

CHAPITRE 2.5.

MODÈLES MATHÉMATIQUES POUR L'UTILISATION DE INSECTES STÉRILES

HJ BARCLAY

Centre de foresterie du Pacifique, 506 West Burnside Road, Victoria, BC V8Z 1M5, Canada

TABLE DES MATIÈRES

1. BREF APERÇU DE LA MODÉLISATION	148
1.1. Types de modèles.....	148
1.2. Modèles de population simples.....	149
1.3. Modèles hôte-parasitoïde et prédateur-proie.....	150
2. MODÈLES DE LÂCHES D'INSECTES STÉRILES	150
2.1. Trois types de programmes de contrôle utilisant la stérilité.....	150
2.2. Contribution initiale de Knipling à la modélisation SIT.....	151
2.3. Sex-ratio.....	151
2.4. Fertilité résiduelle des « insectes stériles ».....	151
2.5. Capacité compétitive des hommes.....	152
2.6. Interactions de la fécondité résiduelle et de la compétitivité.....	153
2.6.1. Les insectes résiduellement fertiles sont pleinement compétitifs.....	153
2.6.2. Les insectes résiduellement fertiles ont une compétitivité réduite.....	154
2.7. Modèles d'accouplement.....	154
2.7.1. Interaction de la polygamie avec la capacité compétitive.....	155
2.7.2. Sperme non fonctionnel.....	155
2.7.3. Mutations létales dominantes avec des spermatozoïdes entièrement compétitifs.....	155
2.7.4. Mutations létales dominantes avec fonction spermatique réduite.....	155
2.8. Interaction de la polygamie avec la fécondité résiduelle.....	157
2.9. Mouvement de population.....	157
2.9.1. Immigration avant l'accouplement.....	157
2.9.2. Immigration après l'accouplement.....	158
2.9.3. Mouvement de population à grande échelle.....	158
2.10. Combinaisons de fécondité résiduelle, de compétitivité réduite et d'immigration.....	159
2.11. Densité-dépendance de la régulation de la population.....	159
2.12. Pyramide des âges.....	161
2.13. Agrégation de la population.....	162
2.14. Prédation, parasitisme et compétition.....	163
2.15. Modèles stochastiques.....	163

2.16. Stabilité dans diverses conditions.....	164
2.17. Intégration des méthodes de contrôle.....	164
2.17.1. SIT avec application d'insecticide.....	165
2.17.2. SIT avec des pièges à phéromones pour l'annihilation masculine.....	165
2.17.3. SIT avec libération de parasitoïdes.....	166
2.17.4. SIT avec mesures sanitaires et pièges à ponte.....	166
2.18. Optimisation du programme de libération d'insectes stériles.....	167
2.19. Développement de la résistance.....	168
2.20. Modélisation éducative et pédagogique.....	168
3. ESTIMATION DES PARAMÈTRES POUR LES MODÈLES.....	168
4. ÉVALUATION DE LA MODÉLISATION SIT	169
4.1. Utilisations des modèles.....	169
4.2. Avantages et limites de la modélisation.....	169
4.3. Modèles transitoires versus modèles d'équilibre.....	170
4.4. Orientations futures et besoins d'information.....	170
5. RÉFÉRENCES	171

RÉSUMÉ

Ce chapitre commence par un examen des modèles de population simples. La formulation de stérilité proposée par Knipling est ensuite incluse dans les modèles de population, et ceux-ci sont élaborés de manière systématique pour inclure les principaux facteurs biologiques qui affecteront le succès du programme de contrôle de la technique des insectes stériles (SIT). Ces facteurs comprennent la fertilité résiduelle, la capacité concurrentielle différentielle des mâles sauvages et stérilisés, les schémas d'accouplement, l'immigration et diverses combinaisons de ces caractéristiques. Sont également examinés la densité-dépendance, la structure d'âge, l'agrégation de la population, les interactions biotiques avec d'autres espèces, puis l'intégration de la SIT avec d'autres méthodes de contrôle. Il a été constaté que des combinaisons de facteurs sont synergiques : des combinaisons de facteurs préjudiciables tels que la fertilité résiduelle et une capacité compétitive inférieure limitent considérablement le succès probable du programme de lutte, tandis que les combinaisons de méthodes de lutte ont beaucoup plus de chances de réussir que les méthodes de lutte unique. En effet, chaque méthode de contrôle n'a besoin de prendre en compte qu'une proportion plus faible de la mortalité totale lorsqu'elle est associée à d'autres méthodes que lorsqu'elle agit seule.

1. BREF APERÇU DE LA MODÉLISATION

1.1. Types de modèles

La modélisation est l'abstraction de processus ou d'états d'être. Les modèles mathématiques impliquent des équations, des graphiques ou des algorithmes derrière le code informatique. Pratiquement tous les modèles de la technique des insectes stériles (SIT) sont des modèles de population, soit analytiques (juste avec des équations), soit des modèles informatiques (souvent appelés modèles numériques et dans lesquels les équations sont généralement implicites, plutôt qu'explicites). Les modèles de population suivent les effectifs de la population et incluent diverses caractéristiques qui influencent la taille et la tendance de la population, telles que le taux de natalité, la mortalité, la structure par âge, l'immigration et l'émigration, la concurrence, etc. La croissance démographique peut être indépendante de la densité, dans laquelle le taux de natalité et la mortalité sont indépendants de la taille de la population, ou dépendent de la densité, dans lesquels le taux de natalité et la mortalité dépendent de la taille de la population, ou les deux,

Les modèles mathématiques de populations sont généralement posés sous forme d'équations aux différences ou d'équations différentielles. Les équations aux différences sont discrètes et utilisent un pas de temps significatif, tel que des jours, des années, des générations, etc.

les entomologistes, car de nombreux insectes se reproduisent de façon saisonnière, comme la plupart des insectes ravageurs des forêts tempérées (scolytes, tordeuses, chenilles à tente, etc.). Les équations différentielles sont continues, impliquant un pas de temps infinitésimal, et reposent sur le calcul pour les résoudre. Ils sont utiles chez les espèces qui se reproduisent en continu sur une certaine période de temps, telles que les pucerons, les ravageurs des produits stockés et les parasites animaux. Cependant, les équations aux différences n'impliquent pas de calcul et sont généralement plus faciles à comprendre pour le non-mathématicien. Une autre dichotomie est entre les modèles déterministes, qui produisent toujours le même résultat de modèle, et les modèles stochastiques, qui impliquent un caractère aléatoire. La plupart des modèles du SIT ont jusqu'à présent été des modèles déterministes, n'impliquant aucun élément aléatoire.

Dans ce chapitre, seuls les modèles qui prédisent certains aspects du comportement du système (dynamique des populations) seront explorés. Ainsi, l'analyse purement statistique des données, aussi précieuse et pertinente soit-elle pour le programme de libération, ne sera pas envisagée ici. De même, la dérivation des régressions à utiliser dans les modèles ne sera pas considérée ici comme une modélisation SIT. Cependant, une section sur l'estimation des paramètres du modèle, dans laquelle ces techniques sont mentionnées, est incluse.

1.2. Modèles de population simples

Pour la croissance démographique indépendante de la densité, les modèles les plus simples sont la croissance géométrique pour une espèce dont les générations ne se chevauchent pas, et sa contrepartie continue, la croissance exponentielle (Encadré 1). Une simple modification de ces modèles, pour inclure la limitation des ressources, impose une limite supérieure à la croissance. De nombreuses formulations existent pour limiter la croissance géométrique ; quelques-uns ont été fournis par Hassell (1978). Cette petite complication rend certaines formulations insolubles analytiquement, et c'est une caractéristique commune des modèles de population que les non-linéarités rendent les modèles insolubles analytiquement ; il faut alors recourir à des solutions numériques à l'aide d'un ordinateur.

Encadré 1. Modèles de croissance simples

Croissance géométrique et exponentielle

Le modèle géométrique est $N_{t+1} = \lambda N_t$. Ici N_t est la taille de la population au moment t , où t est à l'échelle des générations et λ est le taux d'augmentation à chaque génération. À chaque génération, la taille de la population est λ fois la taille qu'il était dans la génération précédente. Dans ce modèle, les générations sont discrètes et ne se chevauchent pas. Ce modèle est facile à résoudre. À tout moment t , $N_t = N_0 \lambda^t$, où N_0 est la taille de la population au moment $t=0$. Le modèle de croissance exponentielle est $dN/dt = rN$. La solution de ce modèle est $N = N_0 \exp(rt)$, où $\exp(rt) = e^{rt}$, e étant la base des logarithmes naturels, r est le taux de croissance instantané, et N_0 est la taille initiale de la population au temps zéro.

Croissance dépendante de la densité

Avec la densité-dépendance, le modèle géométrique devient $N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-gN_t)$, dans lequel le terme exponentiel n'a pas de véritable signification biologique et est simplement un moyen pratique de limiter le nombre de populations. La version continue est l'équation logistique : $dN/dt = rN(M - N)/M$, où M est la capacité de charge, imposée par la limitation des ressources.

1.3. Modèles hôte-parasitoïde et prédateur-proie

La modélisation des systèmes hôte-parasite et prédateur-proie dans la dynamique des populations d'insectes a une longue histoire, et les « bêtes de somme » sont le modèle d'équation de différence de Nicholson-Bailey et le modèle d'équation différentielle de Lotka-Volterra (Encadré 2). Hassell (1978) a décrit de tels modèles, et ces modèles ont été utilisés pour modéliser des lâchers d'insectes stériles pour des espèces sous l'influence d'interactions biotiques avec d'autres espèces.

Encadré 2. Modèle prédateur-proie et hôte-parasitoïde

Modèle de Nicholson-Bailey

Sans densité-dépendance $N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t)$; $P_{t+1} = \lambda N_t [1 - \exp(-aP_t)]$ où N et P sont les tailles des populations d'hôtes et de parasites au moment t .

Avec densité-dépendance $N_{t+1} = \lambda N_t^{(1-b)} \exp(-aP_t)$; $P_{t+1} = \lambda N_t^{(1-\theta)} [1 - \exp(-aP_t)]$ où b est un paramètre pour imposer la densité-dépendance et n'a pas de signification biologique évidente, et $\exp(-aP)$ est le terme zéro d'une série de Poisson, représentant les hôtes non trouvés à chaque génération par un groupe de parasitoïdes en recherche aléatoire.

Modèle Lotka-Volterra

Sans densité-dépendance $dN/dt = rN - bNP$; $dP/dt = P(cN - e)$ dans laquelle la première équation donne le taux de variation de la population de proies (N) en termes de taux d'augmentation intrinsèque, r , et un taux de prédation par prédateur, b ; la deuxième équation donne le taux de changement de la population de prédateurs (P) en termes de taux d'augmentation par proie, c , et un taux de mortalité, e .

Avec densité-dépendance $dN/dt = rN(1-un) - bNP$; $dP/dt = P(cN - e)$, où un est un taux de mortalité dépendant de la densité.

2. MODÈLES DE LÂCHES D'INSECTES STÉRILES

2.1. Trois types de programmes de contrôle utilisant la stérilité

Il existe trois méthodes d'utilisation des insectes stériles pour le contrôle des populations. Ce sont : (1) la méthode standard de libération des mâles stériles (ou des mâles et des femelles) qui ont été élevés et stérilisés ; les travaux antérieurs sur la modélisation des rejets stériles ont été précédemment résumés par Hamada et Miyai (1985) ; (2) le traitement des insectes avec des doses sous-stérilisantes de rayonnement ou de chimiostérilisants de sorte que les accouplements soient partiellement stériles, mais que la progéniture des accouplements impliquant des insectes traités soit stérile, appelée stérilité héréditaire (Carpenter et al., ce volume) ; et (3) le déploiement de chimiostérilisants dans des pièges de terrain pour stériliser les insectes qui sont attirés par les pièges. C'est principalement la première de ces trois méthodes qui sera traitée ici. Les chimiostérilisants sont rarement utilisés sur le terrain en raison de leur potentiel cancérigène, bien que la modélisation ait été faite sur cette technique par Knipling (1960), Lawson (1967), Staley et al. (1971), Hawkes et Coaker (1977), Barclay (1981a) et Wall et Howard (1994). De plus, bien que la SIT soit généralement utilisée pour le contrôle des insectes, dans certains cas, le concept peut s'appliquer à d'autres animaux (Klassen et al. 2004).

2.2. Contribution initiale de Knipling à la modélisation SIT

Knipling a produit un modèle numérique simple qui préfigurait la plupart des développements futurs de la modélisation (Knipling 1955, 1959). La caractéristique centrale du modèle de Knipling, et celle que l'on retrouve dans presque tous les modèles ultérieurs, est le rapport entre les hommes fertiles et tous les hommes de la population : $(M/(S+M))$ où M est le nombre de mâles fertiles (ou de femelles, en supposant un sex-ratio de 1:1) et S est le nombre de mâles stériles. Cela donne la proportion de la population, dans des conditions idéales, qui se traduit par une production d'œufs fertiles à la suite de l'accouplement de certaines femelles fertiles avec des mâles fertiles. Le modèle de Knipling (1955) pour le lâcher d'insectes stériles était une simple modification du modèle géométrique de l'encadré 1 utilisant le facteur de stérilité ci-dessus :

$$F_{t+1} = \lambda F_t (M_t / (S_t + M_t)) \quad (1)$$

où F_t et M_t sont à nouveau la taille de la population (femelles et mâles fertiles) au moment t , λ est le taux d'augmentation par génération, et S_t est le taux de libération des mâles stériles à chaque génération. Cela donne un état stationnaire stable à $F=0$ et un état stationnaire positif instable pour F lorsque $S=S^*$, le taux de libération critique, où $S^*=F(\lambda-1)$, la valeur du taux de libération stérile qui maintient la population à l'état d'équilibre (Berryman 1967). Si $S>S^*$, la population de ravageurs s'effondrera et sera éliminée. Si $S<S^*$, alors la population dans ce modèle augmentera indéfiniment.

2.3. Sex-ratio

Une question posée au début de l'utilisation des programmes de lâchers stériles était la suivante : "Existe-t-il un sex-ratio optimal pour les insectes relâchés ?" On pensait initialement que la libération des femelles serait contre-productive. Cette question a été abordée par Ailam et Galun (1967) et par Lawson (1967) ; en utilisant des modèles probabilistes d'accouplement, ils ont constaté que la libération des femelles n'est jamais préjudiciable (en supposant qu'elles sont toutes complètement stériles) et peut en fait aider le programme de contrôle si les mâles sont limités dans leur capacité d'accouplement, auquel cas certaines femelles fertiles pourraient ne pas le faire, s'accoupler. Cependant, il existe peu de données de terrain pour étayer cette suggestion.

2.4. Fertilité résiduelle des « insectes stériles »

Si certains des insectes traités ne sont pas complètement stérilisés, la situation se complique. Klassen et Creech (1971) ont construit un modèle numérique simple dans lequel une certaine proportion des mâles relâchés restaient fertiles. Ils ont trouvé une limite supérieure à cette « fécondité résiduelle » compatible avec le succès du programme de libération. Leur modèle peut être mis sous forme algébrique et généralisé. Lorsqu'il y a stérilisation incomplète des insectes relâchés, une fraction, q , des mâles reste fertile. Dans ce cas, le modèle de Knipling peut être modifié comme dans l'encadré 3. Le taux de libération stérile critique n'est alors fini que pour $q < 1/\lambda$. Si $q > 1/\lambda$, alors la population n'est pas contrôlable par des lâchers stériles. Ainsi, par exemple, si le taux d'augmentation, λ , vaut 10, alors q doit être inférieur à 0,1, c'est-à-dire que les mâles relâchés doivent être

stérile à plus de 90% pour que le contrôle par le SIT soit possible. De plus, si la fertilité résiduelle est supérieure à environ les trois quarts de la valeur limite, le taux requis de libérations stériles est beaucoup plus élevé qu'avec une stérilité complète (Fig. 1).

Si les mâles et les femelles sont relâchés et qu'aucun des deux sexes n'est complètement stérile, alors les accouplements mâle fertile X femelle fertile peuvent être modélisés comme dans l'encadré 3. S'il existe une fertilité résiduelle chez les deux sexes après le lâcher, il devient impossible d'éliminer la population de ravageurs par stérilisation. libère seul; le mieux que l'on puisse faire est de le réduire à un niveau bas avec des rejets stériles continus. De plus, le contrôle est impossible à moins que $q_m < F/\lambda(F + q_f S_f)$, où q_m et q_f sont les fécondités résiduelles des mâles et des femelles, respectivement. Cette valeur de q_m est plus petite que celle sans la libération des femelles (Fig. 2). Ainsi, moins de fertilité masculine résiduelle peut être tolérée avec la libération de femelles résiduellement fertiles (Barclay 2001).

Encadré 3. Fertilité résiduelle des « insectes stériles »

Ici le modèle de Knipling devient : $F_{t+1} = \lambda F_t (M_t + q_f S_f) / (M_t + S_t)$, où l'on suppose que seuls les hommes (M_t) sont relâchés ou que les femelles relâchées sont complètement stériles et que seuls les mâles présentent une fertilité résiduelle. Ce modèle a un état stationnaire stable à $F = M = 0$, et un état stationnaire positif instable pour $F = M$ lorsque $S = S^*$, le taux de libération critique, où $S^* = M(\lambda - 1) / (1 - \lambda q_f)$. Ici, S^* n'est fini que pour $q_f < 1/\lambda$.

Si les mâles et les femelles sont relâchés et qu'aucun des deux sexes n'est complètement stérile, alors les accouplements mâle fertile X femelle fertile peuvent être modélisés par l'équation : $F_{t+1} = \lambda (F_t + q_f S_f) (M_t + q_m S_m) / (M_t + S_m)$, dans lequel F_t est le nombre de femelles fertiles sauvages dans la génération t , q_m et q_f sont les proportions d'hommes et de femmes traités, respectivement, qui restent fertiles, et S_m et S_f sont le nombre de mâles et de femelles traités, respectivement, qui sont relâchés à chaque génération (Barclay 2001). Jusqu'à présent, il n'y a aucune restriction sur le sex-ratio. Ainsi $q_f S_f$ les femelles relâchées qui restent fertiles sont ajoutées aux femelles sauvages fertiles à chaque génération, et $q_m S_m$ les mâles relâchés sont ajoutés au nombre de mâles fertiles sauvages à chaque génération, en supposant que les insectes traités sont également compétitifs pour les partenaires avec les insectes sauvages. Ce modèle a un régime permanent stable inférieur et un régime permanent instable supérieur pour F et $M > 0$ quand $S = S^*$, et $S^* = (\lambda - 1) / (F M + \lambda q_f S_f M) / (R(1 - \lambda q_m) - \lambda q_m q_f S_f)$, et cette équation n'est soluble que si le sex-ratio est connu. Si nous supposons un sex-ratio de un pour un (où $M = F$ et $S_m = S_f = S$), alors on obtient une équation quadratique : $\lambda q_m q_f S^2 - [1 - \lambda(q_m + q_f)] F S + (\lambda - 1) F^2 = 0$ qui donne deux racines lorsqu'il est résolu pour l'un ou l'autre. Soit alors F . La racine supérieure de F est instable et représente la taille de la population avant le début des rejets stériles. La racine inférieure de l'équation pour F est stable, et est la valeur à laquelle la population serait maintenue par la fertilité résiduelle après l'effondrement dû à la suppression par les lâchers stériles. Ainsi, il est impossible d'éliminer la population de ravageurs uniquement par des lâchers stériles ; aussi le contrôle n'est possible que si $q_m < F / \lambda (F + q_f S_f)$. La relation entre les valeurs maximales de q_m et q_f est hyperbolique (Fig. 2).

2.5. Capacité compétitive des hommes

La capacité des mâles stériles à rivaliser avec les mâles sauvages pour les partenaires peut être affectée par la stérilisation par les effets débilissants sur la compétition des spermatozoïdes ou le comportement des adultes (Calkins et Parker, ce volume ; Lance et McInnis, ce volume). Ce problème a été modélisé par Berryman (1967), Bogoy et al. (1971), Berryman et al. (1973), Itô (1977) et Barclay (1982a). Leurs modèles sont résumés par le modèle de l'encadré 4. Tous leurs modèles montrent que le taux de libération critique augmente à mesure que la capacité compétitive des insectes stérilisés diminue.

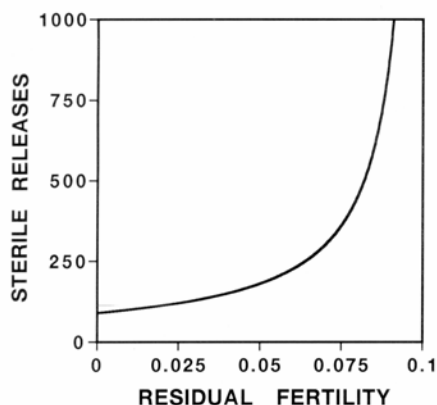


Figure 1. Le taux de libération stérile critique, S^* , en fonction de fertilité résiduelle, q . $\lambda = 10$.

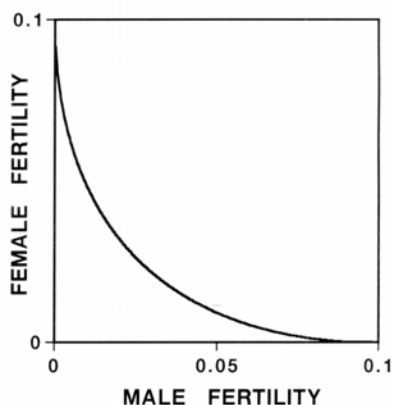


Figure 2. Résidu admissible fécondité lorsqu'elle est à la fois chez les hommes et chez les femmes. $\lambda = 10$.

Encadré 4. Capacité compétitive des hommes

Nous définissons c comme un coefficient de capacité compétitive, 0 étant totalement non compétitif et 1 étant totalement compétitif. Puis $F_{t+1} = \lambda F_t (F_t + cS)$. Ce modèle a un état stationnaire stable à $F=M=0$ quand $S>0$. L'état stable positif (instable) pour F se produit quand $S=S^*$, la valeur critique, où $S^* = (\lambda-1)/c$, qui est supérieur à $(\lambda-1)/c$, avec une pleine capacité compétitive (Itô et Yamamura, ce volume).

2.6. Interactions de la fécondité résiduelle et de la compétitivité

Dans ce modèle, seuls les hommes affichent une fertilité résiduelle ; les femelles sont soit complètement stérilisées, soit non relâchées.

2.6.1. Les insectes résiduellement fertiles sont pleinement compétitifs

Ici, les insectes qui restent fertiles après le traitement sont pleinement compétitifs avec les insectes sauvages (Encadré 5). La fertilité résiduelle admissible des mâles est une fonction presque linéaire de la capacité compétitive des mâles stériles relâchés (Fig. 3A, ligne continue), à moins que λ est très petit. Aussi, pour un degré de fertilité résiduelle donné, S^* devient plus grand à mesure que c devient plus petit (Fig. 3B). Ainsi, l'étendue de la fertilité résiduelle et le manque de capacité compétitive, compatibles avec le contrôle, sont chacun plus restreints en présence de l'autre (Barclay 2001).

Encadré 5. Fécondité résiduelle et compétitivité

Si les insectes fertiles résiduels sont pleinement compétitifs, $F_{t+1} = \lambda F_t (F_t + qS) / (F_t + qS + cS(1-q))$, alors ce modèle a un état stationnaire stable à $F=M=0$ quand $S>0$. L'état stable positif (instable) se produit lorsque $S=S^*=(\lambda-1)F/(c(1-q)-q(\lambda-1))$, et S^* n'est fini que si $q < c(\lambda-1+c)$.

Si les insectes fertiles résiduels sont de compétitivité réduite, alors le modèle devient $F_{t+1} = \lambda F_t (F_t + cqS) / (F_t + cS)$. S'il n'y a pas de fertilité résiduelle, il y a un état stationnaire stable à $F=M=0$, si $S>0$, et un état stable instable positif lorsque $S=S^*=(\lambda-1)F/c$.

S'il y a à la fois fécondité résiduelle et capacité compétitive masculine inégale, l'état d'équilibre pour F est à $S^*=(\lambda-1)F/(c(1-q\lambda))$, et celle-ci n'est finie que si $q < 1/\lambda$.

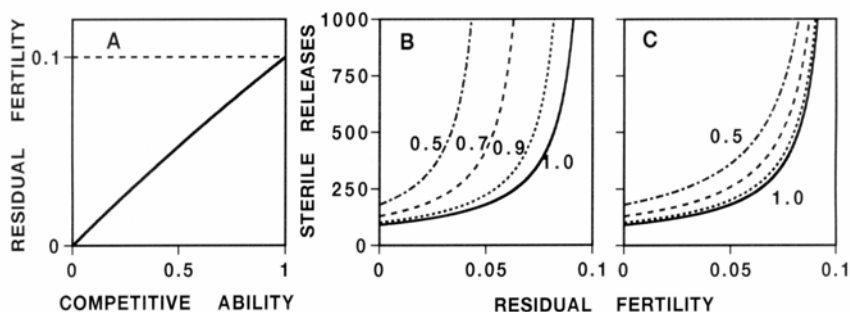


Figure 3. A : Changements dans la fertilité résiduelle admissible avec des changements dans la capacité compétitive des mâles stériles. Les insectes à fertilité résiduelle ont une capacité compétitive réduite (ligne discontinue) ou sont pleinement compétitifs (ligne pleine). B et C : Taux de libération stérile critique pour la fertilité résiduelle (0 à 0,1) et capacité compétitive (0,5, 0,7, 0,9, 1,0). En B, les insectes résiduellement fertiles sont pleinement compétitifs, et en C, les insectes résiduellement fertiles ont une capacité compétitive réduite. $\lambda = 10$ pour tous les cas. (Figure de Barclay 2001, reproduite avec permission.)

2.6.2. Les insectes résiduellement fertiles ont une compétitivité réduite

Ici, les insectes qui restent fertiles après le traitement ne sont pas totalement compétitifs avec les insectes sauvages (Encadré 5). Le taux de libération stérile critique dans ce cas (Fig. 3C et Encadré 5) n'est pas aussi important que la valeur correspondante lorsque les insectes résiduellement fertiles sont pleinement compétitifs (Fig. 3B).

2.7. Modèles d'accouplement

Une autre question posée au début de l'utilisation des lâchers stériles était : « Les femelles de l'espèce cible dans un programme de lâchers stériles devraient-elles s'accoupler une ou plusieurs fois ? La question a été abordée par Knipling (1964) et dans les modèles de Berryman (1967), Lawson (1967), Zouros (1969) et Barclay (1984). La réponse semble être que la réaccouplement des femelles (polygamie) est tout à fait compatible avec le SIT, tant que l'accouplement est aléatoire, les mâles stérilisés étant pleinement compétitifs. De plus, chez les espèces polygames, peu importe que le sperme soit dilué, remplacé ou exclu

après le premier accouplement, encore une fois tant que l'accouplement est aléatoire et que les mâles stériles sont pleinement compétitifs (Lance et McInnis, ce volume).

2.7.1. Interaction de la polygamie avec la capacité compétitive

Si les mâles stériles sont également compétitifs pour les partenaires avec des mâles fertiles, le sperme stérile est pleinement compétitif avec le sperme fertile, et il n'y a pas de fertilité résiduelle, alors les effets de la polygamie (accouplement femelle multiple) sont simplement de remanier le sperme à chaque accouplement, et la polygamie n'a pratiquement aucun effet. En revanche, si la stérilisation est incomplète et/ou si les mâles stérilisés (ou leur sperme) ont une capacité de compétition inférieure, alors la situation est plus complexe. Les travaux de Berryman (1967) (également abordés par Zouros (1969)) sont particulièrement éclairants à cet égard. Si seul le premier accouplement d'une femelle entraîne une rétention de sperme, ou si tout le sperme des accouplements précédents est remplacé à chaque accouplement successif, et si tous les accouplements ont lieu avant le début de la ponte, alors le nombre effectif d'accouplements est d'un seul. Si le sperme de tous les accouplements se mélange et est retenu, alors l'effet des accouplements multiples dépend de la compétition des spermatozoïdes ainsi que de la compétition entre les mâles stériles et fertiles pour les partenaires. Berryman (1967) a abordé ce problème important, et il vaut la peine de revoir ses résultats, en apportant les modifications appropriées à sa notation pour la rendre cohérente avec le développement ci-dessus. Berryman a considéré trois cas, selon l'action des spermatozoïdes (Encadré 6).

2.7.2. Sperme non fonctionnel

Si le sperme d'adultes stérilisés est inexistant ou immobile, alors une femelle s'accouplant *mne* produiront des œufs stériles que si tous les accouplements ont eu lieu avec des mâles stériles. Les valeurs critiques résultantes (Encadré 6) du taux de libération stérile, S^* , sont représentés sur la Fig. 5 pour plusieurs valeurs de M , le nombre maximum d'accouplements, les valeurs du coefficient de compétition adulte de 0,5 à 1,0, deux valeurs de la probabilité d'accouplement, et en supposant une distribution binomiale des fréquences d'accouplement.

2.7.3. Mutations létales dominantes avec des spermatozoïdes entièrement compétitifs

Si la stérilité est causée par des mutations létales dominantes et que le sperme d'adultes stérilisés est pleinement compétitif avec celui d'adultes fertiles, on peut alors montrer que la probabilité qu'un ovule soit fécondé par un spermatozoïde stérile est indépendante du nombre d'accouplements, et les résultats de la section 2.5. sur la capacité compétitive valent toujours avec la polygamie, et correspondent au cas de $M=1$ sur la figure 5.

2.7.4. Mutations létales dominantes avec fonction spermatique réduite

Si la stérilité est causée par des mutations létales dominantes et que le sperme des adultes stérilisés a une capacité compétitive réduite par rapport à celui des adultes fertiles, on peut alors montrer que la probabilité qu'un ovule soit fécondé par du sperme stérile dépend du nombre d'accouplements. Les valeurs des taux de relâchement critique, S^* , dans l'encadré 6, sont représentés sur les figures 4A et B par rapport à la capacité compétitive stérile adulte, c_{un} , et pour la capacité de compétition des spermatozoïdes, c_s . De plus, les valeurs de c_{un} et c_s sont indiqués pour des valeurs données du taux de relâchement critique (250, 500), S^* , lorsqu'il est maintenu constant (Fig. 4C).

Encadré 6. Modèles d'accouplement

Interaction entre l'accouplement de plusieurs femelles et la compétitivité

La probabilité qu'une femelle fertile s'accouple avec un mâle stérile est définie comme $P_s = C_{un} S / (F + C_{un} S)$, et la probabilité qu'une femelle fertile s'accouple avec un mâle fertile comme $P_f = F / (F + C_{un} S) = 1 - P_s$, où C_{un} est la capacité compétitive des adultes stériles (équivalente à c_{un} dans l'encadré 4). Berryman (1967) a considéré la distribution conjointe du nombre d'accouplements et du nombre d'accouplements stériles comme une séquence de distributions marginales du nombre d'accouplements stériles compte tenu du nombre d'accouplements. Ainsi, une femelle peut s'accoupler de zéro à M fois, et pour un nombre donné, m , des accouplements le nombre d'accouplements stériles est distribué de manière binomiale. Si mC_{un} est défini comme le nombre de combinaisons de m choses prises n à la fois ($= m! / (n! (m-n)!)$), alors la probabilité conditionnelle qu'une femelle donnée s'accouple avec n mâles stériles, étant donné qu'elle s'accouple m fois, est $P_{ms} = \frac{m!}{n! (m-n)!} P_s^n (1-P_s)^{m-n}$. C'est un terme d'un binôme distribution qui décrit le nombre d'accouplements stériles compte tenu du nombre d'accouplements, et il y aura $M+1$ de ces distributions, dont une pour aucun accouplement. Berryman a examiné trois cas, dépendant de l'action des spermatozoïdes.

Sperme non fonctionnel

Si le sperme d'adultes stérilisés est inexistant ou immobile, alors une femelle s'accouplant m fois produiront des œufs stériles que si tous les accouplements ont eu lieu avec des mâles stériles. La probabilité que cela se produise est P_s^m et donc la probabilité d'au moins un accouplement fertile est $(1 - P_s^m)$. Alors la probabilité d'au moins un accouplement fertile, sur la gamme des fréquences d'accouplement, est $\sum_{m=1}^M (1 - P_s^m)$ pour $m=1, 2, 3, \dots, M$, et donc l'équation de la population devient $F_{t+1} = \lambda F \sum_{m=1}^M (1 - P_s^m)$ pour $m=1, 2, 3, \dots, M$, où P_m est la probabilité d'accouplement m fois.

Mutations létales dominantes

Dans le développement binomial des probabilités d'accouplements, où m passe de 0 à M , chacun des termes représentant les accouplements fertiles et stériles mixtes sera pondéré par un facteur, c_s , représentant la capacité compétitive du sperme stérile. Ainsi la probabilité qu'un ovule soit fécondé par un stérile

le sperme, pris en charge sur toutes les fréquences d'accouplement, sera $P(e) = P_m \left[\frac{c_s + (m-1)/m}{c_s + (m-2)/m} P_s^{m-2} (1-P_s) + \dots + (0/m) P_s^m (1-P_s)^0 \right]$, qui peut se réduire à $P_m + c_s P_s^m$, où $P_s = C_{un} S / (F + C_{un} S)$, comme ci-dessus. Nous pouvons écrire l'équation sous la forme $F_{t+1} = \lambda F \sum_{m=1}^M [P_s^m + c_s P_s^{m-1} (1-P_s)]$ pour $m=1, 2, 3, \dots, M$. Les valeurs des taux de relâchement critique, S^* , sont illustrés aux Fig. 4A et B par rapport à la capacité compétitive stérile adulte, C_{un} , et pour la capacité de compétition des spermatozoïdes, c_s . De plus, les valeurs de C_{un} et c_s sont indiqués pour des valeurs données du taux de relâchement critique (250, 500), S^* , lorsqu'il est maintenu constant (Fig. 4C).

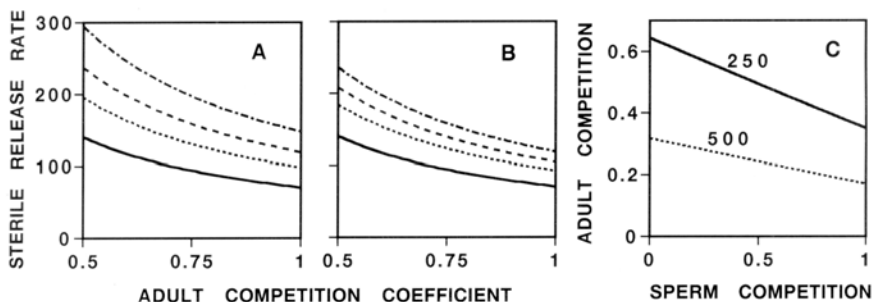
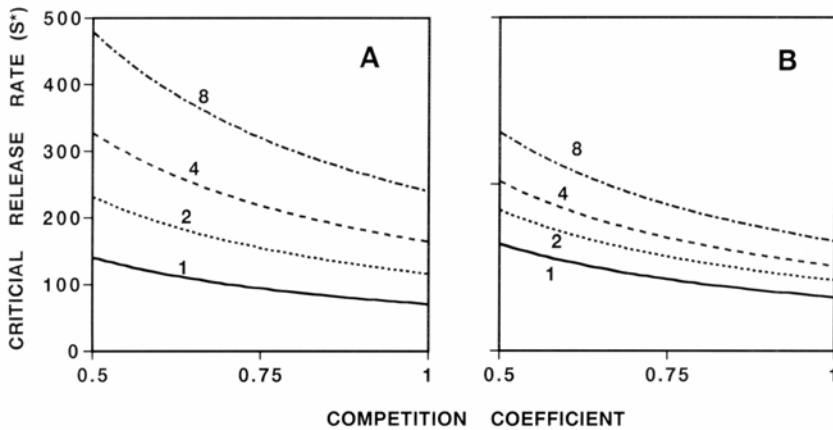


Figure 4. A et B : Valeurs des taux de libération critiques, S^* , pour les valeurs de compétitivité stérile adulte, c_{un} , quatre fréquences d'accouplement (1,2,4,8) et deux probabilités d'accouplement — A : 0,6, B : 0,8. C : Limites de la compétitivité stérile des adultes compatibles avec le contrôle de la population de ravageurs ; ceux-ci sont présentés pour une gamme de valeurs de compétitivité des spermatozoïdes et deux valeurs de libérations stériles (250 500). (Figure générée à partir d'équations, Berryman 1967.)



Chiffre. 5. Taux de libération stérile critique lorsque les mâles stériles produisent des spermatozoïdes non fonctionnels. Le nombre maximum d'accouplements possibles, M , est de 1,2,4,8, et la probabilité d'accouplement en A est de 0,8, et en B est 0,9. Le coefficient de compétition adulte varie de 0,5 à 1,0. $\lambda=10$ dans tous les cas. (Figure générée à partir d'équations, Berryman 1967.)

2.8. Interaction de la polygamie avec la fécondité résiduelle

Une analyse similaire sur la fertilité résiduelle (non représentée) peut être effectuée. En partant de l'équation de la fertilité résiduelle et en supposant que les spermatozoïdes stériles sont pleinement fonctionnels, on procède comme dans le cas des mutations létales dominantes et des spermatozoïdes pleinement fonctionnels. Il en résulte que la probabilité qu'une femelle s'accouple avec un mâle stérile est indépendante du nombre d'accouplements (Barclay 2001), et que la probabilité qu'un ovule soit fécondé par un spermatozoïde stérile est également indépendante du nombre d'accouplements. Ainsi, l'accouplement femelle multiple (polygamie) et la fécondité résiduelle n'ont pas d'interaction, et les résultats obtenus ci-dessus pour la fécondité résiduelle seule s'appliquent à la fois à la monogamie et à la polygamie.

2.9. Mouvement de population

Le lâcher d'insectes stériles, ainsi que l'immigration depuis l'extérieur de la zone de contrôle, peuvent être modélisés par une simple modification du modèle de l'encadré 4 (Dietz 1976, Prout 1978). Après Prout, deux cas doivent être accueillis ici : (1) l'immigration avant l'accouplement, et (2) l'immigration après l'accouplement. Dans ces deux modèles, on suppose que tous les insectes stérilisés qui sont relâchés sont complètement stériles.

2.9.1. Immigration avant l'accouplement

En admettant que les mâles et les femelles immigreront à chaque génération avant l'accouplement, les femelles immigrées sont donc disponibles pour s'accoupler avec les mâles stériles libérés

ainsi que les mâles sauvages, et les mâles immigrants sont disponibles pour rivaliser avec les mâles stériles. Le modèle (Encadré 7) a deux racines positives pour F , celle du haut étant instable (la population telle qu'elle existait juste avant les lâchers stériles) et celle du bas étant stable. Cet état stationnaire inférieur représente une population en état d'effondrement dû aux rejets stériles, mais qui se reconstitue à chaque génération par des immigrants. Notez que zéro n'est pas une solution en régime permanent ici. Le taux de libération stérile requis augmente rapidement avec V , mais il n'y a aucune valeur de l'immigration qui interdit le contrôle par des rejets stériles. Les valeurs de S^* dépendent que modestement de V , si le taux d'immigration à chaque génération ne représente qu'une faible proportion de la population totale.

Encadré 7. Immigration

Immigration avant l'accouplement

Si nous incluons l'immigration dans le modèle, nous obtenons $F_{t+1} = \lambda(F_t + V)(F_t + V)(F_t + S + V)$. En résolvant pour l'état stationnaire, nous obtenons la quadratique : $(\lambda - 1)F^2 - [S(2\lambda - 1) + V]F + V^2 = 0$ qui a deux racines positives pour F , celle du haut étant instable et celle du bas étant stable. Notez que zéro n'est pas une solution en régime permanent ici.

Le taux de libération critique est $S^* = [(\lambda - 1)F + \lambda V](F + V)/F$.

Immigration après l'accouplement

L'équation ici est $F_{t+1} = [\lambda F_t - \lambda(F_t + S)] + \lambda V$. Notez que, si la population sauvage est réduite à zéro, elle sera reconstituée à la génération suivante, comme alors $F_{t+1} = \lambda V$. Encore une fois en résolvant pour l'état stationnaire, nous obtenons $(\lambda - 1)F^2 - [S - \lambda V]F + \lambda V S = 0$.

Le taux de libération stérile critique est donné par $S^* = F[(\lambda - 1)F + \lambda V]/(\lambda F - \lambda V)$, et les lâchers stériles ne peuvent contrôler la population que si $V < F/\lambda$.

Pour un taux d'immigration donné, le taux de libération stérile requis est beaucoup plus élevé si l'immigration a lieu après l'accouplement qu'avant l'accouplement.

2.9.2. Immigration après l'accouplement

Dans ce cas on suppose que les mâles et les femelles immigrants à chaque génération après l'accouplement. Les femelles immigrées ne sont donc pas disponibles pour s'accoupler avec les mâles stériles lâchés ou les mâles sauvages, cependant les mâles immigrants sont disponibles pour concourir avec les mâles stériles. Ainsi, les femelles immigrées restent pleinement fertiles. A noter que si la population sauvage est réduite à zéro, elle sera reconstituée à la génération suivante, comme $F_{t+1} = \lambda V$. Pour une valeur donnée de taux d'immigration, le taux de libération stérile requis, S^* , est beaucoup plus élevé si l'immigration a lieu après l'accouplement qu'avant l'accouplement, en raison de la nature pleinement fertile des femelles immigrées.

2.9.3. Mouvement de population à grande échelle

Le problème des mouvements de population à grande échelle a été abordé par Manoranjan et van den Driessche (1986), Lewis et van den Driessche (1993), Plant et Cunningham (1991) et Marsula et Wissel (1994). Ils ont montré, à l'aide d'équations de diffusion, que la dispersion des insectes, couplée à des termes de croissance non linéaires, peut entraîner des vagues d'invasion ou d'extinction. La vitesse et la direction de ces ondes dépendent de manière critique du taux de libération des insectes stériles. Avec de faibles taux de libération, l'onde progressive progresse comme une invasion ; lorsque la densité d'insectes stériles dépasse une densité critique, la vague recule, entraînant une extinction locale. C'est

susceptible d'avoir une pertinence considérable pour les programmes libérant des insectes stériles tels que le ver à vis du Nouveau Monde *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel) programme d'éradication dans le sud des États-Unis, au Mexique et en Amérique centrale, dans lequel la population de ravageurs a été repoussée vers le Panama et une zone tampon d'insectes stériles a été créée. Matlock et associés poursuivent cette approche avec le ver à vis, évaluant la taille de la zone tampon nécessaire pour s'assurer que l'invasion d'insectes dans la zone éradiquée ne se produit pas (RB Matlock, Tulane University, communication personnelle).

2.10. Combinaisons de fécondité résiduelle, de compétitivité réduite et d'immigration

Quatre modèles peuvent être considérés, étant les quatre combinaisons de : (1) les insectes stérilisés qui présentent une fertilité résiduelle peuvent être soit de capacité compétitive réduite (réduite) soit pleinement compétitive (égale) avec les insectes sauvages, et (2) les insectes peuvent immigrer soit avant l'accouplement, soit après l'accouplement.

Barclay (2001) a fourni des équations pour les quatre cas, et les valeurs des fertilités résiduelles limites sont présentées dans le tableau 1 et la figure 6. Dans le tableau 1, la fertilité résiduelle admissible pour le cas d'insectes à fertilité résiduelle ayant une capacité compétitive réduite est il en va de même pour le cas où les insectes stériles sont pleinement compétitifs et qu'il y a immigration. Les deux autres cas donnent des limites plus strictes à la fécondité résiduelle admissible qu'en l'absence d'immigration. Il apparaît qu'il existe une forte interaction entre la fécondité résiduelle, la compétitivité et l'immigration, les limites possibles de chaque facteur devenant beaucoup plus restrictives en présence des autres facteurs.

Tableau 1. Limites de la fertilité résiduelle (q) lorsque la capacité compétitive des « insectes stérilisés mais résiduellement fertiles » est soit réduite, soit égale à celle des insectes sauvages fertiles
insectes, et l'immigration se fait soit avant, soit après l'accouplement

	Réduit	Égal
Avant que	$q < F / \lambda (F + V)$	$q < c F [\lambda (F + V) - R (1 - c)]$
Après	$q < (F - \lambda V) / \lambda F$	$q < (F - \lambda V) [\lambda F - (1 - c) (F - \lambda V)]$

2.11. Densité-dépendance dans la régulation de la population

La densité-dépendance dans une population a été montrée par modélisation pour la prédisposer au contrôle par des lâchers stériles (Miller et Weidhaas 1974, Itô 1977, Prout 1978, Barclay et Mackauer 1980a). Il existe plusieurs formulations qui incluent la dépendance à la densité dans un modèle de population, et toutes donnent les mêmes résultats qualitatifs. Les deux façons distinctes dont la densité-dépendance aide la SIT sont : (1) réduit la

potentiel biotique effectif d'une espèce en augmentant la mortalité naturelle à des densités plus élevées, et (2) introduit une bifurcation (division d'une racine de l'équation en deux) dans le modèle par laquelle la population s'effondre soudainement lorsque le taux de libération d'insectes stériles est augmenté au-dessus le niveau requis à la bifurcation (Fig. 7). Cela évite la nécessité des niveaux élevés de libération nécessaires pour réduire la population en dessous de l'état stable instable dans le modèle sans dépendance à la densité. Cette bifurcation se produit dans tous les modèles impliquant la densité-dépendance, et semble résulter de l'interaction des effets déprimants de la densité-dépendance et de l'équilibre instable créé par la formulation SIT dans la section 2.2., qui se traduit par la libération d'insectes stériles étant plus efficace à faible densité qu'à forte densité de population, et donc l'efficacité du SIT augmente à mesure que la population diminue. L'effondrement brutal d'une population attaquée par des lâchers d'insectes stériles a en effet été observé dans le programme contre la mouche du melon *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) à Okinawa, Japon (Iwahashi 1977). Ainsi, cette bifurcation prédite semble être un résultat robuste, et qui imite apparemment la nature.

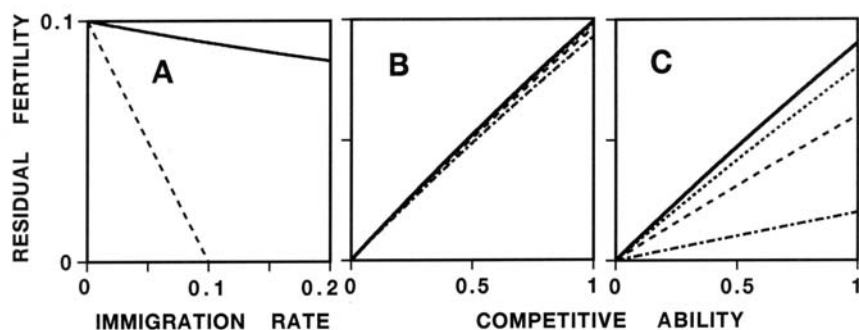


Figure 6. A : La fertilité résiduelle admissible (q) lorsque les insectes lâchés qui sont fertiles sont également pleinement compétitif avec les insectes sauvages. L'immigration a lieu avant l'accouplement (—); l'immigration se produit après l'accouplement (---). B et C : Fertilité résiduelle admissible en fonction de la compétitivité des insectes lâchés. L'immigration se produit à 1 % (—), 2% (.....), 4% (---) et 8% (-.-.-) de la taille de la population sauvage F .

B : L'immigration a lieu avant l'accouplement. C : L'immigration se produit après l'accouplement.

(Figure de Barclay 2001, reproduite avec permission.)

Le comportement exact du SIT sous densité-dépendance semble dépendre sensiblement de la biologie du système. Lawson (1967) et Berryman et al. (1973) ont souligné que les populations surpeuplées peuvent épuiser leurs ressources suffisamment pour que la survie jusqu'au stade adulte soit faible. Dans ce cas, tuer certains d'entre eux (ou réduire la production d'œufs) pourrait en fait entraîner une survie plus élevée jusqu'au stade adulte, rendant l'utilisation de la SIT contre-productive dans une telle situation. Une autre situation peut être rencontrée dans le cas d'une espèce d'insecte dont la production d'œufs est bien supérieure à ce que la ressource permet, par exemple la mouche de l'olivier *Bactrocera oleae*.

(Gmelin) dans lequel un œuf par fruit est pondue. Si les œufs stériles n'empêchaient pas les insectes de pondre d'autres œufs dans un fruit contenant déjà un œuf stérile, alors la réduction de la production d'œufs fertiles devrait être substantielle avant qu'un effet ne soit remarqué.

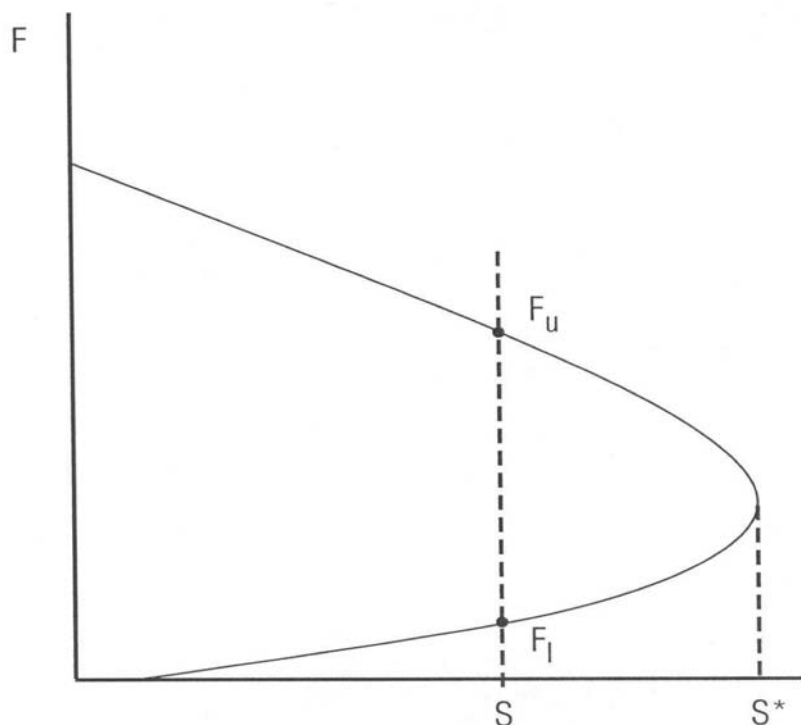


Figure 7. Isoclines formées en mettant à zéro les équations pour les insectes stériles (S , ligne verticale) et les insectes fertiles (F); où ils se croisent sont les deux états stationnaires. Le supérieur est stable, et celui du bas instable. À mesure que les rejets stériles augmentent, l'isocline stérile se déplace vers la droite. La bifurcation est au point où les isoclines sont tangentes l'une à l'autre. Plus grande les valeurs des lâchers d'insectes stériles entraînent un effondrement soudain de la population. (Figure générée à partir de l'équation 12, Barclay 2001.)

2.12. Pyramide des ages

L'existence de deux stades de vie ou plus d'une espèce complique les réponses dynamiques d'une population aux facteurs de mortalité, surtout si les deux stades sont écologiquement différents, comme c'est le cas chez les moustiques et autres espèces de ravageurs dans lesquels les deux stades actifs occupent des habitats différents. Si la densité-dépendance est forte à un stade et faible ou absente à l'autre stade, alors le stade densité-dépendant est fortement tamponné contre les facteurs de mortalité et a tendance à ne pas varier beaucoup, tandis que le

autre étage peut varier davantage mais la taille moyenne est une fonction linéaire de l'étage tamponné. En tant que tel, on s'attendrait à des réponses quelque peu différentes à la mortalité affectant principalement un stade, et cela semble en effet être le cas. Dans le cas de la SIT, les insectes stériles relâchés affectent toujours le stade adulte, réduisant la production d'œufs fertiles.

Prout (1978) a modélisé la SIT pour des espèces à structure d'âge identifiable et sujettes à l'immigration. Ses résultats ont indiqué que, si le stade larvaire causait le problème du ravageur, un niveau plus élevé d'immigration d'adultes accouplés était tolérable.

Barclay (1980b) a montré que le taux de libération critique (S^*) est une plus grande proportion de la taille d'équilibre larvaire lorsque la dépendance à la densité est dans la survie larvaire que lorsque la dépendance à la densité est dans la survie adulte. Ainsi, par rapport à un équilibre larvaire donné, la population nécessite moins de lâchers d'insectes stériles lorsque la densité-dépendance est au stade adulte.

2.13. Agrégation de la population

Dans la nature, la plupart des populations ne sont pas dispersées uniformément sur l'habitat disponible. Certains processus, comme la territorialité, aboutissent à des schémas de dispersion plus réguliers que ce à quoi on pourrait s'attendre d'une distribution spatiale aléatoire. Cependant, la plupart des populations auront tendance à avoir un schéma de dispersion quelque peu agrégé. L'agrégation est le modèle le plus difficile à gérer pour faire des lâchers d'insectes stériles, car il faut savoir où se trouvent les touffes.

La modélisation de l'agrégation spatiale a été réalisée par Wehrhahn (1973) et Barclay (1992a). Wehrhahn a utilisé une mosaïque de parcelles, habitées par un nombre différent d'insectes, et a comparé les taux de libération requis pour divers modèles d'agrégation. Il a utilisé la simulation de Monte-Carlo, qui introduit des nombres aléatoires pour permettre une variation stochastique, dans ce cas, des taux de migration entre les patches. Wehrhahn a souligné que le programme de contrôle lui-même changera probablement la nature de la distribution spatiale.

Une autre approche a utilisé des distributions de probabilité pour décrire l'étendue de l'agrégation (Barclay 1992a). Il existe une longue histoire d'utilisation de ces distributions en écologie, résumée par Pielou (1969) et Patil et Stiteler (1974). La distribution la plus courante pour quantifier l'agrégation est la distribution binomiale négative dans laquelle le paramètre k mesure l'agglutination. Si l'agrégation est extrême, alors k est proche de zéro ; comme k va vers l'infini, la dispersion se rapproche d'un motif aléatoire. Une autre approche utilise $1/k$, qui augmente avec le degré d'agglutination. Barclay (1992a) a utilisé la distribution binomiale négative pour dériver les taux de libération d'insectes stériles requis d'une population agrégée en fonction du paramètre d'agrégation, k . Pour les populations modérément agrégées ($k=0,25$), il a été constaté que le taux de libération requis était environ quatre fois supérieur à celui d'une population dispersée au hasard. Shiga (1986) a analysé les distributions spatiales dans le contexte de l'éradication des mouches des fruits en utilisant l'annihilation des mâles et la SIT.

De nombreux aspects de l'agrégation impliquent des composants comportementaux. Horng et Plant (1992) ont modélisé l'impact de l'accouplement lek sur le SIT, en utilisant une distribution binomiale de Poisson. Ils ont constaté que l'effet de stérilité, la présence ou l'absence de choix de femelles et la compétitivité d'accouplement des mâles stériles étaient les facteurs les plus importants de leur modèle pour déterminer le succès d'un programme de libération d'insectes stériles.

2.14. Prédation, parasitisme et compétition

Les effets de la prédation sur l'efficacité du SIT ont d'abord été modélisés par Knipling (1979) à l'aide d'un modèle numérique simple. Son modèle a prédit une interaction synergique entre la prédation et les lâchers d'insectes stériles, de sorte que l'effet net serait considérablement plus important que l'un ou l'autre seul. Barclay et Mackauer (1980b) ont inclus des lâchers d'insectes stériles dans le modèle prédateur-proie de Lotka-Volterra et ont démontré que non seulement le taux de lâcher critique était plus faible avec que sans prédateurs, mais que le système était également fortement déstabilisé et que l'effondrement de la population se produisait souvent avec des taux de libération bien inférieurs à la valeur critique. Ce modèle a ensuite été montré par Harrison et al. (1982) pour avoir un comportement dynamique très compliqué, et cela est vraisemblablement lié à l'instabilité inhérente. Ce modèle a ensuite été étendu, et un éventail encore plus grand de comportements dynamiques a été trouvé (Barclay et van den Driessche 1990). De plus, les caractéristiques générales du système prédateur-proie se sont avérées similaires à la situation impliquant des hôtes et des parasitoïdes (Barclay 1987a). Knipling (1998) a analysé en profondeur les effets de l'augmentation des prédateurs et des parasites sur l'efficacité de la SIT.

Si l'espèce de ravageur est en compétition pour les ressources avec une autre espèce, cela a une certaine valeur pour le programme de lâcher, car cela réduit la taille initiale de la population de ravageurs, mais à part cela, il semble y avoir peu d'effet des espèces concurrentes sur le lâcher. programme (Barclay 1981b).

2.15. Modèles stochastiques

Les modèles stochastiques impliquent la spécification de certaines variables comme étant aléatoires. Si les processus impliqués sont bien connus et que l'ampleur de la variation est connue, les modèles stochastiques peuvent donner des informations supplémentaires sur la variabilité attendue du contrôle résultant, ainsi que sur les écarts des valeurs moyennes par rapport à celles prédites par les modèles déterministes. Cela est particulièrement vrai dans des domaines comme la génétique dans lesquels les mécanismes de variation, par exemple la méiose, sont clairs. Cependant, ces informations sont souvent mal connues en écologie animale et, par conséquent, les modèles stochastiques peuvent être d'une utilité limitée. En fait, si les caractéristiques erronées sont autorisées à varier (par exemple, le taux de natalité est variable dans le modèle, alors qu'en réalité c'est la mortalité qui varie), les modèles stochastiques peuvent donner des résultats trompeurs. De plus, à moins qu'ils ne soient résolus numériquement,

Des modèles stochastiques de lâchers d'insectes stériles ont été développés par Kojima (1971), Bogyo (1975), Costello et Taylor (1975), Taylor (1976) et Kimanani et Odhiambo (1993), et ils ont confirmé les résultats de Knipling (1955) et d'autres qui utilisaient des modèles déterministes. Ils ont également dérivé un taux de libération seuil qui conduit à l'extinction locale et ont montré que des taux de libération beaucoup plus élevés au-dessus de ce seuil n'entraîneront pas de temps d'extinction considérablement réduit, bien que Lawson (1967) et Itô et Kawamoto (1979) aient offert des preuves à la contraire en utilisant à la fois un modèle déterministe et un modèle probabiliste.

2.17.1. SIT avec application d'insecticide

On pourrait penser que les insecticides et la SIT sont incompatibles puisque l'insecticide tuerait aussi bien les insectes stériles que fertiles. Cependant, Knipling (1964, 1979) a estimé que l'application d'insecticides tuerait les insectes stériles et fertiles dans la même proportion, et maintiendrait ainsi le taux d'inondation, rendant les deux méthodes de contrôle compatibles. Par des exemples numériques, il a montré que ces deux méthodes pouvaient bien fonctionner ensemble, et ainsi réduire à la fois les coûts totaux et la nécessité d'une application excessive d'insecticides. Si les insectes stériles étaient également résistants aux insecticides, alors la combinaison serait encore plus efficace.

Barclay (1980a, b) a constaté que, lorsque l'espèce de ravageur était considérée isolément, l'application d'insecticide associée au lâcher d'insectes stériles augmentait la mortalité totale. Cependant, les résultats de l'utilisation combinée d'insecticides et d'insectes stériles sont devenus moins clairs lorsque d'autres interactions biotiques ont été incluses. Pour les espèces à deux stades de vie, et lorsqu'il est utilisé avec des insectes stériles, un larvicide semble être plus utile qu'un adulticide, mais si le ravageur fait déjà l'objet d'une prédation considérable, la combinaison d'insecticide et d'insectes stériles pourrait être préjudiciable.

2.17.2. SIT avec des pièges à phéromones pour l'annihilation masculine

Knipling (1979) a constaté que l'utilisation combinée de lâchers stériles et de pièges à phéromones était moins efficace qu'un effort équivalent consacré à l'une ou l'autre méthode seule. Cela était dû à l'interférence causée par le meurtre de mâles stériles dans les pièges à phéromones. Comme variante de cette combinaison, Knipling a proposé que la libération d'insectes stériles traités aux phéromones pourrait améliorer la recherche de partenaires, augmentant ainsi la capacité compétitive des insectes stériles, en particulier à faible densité. Il pourrait également agir comme un véhicule pour la confusion de la population sauvage. Knipling a découvert que, pour les insectes dont les mâles produisent des phéromones attirant les femelles, comme le charançon de la capsule *Anthonomus grandis grandis* Boheman, la libération de mâles traités aux phéromones augmenterait considérablement l'efficacité du programme de contrôle, en supposant que la phéromone appliquée ne se détériore pas trop. Knipling a également considéré la situation dans laquelle les femelles produisent des phéromones attirant les mâles, et il a modélisé la libération de femelles stériles traitées aux phéromones seules. Ceux-ci seraient probablement plus efficaces s'ils vivaient librement plutôt que contenus dans des pièges. Il a de nouveau découvert que cette méthode était beaucoup plus efficace que l'utilisation de femelles stériles non traitées, et que le contrôle pourrait être possible en utilisant des femelles stériles traitées aux phéromones où la libération des seules femelles stériles non traitées serait désespérément inadéquate.

Hamada et Miyai (1985), utilisant un modèle continu, ont modélisé la combinaison de la libération simultanée d'insectes stériles et du piégeage de phéromones pour l'annihilation des mâles (Encadré 8). Ils ont constaté que les deux méthodes combinées nécessitaient moins d'efforts pour chaque méthode de contrôle que lors de l'utilisation de l'une ou l'autre méthode seule. Leur recommandation était d'utiliser d'abord l'annihilation des mâles, puis les libérations stériles, bien que le modèle n'ait pas spécifiquement exploré ce scénario.

Barclay et van den Driessche (1989) ont également modélisé cette combinaison et ont constaté que les deux méthodes se combinent de manière synergique, en particulier lorsque la fécondité et la survie quotidienne sont toutes deux élevées. Lorsque la fécondité et la survie sont faibles, la synergie disparaît. Pour des valeurs de paramètres se rapprochant de celles des glossines *Glossina* spp., la synergie est réduite.

Encadré 8. Combinaison de libérations stériles et de piégeage aux phéromones

Le modèle de Miyai consistait en quatre équations différentielles : $dM/dt = R(a-bF) - cM-kM$; $dV/dt = R(a-bF) - cV - d[\min(M+S, V)]$; $dF/dt = d[\min(M+S, V)]M/(M+S) - FC$; $dS/dt = R - cS - kS$, où M , V , F et S sont respectivement le nombre de mâles, de femelles vierges, de femelles fécondées et d'insectes stériles. Les paramètres sont : u est une fécondité indépendante de la densité, b est une fécondité dépendante de la densité, c est un taux de mortalité, k est le taux de piégeage des mâles, a est l'efficacité d'accouplement, et R est le taux de libération d'insectes stériles.

Knipling (1979) a décrit l'interaction du méthyleugénol pour l'annihilation des mâles utilisé en même temps que la libération des mâles et des femelles stériles, et n'a trouvé aucune interférence et un degré élevé de synergie. Le développement d'une résistance au méthyleugénol ayant été démontré (Shelly 1997), il pourrait également être possible d'incorporer l'utilisation d'insectes stériles de la souche résistante, et ainsi d'augmenter encore plus l'efficacité.

Dans le cas où l'attractif n'est pas spécifique au sexe, comme avec les appâts alimentaires, Barclay et van den Driessche (1989) ont montré que les deux méthodes se combinent de manière synergique, en particulier lorsque les insectes stériles sont nourris avant le lâcher, et que la fécondité et la survie sont élevées. Pour des valeurs de paramètres se rapprochant de celles des glossines, il existe encore une certaine synergie.

2.17.3. SIT avec libération de parasitoïdes

Cette combinaison a l'avantage que les parasitoïdes fonctionnent bien à des densités d'hôtes élevées, tandis que la SIT fonctionne mieux à de faibles densités de ravageurs. Knipling (1979, 1998) a envisagé la libération de mâles et de femelles stériles, ainsi que *Trichogrammes* sp., un parasitoïde des œufs. Ses tableaux montraient clairement que ces deux méthodes étaient synergiques. Une récente étude sur le terrain a révélé que les deux méthodes combinées étaient plus efficaces que l'une ou l'autre seule (Bloem et al. 1998). De plus, la libération de femelles stériles fournit une ressource en œufs pour les parasitoïdes d'œufs, augmentant encore la population de parasitoïdes. De nombreux parasitoïdes attaquent les larves, de sorte que la libération de femelles stériles n'aiderait pas directement ces parasitoïdes. Si les insectes stériles et les parasitoïdes sont libérés de manière inondative (Carpenter et al., ce volume), alors chacun devrait devenir plus efficace à mesure que la densité diminue, offrant une puissante source de synergie.

Barclay (1987b) a modélisé l'interaction de la libération inondative de parasitoïdes et d'insectes stériles en utilisant plusieurs variantes des équations habituelles hôte-parasitoïde. Cette combinaison montre un degré élevé de synergie dans tous les modèles étudiés et semble être proche de l'idéal (Fig. 8). Les principaux problèmes à prévoir concernent probablement la dispersion et la phénologie.

2.17.4. SIT avec mesures sanitaires et pièges à ponte

Si l'assainissement détruit l'habitat de ponte et que les pièges détruisent les œufs pondus, il devrait y avoir un effet complémentaire entre les deux, quoique modéré par la densité-dépendance. Si des insectes stériles sont également relâchés, alors le système a trois sources de réduction de population, dont aucune n'interfère avec les autres. Knipling

(1979) ont calculé que ces trois éléments devraient aboutir à une combinaison très efficace pour le contrôle.

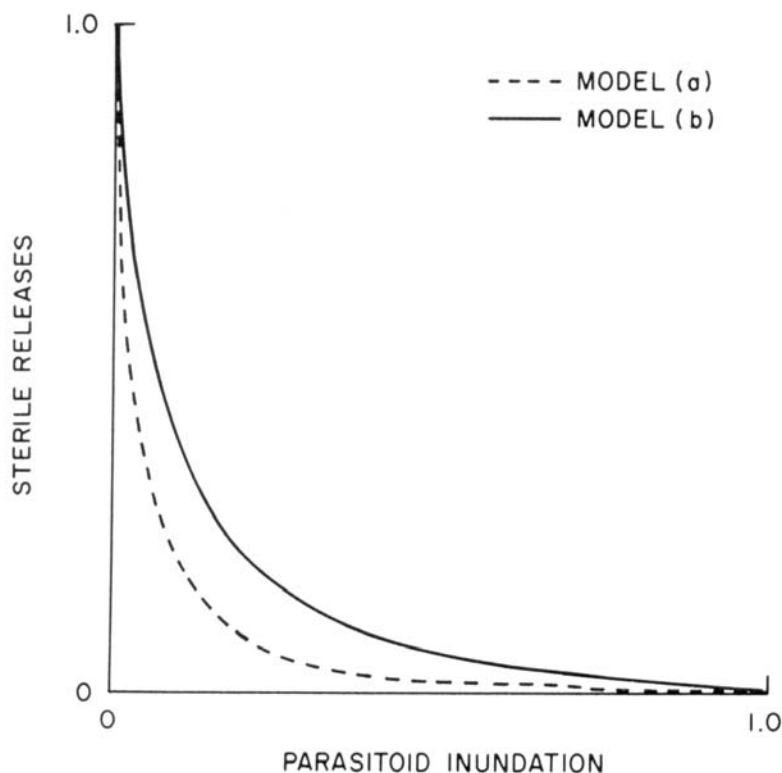


Figure 8. Taux de libération critique d'insectes stériles et de parasitoïdes. Tous les points de chaque courbe sont juste suffisants pour éradiquer les ravageurs. La dépendance à la densité est dans les hôtes du modèle (a), et chez les parasitoïdes du modèle (b). (Figure de Barclay 1987c, reproduite avec autorisation.)

2.18. Optimisation du programme de libération d'insectes stériles

L'optimisation passe inévitablement par l'économie. Bien que cela sorte quelque peu du cadre de ce chapitre, un début a été fait sur ce sujet. Geier (1969) a utilisé des modèles démographiques incorporant la dépendance à la densité pour analyser l'efficacité des programmes de libération d'insectes stériles et pour en déduire des stratégies optimales de contrôle. Barclay et Li (1991) ont utilisé un traitement général des combinaisons de lutte antiparasitaire pour déterminer les proportions optimales de chaque méthode de lutte. Atzeni et al. (1992) ont examiné la situation de la mouche à vis de l'Ancien Monde *Chrysomya bezzania* (Villeneuve), et comprenait la largeur de la zone tampon, la compétitivité des hommes et la population

agrégation dans leur analyse. Anaman et al. (1994) ont réalisé une analyse coût/bénéfice avec *C. bezzania*, et incorporé les pertes de bœuf dans l'équation.

2.19. Développement de la résistance

Les insectes ont nettement tendance à développer une résistance aux insecticides ou à d'autres méthodes de lutte. Il est concevable qu'une population de ravageurs sauvages puisse développer une résistance à l'utilisation de rejets stériles comme moyen de contrôle (Lance et McInnis, ce volume ; Whitten et Mahon, ce volume). Cette résistance pourrait impliquer des mécanismes comportementaux qui empêcheraient les accouplements stériles-fertiles (Barclay 1990). La sélection pour la résistance à plusieurs méthodes de lutte antiparasitaire fonctionnant ensemble a été modélisée par Barclay (1996), et il semble que la sélection pour la résistance à une méthode de lutte particulière est une fonction linéaire de la quantité de mortalité infligée par cette méthode de lutte. Itô et Yamamura (ce volume) développent davantage le sujet de la résistance.

2.20. Modélisation éducative et pédagogique

Il y a eu un certain nombre de simulations informatiques du SIT, à des fins d'enseignement, à la fois sur la technique et sur la dynamique des populations d'insectes en général. Au moins deux ont été documentés et sont accessibles au public. Les deux représentent diverses élaborations sur le modèle original de Knippling.

Sawyer et al. (1987) ont décrit une simulation qui inclut l'hétérogénéité spatiale, l'agrégation, l'immigration, les effets aléatoires et la compétitivité réduite des mâles stériles. Ce modèle a été adapté et nommé « Curaçao » par Arneson (1996) pour fonctionner sur Microsoft Windows (3x ou 95), et est disponible en téléchargement sur le site Web. Les instructions pour exécuter le programme sont incluses sur le site Web. L'utilisateur peut spécifier les différentes options, puis comparer les exécutions pour tirer des conclusions.

Weidhaas (2001) a construit un modèle similaire écrit en Visual Basic appelé « Sterility », qui s'exécute sur un ordinateur personnel avec des capacités DOS. Il permet une stérilité incomplète chez les mâles, une compétitivité réduite des mâles stériles, des sex-ratios différents et la détermination du taux de croissance de la population, et s'étend sur 12 générations pour évaluer les résultats. Il a également la capacité de calculer les coûts du programme de contrôle.

3. ESTIMATION DES PARAMÈTRES POUR LES MODÈLES

La connaissance de plusieurs paramètres est cruciale pour la réussite de tout programme de lâcher d'insectes stériles. En référence aux modèles décrits ci-dessus, les paramètres de base qui seront toujours d'intérêt sont : F , la taille de la population ; λ , le taux potentiel d'augmentation de la population à chaque génération ; q_{met} et q_f , les proportions de mâles et femelles relâchés qui restent fertiles ; etc, la capacité compétitive des mâles stériles par rapport à la population mâle fertile sauvage. Certaines des estimations peuvent être effectuées à l'aide de méthodes standard de biologie des populations. La taille de la population peut être grossièrement estimée à partir des captures de pièges. Hargrove (1990) a utilisé des techniques de marquage-recapture pour

estimer la taille des populations de mouches tsé-tsé (Weidhaas 1973). Le taux d'augmentation, λ , serait normalement déterminé à l'aide des taux de ponte. Les fertilités résiduelles, q_m et q_f , pourrait être déterminée en mettant en cage des mâles stériles avec des femelles fertiles et des mâles fertiles avec des femelles stériles, soit en groupes, soit en paires, et en notant la production d'œufs fertiles qui en résulte. Capacité compétitive des mâles stériles, c , pourraient alors être déterminés à partir d'expériences en laboratoire, en cage sur le terrain ou sur le terrain à petite échelle, où l'immigration pourrait être supposée négligeable, en utilisant l'équation impliquant la capacité compétitive, puis en résolvant pour c . Les informations sur λ , q_m et q_f doit être déterminé en premier, sinon l'équation devient confuse. Alternativement, Meats (1998) a utilisé des techniques de lâcher et de recapture pour estimer la qualité des insectes stériles relâchés. L'immigration dans la zone de contrôle pourrait alors être déterminée en utilisant soit le marquage-recapture, soit l'équation impliquant l'immigration et la résolution de v . Plant et Cunningham (1991) ont détaillé les procédures d'estimation de la dispersion des mouches des fruits méditerranéennes *Ceratitis capitata* (Wiedemann), et les estimations de l'immigration pourraient être obtenues à partir de considérations de dispersion.

La détermination de la densité-dépendance est problématique, car il existe de nombreux modèles et aucun d'entre eux n'est particulièrement mécaniste. Ainsi, les taux de ponte et de survie subséquente devraient être surveillés à diverses densités pour dériver une fonction décrivant les effets déprimants à divers niveaux. Dans de nombreuses populations sauvages, même la simple détection de l'existence d'une densité-dépendance est difficile, et encore moins la quantification des effets déprimants. Cependant, compte tenu de l'aide potentielle au SIT, une estimation des effets de la densité-dépendance est intéressante. Itô et Yamamura (ce volume) développent davantage le sujet de l'estimation des paramètres.

4. ÉVALUATION DE LA MODÉLISATION SIT

4.1. Utilisations des modèles

Les modèles peuvent être utilisés pour prédire et expliquer le comportement d'une population. Ces informations orientent la recherche, génèrent des hypothèses et facilitent l'enseignement. La plupart des modèles de la SIT ont jusqu'à présent visé principalement à prédire le comportement des populations de ravageurs sous diverses contraintes, telles que la stérilité incomplète, le manque de capacité compétitive des mâles stériles, l'immigration d'insectes sauvages dans une zone de contrôle, etc. la meilleure utilisation des modèles est de générer des idées ou des hypothèses susceptibles d'être testées expérimentalement. Ainsi, idéalement, la modélisation devrait aller de pair avec des expériences de terrain et de laboratoire pour vérifier ou falsifier les prédictions d'un modèle.

4.2. Avantages et limites de la modélisation

Les modèles de SIT construits jusqu'à présent se répartissent généralement en trois groupes : (1) les modèles qui étudient les processus qui déterminent la proportion d'œufs pondus qui sont stériles, (2) les modèles impliquant la dynamique des populations et d'autres phénomènes au niveau de la population, et (3) les modèles qui étudient les interactions de la SIT avec d'autres méthodes de contrôle, bien que l'on puisse affirmer que les deux dernières vont vraiment de pair.

La première catégorie, comprenant la stérilité résiduelle, la capacité compétitive stérile réduite, les schémas d'accouplement et l'immigration, est d'une importance cruciale dans la planification et l'exécution d'un programme qui libère des insectes stériles. À moins de pouvoir prédire avec précision le niveau de stérilité des œufs produits par les femelles sauvages, le programme est susceptible d'échouer. De plus, c'est ici que les modèles sont les plus susceptibles de donner des réponses réalistes, car ces processus reposent principalement sur des proportions ou des coefficients déterminables, plutôt que sur des processus de population quelque peu nébuleux.

Les modèles d'aspects plus généraux de la dynamique des populations impliquent de nombreux facteurs cachés, tels que la force de la densité-dépendance, les réponses fonctionnelles des prédateurs, la synchronie des phénologies des ravageurs et des prédateurs, le degré d'agrégation des populations de ravageurs, la mesure dans laquelle les insectes stériles assument la mêmes modèles spatiaux que les insectes sauvages, etc. Ceux-ci ne sont pas faciles à déterminer, et les modèles des deuxième et troisième catégories doivent être considérés comme heuristiques, plutôt que quantitativement prédictifs. Ils donnent un aperçu des types de réponses à attendre, mais la précision quantitative doit attendre des simulations spécifiques à l'espèce basées sur des informations biologiques et écologiques précises et détaillées concernant l'ensemble du système.

4.3. Modèles transitoires versus modèles d'équilibre

De nombreux modèles analytiques du SIT sont résolus pour l'équilibre, et les résultats des paramètres sur l'équilibre sont notés. Dans la vraie vie, les populations changent presque toujours. L'analyse du comportement à l'équilibre a certainement beaucoup à dire sur les effets des paramètres sur le comportement transitoire ainsi que sur l'équilibre, mais une analyse appropriée devrait inclure les effets des paramètres sur la dynamique du comportement transitoire. Le problème est qu'il existe un nombre infini de trajectoires que toute population peut suivre, et encapsuler le comportement de celles-ci sous une forme digestible n'est pas une mince tâche. Un critère utilisable est celui de la stabilité du système, sous ses différentes formes. Les caractéristiques de stabilité peuvent être liées à des plages de paramètres, et certaines caractéristiques du comportement transitoire résultant peuvent en être déduites.

4.4. Orientations futures et besoins d'information

Les modèles examinés dans ce chapitre couvrent la plupart des sujets pertinents dans la dynamique du SIT. Cependant, ce n'est qu'un bon début et il reste encore beaucoup à faire. Des modèles ayant une base écologique plus réaliste seront nécessaires pour suggérer de nouvelles hypothèses et donner des prédictions de comportement plus précises. Un domaine encore largement inexploité est celui des modèles de métapopulation - des modèles comprenant des parcelles avec migration entre les parcelles, des extinctions locales et des rétablissements. Un début a été fait avec les modèles incluant l'immigration, l'hétérogénéité et la diffusion. La prochaine étape consiste à les lier ensemble en un tout significatif.

Un autre domaine, qui fournira des informations utiles, est la construction de modèles spécifiques aux espèces pour la SIT, y compris tous les facteurs pertinents. De nombreux modèles spécifiques aux espèces ont été construits, mais beaucoup semblent avoir des informations écologiques détaillées insuffisantes. De plus, le domaine de l'écologie comportementale émergera probablement comme étant particulièrement pertinent.

L'expérimentation de modèles, expérimentalement et sur le terrain, en est à ses balbutiements. Des informations sont nécessaires sur les effets de la régulation dépendante de la densité des ravageurs sur l'efficacité de la SIT, les effets des prédateurs et des parasites sur la dynamique de la SIT et les effets de la résilience de l'écosystème. L'utilisation simultanée d'autres méthodes de contrôle avec la SIT est encore largement hypothétique, et ce domaine potentiellement utile nécessite une investigation considérable.

5. RÉFÉRENCES

- Ailam, G., et R. Galun. 1967.** Sex-ratio optimal pour le contrôle des insectes par la méthode de la stérilité. *Annals of the Entomological Society of America* 60 : 41–43.
- Anaman, KA, MG Atzeni, DG Mayer et MA Stuart. 1994.** Analyse avantages-coûts de l'utilisation de la technique de l'insecte stérile pour éradiquer la mouche à vis en cas d'invasion depuis l'Australie. *Médecine vétérinaire préventive* 20 : 79–98.
- Arneson, Pennsylvanie 1996.** Curacao. La méthode de lâcher d'insectes stériles — un exercice de simulation. *Dans* Radcliff's Manuel du monde IPM. Université du Minnesota. <http://www.ipmworld.umn.edu/chapters/SirSimul.htm>
- Atzeni, MG, DG Mayer et DG Butler. 1992.** Méthode de libération d'insectes stériles — optimale stratégies d'éradication de la mouche à vis. *Mathématiques et ordinateurs en simulation* 33 : 445–450.
- Barclay, HJ 1980a.** La méthode de libération d'insectes stériles pour les espèces à cycle de vie en deux étapes. *Recherches sur l'écologie des populations* 21 : 165–180.
- Barclay, HJ 1980b.** Modèles pour la méthode de lâcher d'insectes stériles avec lâcher simultané de pesticides. *Modélisation écologique* 11 : 167–178.
- Barclay, HJ 1981a.** Modèles de population sur la libération de chimiostérilisants pour la lutte antiparasitaire. *Revue de Écologie appliquée* 18 : 679–695.
- Barclay, HJ 1981b.** La méthode de lâcher d'insectes stériles pour une espèce de ravageur en compétition avec une autre espèce. *Recherches sur l'écologie des populations* 23 : 145–155.
- Barclay, HJ 1982a.** La méthode de libération stérile avec une capacité de compétition masculine inégale. *Écologie* 15 : 251–263.
- Barclay, HJ 1982b.** Stabilité de la population sous lâchers stériles. *Recherches sur l'écologie des populations* 24 : 405–416.
- Barclay, HJ 1984.** Conséquences démographiques de la monogamie et de la polygamie pour une sortie stérile programme. *Protection Ecology* 6 : 209–217.
- Barclay, HJ 1987a.** Modèles de lâchers d'insectes stériles pour des populations attaquées par des parasitoïdes. *Modélisation écologique* 36 : 155–169.
- Barclay, HJ 1987b.** Modèles de lutte antiparasitaire : effets complémentaires des lâchers périodiques de stériles nuisibles et parasitoïdes. *Biologie théorique des populations* 32 : 76–89.
- Barclay, HJ 1987c.** Combiner les méthodes de lutte antiparasitaire : complémentarité des méthodes et orientation principe. *Modélisation des ressources naturelles* 2 : 299–323.
- Barclay, HJ 1990.** Incertitudes associées aux agents de démolage pour le contrôle autocide, pp. 185–193. *Dans* J. Marois et R. Plant (eds.), Évaluation des risques en biotechnologie agricole. Université de Californie, Davis, Californie, États-Unis.
- Barclay, HJ 1992a.** Modélisation des effets de l'agrégation sur l'efficacité de la lutte contre les insectes ravageurs. *Recherches sur l'écologie des populations* 34 : 131–141.
- Barclay, HJ 1992b.** Combiner les méthodes de lutte contre les insectes ravageurs : cloisonner la mortalité et prévoir complémentarité. *Recherches sur l'écologie des populations* 34 : 91–107.
- Barclay, HJ 1996.** Combinaison de méthodes de lutte contre les insectes ravageurs : modélisation de la sélection pour la résistance aux méthodes de contrôle combinées. *Recherches sur l'écologie des populations* 38 : 75–85.
- Barclay, HJ 2001.** Modélisation de la stérilité incomplète dans un programme de libération stérile : interactions avec d'autres facteurs. *Recherches sur l'écologie des populations* 43 : 197–206.
- Barclay, H., et C. Li. 1991.** Combiner les méthodes de lutte antiparasitaire : minimiser les coûts lors de la lutte programme. *Biologie théorique des populations* 40 : 105–123.
- Barclay, H., et M. Mackauer. 1980a.** La méthode de lâcher d'insectes stériles pour la lutte antiparasitaire : une densité-modèle dépendant. *Entomologie environnementale* 9 : 810–817.
- Barclay, H., et M. Mackauer. 1980b.** La méthode de lâcher d'insectes stériles pour les espèces sous prédation ou parasitisme. *Recherches sur l'écologie des populations* 22 : 136–146.

- Barclay, HJ et P. van den Driessche. 1989.** Modèles de lutte antiparasitaire de combinaisons de libérations stériles et le piégeage. La science des insectes et son application 10 : 107-116.
- Barclay, HJ et P. van den Driessche. 1990.** Un modèle de libération stérile pour le contrôle d'un ravageur avec deux étapes de la vie sous la prédation. Rocky Mountain Journal of Mathematics 20 : 847-855.
- Berryman, A. 1967.** Description mathématique du principe masculin stérile. L'entomologiste canadien 99 : 858-865.
- Berryman, AA, TP Bogoy et LC Dickmann. 1973.** Simulation informatique de la population réduction par lâcher d'insectes stériles : II. Les effets de la survie dynamique et des accouplements multiples, pp. 31-43. *Dans* Actes, Panel : Modèles informatiques et application de la technique de l'homme stérile. Division mixte FAO/AIEA de l'énergie atomique dans l'alimentation et l'agriculture, 13-17 décembre 1971, Vienne, Autriche. STI/PUB/340. AIEA, Vienne, Autriche.
- Bloem, S., KA Bloem et AL Knight. 1998.** Oviposition par des carpocapses stériles, *Cydia pomonella* (Lépidoptères : Tortricidae) et le contrôle des populations sauvages avec des lâchers combinés de papillons stériles et de parasitoïdes des œufs. Journal de la Société d'entomologie de la Colombie-Britannique 95 : 99-109.
- Bogoy, TP 1975.** Modèles mathématiques et simulation informatique de la lutte contre les insectes, pp. 161-168. *Dans* Actes, Symposium: Sterility Principle for Insect Control 1974. Agence internationale de l'énergie atomique et Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, 22-26 juillet 1974, Innsbruck, Autriche. STI/PUB/377. AIEA, Vienne, Autriche.
- Bogoy, TP, AA Berryman et TA Sweeney. 1971.** Simulation informatique de la population réduction par lâcher d'insectes stériles. I. Une étude de l'importance relative des paramètres d'un modèle mathématique, pp. 19-25. *Dans* Actes, Panel : Application de la stérilité induite pour le contrôle des populations de lépidoptères. Division mixte FAO/AIEA de l'énergie atomique dans l'alimentation et l'agriculture, 1er-5 juin 1970, Vienne, Autriche. STI/PUB/281. AIEA, Vienne, Autriche.
- Costello, WG et HM Taylor. 1975.** Modèles mathématiques de la technique du mâle stérile de l'insecte contrôle, pp 318-359. *Dans* A. Charnes et WR Lynn (eds.), Analyse mathématique des problèmes de décision en écologie. Notes de cours en biomathématiques, volume 5. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- Dietz, K. 1976.** L'effet de l'immigration sur le contrôle génétique. Biologie théorique des populations 9 : 58-67. **Geier, PW 1969.** Modèles démographiques de la réponse de la population aux procédures de libération stérile des ravageurs contrôle, pp 33-41. *Dans* Actes, Panel: Insect Ecology and the Sterile-Male Technique. Division mixte FAO/AIEA de l'énergie atomique dans l'alimentation et l'agriculture, 7-11 août 1967, Vienne, Autriche. STI/PUB/223. AIEA, Vienne, Autriche.
- Hamada, R., et S. Miyai. 1985.** Théorie de l'éradication, pp 79-97. *Dans* S. Ishi, K. Kiritani et T. Kocha (eds.), Éradication des mouches des fruits : théorie et pratique. (En japonais). Association japonaise de l'aviation agricole, Tokyo, Japon.
- Hargrove, JW 1990.** Estimation de la population à partir des données de marquage-recapture. Équations pour une note groupée et pour les données regroupées, avec des applications à une étude sur les populations insulaires de glossines au Zimbabwe, pp. 79-114. *Dans* Actes, Panel : Technique d'insectes stériles pour le contrôle et l'éradication des glossines. Réunion finale de coordination de la recherche, Division mixte FAO/AIEA des techniques nucléaires dans l'alimentation et l'agriculture, 6-10 juin 1988, Vom, État du Plateau, Nigéria. STI/PUB/830. AIEA, Vienne, Autriche.
- Harrison, GW, HJ Barclay et P. van den Driessche. 1982.** Analyse d'un modèle de lâcher d'insectes avec la prédation. Tourillon de biologie mathématique 16 : 33-47.
- Hassell, député 1978.** La dynamique des systèmes arthropodes prédateur-proie. Presse de l'Université de Princeton, Princeton, New Jersey, États-Unis.
- Hawkes, C., et TH Coaker. 1977.** Un modèle pour des expériences de chimiostérilisation avec des référence à la mouche du chou (*Erioischia brassicae* (Bouche)). Tourillon d'écologie appliquée 14 : 43-53.
- Hornig, SB et RE Plant. 1992.** Impact de l'accouplement des leks sur la technique de l'insecte stérile : une modélisation étude. Recherches sur l'écologie des populations 34 : 57-76.
- Itô, Y. 1977.** Un modèle de lâcher d'insectes stériles pour l'éradication de la mouche du melon, *Dacus cucurbitae* Coquillette. Entomologie appliquée et zoologie 12 : 303-312.
- Itô, Y., et H. Kawamoto. 1979.** Nombre de générations nécessaires pour parvenir à l'éradication d'un insecte ravageur avec la méthode de lâcher d'insectes stériles : une étude modèle. Recherches sur l'écologie des populations 20 : 216-226.
- Iwahashi, O. 1977.** Eradication de la mouche du melon, *Dacus cucurbitae*, de Kume Is., Okinawa avec le méthode de lâcher d'insectes stériles. Recherches sur l'écologie des populations 19 : 87-98.

- Kimanani, EK et JW Odhiambo.** 1993. Un modèle stochastique pour la technique du mâle stérile. *Biométrie* 49 : 577-585.
- Klassen, W., et JF Creech.** 1971. Suppression de la population de ravageurs avec des insectes mâles stériles. Publication diverse, numéro 1182. USDA/ARS, Washington, DC, États-Unis.
- Klassen, W., JV Adams et MB Twohey.** 2004. Modélisation de la suppression de la lamproie marine populations par le lâcher de mâles stériles ou de femelles stériles. *Journal of Great Lakes Research* 30 : 463-473.
- Knipling, EF** 1955. Possibilités de contrôle ou d'éradication des insectes grâce à l'utilisation de produits sexuellement stériles mâles. *Journal d'entomologie économique* 48 : 459-462.
- Knipling, EF** 1959. Méthode masculine stérile de contrôle de la population. *Sciences* 130 : 902-904.
- Knipling, EF** 1960. Utilisation d'insectes pour leur propre destruction. *Journal d'entomologie économique* 53 : 415-420.
- Knipling, EF** 1964. Le rôle potentiel de la méthode de stérilité pour le contrôle des populations d'insectes avec des référence à la combinaison de cette méthode avec des méthodes conventionnelles. USDA/ARS (série) 33-98.
- Knipling, EF.** 1979. Les principes de base de la suppression et de la gestion des populations d'insectes. Manuel agricole numéro 512. USDA/SEA, Washington, DC, États-Unis.
- Knipling, EF** 1998. Rôle de l'augmentation des parasitoïdes et des techniques d'insectes stériles dans toute la région gestion des insectes ravageurs agricoles. *Journal d'entomologie agricole* 15 : 273-301.
- Kojima, KI** 1971. Modèles stochastiques pour un contrôle efficace des populations d'insectes par lâcher d'insectes stériles méthodes, p. 477-487. *Dans* Actes, Symposium : Principe de stérilité pour le contrôle ou l'éradication des insectes. Agence internationale de l'énergie atomique et Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, 14-18 septembre 1970, Athènes, Grèce. STI/PUB/265. AIEA, Vienne, Autriche.
- Lawson, FR** 1967. Théorie du contrôle des populations d'insectes par des mâles sexuellement stériles. *Annales de la Société d'entomologie d'Amérique* 60 : 713-722.
- Lewis, MA, et P. van den Driessche.** 1993. Vagues d'extinction du lâcher d'insectes stériles. *Biosciences mathématiques* 116 : 221-247.
- Manoranjan, VS, et P. van den Driessche.** 1986. Sur un modèle de diffusion pour libération stérile. *Biosciences mathématiques* 79 : 199-208.
- Marsula, R., et C. Wissel.** 1994. Lutte contre les insectes nuisibles par une barrière spatiale. *Modélisation écologique* 75 : 203-211.
- Viandes, A.** 1998. Prédire ou interpréter les captures de pièges résultant de propagules naturelles ou de lâchers de mouches des fruits stériles. Un modèle actuariel et de dispersion testé avec des données sur *Bactrocera tryoni*. *Entomologie générale et appliquée* 28 : 29-38.
- Miller, DR, et DE Weidhaas.** 1974. Populations à l'équilibre lors d'un lâcher de mâles stériles programme. *Entomologie environnementale* 3 : 211-216.
- Mueller, LD et A. Joshi.** 2000. Stabilité dans les populations modèles. Monographies en biologie des populations 31. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, États-Unis.
- Patil, médecin généraliste et WM Stiteler.** 1974. Les concepts d'agrégation et leur quantification : une critique revue avec quelques nouveaux résultats et applications. *Recherches sur l'écologie des populations* 15 : 238-254.
- Pielou, CE** 1969. Introduction à l'écologie mathématique. John Wiley, New York, États-Unis.
- Usine, RE et RT Cunningham.** 1991. Analyses de la dispersion des fruits méditerranéens stériles mouches (Diptera : Tephritidae) rejetées à partir d'une source ponctuelle. *Entomologie environnementale* 20 : 1493-1503.
- Prout, T.** 1978. Les effets conjoints du lâcher de mâles stériles et de l'immigration de femelles fécondées sur une population à densité régulée. *Biologie théorique des populations* 13 : 40-71.
- Sawyer, AJ, Z. Feng, CW Hoy, RL James, SE Naranjo, SE Webb et C. Welty.** 1987. Simulation pédagogique : méthode de lâcher d'insectes stériles avec effets spatiaux et aléatoires. *Bulletin de la Société Entomologique d'Amérique* 33 : 182-190.
- Shelly, TE** 1997. Sélection pour la non-réactivité au méthyleugénol chez les mouches orientales des fruits mâles (Diptères : Tephritidae). *Entomologiste de Floride* 80 : 248-253. <http://www.fcla.edu/FlaEnt/fe80p248.pdf>
- Shiga, M.** 1986. Analyse de la distribution spatiale dans l'éradication des mouches des fruits, pp. 387-398. *Dans* M. Mangel, JR Carey et RE Plant (eds.), Actes : Lutte antiparasitaire : Analyse des opérations et des systèmes dans la gestion des mouches des fruits. Atelier avancé de l'OTAN, 5-9 août 1985, Bad Windsheim, Allemagne. Springer Verlag, Berlin, Allemagne.
- Staley, DH, WN Cannon, Jr. et WR Holt.** 1971. Un modèle mathématique d'un insecte population à générations imbriquées où les femelles sont polyandres et les mâles soumis à l'auto-stérilisation. *Annals of the Entomological Society of America* 64 : 325-330.
- Taylor, CR** 1976. Détermination des stratégies optimales de libération des mâles stériles. *Entomologie environnementale* 5 : 87-95.

- Wall, R., et J. Howard. 1994.** Autostérilisation pour le contrôle de la mouche domestique *Musca domestique*. *Journal of Theoretical Biology* 171 : 431–437.
- Wehrhahn, CF 1973.** Une approche de modélisation de populations spatialement hétérogènes et simulation de populations soumises à des programmes de lâchers d'insectes stériles, pp. 45–64. *Dans* Actes, Panel : Modèles informatiques et application de la technique de l'homme stérile. Division mixte FAO/AIEA de l'énergie atomique dans l'alimentation et l'agriculture, 13-17 décembre 1971, Vienne, Autriche. STI/PUB/340. AIEA, Vienne, Autriche.
- Weidhaas, DE 1973.** Principes de la technique du mâle stérile avec emphase sur l'écologie, pp. 17–22. *Dans* Actes, Panel : Modèles informatiques et application de la technique de l'homme stérile. Division mixte FAO/AIEA de l'énergie atomique dans l'alimentation et l'agriculture, 13-17 décembre 1971, Vienne, Autriche. STI/PUB/340. AIEA, Vienne, Autriche.
- Weidhaas, DE 2001.** "modèle informatique "stérilité", disponible sur demande ; courriel : afn12842@afn.org
- Zouros, E. 1969.** Sur le rôle de la monogamie féminine dans la technique du mâle stérile de lutte contre les insectes. *Annales de l'Institut Phytopathologique Benaki* 9 : 20–29.