the nontarget fauna: the Camargue experiment calls for future research. *Acta Oecol.* 44, 28–32.

Poulin, B., Lefebvre, G., Paz, L., 2010. Red flag for green spray: adverse trophic effects of Bti on breeding birds. *J. Appl. Ecol.* 47, 884–889.

Prater, C.A., Redmond, C.T., Barney, W., Bonning, B.C., Potter, D.A., 2006. Microbial control of black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) in turfgrass using *Agrotis ipsilon* multiple nucleopolyhedrovirus. *J. Econ. Entomol.* 99, 1129–1137.

Preisser, E.L., Dugaw, C.J., Dennis, B., Strong, D.R., 2005. Long-term survival of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis marelatus*. *Environ. Entomol.* 34, 1501–1506.

Premachandra, W.T.S.D., Borgemeister, C., Berndt, O., Ehlers, R.-U., Poehling, H.-M., 2003. Combined releases of entomopathogenic nematodes and the predatory mite *Hypoaspis aculeifer* to control soil-dwelling stages of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Biocontrol* 48, 529–541.

Pszczolkowski, M.A., Brown, J.J., 2004. Enhancement of spinosad toxicity to *Cydia pomonella* neonates by monosodium glutamate receptor agonist. *Phytoparasitica* 32, 342–350.

Pszczolkowski, M.A., Matos, L., Zah, A., Brown, J.J., 2002. Effect of monosodium glutamate on apple leaf consumption by codling moth larvae. *Entomol. Exp. Appl.* 103, 91–98.

Qazi, S.S., Khachatourians, G.G., 2007. Hydrated conidia of *Metarhizium anisopliae* release a family of metalloproteases. *J. Invertebr. Pathol.* 95, 48–59.

Queseda-Moraga, E., Navas-Cortéz, J.A., Maranhao, E.A., Ortiz-Urquiza, A., Santiago-Álvarez, C., 2007. Factors affecting the occurrence and distribution of entomopathogenic fungi in natural and cultivated soils. *Mycol. Res.* 111, 947–966.

Quesada-Moraga, E., Martín-Carballo, I., Garrido-Jurado, I., Santiago-Alvarez, C., 2008. Horizontal transmission of *Metarhizium anisopliae* among laboratory populations of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Biol. Control* 47, 115–124.

Quesada-Moraga, E., Muñoz-Ledesma, J., Santiago-Álvarez, C., 2009. Systemic protection of *Papaver somniferum* L. against *Iraella luteipes* (Hymenoptera: Cynipidae) by an endophytic strain of *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales). *Environ. Entomol.* 38, 723–730.

Quintela, E.D., McCoy, C.W., 1998. Conidial attachment of *Metarhizium anisopliae* and *Beauveria bassiana* to the larval cuticle of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) treated with imidacloprid. *J. Invertebr. Pathol.* 72, 220–230.

Rabindra, R.J., Grzywacz, D., 2010. India. In: Kabuluk, T., Svircev, A., Goettel, M., Woo, S.G. (Eds.), *Use and Regulation of Microbial Pesticides in Representative Jurisdictions Worldwide*. IOBC Global, pp. 12–17.



- Rahman, M.M., Roberts, H.L., Sarjan, M., Asgari, S., Schmidt, O., 2004. Induction and transmission of *Bacillus thuringiensis* tolerance in the flour moth *Ephestia kuehniella*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101, 2696–2699.
- Ram, K., Gruner, D.S., McLaughlin, J.P., Preisser, E., Strong, D.R., 2008. Dynamics of a subterranean cascade in space and time. *J. Nematol.* 40, 85–92.
- Ramle, M., Wahid, M.B., Norman, K., Glare, T.R., Jackson, T.A., 2005. The incidence and use of *Oryctes virus* for control of rhinoceros beetle in oil palm plantations in Malaysia. *J. Invertebr. Pathol.* 89, 89–95.
- Ramos-Rodríguez, O., Campbell, J.F., Ramaswamy, S.B., 2006. Pathogenicity of three species of entomopathogenic nematodes to some major stored-product insect pests. *J. Stored Prod. Res.* 42, 241–252.
- Ramos-Rodríguez, O., Campbell, J.F., Christen, J.M., Shapiro-Ilan, D.I., Lewis, E.E., Ramaswamy, S.B., 2007. Attraction behavior of three entomopathogenic nematode species towards infected and uninfected hosts. *Parasitology* 134, 729–738.
- Ranjard, L., Poly, F., Lata, J.-C., Mougél, C., Thioulouse, J., Nazaret, S., 2001. Characterization of bacterial and fungal soil communities by automated ribosomal intergenic spacer analysis fingerprints: biological and methodological variability. *Appl. Environ. Microbiol.* 67, 4479–4487.
- Rasmann, S., Köllner, T.G., Degenhardt, J., Hiltbold, I., Toepfer, S., Kuhlmann, U., Gershenson, J., Turlings, T.C.J., 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* 434, 732–737.
- Ratanasatien, P., Ketunuti, U., Tantichodok, A., 2005. Positioning of biopesticides in Thailand. In: Côté, J.-C., Otvos, I.S., Schwartz, J.-L., Vincent, C. (Eds.), 6th Pacific Rim Conference on Biotechnology of *Bacillus thuringiensis* and its Environmental Impact, October 30–November 3, 2005, Victoria, BC, Canada, pp. 100–107.
- Ravensberg, W.J., 2011. A Roadmap to the Successful Development and Commercialization of Microbial Pest Control Products for Control of Arthropods. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 383 pp.
- Reay, S.D., Brownbridge, M., Cummings, N.J., Nelson, T.L., Souffre, B., Lignon, C., Glare, T.R., 2008. Isolation and characterization of *Beauveria* spp. associated with exotic bark beetles in New Zealand *Pinus radiata* plantation forests. *Biol. Control* 46, 484–494.

- Reid, S., Chan, L., Van Oers, M., 2014. Production of entomopathogenic viruses. In: Morales-Ramos, Juan A., Guadalupe Rojas, M., Shapiro-Ilan, David I. (Eds.), *Mass Production of Beneficial Organisms*. Elsevier, Amsterdam, pp. 437–482.
- Rehner, S.A., Buckley, E.P., 2003. Isolation and characterization of microsatellite loci from the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales). *Mol. Ecol. Notes* 3, 409–411.
- Rehner, S.A., Buckley, E.P., 2005. A *Beauveria* phylogeny inferred from nuclear ITS and EF1-alpha sequences: evidence for cryptic diversification and links to *Cordyceps* teleomorphs. *Mycologia* 97, 84–98.
- Rehner, S.A., Posada, F., Buckley, E.P., Infante, F., Castillo, A., Vega, F.E., 2006. Phylogenetic origins of African and Neotropical *Beauveria bassiana* s.l. pathogens of the coffee berry borer, *Hypothenemus hamperi*. *J. Invertebr. Pathol.* 93, 11–21.
- Reis-Menini, C.M.R., Prata, M.C.A., 2008. Compatibility between the entomopathogenic nematode *Steinernema glaseri* and an acaricide in the control of *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* (Acari: Ixodidae). *Parasitol. Res.* 103, 1391–1396.
- Ricroch, A., Berge, J.B., Kuntz, M., 2010. Is the German suspension of MON810 maize cultivation scientifically justified? *Transgenic Res.* 19, 1–12.
- Riga, K., Lacey, L.A., Guerra, N., Headrick, H.L., 2006. Control of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*, using entomopathogenic nematodes in laboratory and bin assays. *J. Nematol.* 38, 168–171.
- Roberts, D.W., St. Leger, R.J., 2004. *Metarhizium* spp., cosmopolitan insect- pathogenic fungi: mycological aspects. *Adv. Appl. Microbiol.* 54, 1–70.
- Roh, J.Y., Choi, J.Y., Li, M.S., Jin, B.R., Je, Y.H., 2007. *Bacillus thuringiensis* as a specific, safe, and effective tool for insect pest control. *J. Microbiol. Biotechnol.* 17, 547– 559.
- Rohner-Thielen, E., 2005. Organic Farming in Europe. *Statistics in Focus: Agriculture and Fisheries*, Statistical Office of the European Communities (Eurostat), <<http://www.scribd.com/doc/2364917/Organic-Farming-in-Europe-ROHNERTHIELEN-2005>> (accessed 29.04.10).
- Rohles, M., Churchill, A.C.L., 2011. Fungal secondary metabolites as modulators of interactions with insects and other arthropods. *Fungal Genet. Biol.* 48, 23–34.

- Romeis, J., Meissle, M., Bigler, F., 2006. Transgenic crops expressing *Bacillus thuringiensis* toxins and biological control. *Nat. Biotechnol.* 24, 63–71.
- de la Rosa, W., Alatorre, R., Barrera, J.F., Toriello, C., 2000. Effect of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycetes) upon the coffee berry borer (Coleoptera: Scolytidae) under field conditions. *J. Econ. Entomol.* 93, 1409–1414.
- Rowley, D.L., Popham, H.J.R., Harrison, R.L., 2011. Genetic variation and virulence of nucleopolyhedroviruses isolated worldwide from the heliothine pests *Helicoverpa armigera*, *Helicoverpa zea*, and *Heliothis virescens*. *J. Invertebr. Pathol.* 107, 112–126.
- Roy, H.E., Baverstock, J., Pell, J.K., 2007. Manipulating behaviour: a strategy for pest control? In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 179–196.
- Roy, H.E., Brodie, E.L., Chandler, D., Goettel, M., Pell, J., Wajnberg, E., Vega, F., 2010a. Hidden depths: understanding the evolution and ecology of fungal entomopathogens. *Biocontrol* 55, 1–6.
- Roy, H.E., Vega, F.E., Chandler, D., Goettel, M.S., Pell, J.K., Wajnberg, E. (Eds.), 2010b. *The Ecology of Fungal Entomopathogens*. Springer, Dordrecht, 198 pp.
- Ryder, J.J., Griffin, C.T., 2003. Phased infectivity in *Heterorhabditis megidis*: the effects of infection density in the parental host and filial generation. *Int. J. Parasitol.* 33, 1013–1018.
- St. Leger, R.J., 2008. Studies on adaptations of *Metarhizium anisopliae* to life in the soil. *J. Invertebr. Pathol.* 98, 271–276.
- St. Leger, R.J., Wang, C., Fang, W., 2011. New perspectives on insect pathogens. *Fungal Biol. Rev.* 25, 84–88.
- Sajap, A.S., Bakir, M.A., Kadir, H.A., Samad, N.A., 2009. Efficacy of selected adjuvants for protecting *Spodoptera litura* nucleopolyhedrovirus from sunlight inactivation. *J. Asia-Pacif. Entomol.* 12, 85–88.
- San-Blas, E., Gowen, S.R., 2008. Facultative scavenging as a survival strategy of entomopathogenic nematodes. *Int. J. Parasitol.* 38, 85–91.
- Sanchis, V., 2011. From microbial sprays to insect-resistant transgenic plants: history of the biopesticide *Bacillus thuringiensis*. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 217–231.

Sandhu, S.K., Jagdale, G.B., Hogenhout, S.A., Grewal, P.S., 2006. Comparative analysis of the expressed genome of the infective juvenile entomopathogenic nematode, *Heterorhabditis bacteriophora*. *Mol. Biochem. Parasitol.* 145, 239–244.

Sauphanor, B., Berling, M., Toubon, J.F., Reyes, M., Delnatte, J., 2006. Carpcapsc des pommes: cas de résistance aux virus de la granulose dans le Sud-Est. *Phytoma* 590, 24–27.

Saxena, D., Stotsky, G., 2001. *Bacillus thuringiensis* (Bt) toxin released from root exudates and biomass of Bt corn has no apparent effect on earthworms, nematodes, protozoa, bacteria, and fungi in soil. *Soil Biol. Biochem.* 33, 1225–1230.

Scheepmaker, J.W.A., Butt, T.M., 2010. Natural and released inoculum levels of entomopathogenic fungal biocontrol agents in soil in relation to risk assessment and in accordance with EU regulations. *Biocontrol Sci. Technol.* 20, 503–552.

Schmidt, S., Tomasi, C., Pasqualini, E., Ioriatti, C., 2008. The biological efficacy of pear ester on the activity of granulosis virus for codling moth. *J. Pest. Sci.* 81, 29–34.

Schmitz, T.G., Schmitz, A., Moss, C.B., 2005. Economic impact of starlink corn. *Agribusiness* 21, 91–407.

Schnepf, E., Crickmore, N., Van Rie, J., Lereclus, D., Baum, J., Feitelson, J., Zeigler, D.R., Dean, D.H., 1998. *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62, 775–806.

Scholte, E.-J., Knols, B.G., Takken, W., 2004. Autodissemination of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* amongst adults of the malaria vector *Anopheles gambiae* s.s. *Malaria J.* 3, 45.

Scholte, E.-J., Nijiru, B.N., Smallegang, R.C., Takken, W., Knols, B.G., 2003. Infection of malaria (*Anopheles gambiae* s.s.) and filariasis (*Culex quinquefasciatus*) vectors with the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Malaria J.* 2, 29.

Scholte, E.-J., Ng'habi, K., Kihonda, J., Takken, W., Paaijmans, K., Abdulla, S., Killeen, G.F., Knols, B.G.J., 2005. An entomopathogenic fungus for control of adult African malaria mosquitoes. *Science* 308, 1641–1643.

Schroer, S., Ehlers, R.-U., 2005. Foliar application of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* for biological control of diamondback moth larvae (*Plutella xylostella*). *Biol. Control* 33, 81–86.

Schroer, S., Sulistyanto, D., Ehlers, R.-U., 2005. Control of *Plutella xylostella* using polymer-formulated *Steinernema carpocapsae* and *Bacillus thuringiensis* in cabbage fields. *J. Appl. Entomol.* 129, 198–204.

Schwartz, J.-L., Potvin, L., Coux, F., Charles, J.-F., Berry, C., Humphreys, M.J., Jones, A.F., Bernhart, I., Dalla Serra, M., Menestrina, G., 2001. Permeabilization of model lipid membranes by *Bacillus sphaericus* mosquitocidal binary toxin and its individual components. *J. Membr. Biol.* 184, 171–183.

Schwartz, H.T., Antoshechkin, I., Sternberg, P.W., 2011. Applications of high-throughput sequencing to symbiotic nematodes of the genus *Heterorhabditis*. *Symbiosis* 55, 111–118.

Schwarzenbach, K., Enkerli, J., Widmer, F., 2007a. Objective criteria to assess representativity of soil fungal community profiles. *J. Microbiol. Methods* 68, 358–366.

Schwarzenbach, K., Widmer, F., Enkerli, J., 2007b. Cultivation-independent analysis of fungal genotypes in soil by using simple sequence repeat markers. *Appl. Environ. Microbiol.* 73, 6519–6525.

Sears, M.K., Hellmich, R.L., Stanley-Horn, D.E., Oberhauser, K.S., Pleasants, J.M., Mattila, H.R., Siegfried, B.D., Dively, G.P., 2001. Impact of Bt corn pollen on monarch butterfly populations: a risk assessment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 11937–11942.

Shah, P.A., Pell, J.K., 2003. Entomopathogenic fungi as biological control agents. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 61, 413–423.

Shah, F., Butt, T.M., 2005. Influence of nutrition on the production and physiology of sectors produced by the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *FEMS Microbiol. Lett.* 250, 201–207.

Shah, F., Wang, C.S., Butt, T.M., 2005. Nutrition influences growth and virulence of the insect-pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *FEMS Microbiol. Lett.* 251, 259–266.

Shah, F.A., Ansari, M.A., Prasad, M., Butt, T.M., 2007. Evaluation of black vine weevil (*Otiorhynchus sulcatus*) control strategies using *Metarhizium anisopliae* with sublethal doses of insecticides in disparate horticultural growing media. *Biol. Control* 40, 246–252.

Shah, F.A., Gaffney, M., Ansari, M.A., Prasad, M., Butt, T.M., 2008. Neem seed cake enhances the efficacy of the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* for the control of black vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Biol. Control* 44, 111–115.

- Shah, F.A., Greig, C., Hutwimmer, S., Strasser, H., Dyson, P., Carlile, B., Butt, T.M., 2009. Evaluation of the effects of the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* on microbial populations of disparate plant growing media. *Fungal Ecol.* 3, 185–194.
- Shapiro-Ilan, D.I., Brown, I., 2013. Earthworms as phoretic hosts for *Steinernema carpocapsae* and *Beauveria bassiana*: implications for enhanced biological control. *Biol. Control* 66, 41–48.
- Shapiro-Ilan, D.I., Gaugler, R., 2002. Production technology for entomopathogenic nematodes and their bacterial symbionts. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 28, 137–146.
- Shapiro-Ilan, D.I., Grewal, P.S., 2008. Entomopathogenic nematodes and insect management. In: Capinera, J.L. (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 1336–1340.
- Shapiro-Ilan, D.I., Lewis, E.E., Behle, R.W., McGuire, M.R., 2001. Formulation of entomopathogenic nematode-infected-cadavers. *J. Invertebr. Pathol.* 78, 17–23.
- Shapiro-Ilan, D.I., Gouge, D.H., Koppenhöfer, A.M., 2002a. Factors affecting commercial success: case studies in cotton, turf and citrus. In: Gaugler, R. (Ed.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI, Wallingford, UK, pp. 333–356.
- Shapiro-Ilan, D.I., Gaugler, R., Tedders, W.L., Brown, I., Lewis, E.E., 2002b. Optimization of inoculation for in vivo production of entomopathogenic nematodes. *J. Nematol.* 34, 343–350.
- Shapiro-Ilan, D.I., Gardner, W., Fuxa, J.R., Wood, B.W., Nguyen, K., Adams, B.J., Humber, R.A., Hall, M.J., 2003a. Survey of entomopathogenic nematodes and fungi endemic to pecan orchards of the southeastern US and their virulence to the pecan weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Environ. Entomol.* 32, 187–195.
- Shapiro-Ilan, D.I., Lewis, E.E., Tedders, W.L., Son, Y., 2003b. Superior efficacy observed in entomopathogenic nematodes applied in infected-host cadavers compared with application in aqueous suspension. *J. Invertebr. Pathol.* 83, 270–272.
- Shapiro-Ilan, D.I., Mizell, R.F., Cottrell, T.E., Horton, D.L., 2004a. Measuring field efficacy of *Steinernema feltiae* and *Steinernema riobrave* for suppression of plum curculio, *Conotrachelus nenuphar*, larvae. *Biol. Control* 30, 496–503.
- Shapiro-Ilan, D.I., Jackson, M., Reilly, C.C., Hotchkiss, M.W., 2004b. Effects of combining an entomopathogenic fungi or bacterium with entomopathogenic nematodes on mortality of *Curculio caryae* (Coleoptera: Curculionidae). *Biol. Control* 30, 119–126.

- Shapiro-Ilan, D.I., Stuart, R.J., McCoy, C.W., 2005. Targeted improvement of *Steinernema carpocapsae* for control of the pecan weevil, *Curculio caryae* (Horn) (Coleoptera: Curculionidae) through hybridization and bacterial transfer. *Biol. Control* 34, 215–221.
- Shapiro-Ilan, D.I., Gouge, G.H., Piggott, S.J., Patterson Fife, J., 2006a. Application technology and environmental considerations for use of entomopathogenic nematodes in biological control. *Biol. Control* 38, 124–133.
- Shapiro-Ilan, D.I., Cottrell, T.E., Brown, I., Gardner, W.A., Hubbard, R.K., Wood, B.W., 2006b. Effect of soil moisture and a surfactant on entomopathogenic nematode suppression of the pecan weevil, *Curculio caryae*. *J. Nematol.* 38, 474–482.
- Shapiro-Ilan, D.I., Nyczepir, A.P., Lewis, E.E., 2006c. Entomopathogenic nematodes and bacteria applications for control of the pecan root-knot nematode, *Meloidogyne parityla*, in the greenhouse. *J. Nematol.* 38, 449–454.
- Shapiro-Ilan, D.I., Lacey, L.A., Siegel, J.P., 2007. Microbial control of insect pests of stone fruit and nut crops. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 547–565.
- Shapiro-Ilan, D.I., Mizell III, R.F., Cottrell, T.E., Horton, D.L., 2008a. Control of plum curculio, *Conotrachelus nenuphar* with entomopathogenic nematodes: effects of application timing, alternate host plant, and nematode strain. *Biol. Control* 44, 207–215.
- Shapiro-Ilan, D.I., Guadalupe Rojas, M., Morales-Ramos, J.A., Lewis, E.E., Tedders, W.L., 2008b. Effects of host nutrition on virulence and fitness of entomopathogenic nematodes: lipid and protein based supplements in *Tenebrio molitor* diets. *J. Nematol.* 40, 13–19.
- Shapiro-Ilan, D.I., Tedders, W.L., Lewis, E.E., 2008c. Application of Entomopathogenic Nematode-infected Cadavers from Hard-bodied Arthropods for Insect Suppression. US Patent 7,374,773
- Shapiro-Ilan, D.I., Cottrell, T.E., Mizell III, R.F., Horton, D.L., Davis, J., 2009a. A novel approach to biological control with entomopathogenic nematodes: prophylactic control of the peachtree borer, *Synanthedon exitiosa*. *Biol. Control* 48, 259–263.
- Shapiro-Ilan, D.I., Reilly, C.C., Hotchkiss, M.W., 2009b. Suppressive effects of metabolites from *Photorhabdus* and *Xenorhabdus* spp. on phytopathogens of peach and pecan. *Arch. Phytopathol. Plant Protect.* 42, 715–728.

Shapiro-Ilan, D.I., Campbell, J.F., Lewis, E.E., Elkon, J.M., Kim-Shapiro, D.B., 2009c. Directional movement of parasitic nematodes in response to electrical current. *J. Invertebr. Pathol.* 100, 134–137.

Shapiro-Ilan, D.I., Morales-Ramos, J.A., Rojas, M.G., Tedders, W.L., 2010a. Effects of a novel entomopathogenic nematode-infected host formulation on cadaver integrity, nematode yield, and suppression of *Diaprepes abbreviatus* and *Aethina tumida* under controlled conditions. *J. Invertebr. Pathol.* 103, 103–108.

Shapiro-Ilan, D.I., Cottrell, T.E., Mizell III, R.F., Horton, D.L., Behle, B., Dunlap, C., 2010b. Efficacy of *Steinernema carpocapsae* for control of the lesser peachtree borer, *Synanthedon pictipes*: improved aboveground suppression with a novel gel application. *Biol. Control* 54, 23–28.

Shapiro-Ilan, D.I., Campbell, J.F., Lewis, E.E., Kim-Shapiro, D.B., 2012a. Directional movement of entomopathogenic nematodes in response to electrical field: effects of species, magnitude of voltage, and infective juvenile age. *J. Invertebr. Pathol.* 109, 34–40.

Shapiro-Ilan, D.I., Bruck, D.J., Lacey, L.A., 2012b. Principles of epizootiology and microbial control. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, second ed. Academic Press, San Diego, pp. 29–72.

Shapiro-Ilan, D.I., Wright, S.E., Tuttle, A.F., Cooley, D.R., Leskey, T.C., 2013. Using entomopathogenic nematodes for biological control of plum curculio, *Conotrachelus nenuphar*: effects of irrigation and species in apple orchards. *Biol. Control* 67, 123–129.

Shapiro-Ilan, D.I., Han, R., Qiu, X., 2014a. Production of entomopathogenic nematodes. In: Morales-Ramos, J.A., Rojas, M.G., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Mass Production of Beneficial Organisms: Invertebrates and Entomopathogens*. Academic Press, Amsterdam, pp. 321–356.

Shapiro-Ilan, D.I., Lewis, E.E., Schliekelman, P., 2014b. Aggregative group behavior in insect parasitic nematode dispersal. *Int. J. Parasitol.* 44, 49–54.

Shapiro, M., El-Salamouny, S., Shepard, B.M., 2008. Green tea extracts as ultraviolet protectants for the beet armyworm, *Spodoptera exigua*, nucleopolyhedrovirus. *Biocontrol Sci. Technol.* 18, 591–603.

Shelton, A.M., 2012. Genetically engineered vegetables expressing proteins from *Bacillus thuringiensis* for insect; resistance successes, disappointments, challenges and ways to move forward. *GM Crops Food: Biotechnol. Agric. Food Chain* 3, 1–9.

Shelton, A.M., Zhao, J.-Z., Roush, R.T., 2002. Economic, ecological, food safety, and social



consequences of the deployment of BT transgenic plants. *Annu. Rev. Entomol.* 47, 845–881.

Shelton, A., Wang, P., Zhao, J.-Z., Roush, R.T., 2007. Resistance to insect pathogens and strategies to manage resistance: an update. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 793–818.

Shimazu, M., Sato, H., Machara, N., 2002. Density of the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* Vuillemin (Deuteromycotina: Hyphomycetes) in forest air and soil. *Appl. Entomol. Zool.* 37, 19–26.

Siegel, J.P., Lacey, L.A., Higbee, B.S., Noble, P., Fritts Jr., R., 2006. Effect of application rates and abiotic factors on *Steinernema carpocapsae* for control of overwintering navel orangeworm (Lepidoptera: Pyralidae, *Amyelois transitella*) in pistachios. *Biol. Control* 36, 324–330.

Singh, S., Moore, S., Spillings, S., Hendry, D., 2003. South African isolate of *Cryptophlebia leucotreta* granulovirus. *J. Invertebr. Pathol.* 83, 249–252.

Singhal, V., 2004. Biopesticides in India. In: Kaushik, N. (Ed.), *Biopesticides for Sustainable Agriculture, Prospects and Constraints*. TERI Press, Delhi, India, pp. 31–39.

Skadsen, R., Hohn, T., 2004. Use of *Fusarium graminearum* transformed with *gfp* to follow infection patterns in barley and *Arabidopsis*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 64, 45–53.

Skovmand, O., 2007. Microbial control in Southeast Asia. *J. Invertebr. Pathol.* 95, 164–174.

Skovmand, O., Kerwin, J., Lacey, L.A., 2007. Microbial control of mosquitoes and black flies. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 735–750.

Slavicek, J.M., 2012. Baculovirus enhancins and their role in viral pathogenicity. In: Adoga, M.P. (Ed.), *Molecular Virology*. Intech, Rijeka, pp. 147–155.

Solter, L.F., Hajek, A.E., 2009. Control of gypsy moth, *Lymantria dispar*, in North America since 1878. In: Hajek, A.E., Glare, T.R., O'Callaghan, M. (Eds.), *Use of Arthropods for Control and Eradication of Invasive Arthropods*. Springer BV, Netherlands, pp. 181–212.

Somasekhar, N., Grewal, P.S., De Nardo, E.A., Stinner, B.R., 2002. Non-target effects of

entomopathogenic nematodes on the soil nematode community. *J. Appl. Ecol.* 39, 735–744.

Somvanshi, V.S., Koltai, H., Glazer, I., 2008. Expression of different desiccation-tolerant genes in various species of entomopathogenic nematodes. *Mol. Biochem. Parasitol.* 158, 65–71.

Sosa-Gómez, D.R., Moscardi, F., Santos, B., Alves, L.F.A., Alves, S.B., 2008. Produção e uso de vírus para o controle de pragas na América Latina. In: Alves, S.B., Lopes, R.B. (Eds.), *Controle Micobiano de Pragas na América Latina: avanços e desafios*. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, Piracicaba, Brasil, pp. 49–68.

Spiridonov, S.E., Moens, M., Wilson, M.J., 2007. Fine scale spatial distributions of two entomopathogenic nematodes in a grassland soil. *Appl. Soil Ecol.* 37, 192–201.

Sporleder, M., 2003. The granulovirus of the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller): characterization and prospects for effective mass production and pest control. In: Kroschel, J. (Ed.), *Advances in Crop Research*, vol. 3. Margraf Verlag, Weikersheim, Germany, p. 196.

Sporleder, M., Kroschel, J., 2008. The potato tuber moth granulovirus (PoGV): use, limitations and possibilities for field applications. In: Kroschel, J., Lacey, L.A. (Eds.), *Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth, Phthorimaea operculella (Zeller) – A Potato Pest of Global Importance*. Tropical Agriculture 20, *Advances in Crop Research* 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany, pp. 49–71.

Sporleder, M., Lacey, L.A., 2013. Biopesticides. In: Giordanengo, P., Vincent, C., Alyokhin, A. (Eds.), *Insect Pests of Potato: Global Perspectives on Biology and Management*. Academic Press, Amsterdam, pp. 463–497.

Sporleder, M., Zegarra, O., Maritza, E., Cauti, R., Kroschel, J., 2008. Effects of temperature on the activity and kinetics of the granulovirus infecting the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biol. Control* 44, 286–295.

Stanley-Horn, D.E., Dively, G.P., Hellmich, R.L., Mattila, H., Sears, M.K., Rose, R., Jesse, L.C., Losey, J.E., Obyrcki, J.J., Lewis, L., 2001. Assessing the impact of Cry1Ab-expressing corn pollen on monarch butterfly larvae in field studies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 11931–11936.

Steinkraus, D.C., 2006. Factors affecting transmission of fungal pathogens of aphids. *J. Invertebr. Pathol.* 92, 125–131.

Steinkraus, D.C., 2007a. Management of aphid populations in cotton through conservation:

delaying insecticide spraying has its benefits. In: Vincent, C., Goettel, M.S., Lazarovits, G. (Eds.), *Biological Control: A Global Perspective*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 383–391.

Steinkraus, D.C., 2007b. Documentation of naturally occurring pathogens and their impact in agroecosystems. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 267–281.

Steinkraus, D.C., Boys, G.O., Rosenheim, J.A., 2002. Classical biological control of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) with *Neozygites fresnii* (Entomophthorales: Neozygitaceae) in California cotton. *Biol. Control* 25, 297–304.

Stevenson, P.C., D’Cunha, R.F., Grzywacz, D., 2010. Inactivation of baculovirus by the isoflavonoids on chickpea (*Cicer arietinum*) leaf surfaces reduces the efficacy of Nucleopolyhedrovirus against *Helicoverpa armigera*. *J. Chem. Ecol.* 36, 227–235.

Stock, S.P., Koppenhöfer, A.M., 2003. *Steinernema scarabaei* n. sp. (Rhabditida: Steinernematidae), a natural pathogen of scarab beetle larvae (Coleoptera: Scarabaeidae) from New Jersey, USA. *Nematology* 5, 191–204.

Stock, S.P., Hunt, D.J., 2005. Morphology and systematics of nematodes used in biocontrol. In: Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI, Wallingford, UK, pp. 3–43.

Storer, N.P., Thompson, G.D., Head, G.P., 2012. Application of pyramided traits against Lepidoptera in insect resistance management for Bt crops. *GM Crops Food* 3, 154–162.

Strauch, O., Oestergaard, J., Hollmer, S., Ehlers, R.-U., 2004. Genetic improvement of the desiccation tolerance of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* through selective breeding. *Biol. Control* 31, 218–226.

Stuart, R.J., Shapiro-Ilan, D.I., James, R.R., Nguyen, K.B., McCoy, C.W., 2004. Virulence of new and mixed strains of the entomopathogenic nematode *Steinernema riobrave* to larvae of the citrus root weevil *Diaprepes abbreviatus*. *Biol. Control* 30, 439–445.

Stuart, R.J., El-Borai, F.E., Duncan, L.W., 2008. From augmentation to conservation of entomopathogenic nematodes: trophic cascades, habitat manipulation and enhanced biological control of *Diaprepes abbreviatus* root weevils in Florida citrus groves. *J. Nematol.* 40, 73–84.

- Sundh, I., Goettel, M.S., 2013. Regulating biocontrol agents: a historical perspective and a critical examination comparing microbial and macrobial agents. *Biocontrol* 58, 575–593.
- Sundh, I., Wilcks, A., Goettel, M.S., 2012a. Microbes and the law – safety assessment and regulation of beneficial microorganisms. In: Sundh, I., Wilcks, A., Goettel, M.S. (Eds.), *Beneficial Microorganisms in Agriculture, Food and the Environment*. CABI International, Wallingford, UK, pp. 1–11.
- Sundh, I., Wilcks, A., Goettel, M.S. (Eds.), 2012b. *Beneficial Microorganisms in Agriculture, Food and the Environment. Safety Assessment and Regulation*. CABI International, Wallingford, UK, 343 pp.
- Sun, X., Peng, H., 2007. Recent advances in control of insect pests by using viruses in China. *Viol. Sinica* 22, 158–162.
- Sung, G.-H., Spatafora, J.W., Zare, R., Hodge, K.T., Gams, W., 2001. A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. II. Phylogenetic analyses of SSU and LSU nuclear rDNA sequences from anamorphs and teleomorphs of the *Clavicipitaceae*. *Nova Hedwigia* 72, 311–328.
- Sung, G.-H., Hywel-Jones, N.L., Sung, J.M., Luangsa-ard, J.J., Shrestha, B., Spatafora, J.W., 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the *clavicipitaceae* fungi. *Stud. Mycol.* 57, 5–59.
- Suzuki, N., Hori, H., Ogiwara, K., Asano, S., Sato, R., Ohba, M., Iwahana, H., 1992. Insecticidal spectrum of a novel isolate of *Bacillus thuringiensis* serovar *japonensis*. *Biol. Control* 2, 138–142.
- Szewczyk, B., Hoyos-Carvajal, L., Paluszek, M., Skrzecz, I., Lobo de Souza, M., 2006. *Baculoviruses re-emerging biopesticides*. *Biotechnol. Adv.* 24, 143–160.
- Tabashnik, B.E., 1994. Evolution of resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annu. Rev. Entomol.* 39, 47–79.
- Tabashnik, B.E., 2008. Delaying insect resistance to transgenic crops. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 19029–19030.
- Tabashnik, B.E., Finson, N., Johnson, M.W., Moar, W.J., 1993. Resistance to toxins from *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* causes minimal cross-resistance to *B. thuringiensis* subsp. *aizawai* in the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Appl. Environ. Microbiol.* 59, 1332–1335.

Tabashnik, B.E., Gassman, A.J., Crowder, D.W., Carrière, Y., 2008a. Field-evolved resistance to Bt toxins. *Nature* 26, 1074–1076.

Tabashnik, B.E., Gassmann, A.J., Crowder, D.W., Carrière, Y., 2008b. Insect resistance to Bt crops: evidence versus theory. *Nat. Biotechnol.* 26, 199–202.

Tabashnik, B.E., Van Rensburg, J.B., Carrière, Y., 2009. Field-evolved insect resistance to Bt crops: definition, theory, and data. *J. Econ. Entomol.* 102, 2011–2025.

Tabashnik, B.E., Brévault, T., Carrière, Y., 2013. Insect resistance to Bt crops: lessons from the first billion acres. *Nat. Biotechnol.* 31, 510–521.

Tamez-Guerra, P., McGuire, M.R., Behle, R.W., Hamm, J.J., Sumner, H.R., Shasha, B.S., 2000. Sunlight persistence and rainfastness of spray-dried formulations of baculovirus, isolated from *Anagrapha falcifera* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Entomol.* 93, 210–218.

Tamez-Guerra, P., McGuire, M.R., Behle, R.W., Shasha, B.S., Pingel, R.L., 2002. Storage stability of *Anagrapha falcifera* nucleopolyhedrovirus in spray-dried formulations. *J. Invertebr. Pathol.* 79, 7–16.

Tanada, Y., 1964. A granulosis virus of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* (Linnaeus) (Olethreutidae, Lepidoptera). *J. Insect Pathol.* 6, 378–380.

Tarocco, F., Lecuona, R.E., Couto, A.S., Arcas, J.A., 2005. Optimization of erythritol and glycerol accumulation in conidia of *Beauveria bassiana* by solid state fermentation, using response surface methodology. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 68, 481–488.

Teulon, D.A.J., Davidson, M.M., Hedderly, D.I., James, D.E., Fletcher, C.D., Larsen, L., Green, V.C., Perry, N.B., 2007a. 4-Pyridyl carbonyl and related compounds as thrips lures: effectiveness for onion thrips and New Zealand flower thrips in field experiments. *J. Agric. Food Chem.* 55, 6198–6205.

Teulon, D.A.J., Butler, R.C., James, D.E., Davidson, M.M., 2007b. Odour-baited traps influence thrips capture in proximal unbaited traps in the field. *Entomol. Exp. Appl.* 123, 253–262.

Thakre, M., Thakur, M., Malik, N., Ganger, S., 2011. Mass scale cultivation of entomopathogenic fungus *Nomurea rileyi* using agricultural products and agro wastes. *J. Biopest.* 4, 176–179.

Thaochan, N., Ngampongsai, A., 2015. Effects of auto-disseminated *Metarhizium guizhouense* PSUM02 on mating propensity and mating competitiveness of *Bactrocera curcubitae*

(Diptera: Tephritidae). *Biocontrol Sci. Technol.* 25, 629– 644.

Thakore, Y., 2006. The biopesticides market for global agricultural use. *Ind. Biotechnol.* 2, 194–208.

Theilmann, D.A., Blissard, G.W., Bonning, B., Jehle, J., O'Reilly, D.R., Rohrmann, G.F., Theim, S., Vlak, J., 2005. Family baculoviridae. In: Fauquet, C.M., Mayo, M.A., Maniloff, M., Desselberger, U., Ball, L.A. (Eds.), *Virus Taxonomy, Eighth Report of the International Committee on Virus Taxonomy*. Elsevier Press, San Diego, pp. 177–185.

Thomas, M.B., 2000. Development of a mycoinsecticide for biological control of locusts in Southern Africa. In: Cheke, R.A., Rosenberg, L.J., Kieser, M.E. (Eds.), *Research Priorities for Migrant Pests of Agriculture in Southern Africa. Proceedings of a DFID/NRI/ARC-PPRI Workshop, Pretoria, South Africa, 24–26 March 1999*. Natural Resources Institute, Chatham, UK, pp. 173–182.

Thompson, S.R., Brandenburg, R.L., 2005. Tunneling responses of mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae) to the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*. *Environ. Entomol.* 34, 140–147.

Thornström, C.-G., 2012. International conventions and agreements – consequences for international trade and utilization of biological matter, including microorganisms. In: Sundh, I., Wilcks, A., Goettel, M.S. (Eds.), *Beneficial Microorganisms in Agriculture, Food and the Environment*. CABI International, Wallingford, UK, pp. 293–307.

Thurston, G.S., Kaya, H.K., Burlando, T.M., Harrison, R.E., 1993. Milky disease bacterium as a stressor to increase susceptibility of scarabaeid larvae to an entomopathogenic nematode. *J. Invertebr. Pathol.* 61, 167–172.

Thurston, G.S., Kaya, H.K., Gaugler, R., 1994. Characterizing the enhanced susceptibility of milky disease-infected scarabaeid grubs to entomopathogenic nematodes. *Biol. Control* 4, 67–73.

Tirado, R., 2010. Picking Cotton Agriculture; The Choice between Organic and Genetically-engineered Cotton for Farmers in South India Greenpeace Research Laboratories Technical Note 03/2010. <[http://www.greenpeace.org/international/Global/international/publications/agriculture/2010/Picking\\_Cotton.pdf](http://www.greenpeace.org/international/Global/international/publications/agriculture/2010/Picking_Cotton.pdf)>.

Toepfer, S., Peters, A., Ehlers, R.-U., Kuhlmann, U., 2008. Comparative assessment of the efficacy of entomopathogenic nematode species at reducing western corn rootworm larvae and root damage in maize. *J. Appl. Entomol.* 132, 337– 348.

- Toprak, U., Susurluk, H., Gurkan, M.O., 2007. Viral-enhancing activity of an optical brightener for *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedrovirus. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 423–431.
- Torr, P., Heritage, S., Wilson, M.J., 2004. Vibrations as a novel signal for host location by parasitic nematodes. *Int. J. Parasitol.* 34, 997–999.
- Torzilli, A.P., Sikaroodi, M., Chalkley, D., Gillevet, P.M., 2006. A comparison of fungal communities from four salt marsh plants using automated ribosomal intergenic spacer analysis. *Mycologia* 98, 690–698.
- Townsend, R.J., O’Callaghan, M., Johnson, V.W., Jackson, T.A., 2003. Compatibility of microbial control agents *Serratia entomophila* and *Beauveria bassiana* with selected fertilisers. *N. Z. Plant Protect.* 56, 118–122.
- Townsend, R.J., Nelson, T.L., Jackson, T.A., 2010. *Beauveria brongniartii* – a potential biocontrol agent for use against manuka beetle larvae damaging dairy pastures on Cape Foulwind. *N. Z. Plant Protect.* 63, 224–228.
- Traugott, M., Weissteiner, S., Strasser, H., 2005. Effects of the entomopathogenic fungus *Beauveria brongniartii* on the non-target predator *Poecilus versicolor* (Coleoptera: Carabidae). *Biol. Control* 33, 107–112.
- Tsao, R., Marvin, C.H., Broadbent, A.B., Friesen, M., Allen, W.R., McGarvey, B.D., 2005. Evidence for an isobutylamide associated with host-plant resistance to western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, in chrysanthemum. *J. Chem. Ecol.* 31, 103–110.
- Tschenn, J., Losey, J.E., Jesse, L.H., Obrycki, J.J., Hufbauer, R., 2001. Effects of corn plants and corn pollen on monarch butterfly (Lepidoptera: Danaidae) oviposition behavior. *Environ. Entomol.* 30, 495–500.
- Tyson, T., Reardon, W., Browne, J.A., Burnell, A.M., 2007. Gene induction by desiccation stress in the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* reveals parallels with drought tolerance mechanisms in plants. *Int. J. Parasitol.* 37, 763–776.
- Ugine, T.A., Wraight, S.P., Sanderson, J.P., 2007a. Effects of manipulating spray application parameters on efficacy of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* against western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, infesting greenhouse impatiens crops. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 193–219.
- Ugine, T.A., Wraight, S.P., Sanderson, J.P., 2007b. A tritrophic effect of host plant on

susceptibility of western flower thrips to the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *J. Invertebr. Pathol.* 96, 162–172.

Unruh, T.R., Lacey, L.A., 2001. Control of codling moth, *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) with *Steinernema carpocapsae*: effects of supplemental wetting and pupation site on infection rate. *Biol. Control* 20, 48–56.

Vachon, V., Préfontaine, G., Coux, F., Rang, C., Marceau, L., Masson, L., Brousseau, R., Frutos, R., Schwartz, J.L., Laprade, R., 2002. Role of helix three in pore formation by the *Bacillus thuringiensis* insecticidal toxin Cry1Aa. *Biochemistry* 41, 6178–6184.

Vachon, V., Préfontaine, G., Rang, C., Coux, F., Juteau, M., Schwartz, J.L., Brousseau, R., Frutos, R., Laprade, R., Masson, L., 2004. Helix 4 mutants of the *Bacillus thuringiensis* insecticidal toxin Cry1Aa display altered pore-forming abilities. *Appl. Environ. Microbiol.* 70, 6123–6130.

Vachon, V., Laprade, R., Schwartz, J.L., 2012. Current models of the mode of action of *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins: a critical review. *J. Invertebr. Pathol.* 111, 1–12.

Vail, P.V., Tebbets, J.S., Cowan, D.C., Jenner, K.E., 1991. Efficacy and persistence of a granulosis virus against infestations of *Plodia interpunctella* (Hüner) (Lepidoptera: Pyralidae) on raisins. *J. Stored Prod. Res.* 27, 103–107.

Vail, P.V., Hoffmann, D.F., Tebbets, J.S., 1993. Autodissemination of *Plodia interpunctella* (Hüner) (Lepidoptera: Pyralidae) granulosis virus by healthy adults. *J. Stored Prod. Res.* 29, 71–74.

Vail, P.V., Hostetter, D.L., Hoffmann, F., 1999. Development of multi-nucleocapsid polyhedroviruses (MNPVs) infectious to loopers as microbial control agents. *Integr. Pest Manage. Rev.* 4, 231–257.

Valicente, F., Macedo, C., Wolff, J., 2008. A new baculovirus isolate that doesn't cause liquefaction of the integument in *Spodoptera frugiperda* dead larvae. In: Proceedings XXIII International Congress of Entomology, 6–12 July, 2008, Durban, South Africa, pp. 1232.

Van Beek, N., 2007. Can Africa learn from China? *Fruit Veget. Technol.* 7, 32–33.

Van Beek, N., Davies, D.C., 2009. Baculovirus production in insect larvae. In: Murhammer, D.W. (Ed.), *Methods in Molecular Biology* 338, *Baculovirus and Insect Cell Expression Protocols*. Humana Press, Towata, USA, pp. 367–378.

van Frankenhuyzen, K., 2000. Application of *Bacillus thuringiensis* in forestry. In: Charles, J.-F.,



Delecluse, A., Nielsen-LeRoux, C. (Eds.), *Entomopathogenic Bacteria: From Laboratory to Field Application*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 371–382.

van Frankenhuyzen, K., 2009. Insecticidal activity of *Bacillus thuringiensis* crystal proteins. *J. Invertebr. Pathol.* 101, 1–16.

van Frankenhuyzen, K., Reardon, R.C., Dubois, N.R., 2007. Forest defoliators. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 481–504.

van Tol, R.W.H.M., van der Sommen, A.T.C., Boff, M.I.C., van Bezooijen, J., Sabelis, M.W., Smits, P.H., 2001. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecol. Lett.* 4, 292–294.

Van Tol, R.W., Visser, J.H., Sabelis, M.W., 2002. Olfactory responses of the vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus*, to tree odours. *Physiol. Entomol.* 27, 213–222.

Van Tol, R.W., Visser, J.H., Sabelis, M.W., 2004. Behavioural responses of the vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus*, to semiochemicals from conspecifics, *O. salicicola*, and host plants. *Entomol. Exp. Appl.* 110, 145–150.

van Tol, R.W.H.M., James, D.E., de Kogel, W.J., Teulon, D.A.J., 2007. Plant odours with potential for a push-pull strategy to control the onion thrips, *Thrips tabaci*. *Entomol. Exp. Appl.* 122, 69–76.

Vega, F.E., Jackson, M.A., Mercadier, G., Poprawski, T.J., 2003. The impact of nutrition on spore yields for various fungal entomopathogens in liquid culture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 19, 363–368.

Vega, F.E., Dowd, P.F., Lacey, L.A., Pell, J.K., Jackson, D.M., Klein, M.G., 2007. Dissemination of beneficial microbial agents by insects. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, pp. 127–146.

Vega, F.E., Posada, F., Aime, M.C., Pava-Ripoll, M., Infante, F., Rehner, S.A., 2008. Entomopathogenic fungal endophytes. *Biol. Control* 46, 72–82.

Vega, F.E., Goettel, M.S., Blackwell, M., Chandler, D., Jackson, M.A., Keller, S., Koike, M., Maniania, N.K., Monzón, A., Ownley, B.H., Pell, J.K., Rangel, D.E.N., Roy, H.E., 2009. Fungal entomopathogens: new insights on their ecology. *Fungal Ecol.* 2, 149–159.

Vega, F.E., Meyling, N.V., Luangsa-ard, J.J., Blackwell, M., 2012. Fungal entomopathogens. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, second ed. Academic Press, San Diego, pp. 172–220.

Vey, A., Hoagland, R.E., Butt, T.M., 2001. Toxic metabolites of fungal biocontrol agents. In: Butt, T., Jackson, C., Magan, N. (Eds.), *Fungi as Biocontrol Agents – Progress, Problems and Potential*. CABI Press, Wallingford, UK, pp. 311–346.

Vidal, C., Fargues, J., 2007. Climatic constraints for fungal bioinsecticides. In: Ekesi, S., Maniania, N.K. (Eds.), *Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 39–55.

Vidal, C., Fargues, J., Rougier, M., Smits, N., 2003. Effect of air humidity on the infection potential of hyphomycete fungi as mycoinsecticides for *Trialeurodes vaporariorum*. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 183–198.

Vincent, C., Andermatt, M., Valero, J., 2007. Madex Ø and VirosoftCP4 Ø, viral pesticides for codling moth control. In: Vincet, C., Goettel, M.S., Lazarovits, G. (Eds.), *Biological Control: A Global Perspective*. CAB International, Wallingford, pp. 336–343.

Vié, V., Van Mau, N., Pomarède, P., Dance, C., Schwartz, J.L., Laprade, R., Frutos, R., Rang, C., Masson, L., Heitz, F., Le Grimellec, C., 2001. Lipid-induced pore formation of the *Bacillus thuringiensis* Cry1Aa insecticidal toxin. *J. Membr. Biol.* 180, 195–203.

Villani, M.G., Kreuger, S.R., Schroeder, P.C., Consolie, F., Consolie, N.H., Preston-Wilsey, L.M., Roberts, D.W., 1994. Soil application effects of *Metarhizium anisopliae* on Japanese beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) behavior and survival in turfgrass microcosms. *Environ. Entomol.* 23, 502–503.

Villani, M.G., Allee, L.L., Preston-Wilsey, L., Consolie, N., Xia, Y., Brandenburg, R.L., 2002. Use of radiography and tunnel castings for observing mole cricket (Orthoptera: Gryllotalpidae) behaviour in soil. *Am. Entomol.* 48, 42–50.

Waage, J.K., 1997. Biopesticides at the crossroads IPM products or chemical clones. In: *Microbial Insecticides: Novelty or Necessity?* British Crop Protection Council Proceeding Monograph Series No. 68, pp. 11–19.

Wang, C., St. Leger, R.J., 2007. A scorpion neurotoxin increases the potency of a fungal insecticide. *Nat. Biotech.* 25, 1455–1456.

Wang, C., Fan, M., Li, Z., Butt, T.M., 2004. Molecular monitoring and evaluation of the

application of the insect-pathogenic fungus *Beauveria bassiana* in southeast China. *J. Appl. Microbiol.* 96, 861–870.

Wang, C., Hu, G., St. Leger, R.J., 2005. Differential gene expression by *Metarhizium anisopliae* growing in root exudate and host (*Manduca sexta*) cuticle or haemolymph reveals mechanisms of physiological adaptation. *Fungal Genet. Biol.* 42, 704–718.

Wang, Y., Bilgrami, A.L., Shapiro-Ilan, D., Gaugler, R., 2007. Stability of entomopathogenic bacteria, *Xenorhabdus nematophila* and *Photorhabdus luminescens*, during in vitro culture. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 34, 73–81.

Wei, J.-Z., Hale, K., Carta, L., Platzer, E., Wong, C., Fang, S.-C., Aroian, R.V., 2003. *Bacillus thuringiensis* crystal proteins that target nematodes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 2760–2765.

Wekesa, V.W., Maniania, N.K., Knapp, M., Boga, H.I., 2005. Pathogenicity of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* to the tobacco spider mite *Tetranychus evansi*. *Exp. Appl. Acarol.* 36, 41–50.

Whalon, M.E., Wingerd, B.A., 2003. Bt: mode of action and use. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 54, 200–211.

Williams, T., Aredondo-Bernal, H.C., Roderiguez-del-Bosque, L.A., 2013a. Biological pest control in Mexico. *Annu. Rev. Entomol.* 58, 119–140.

Williams, C.D., Dillon, A.B., Harvey, C.D., Hennessy, R., Namara, L.M., Griffin, C.T., 2013b. Control of a major pest of forestry, *Hylobius abietis*, with entomopathogenic nematodes and fungi using eradicant and prophylactic strategies. *For. Ecol. Manage.* 305, 212–222.

Williams, R.N., Fickle, D.S., Grewal, P.S., Dutcher, J., 2010. Field efficacy against the grape root borer *Vitacea polistiformis* (Lepidoptera: Sesiidae) and persistence of *Heterorhabditis zealandica* and *H. bacteriophora* (Nematoda: Heterorhabditidae) in vineyards. *Biol. Control* 53, 86–91.

Wolfenbarger, L.L., Naranjo, S.E., Lundgren, J.G., Bitzer, R.J., Watrud, L.S., 2008. Bt crop effects on functional guilds of non-target arthropods: a meta-analysis. *PLoS ONE* 3, e2118.

Wraight, S.P., Ramos, M.E., 2002. Application parameters affecting field efficacy of *Beauveria bassiana* foliar treatments against Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata*. *Biol. Control* 23, 164–178.

Wraight, S.P., Hajek, A.N., 2009. Manipulation of arthropod pathogens for IPM. In: Radcliff,

E.B., Hutchison, W.D., Cancelado, R.E. (Eds.), *Integrated Pest Management: Concepts, Tactics, Strategies and Case Studies*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 131–150.

Wraight, S.P., Carruthers, R.I., Jaronski, S.T., Bradley, C.A., Garza, C.J., Galaini-Wraight, S., 2000. Evaluation of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Paecilomyces fumosoroseus* for microbial control of the silverleaf whitefly, *Bemisia argentifolii*. *Biol. Control* 17, 203–217.

Wraight, S.P., Jackson, M.A., de Kock, S.L., 2001. Production, stabilization and formulation of fungal biocontrol agents. In: Butt, T., Jackson, C., Magan, N. (Eds.), *Fungi as Biocontrol Agents – Progress, Problems and Potential*. CABI Press, Wallingford, UK, pp. 253–287.

Wraight, S.P., Inglis, G.D., Goettel, M.S., 2007a. Fungi. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, p. 223.

Wraight, S.P., Sporleder, M., Poprawski, T.J., Lacey, L.A., 2007b. Application and evaluation of entomopathogens in potato. In: Lacey, L.A., Kaya, H.K. (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests*, second ed.

Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 329–359.

Wraight, S.P., Lacey, L.A., Kabaluk, J.T., Goettel, M.S., 2009. Potential for microbial biological control of coleopteran and hemipteran pests of potato. *Fruit Veget. Cereal Sci. Biotechnol.* 3, 25–38.

Wright, D.J., Peters, A., Schroer, S., Fife, J.P., 2005. Application technology. In: Grewal, P.S., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.), *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI, Wallingford, UK, pp. 91–106.

Wu, J., Ridgway, H., Carpenter, M., Glare, T., 2008. Efficient transformation of *Beauveria bassiana* by *Agrobacterium tumefaciens*-mediated insertional mutagenesis. *Australas. Plant Pathol.* 37, 537–542.

Wu, K., Mu, W., Liang, G., Guo, Y., 2005. Regional reversion of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) is associated with the use of Bt cotton in northern China. *Pest Manage. Sci.* 61, 491–498.

Yang, Z., 2007. Recent advances in the biological control of invasive forest pests in China. In:

- International Workshop on Biological Control of Invasive Species of Forests Beijing, P.R. China, September 20–25, 2007. pp. 9–20. <[http://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/pdfs/IWBCISF\\_proceedings.pdf](http://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/pdfs/IWBCISF_proceedings.pdf)> (accessed 03.02.14).
- Yang, M.M., Meng, L.L., Zang, Y.A., Wang, Y.Z., Qu, L.J., Wang, Q.H., Ding, J.Y., 2012. Baculoviruses and insect pest Control in China. *Afr. J. Microbiol. Res.* 6, 214–218.
- Zamora-Avilés, N., Alonso-Vargas, J., Pineda, S., Isaac-Figueroa, J., Lobit, P., Martínez-Castillo, A.M., 2013. Effects of a nucleopolyhedrovirus in mixtures with azadirachtin on *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and viral occlusion body production. *Biocontrol Sci. Technol.* 23, 521– 534.
- Zangerl, A.R., McKenna, D., Wraight, C.L., Carroll, M., Ficarello, P., Warner, R., Berenbaum, M.R., 2001. Effects of exposure to event 176 *Bacillus thuringiensis* corn pollen on monarch and black swallowtail caterpillars under field conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 11908–11912.
- Zeddam, J.L., Arroyo-Cruzado, J., Luna-Rodriguez, J., Ravallec, M., 2003. A new nucleopolyhedrovirus from the oil-palm leaf-eater *Euprosterina elaeasa* (Lepidoptera: Limacodidae): preliminary characterization and field assessment in Peruvian plantation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 96, 69–75.
- Zenner, A.N.R.L., O’Callaghan, K.M., Griffin, C.T., 2014. Lethal fighting in nematodes is dependent on developmental pathway: male-male fighting in the entomopathogenic nematode *Steinernema longicaudum*. *PLoS ONE* 9 (2), e89385.
- Zhang, X., Candas, M., Griko, N.B., Taussig, R., Bulla Jr., L.A., 2006. A mechanism of cell death involving an adenylyl cyclase/PKA signaling pathway is induced by the Cry1Ab toxin of *Bacillus thuringiensis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 9897– 9902.
- Zhou, X., Kaya, H.K., Heungens, K., Goodrich-Blair, H., 2002. Response of ants to a deterrent factor(s) produced by the symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes. *Appl. Environ. Microbiol.* 68, 6202–6209.
- Zhu, H., Grewal, P.S., Reding, M.E., 2011. Development of a desiccated cadaver delivery system to apply entomopathogenic nematodes for control of soil pests. *Appl. Eng. Agric.* 27, 317–324.
- Zichová, T., Stará, J., Kundu, J.K., Eberle, K.E., Jehle, J.E., 2013. Resistance to *Cydia pomonella* granulovirus follows a geographically widely distributed inheritance type within Europe. *Biocontrol* 58, 525–534.

Zimmermann, G., 1992. Use of the fungus, *Beauveria brongniartii*, for the control of European cockchafers, *Melolontha* spp. in Europe. In: Jackson, T.A., Glare, T.R. (Eds.), *Use of Pathogens in Scarab Pest Management*. Intercept Limited, Hampshire, UK, pp. 199–208.

Zimmermann, G., 2007a. Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii*. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 553–596.

Zimmermann, G., 2007b. Review on safety of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 879–920.

Zimmermann, G., 2008. The entomopathogenic fungi *Isaria farinosa* (formerly *Paecilomyces farinosus*) and the *Isaria fumosorosea* species complex (formerly known as *Paecilomyces fumosoroseus*): biology, ecology and its use in biological control. *Biocontrol Sci. Technol.* 18, 865–901.