



HAL
open science

Optimisation de la lutte biologique contre l'acarien *Tetranychus urticae* en culture de tomate

Vincent Gigon

► **To cite this version:**

Vincent Gigon. Optimisation de la lutte biologique contre l'acarien *Tetranychus urticae* en culture de tomate. Amélioration des plantes. Agrocampus Ouest, 2016. Français. NNT : 2016NSARA080 . tel-01713013

HAL Id: tel-01713013

<https://theses.hal.science/tel-01713013>

Submitted on 20 Feb 2018

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

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

AGRO CAMPUS

OUEST

Vincent GIGON • 9 décembre 2016

Thèse AGROCAMPUS OUEST
sous le label de l'Université Bretagne Loire
pour obtenir le grade de
DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST
Spécialité Biologie et Agronomie

ÉCOLE DOCTORALE • Végétal, environnement, nutrition,
agroalimentaire, mer (VENAM)
LABORATOIRE D'ACCUEIL • UMR 1349 Institut de génétique,
environnement et protection des plantes (IGEPP)

Optimisation de la lutte biologique contre l'acarien *Tetranychus urticae* en culture de tomate

Sylvain CHARPENTIER

Professeur, AGROCAMPUS OUEST / *président du jury*

Sophie ROCHEFORT

Professeure HES, hepia (Haute École du paysage,
d'ingénierie et d'architecture de Genève) / *rapporteur*

Jawad AARROUF

Maître de conférences HDR, Université d'Avignon, Laboratoire
de Physiologie des fruits et légumes, Avignon / *rapporteur*

Annie-Eve GAGNON

PhD, CEROM Centre de recherche sur les grains, Québec,
Canada / *examinatrice*

Raf M.J. DE VIS

Directeur, Proefstation voor de Groenteteelt,
Sint-Katelijne-Waver Belgique / *examineur*

Josiane LE CORFF

Professeure, AGROCAMPUS OUEST / *directrice de thèse*



N° ordre : 2016-36

180 p.

N° série : A-80

Thèse AGROCAMPUS OUEST sous le label de l'Université de Bretagne Loire pour obtenir le grade de
DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST

Spécialité 'BIOLOGIE ET AGRONOMIE'

Ecole Doctorale : VENAM

Laboratoire d'accueil : UMR IGEPP 1349

GIGON VINCENT

**OPTIMISATION DE LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE L'ACARIEN
TETRANYCHUS URTICAE EN CULTURE DE TOMATE**

Date de soutenance : 9 /12/2016

Composition du jury :

- | | |
|----------------------|---|
| Sylvain CHARPENTIER, | Professeur, AGROCAMPUS OUEST Centre d'Angers UP EPHOR,
Président du Jury |
| Sophie ROCHEFORT, | Professeure HES, hepia, Haute Ecole du paysage, d'ingénierie et
d'architecture de Genève, Rapportrice |
| Jawad AARROUF, | Maître de conférences HDR, Université d'Avignon, Laboratoire de
Physiologie des fruits et légumes, Avignon, Rapporteur |
| Annie-Eve GAGNON, | PhD, CEROM Centre de recherche sur les grains, Québec, Canada,
Examinatrice |
| Raf M.J. DE VIS, | Directeur, Proefstation voor de Groenteteelt, Sint-Katelijne-Waver
Belgique, Examineur |
| Josiane LE CORFF, | Professeure, AGROCAMPUS OUEST Centre d'Angers, directrice de
thèse |

Résumé

Afin de limiter l'impact négatif des ravageurs sur les plantes cultivées, des agents de lutte biologique sont souvent introduits sous abris. Or, des interactions peuvent apparaître entre eux, comme la prédation intragilde, et modifier l'efficacité de la lutte biologique. De plus, les défenses directes des plantes hôtes peuvent perturber l'efficacité des ennemis naturels. La question se pose donc de savoir s'il est possible de limiter les interactions négatives entre ennemis naturels et l'impact de la plante hôte sur leur développement. Pour répondre à cet objectif, afin d'optimiser la lutte biologique contre l'acarien *Tetranychus urticae*, ravageur très problématique, nous avons considéré deux cultivars de tomates caractérisés par des densités en trichomes et des concentrations en composés secondaires contrastées, l'acarien prédateur *Phytoseiulus macropilis* et *Macrolophus pygmaeus*, punaise prédatrice souvent employée pour lutter contre les aleurodes. Au cours d'essais conduits en serre, *P. macropilis* a permis de réguler *T. urticae* sans différence entre les deux cultivars, alors qu'en microcosmes le taux d'oviposition de *P. macropilis* a été supérieur sur le cultivar ayant la densité en trichomes non glandulaires la plus élevée. La consommation d'œufs de *P. macropilis* par *M. pygmaeus* en microcosmes n'a pas été observée en serre. Les interactions entre arthropodes se sont également traduites par une agrégation supérieure des *T. urticae* en présence des deux prédateurs et de *P. macropilis* en présence de *M. pygmaeus*. Avant de proposer *P. macropilis* comme nouvel agent de lutte biologique, d'autres essais devraient prendre en compte la présence d'autres ravageurs sur les interactions entre les deux prédateurs.

Mots-clés : Lutte biologique, *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis*, *Macrolophus pygmaeus*, prédation intragilde, trichomes, défenses directes, tomate

Abstract

To suppress pest populations to such levels that damage to the crop is minimized, multiple biological control agents are often introduced in greenhouses. However, negative interactions among them, such as intraguild predation, might appear that can decrease the efficiency of the plant protection strategy. Furthermore, plant direct (physical or chemical) defenses have a negative impact on the pests but might also have an impact on the natural enemies. Therefore, the question is whether it is possible to limit the negative interactions among biological control agents and the influence of the crop on the behavior and development of the natural enemies. To optimize biological control of *Tetranychus urticae*, a very problematic pest in tomato greenhouses, the efficiency of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* was tested on two cultivars with different trichome densities and concentrations of secondary compounds, in presence or absence of *Macrolophus pygmaeus*, a mirid often used to regulate whitefly populations. During two years, under greenhouse conditions, *P. macropilis* well-controlled the population of *T. urticae*. There was no evidence of intraguild predation between the two predators, but in the presence of *M. pygmaeus*, *P. macropilis* tended to have a more clumped spatial distribution. However, in microcosms, *M. pygmaeus* fed on *P. macropilis* eggs. Moreover, *P. macropilis* laid significantly more eggs on the tomato cultivar with the highest density of non-glandular trichomes, but this result was only observed in microcosms. The different dynamics indicate that the effectiveness of the two predators depends on many parameters, and potentially on the presence of other prey and predators.

Keywords: biological control, *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis*, *Macrolophus pygmaeus*, intraguild predation, trichomes, natural defenses, tomato

Remerciements

En premier lieu je tiens à remercier vivement ma directrice de thèse Josiane Le Corff qui m'a accompagné tout au long de ce travail, prodigué de nombreux conseils et m'a permis d'orienter mes travaux dans le juste chemin.

Je remercie les membres du jury de thèse et particulièrement Sophie Rochefort et Jawad Aarouf pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce document. Je remercie Sylvain Charpentier, Annie-Eve Gagnon et Raf M.J. de Vis d'avoir accepté d'être examinateurs de cette thèse.

Je tiens à remercier les membres de mon comité de thèse dont les suggestions et questions m'ont permis d'avancer dans la construction de ce travail. Merci à Maxime Ferrero pour ses conseils, ses connaissances du monde des acariens, Serge Fischer pour m'avoir fourni les premiers individus de *Phytoseiulus macropilis*, à Cédric Camps dont les suggestions m'ont été précieuses tout comme son soutien lors des longues journées de comptages. Je remercie Dominique Fleury pour ses recommandations et les différents échanges que nous avons eus durant ce travail de recherche.

Je souhaite remercier vivement les responsables de la station Agroscope Conthey (Valais, Suisse), son directeur Didier Carlen, Céline Gilli responsable du groupe de recherche culture sous serre et les membres de la station de m'avoir accueilli et mis à disposition la serre et le matériel pour les différentes expérimentations.

Je tiens à remercier Thomas Steinger de la station Agroscope Changins pour ses précieux conseils d'utilisation du programme R. Je remercie Nicole Chavaz chargé d'enseignement à hepia ainsi que Benjamin Bergerot et David Grimardias pour leur aide dans l'univers de la statistique.

Je remercie M. Yves Leuzinger directeur de la haute école du paysage, d'ingénierie et d'architecture de Genève, pour m'avoir permis d'entreprendre ce travail en parallèle avec mon emploi d'enseignant ainsi que Pascal Boivin pour m'avoir proposé d'effectuer cette thèse. Je tiens aussi à remercier M Beat Oertli professeur responsable de l'institut de recherche INTne pour les heures de recherches attribuées pour ce travail.

Je tiens à remercier M Slacanin du laboratoire Ilis pour ses analyses et ses conseils en matière d'analyse de plante.

Ma gratitude va à l'ensemble de mes collègues de la filière agronomie qui m'ont encouragé et stimulé tout au long de ce travail de thèse.

Je remercie vivement Isabelle Fleury pour son efficacité et son engagement dans ce projet ainsi que les différents stagiaires et étudiants Jean Klieber, Pierre Massot et assistante HES Gaëlle Renaudineau qui se rappelleront longtemps du monde des acariens.

Je souhaite remercier ma famille et mes proches, pour leur soutien et leurs encouragements.

Enfin, je remercie Eliane pour m'avoir encouragé, soutenu, pour sa patience infaillible et sa confiance tout au long de ces années.

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract	ii
Remerciements	iii
Table des matières	v
Liste des figures.....	viii
Liste des tableaux.....	xi
Table des annexes	xiii
Introduction générale.....	1
1. Lutte contre les arthropodes phytophages.....	1
2. Interactions entre agents de lutte biologique	2
3. Impact de la plante hôte sur la lutte biologique	5
4. Impact des trichomes sur la lutte biologique.....	6
5. Objectifs de la thèse	10
6. Description du système Tomate - <i>Tetranychus urticae</i> - <i>Phytoseiulus macropilis</i> - <i>Macrolophus pygmaeus</i>	11
6.1. La tomate <i>Solanum lycopersicum</i> L.	11
6.2. L'acarien phytophage <i>Tetranychus urticae</i> Koch	12
6.3. L'acarien prédateur <i>Phytoseiulus macropilis</i> (Banks).....	17
6.4. Le miride prédateur <i>Macrolophus pygmaeus</i> Rambur	21
Chapitre 1 : Efficacité de deux prédateurs <i>Phytoseiulus macropilis</i> (Banks) et <i>Macrolophus pygmaeus</i> Rambur comme agents de lutte biologique contre <i>Tetranychus urticae</i> (Koch) en serre de tomate	24
1. Introduction.....	25
2. Matériels et méthodes	29
2.1. Origine des espèces et méthodes d'élevage	29
2.2. Dispositif expérimental.....	30
2.3. Analyses statistiques	33
3. Résultats.....	34
3.1. Conditions climatiques	34
3.2. Evolution des densités de <i>Tetranychus urticae</i> , <i>Phytoseiulus macropilis</i> et <i>Macrolophus pygmaeus</i> au cours du temps.....	34
4. Discussion	45
5. Conclusion	49

Chapitre 2 : Impact de la plante hôte sur le ravageur *Tetranychus urticae* (Koch) et son prédateur *Phytoseiulus macropilis* (Banks) en serre de tomate..... 51

1. Introduction.....	52
2. Matériels et méthodes.....	60
2.1. Choix des deux cultivars de tomate.....	60
2.2. Caractérisation des trichomes et des composés secondaires chez les deux cultivars.....	60
2.3. Développement de <i>Tetranychus urticae</i> et de <i>Phytoseiulus macropilis</i> en serre sur des plantes de tomate des cultivars Allissia et Komeett	63
3. Résultats.....	65
3.1. Caractérisation des trichomes des deux cultivars.....	65
3.2. Caractérisation des composés secondaires.....	67
3.3. Développement de <i>Tetranychus urticae</i> et de <i>Phytoseiulus macropilis</i> en serre sur des plantes de tomate des cultivars Allissia et Komeett	80
4. Discussion.....	86

Chapitre 3 : Impact de la plante hôte sur les interactions entre deux prédateurs de *Tetranychus urticae* (Koch) en microcosmes..... 90

1. Introduction.....	91
2. Matériel et méthodes	96
2.1. Caractérisation des deux cultivars de tomates	96
2.2. Origine des espèces et méthodes d'élevage	97
2.3. Dispositif expérimental.....	97
2.4. Analyses statistiques	101
3. Résultats.....	102
3.1. Nombres d'œufs et de femelles de <i>Tetranychus urticae</i> présents dans les microcosmes après 24 h.....	102
3.2. Nombre d'œufs et de femelles de <i>Phytoseiulus macropilis</i> présents dans les microcosmes après 24 h.....	107
3.3. Prédation des œufs de <i>Phytoseiulus macropilis</i> par <i>Macrolophus pygmaeus</i> en l'absence de proie extragilde	109
.....	110
3.4. Additivité des deux prédateurs	110
4. Discussion.....	113

Discussion générale	118
1. Intérêt de <i>Phytoseiulus macropilis</i> comme agent de lutte biologique en culture de tomates sous serre pour lutter contre <i>Tetranychus urticae</i>	119
2. Intérêt de <i>Macrolophus pygmaeus</i> comme agent de lutte biologique en culture de tomate sous serre pour lutter contre <i>Tetranychus urticae</i>	119
3. Interactions entre les prédateurs <i>Macrolophus pygmaeus</i> et <i>Phytoseiulus macropilis</i>	120
4. Additivité entre les deux prédateurs <i>Phytoseiulus macropilis</i> et <i>Macrolophus pygmaeus</i>	122
5. Impact de la plante hôte sur la lutte biologique	123
6. Perspectives.....	126
Bibliographie	128
Annexes	146
Annexe I : Gigon V, Camps C, Le Corff J (2016) Biological control of <i>Tetranychus urticae</i> by <i>Phytoseiulus macropilis</i> and <i>Macrolophus pygmaeus</i> in tomato greenhouses. Exp Appl Acarol 68:55–70. doi: 10.1007/s10493-015-9976-2.	146
Annexe II : Protocoles pour la caractérisation des composés secondaires	163

Liste des figures

Figure 1 : Comparaison de quatre classifications taxonomiques des tomates, montrant des nombres différents d'espèces, de sous espèces et de cultivars (entre parenthèses). Les synonymes sont reliés par les différentes lignes (d'après Peralta et Spooner, 2000)	12
Figure 2 : Morphologie dorso-ventrale d'une femelle de <i>Tetranychus urticae</i> (d'après Gutierrez, 1985).....	14
Figure 3 : Mâle et femelle de <i>Tetranychus urticae</i> (Source V. Gigon).....	14
Figure 4 : Cycle de développement des acariens Tétranyques avec a: œuf; b: larve hexapode; c: protochrysalide; d: protonymphe; e: deutochrysalide; f: deutonymphe; g: imagochrysalide; h: adulte femelle; et i : adulte mâle (Source : d'après http://www7.inra.fr/hyppz/DESSINS/8032048.gif consulté en août 2016)	15
Figure 5 : Symptômes sur folioles de tomates liés à la présence de <i>Tetranychus urticae</i> . Figure 5a : début des symptômes. Figure 5b : symptômes liés à une forte contamination de <i>T. urticae</i> (Source V. Gigon)	16
Figure 6 : Plante de tomate contaminée par <i>Tetranychus urticae</i> avec de nombreuses toiles secrétées par l'acarien (Source : V. Gigon)	17
Figure 7 : Adulte de <i>Phytoseiulus macropilis</i> et œufs de <i>Tetranychus urticae</i> (Source V. Gigon).....	18
Figure 8 : Schéma d'un Phytoseidae. Les différentes parties du corps identifiées sont utilisées pour l'identification des espèces (d'après Schicha, 1987)	19
Figure 9 : Cycle de développement des Phytoseiidae (d'après Kreiter, 1991).....	20
Figure 10 : Cycle de développement de <i>Macrolophus pygmaeus</i> (Source : http://ephytia.inra.fr/fr/C/19952/Biocontrol-Cycle-conditions-de-developpement) (consulté en septembre 2016)	22
Figure 11 : Larve de <i>Macrolophus pygmaeus</i> avec des ébauches alaires (Source : V. Gigon)	23
Figure 12 : Dispositif utilisé pour l'élevage de <i>Phytoseiulus macropilis</i> en conditions contrôlées	30
Figure 13 : Serre située à la station Agroscope Conthey (Valais, Suisse), utilisée pour les deux essais	31
Figure 14 : Module de serre avec les cages dans lesquelles les plants de tomates sont disposés par trois.....	31
Figure 15 : Nombre moyen de <i>Tetranychus urticae</i> (\pm E.S.) par foliole selon les quatre modalités : <i>T. urticae</i> seul (Tu), <i>T. urticae</i> + <i>Phytoseiulus macropilis</i> (Tu+Pm), <i>T. urticae</i> + <i>Macrolophus pygmaeus</i> (Tu+Mp) et <i>T. urticae</i> + <i>P. macropilis</i> + <i>M. pygmaeus</i> (Tu+Pm+Mp) avec en A, l'essai 1 réalisé en 2012 et en B, l'essai 2 réalisé en 2013..	35
Figure 16 : Nombre de <i>Phytoseiulus macropilis</i> par foliole (\pm E.S.) pour les modalités <i>P. macropilis</i> seul (Tu+Pm) et avec <i>Macrolophus pygmaeus</i> (Tu+Pm+Mp) avec en A, l'essai 1 réalisé en 2012 et en B, l'essai 2 réalisé en 2013	38
Figure 17 : Nombre de <i>Macrolophus pygmaeus</i> par strate (\pm E.S.) pour les modalités <i>M. pygmaeus</i> seul (Tu+Mp) et avec <i>Phytoseiulus macropilis</i> (Tu+Pm+Mp) avec en A, l'essai 1 réalisé en 2012 et en B, l'essai 2 réalisé en 2013	39
Figure 18 : Distribution verticale de <i>Tetranychus urticae</i> en fonction des modalités. Les nombres à l'intérieur des histogrammes représentent le pourcentage de <i>T. urticae</i> par strate.....	42
Figure 19 : Distribution verticale de <i>Phytoseiulus macropilis</i> par strate (a) pour les modalités <i>P. macropilis</i> seul (Tu +Pm) et avec <i>Macrolophus pygmaeus</i> (Tu+Pm+Mp), et de <i>M. pygmaeus</i> par strate (b) pour les modalités <i>M.</i>	

<i>pygmaeus</i> seul (Tu+Mp) et avec <i>P. macropilis</i> (Tu+Pm+Mp). Les nombres représentent le pourcentage de <i>P. macropilis</i> et de <i>M. pygmaeus</i> par strate	42
Figure 20 : Distribution de <i>Tetranychus urticae</i> et nombre de <i>T. urticae</i> (stades mobiles) par foliole en fonction du temps, sans prédateur (a), avec <i>Phytoseiulus macropilis</i> (b), avec <i>Macrolophus pygmaeus</i> (c) et avec <i>P. macropilis</i> et <i>M. pygmaeus</i> (d).....	43
Figure 21 : Distribution de <i>Phytoseiulus macropilis</i> et nombre de <i>P. macropilis</i> par foliole en fonction du temps, seul avec <i>Tetranychus urticae</i> (a), et avec <i>T. urticae</i> et <i>Macrolophus pygmaeus</i> (b)	44
Figure 22 : Trichomes de <i>Solanum lycopersicum</i> L. (a) et <i>Lycopersicum hirsutum</i> (b). Les lettres correspondent aux différents types de trichomes décrits par Luckwill (1943) (d'après Simmons et Gurr, 2005)	55
Figure 23 : Trichomes observés sur la face inférieure des folioles de <i>Solanum lycopersicum</i> chez le cultivar Allissia (A) et Komeett (B) au même grossissement 32 × (Source : V. Gigon).....	66
Figure 24 : Chromatogramme HPLC/DAD obtenus pour les standards (acide chlorogénique et rutine)	68
Figure 25 : Chromatogramme HPLC/DAD obtenu pour un échantillon du cultivar Allissia. Les pics correspondant à l'acide chlorogénique et à la rutine sont identifiés	68
Figure 26 : Chromatogramme HPLC/DAD obtenu pour un échantillon du cultivar Komeett. Les pics correspondant à l'acide chlorogénique et à la rutine sont identifiés	69
Figure 27 : Chromatogramme obtenu par HPLC /MS du standard de tomatine	71
Figure 28 : Chromatogramme obtenu par HPLC /MS d'un échantillon prélevé sur le cultivar Allissia.....	71
Figure 29 : Chromatogramme obtenu par HPLC /MS d'un échantillon prélevé sur le cultivar Komeett.....	72
Figure 30 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des triacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Allissia	73
Figure 31 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des triacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Komeett	74
Figure 32 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des tétraacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Allissia	74
Figure 33 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des tétraacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Komeett	75
Figure 34 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des pentaacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Allissia	75
Figure 35 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des pentaacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Komeett	76
Figure 36 : Chromatogramme obtenu par GC/FID d'un standard de 2-Tridécanone (3 µg/ml de 2-Tridécanone)	77
Figure 37 : Chromatogramme obtenu par GC/FID suite à une extraction lipophile d'un échantillon du cultivar Allissia. La flèche indique le pic de 2-Tridécanone.....	77
Figure 38 : Chromatogramme obtenu par GC/FID suite à une extraction lipophile d'un échantillon du cultivar Komeett. La flèche indique le pic de 2-Tridécanone.....	78

Figure 39 : Chromatogramme obtenu par GC/MS/MS des terpènes pour un des échantillons du cultivar Allissia. Le pic 1 indique la présence de β -pinène.....	79
Figure 40 : Chromatogramme obtenu par GC/MS/MS des terpènes pour un des échantillons du cultivar Komeett. Les pics 2 et 3 indiquent la présence de β -phellandrène et de terpinolène.....	80
Figure 41 : Evolution de la température extérieure à la serre, de la température et de l'humidité relative à l'intérieur des cages au cours de l'essai. Les données ont été recueillies grâce à une sonde climatique (DGT Volmatic) située à l'intérieur d'une cage permettant d'enregistrer la température et l'humidité relative	81
Figure 42 : Densité de <i>Tetranychus urticae</i> (moyenne \pm E.S.) sur les plantes des deux cultivars de tomates Allissia et Komeett. Les quatre modalités sont : Allissia + <i>T. urticae</i> , Allissia + <i>T. urticae</i> + <i>Phytoseiulus macropilis</i> , Komeett + <i>T. urticae</i> , et Komeett + <i>T. urticae</i> + <i>P. macropilis</i> . Les données sont les moyennes des comptages sur cinq folioles par plante et sur 12 plantes. La flèche et la lettre A indiquent le lâcher de <i>P. macropilis</i>	83
Figure 43 : Densité des <i>Phytoseiulus macropilis</i> (moyenne \pm E.S.) sur les plantes des cultivars Allissia et Komeett. Les données sont les moyennes des comptages sur cinq folioles par plante et sur 12 plantes	85
Figure 44 : Dispositif expérimental constitué d'un microcosme dans lequel la foliole de la 5 ^{ème} feuille d'une plante de tomate était insérée (A) et contaminée avec <i>Tetranychus urticae</i> et zéro, un ou deux prédateurs (B).....	99
Figure 45 : Nombre moyen (\pm E.S.) de <i>Tetranychus urticae</i> vivants après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 1 à 4 (T1 = Tu, T2 = Tu+Mp, T3 = Tu+Pm, T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = <i>Macrolophus pygmaeus</i> et Pm = <i>Phytoseiulus macropilis</i> , et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes.....	103
Figure 46 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs de <i>Tetranychus urticae</i> après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 1 à 4 (T1 = Tu, T2 = Tu+Mp, T3 = Tu+Pm, T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = <i>Macrolophus pygmaeus</i> et Pm = <i>Phytoseiulus macropilis</i> , et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Par cultivar, les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes	105
Figure 47 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs de <i>Phytoseiulus macropilis</i> après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 3 et 4 (T3 = Tu+Pm et T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = <i>Macrolophus pygmaeus</i> et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes.....	107
Figure 48 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs pondus par <i>Phytoseiulus macropilis</i> dans les microcosmes après 24 h sur les faces adaxiales et abaxiales des deux cultivars Allissia et Komeett. Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes	108
Figure 49 : Nombre moyen (\pm E.S.) de femelles de <i>Phytoseiulus macropilis</i> vivantes après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 3 et 4 (T3 = Tu+Pm et T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = <i>Macrolophus pygmaeus</i> et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes.....	109
Figure 50 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs de <i>Phytoseiulus macropilis</i> après 24 h dans les microcosmes en l'absence (T1) ou en présence de <i>Macrolophus pygmaeus</i> (T2) sur les deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes	110

Liste des tableaux

Tableau 1: Taxonomie de <i>Tetranychus urticae</i>	13
Tableau 2: Taxonomie de <i>Phytoseiulus macropilis</i>	18
Tableau 3: Taxonomie de <i>Macrolophus pygmaeus</i>	21
Tableau 4: Aire sous la courbe du développement de <i>Tetranychus urticae</i> et calcul de l'efficacité (formule d'Abbott) pour les quatre modalités : <i>T. urticae</i> seul (modalité témoin Tu), avec <i>Phytoseiulus macropilis</i> (Tu+Pm), avec <i>Macrolophus pygmaeus</i> (Tu+Mp), et avec les deux auxiliaires (Tu+Pm+Mp)	36
Tableau 5: Analyse par le test du χ^2 de la distribution spatiale de <i>Tetranychus urticae</i> , <i>Phytoseiulus macropilis</i> et <i>M. pygmaeus</i> entre les différentes strates de la plante. L'analyse compare les quatre modalités ensemble et deux à deux. Le test est effectué sur la somme des individus de <i>T. urticae</i> par foliole pour une strate depuis le début des comptages (Tu = <i>T. urticae</i> , Pm = <i>P. macropilis</i> et Mp = <i>M. pygmaeus</i>).....	41
Tableau 6: Coefficients <i>a</i> et <i>b</i> de l'équation de Taylor et r^2 correspondant pour <i>Tetranychus urticae</i> , <i>Phytoseiulus macropilis</i> et <i>Macrolophus pygmaeus</i> selon les modalités <i>T. urticae</i> seul (Tu), <i>T. urticae</i> avec <i>P. macropilis</i> (Tu+Pm) ou avec <i>M. pygmaeus</i> (Tu+Mp) et <i>T. urticae</i> avec les deux prédateurs <i>P. macropilis</i> et <i>M. pygmaeus</i> (Tu+Pm+Mp). A et B indiquent des différences significatives entre modalités (Test F ; Zar, 2010).	45
Tableau 7: Répartition et densité des trichomes en fonction de la section <i>Lycopersicon</i> du genre <i>Solanum</i> (d'après Glas et al., 2012 ; Simmons et Gurr, 2005)	55
Tableau 8: Nombre moyen de trichomes par 2.55 mm ² (\pm E.S.) sur les folioles des cultivars Allissia et Komeett. La moyenne est calculée à partir de cinq comptages par foliole, sur une foliole par plante et sur 10 plantes par cultivar	67
Tableau 9: Concentrations en acide chlorogénique et rutine dans les échantillons de folioles des deux cultivars Allissia et Komeett (N = 6, chaque échantillon est composé de cinq folioles prélevées sur cinq plantes différentes)	70
Tableau 10: Concentration en % de matière sèche de tomatine dans les folioles séchées des deux cultivars Allissia et Komeett (N = 6, chaque échantillon est composé de cinq folioles prélevées sur cinq plantes différentes)	72
Tableau 11: Concentration en ng de 2-tridecanone /g de matière sèche dans les folioles des deux cultivars Allissia et Komeett (N = 6, chaque échantillon est composé de cinq folioles prélevées sur cinq plantes différentes). ...	78
Tableau 12: Moyenne des aires sous la courbe (AUC) relatives au développement des <i>Tetranychus urticae</i> (Tu) pour les différentes modalités et efficacité de <i>Phytoseiulus macropilis</i> (Pm) selon la formule d'Abbott.	84
Tableau 13: Influence du cultivar et de la présence des deux prédateurs <i>Macrolophus pygmaeus</i> et <i>Phytoseiulus macropilis</i> sur le nombre de <i>Tetranychus urticae</i> vivants dans les microcosmes après 24 h.....	103
Tableau 14: Influence du cultivar et de la présence des deux prédateurs <i>Macrolophus pygmaeus</i> et <i>Phytoseiulus macropilis</i> sur le nombre d'œufs de <i>Tetranychus urticae</i> dans les microcosmes après 24 h.....	106
Tableau 15: Comparaison entre le nombre d'œufs et de femelles de <i>Tetranychus urticae</i> réellement consommés par les deux prédateurs et les nombres attendus selon le modèle d'additivité (Equation 1) et le modèle multiplicatif (Equation 2 – Les équations sont données dans les Matériels et Méthodes).	111

Tableau 16 : Comparaison entre le nombre d'œufs de <i>Tetranychus urticae</i> réellement consommés par les deux prédateurs et les nombres attendus selon le modèle d'additivité (Equation 1) et le modèle multiplicatif (Equation 2 – Les équations sont données dans les Matériel et Méthodes) sur les faces adaxiales et abaxiales des deux cultivars.....	112
Tableau 17 : Masses spécifiques des sucres acylés détectés dans les extraits des deux cultivars de tomates. * S3 : Triacylsucrose ; S4 : Tétracylsucrose ; S5 : Pentaacylsucrose	165

Table des annexes

Annexe I : Gigon V, Camps C, Le Corff J (2016) Biological control of <i>Tetranychus urticae</i> by <i>Phytoseiulus macropilis</i> and <i>Macrolophus pygmaeus</i> in tomato greenhouses. Exp Appl Acarol 68:55–70. doi: 10.1007/s10493-015-9976-2.	146
Annexe II : Protocoles pour la caractérisation des composés secondaires	163

Introduction générale

1. Lutte contre les arthropodes phytophages

La découverte des produits de synthèse dans le domaine de la protection des plantes dans les années 50 a été suivie d'une utilisation systématique de ces produits. L'apparition de résistances au sein des organismes combattus et les effets néfastes sur la santé et l'environnement ont abouti à la remise en cause de ce type de lutte et au développement du concept de la production intégrée. « La production intégrée est un système agricole de production d'aliments et autres produits de haute qualité, système qui utilise des ressources et des mécanismes de régulation naturels pour remplacer des apports dommageables à l'environnement et qui assure à long terme une agriculture viable » (El Titi et al., 1993). Cet objectif de production doit s'accompagner d'une connaissance accrue de tous les processus liés à la plante, pour optimiser les rendements en limitant les intrants chimiques ou les interventions perturbatrices et s'inscrire dans le concept de l'agriculture durable.

Dans ce contexte de production intégrée, la gestion des ravageurs fait intervenir l'ensemble des pratiques permettant de limiter le développement des phytophages. Une des méthodes de protection des cultures se réfère à la lutte biologique. Elle est définie par le recours à des organismes vivants pour gérer les populations d'espèces nuisibles (van Lenteren, 2007). Les différents agents utilisés sont des macro-organismes (insectes, nématodes) et micro-organismes (virus, bactéries ou champignons). L'utilisation de médiateurs chimiques (phéromones) et de substances naturelles d'origine végétale, minérale ou animale est parfois aussi considérée comme lutte biologique ou comme méthodes de biocontrôle (Suty, 2010).

Dans un objectif de production, la lutte biologique s'est particulièrement développée sous abris. La serre constitue en effet un milieu dans lequel la maîtrise des paramètres environnementaux permet le développement d'agents de lutte biologique. En serre, l'utilisation d'agents de lutte s'effectue essentiellement selon deux stratégies : la lutte biologique est dite inoculative lorsqu'il y a un lâcher d'un nombre restreint d'agents de lutte et que leur multiplication permettra de contrôler les organismes cibles ; elle est dite inondative lorsqu'il y a un lâcher d'agents de lutte en nombre suffisamment important pour qu'ils maîtrisent la cible directement. Quelle que soit la stratégie, la lutte biologique peut être mise en place relativement facilement (van Lenteren, 2000) dès qu'un ou des ravageurs sont

déTECTÉS car l'introduction des agents de lutte peut se faire dès le début des contaminations. La lutte biologique peut être aussi préventive si certains prédateurs sont introduits dans les cultures avant l'arrivée du ou des ravageurs.

Parmi ces différentes stratégies de la lutte biologique, l'utilisation de macro-organismes tels que les prédateurs et les parasitoïdes est efficace et utilisée depuis de nombreuses années (van Lenteren, 2012; Bale et al., 2008). Pour obtenir une efficacité optimale de la lutte biologique, c'est-à-dire maintenir les ravageurs en dessous du seuil de nuisibilité, sans impact sur le rendement, différents facteurs sont à prendre en compte dont les conditions environnementales. Les paramètres environnementaux (température moyenne, alternance jour nuit, photopériode, hygrométrie, etc.) sont en effet déterminants pour l'efficacité d'un ennemi naturel (van Lenteren, 2012). Cependant, d'autres facteurs liés aux agents de lutte introduits et aux interactions avec la plante cultivée peuvent aussi conditionner le succès de la lutte biologique.

2. Interactions entre agents de lutte biologique

Pour limiter le développement d'un ravageur dans une culture sous serre, l'introduction de plusieurs agents de lutte biologique devrait améliorer l'efficacité de la lutte biologique. La théorie prédit en effet que la suppression des proies est supérieure lorsque plusieurs prédateurs se partagent la ressource en ayant un mode de fonctionnement différent (Werling et al., 2012; Straub et Snyder, 2008). Une synergie peut apparaître mais des interactions négatives sont aussi possibles entre les ennemis naturels. Différentes interactions ont été définies comme la compétition, la prédation ou le parasitisme, le commensalisme, et l'amensalisme (Polis et al., 1989). La prédation intraguilde (IGP) qui est une interaction considérée aujourd'hui commune dans différents écosystèmes (Rosenheim, 2007; Arim et Marquet, 2004) associe la compétition pour une ressource partagée par deux ennemis naturels et la prédation de l'un ou des deux ennemis naturels sur l'autre. L'IGP peut modifier l'efficacité d'un ennemi naturel sur un ravageur et ainsi l'efficacité de la lutte biologique (Rosenheim et al., 1995). L'IGP est une interaction intervenant entre deux prédateurs ou un prédateur et un parasitoïde. Lorsqu'il y a IGP entre un prédateur et un parasitoïde, le parasitoïde est la proie intraguilde qui sera consommée par le prédateur intraguilde lorsque celui-ci consommera la proie partagée (Sohrabi et al., 2013; Snyder et Ives, 2001). Par

exemple, le prédateur *Anthocoris nemorum*, prédateur du puceron *Myzus persicae* consomme des larves du parasitoïde *Aphidius colemani* lorsque le puceron est hôte d'une larve du parasitoïde (Meyling et al., 2004). La prédation intraguilde est une interaction qui a été aussi observée entre deux parasitoïdes (Yano, 2005).

En présence de deux prédateurs, l'IGP peut être unilatérale lorsqu'un prédateur consomme l'autre prédateur qui est alors la proie intraguilde mais elle peut aussi être bilatérale lorsque chaque prédateur consomme l'autre. La prédation intraguilde apparaît souvent entre prédateurs au sein d'une même espèce ou entre espèces différentes. Par exemple, le puceron du soja est la proie de la coccinelle *Harmonia axyridis* et de la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza*. *H. axyridis* est aussi prédateur intraguilde de *A. aphidimyza* (Gardiner et Landis, 2007). L'IGP unilatérale est une interaction communément observée entre acariens prédateurs phytoséiides (Çakmak et al., 2006 ; Schausberger et Croft, 2000a, 2000b). Par exemple, l'acarien prédateur *Phytoseiulus persimilis* est une proie intraguilde du prédateur intraguilde *Amblyseius andersoni*, les deux phytoséiides étant prédateurs de l'acarien phytophage *T. urticae* (Strodl et Schausberger, 2012; Schausberger et Croft, 2000a, 2000b).

Lorsque l'IGP est bilatérale, la suppression des proies est inférieure à celle obtenue par un des prédateurs utilisé seul. Lorsque l'IGP est unilatérale, la théorie prédit que si le prédateur intermédiaire, la proie intraguilde, a une efficacité supérieure au prédateur intraguilde sur la suppression de la proie partagée, un équilibre pourrait être atteint avec le maintien des deux prédateurs et de la proie partagée (Vance-Chalcraft et al., 2007 ; Holt et Polis, 1997). Cependant, un certain nombre de facteurs conditionnent la probabilité et l'intensité de l'IGP. Les caractéristiques des prédateurs et en particulier leur mode de vie peuvent influencer l'apparition de l'IGP. Un prédateur généraliste peut se développer sur différentes sources de nourriture et en absence de ses proies phytophages, son caractère généraliste rend possible une IGP en présence d'un autre ennemi naturel (Pilkington et al., 2010). Lorsque les deux prédateurs sont omnivores, une IGP bilatérale peut s'établir mais être variable en fonction des stades de développement en présence. Par exemple, les deux mirides *Diciphus tamaninii* et *Macrolophus caliginosus* peuvent être prédateurs ou proies intraguilides selon leur stade de développement. Pour des prédateurs omnivores, l'intensité de l'IGP dépendra aussi de l'état de satiété des espèces et donc de la plante hôte ainsi que de la présence de proies extraguilides alternatives susceptibles de nourrir les prédateurs (Lucas et al., 2009). En théorie, une densité faible de proies partagées devrait aboutir à la disparition du prédateur intraguilde, le

prédateur le moins efficace, et une forte densité de proies extraguilides à la disparition de la proie intraguilde (Müller et Brodeur, 2002; Holt et Polis, 1997). La réalité est plus complexe. En présence d'une forte densité de proies partagées extraguilides réparties de façon homogène sur la plante, les mouvements des prédateurs sont minimisés. Leur probabilité de rencontre est donc faible avec pour conséquence un faible taux de prédation intraguilde (Gagnon et al., 2014).

Au-delà du degré de spécialisation des prédateurs, le comportement de recherche de proies par les prédateurs est un facteur important pouvant impacter l'IGP. Sur la papaye *Carica papaya*, les prédateurs *Stethorus siphonulus* et *P. macropilis* sont des prédateurs du ravageur *T. cinnabarinus*. Ils ont un comportement de recherche actif permettant normalement de réguler la population du ravageur. Cependant, en présence de *Nesticodes rufipes*, araignée prédatrice ayant un comportement « sit and wait », la régulation de *T. cinnabarinus* par *S. siphonulus* est perturbée car le coléoptère est alors une proie de *N. rufipes* (Rosenheim et al., 2004). Il semble donc qu'en présence de plusieurs prédateurs, des comportements d'évitement et des modifications de la répartition spatiale des arthropodes sur la plante hôte peuvent limiter la probabilité d'IGP. Les comportements d'évitement sont souvent conditionnés à la présence de signes de prédation. Par exemple, l'acarien *Neoseiulus cucumeris*, proie intraguilde de l'acarien *Iphiseius degenerans*, peut détecter des signes révélateurs de la présence de son prédateur et modifier en conséquence son oviposition et sa distribution spatiale pour réduire le risque d'IGP (Choh et al., 2010). Magalhes et al. (2005) montrent aussi que *N. cucumeris* peut percevoir les composés volatils associés à la consommation de thrips, la proie partagée, par *Orius laevigatus*, le prédateur intraguilde. *N. cucumeris* réduit alors sa consommation de thrips, mais plus généralement, évite les sites où est présent *O. laevigatus*. Plus généralement, par leur comportement anti-IGP, les femelles de certaines espèces prédatrices peuvent influencer la probabilité d'IGP en essayant de minimiser les risques de prédation pour leur descendance. Walzer et Schausberger (2011) distinguent trois sortes de comportement anti-IGP pour les phytoséiides *P. persimilis*, *N. californicus* et *A. andersoni* : tuer le prédateur intraguilde, retarder l'oviposition et éviter les sites d'oviposition à haut risque d'IGP. Pour résumer, l'utilisation de différents agents de lutte biologique ne signifie pas obligatoirement une meilleure régulation du ou des ravageurs cibles. Des interactions comme l'IGP peuvent apparaître entre agents de lutte biologique qui ont, sous certaines conditions, une influence négative sur l'efficacité de la lutte biologique.

3. Impact de la plante hôte sur la lutte biologique

Grâce à des défenses physiques et chimiques, directes et indirectes, les plantes limitent l'impact négatif que peuvent avoir les ravageurs sur leur croissance et leur reproduction. Les défenses directes sont physiques lorsqu'elles sont constituées de différentes structures situées sur les organes de la plante ou font référence à l'architecture de la plante. Les défenses directes sont chimiques lorsque des composés secondaires stockés dans les organes de la plante gênent le comportement ou le développement des ravageurs. Les défenses indirectes quant à elles se traduisent le plus souvent par l'émission de composés volatils qui attirent les ennemis naturels du ravageur lorsque la plante est attaquée par un arthropode phytophage (War et al., 2012; Dicke et Baldwin, 2010; Kessler et Baldwin, 2001; Vet et Dicke, 1992).

Les défenses directes peuvent aussi avoir un impact sur les ennemis naturels. Elles peuvent perturber le développement, la reproduction, le comportement, la recherche de proies, la localisation des proies ou hôtes, le nombre de proies consommées et donc l'efficacité de la lutte biologique. En effet, les défenses directes physiques (cires, épines, poils, trichomes et domaties) peuvent avoir un impact négatif, neutre ou positif sur les ennemis naturels. Eigenbrode et Jetter (2002) ont montré que la cire secrétée par l'espèce *Brassica oleracea* pouvait gêner le maintien de la coccinelle *Hippodamia convergens* sur la plante. A l'opposé, les domaties qui sont constituées par un regroupement de poils ou de trichomes à la surface de la plante, peuvent avoir un effet positif sur les ennemis naturels. Sur le coton (*Gossypium hirsutum*), elles protègent les œufs des punaises *Geocoris* du parasitisme (Agrawal et al., 2000) et sur la vigne, les domaties protègent le phytoséiide *A. andersoni* de la prédation par la coccinelle *H. variegata* et par la punaise *O. insidiosus* (Norton et al., 2001). L'impact des défenses physiques sur les ennemis naturels semble donc très variable en fonction des espèces de plantes et d'arthropodes.

Les défenses chimiques peuvent aussi avoir un impact négatif, neutre ou positif sur les ennemis naturels. Les composés toxiques sont stockés dans des tissus de la plante ou dans de petits organes tels que des vésicules à la surface des feuilles, dans des laticifères ou dans les vacuoles (Arnason, 2010). Ces composés ingérés sont stockés par l'arthropode phytophage. Lorsque le prédateur mange le ravageur, il peut donc être impacté par ces composés toxiques. L'effet pourra être répulsif ou se traduire par une intoxication avec des conséquences sur le

développement ou la reproduction de l'ennemi naturel. Ainsi, de nombreuses espèces de Lépidoptères sont capables de séquestrer des composés toxiques de différentes classes (terpènes, composés phénoliques et composés azotés dont des alcaloïdes) provenant de leur plante hôte et se défendent contre les ennemis naturels (Nishida, 2002). Mais certaines espèces de plantes ont un effet sur le phytophage sans qu'il y ait répercussion sur l'ennemi naturel. Le cultivar '54H55' de la luzerne cultivée provoque une diminution de la valeur adaptative du puceron *Acyrtosiphon kondoi* comparé aux autres cultivars sensibles. Or, cette « résistance » de la plante n'a aucun effet sur les prédateurs du puceron (Giles et al., 2002). Il est même possible d'observer un effet positif de la plante sur la consommation de proies par un ennemi naturel. Un ennemi naturel omnivore peut augmenter la prédation des proies phytophages pour ne pas avoir à se nourrir de la plante et ingérer des tissus contenant des composés toxiques (Janssen et al., 2003; Agrawal et al., 1999). L'impact de la plante sera alors positif sur la suppression des proies et donc sur la lutte biologique.

4. Impact des trichomes sur la lutte biologique

Parmi les défenses directes, la présence de trichomes peut représenter pour une plante hôte un système de défenses physique et chimique contre certains ravageurs, et avoir aussi un impact sur les ennemis naturels. Les trichomes sont des appendices épidermiques semblables souvent à des poils dont la forme et la taille varient en fonction des espèces (Glas et al., 2012; Werker, 2000). Ils sont unicellulaires ou multicellulaires et peuvent être glandulaires ou non. Les trichomes non glandulaires sont présents à la surface des organes aériens de la plupart des Angiospermes alors que les trichomes glandulaires ne sont observés que sur environ 30 % des plantes vasculaires (Wagner, 2004). Contrairement aux trichomes non glandulaires, les trichomes glandulaires possèdent des vésicules situées à leur extrémité qui renferment des composés chimiques variables en fonction des familles et des espèces de plantes hôtes. Ces composés appartiennent aux groupes des terpénoides, des phénylpropènes, des phénols, des flavonoïdes, des méthylcétones, des sucres acylés ou sont des protéines défensives (Glas et al., 2012; Schillmiller et al., 2008).

Par leur action physique, les trichomes non glandulaires peuvent limiter l'impact des ravageurs sur leur plante hôte (Kishaba et al., 1992; Levin, 1973). Cette action physique se traduit par une colonisation moindre de la plante hôte, une diminution de la reproduction et

éventuellement une mortalité accrue des arthropodes phytophages, en particulier aux premiers stades larvaires. Ceci a pour conséquence une diminution des dégâts observés (Levin, 1973). L'impact des trichomes non glandulaires est d'autant plus marqué que leur densité sur les feuilles est importante. Par exemple, la résistance du soja à la cicadelle *Empoasca fabae* est corrélée à la pubescence de la plante : moins d'œufs sont déposés sur les cultivars ayant une densité de trichomes élevée et moins de larves atteignent le stade adulte (cité dans Levin, 1973). De même, la résistance du coton *G. hirsutum* vis-à-vis de *E. fascialis* et *E. devistans* est positivement corrélée à la densité des trichomes présents sur les nervures principales des feuilles (cité dans Levin, 1973). Un autre exemple est donné par la chrysomèle *Oulema melanopus* qui dépose moins d'œufs sur les feuilles de blé plus pubescentes que les feuilles d'avoine ou d'orge. Ces œufs se dessèchent aussi plus vite et les larves ont un taux de mortalité plus élevé (cité dans Levin, 1973). Il semble donc que plus la densité de trichomes non glandulaires est élevée et plus les phytophages ont des difficultés à atteindre la surface des feuilles, à se nourrir et/ou à se déplacer. Ces résultats se retrouvent pour de nombreux systèmes plantes hôtes - ravageurs (Khan et al., 2000; Levin, 1973). Cependant, parfois, les trichomes non glandulaires n'ont pas d'impact. Par exemple, Björkman et Ahrne (2005) ont montré que les trichomes non glandulaires de *Salix cinerea* n'avaient aucun effet sur la prédation du coléoptère *Phratora vulgatissima* par les deux prédateurs, *Anthocoris nemorum* et *Ortothylus marginalis*.

De façon similaire, les trichomes glandulaires gênent la colonisation de la plante par les ravageurs et limitent leur reproduction et leur survie. Cet impact des trichomes glandulaires s'explique par le fait que les exsudats renfermés dans les vésicules contiennent des composés gluants qui gênent les mouvements des ravageurs mais qui peuvent aussi être potentiellement répulsifs voire toxiques vis-à-vis des insectes. Ces exsudats ont pour origine des composés secondaires constitutifs produits par la plante hôte (Wang, 2014), et ils sont libérés lorsqu'un arthropode provoque la rupture des parois des vésicules en se déplaçant à la surface des feuilles ou sur les tiges (Wheeler et Krimmel, 2015; Werker, 2000). Une densité élevée de trichomes glandulaires se traduit donc souvent par une résistance marquée (Avery et al., 2015; Simmons et al., 2004, 2003; Kellogg et al., 2002; van Dam et Hare, 1998; Levin, 1973). Par exemple, le génotype 'TGR-1551' de melon (*Cucumis melo* L.) résistant vis-à-vis du puceron *Aphis gossypii* possède des trichomes glandulaires dont les exsudats contiennent des phénols et des flavonoïdes. Ces composés ont un effet répulsif sur le puceron et limitent ainsi

la colonisation de la plante hôte (Sarria et al., 2010). Les exsudats produits par les trichomes glandulaires peuvent aussi immobiliser les ravageurs en les engluant (revue dans Levin, 1973 ; Simmons et al., 2004, 2003), gêner leurs déplacements à la surface des feuilles (Figueiredo et al., 2013), provoquer leur mort (revue dans Simmons et Gurr, 2005), et limiter leur développement et le nombre d'œufs déposés sur les feuilles (Avery et al., 2015; Chatzivasileiadis et Sabelis, 1997). Les trichomes glandulaires peuvent donc limiter l'impact des arthropodes phytophages sur la plante hôte. Cependant, de nombreuses plantes hôtes possèdent à la fois des trichomes glandulaires et non glandulaires. La question se pose alors de savoir si la résistance vis-à-vis des ravageurs est due à l'action physique des trichomes non glandulaires ou à la toxicité des exsudats sécrétés par les trichomes glandulaires. Par exemple, chez différents cultivars de *Pelargonium*, les trichomes non glandulaires représentent une barrière physique vis-à-vis de l'aleurode *Trialeurodes vaporariorum* et les composés phénoliques contenus dans les trichomes glandulaires limitent sa reproduction. Des tests de choix conduits par Avery et al. (2015) indiquent une très forte préférence de l'aleurode pour le cultivar ayant la densité la plus faible en trichomes non glandulaires même en présence d'une densité plus élevée de trichomes glandulaires. Pour de nombreux ravageurs, il est cependant difficile de séparer le rôle des trichomes non glandulaires de celui trichomes glandulaires et de distinguer clairement l'impact des défenses physiques de celui des défenses chimiques.

Dans de nombreux systèmes, les trichomes glandulaires et non glandulaires peuvent aussi avoir un impact direct sur les ennemis naturels des phytophages. L'impact des trichomes, en particulier non glandulaires, sur les ennemis naturels peut être positif (Kaplan et Thaler, 2011; Kreiter et al., 2003; van Haren et al., 1987). Les trichomes apportent une protection aux parasitoïdes et prédateurs contre leurs propres ennemis ou des ressources alimentaires supplémentaires sous forme de pollen ou de spores de champignons capturées dans les poils. Par exemple, Roda et al. (2000) montrent que sur des feuilles de pommier pubescentes, la prédation des œufs de *Typhlodromus pyri* par le thrips *Frankliniella occidentalis* était inférieure à celle observée sur des feuilles glabres. Roda et al. (2001) montrent également que le typhlodrome est favorisé grâce à la présence de grains de pollen et de spores à la surface des feuilles pubescentes. De même, sur un cultivar de pomme de terre dont les feuilles présentent des trichomes glandulaires et non glandulaires, le taux de survie des œufs du prédateur de puceron *Aphidoletes aphidimyza* est supérieur lorsque la densité de trichomes

est plus élevée, les trichomes protégeant les œufs d'*A. aphidimyza* de la prédation par la coccinelle *Coleomegilla maculata* (Lucas et Brodeur, 1999).

Comme pour les arthropodes phytophages, l'impact des trichomes peut aussi être négatif pour les ennemis naturels. Plus la densité de trichomes non glandulaires et glandulaires est élevée et plus les parasitoïdes et prédateurs ont des difficultés à se déplacer et à atteindre leurs hôtes ou proies (Madadi et al., 2007; Gassmann et Hare, 2005; Simmons et Gurr, 2005). L'impact des trichomes, et en particulier des trichomes glandulaires, est en général négatif (voir pour revue Dalin et al., 2008). Les trichomes glandulaires de *Datura wrightii* engluent et limitent l'activité des ennemis naturels des deux principaux herbivores (Gassmann et Hare, 2005). Cependant, le rôle des trichomes glandulaires est parfois négligeable par rapport à celui des trichomes non glandulaires. Lambert (2007) a pu observer l'effet des trichomes non glandulaires d'une tomate cultivée (*S. lycopersicon* L. var Heinz) sur *Posidius maculiventris* Say (Hemiptera: Pentatomidae). Les larves du prédateur étaient physiquement piégées par les trichomes non glandulaires de la tomate avant d'entrer en contact avec les vésicules des trichomes glandulaires. Pour résumer, l'impact des trichomes sur les ennemis naturels peut être positif, négatif ou neutre. Ceci semble être fonction de la taille et du comportement des ennemis naturels mais aussi d'autres facteurs liés en particulier aux caractéristiques mêmes des trichomes (voir aussi la revue par Dalin et al., 2008).

5. Objectifs de la thèse

Pour optimiser la lutte biologique, il apparaît que la plante hôte peut avoir un impact sur le ou les ravageurs mais également sur les ennemis naturels. La question se pose donc de savoir s'il est possible de limiter les interactions négatives entre différents agents de lutte biologique en prenant en compte les caractéristiques des arthropodes présents et les défenses mises en place par la plante hôte.

Dans ce contexte, nous avons choisi de travailler sur le système constitué de la tomate, d'un ravageur et de deux prédateurs. La tomate est une plante cultivée dont les défenses directes physiques et chimiques ont été particulièrement bien décrites (Kennedy, 2003). De plus, la lutte biologique est utilisée depuis de nombreuses années en culture de tomate sous serre. Cependant, aucune solution satisfaisante n'a été trouvée pour lutter contre un ravageur important des cultures sous abri, l'acarien *T. urticae* Koch. Un prédateur phytoséiide *P. macropilis* rencontré sous les tropiques et en région méditerranéenne pourrait être utilisé comme agent de lutte adapté aux conditions environnementales sous serre en Europe. Actuellement, un autre prédateur *M. pygmaeus* est très souvent utilisé pour combattre les aleurodes en serre de production de tomates. L'objectif de cette thèse est donc de déterminer si l'introduction de *P. macropilis* peut améliorer la lutte biologique contre l'acarien phytophage *T. urticae*. Les questions sont donc :

- Quelle est l'efficacité de *P. macropilis* seul et de *M. pygmaeus* seul pour lutter contre *T. urticae* sur tomate en conditions de production ?
- L'efficacité de *P. macropilis* et/ou de *M. pygmaeus* est-elle impactée négativement en présence de l'autre prédateur ?
- Quel est l'impact de la plante hôte sur le taux de prédation de *T. urticae* par *P. macropilis* et par *M. pygmaeus* ?

6. Description du système Tomate - *Tetranychus urticae* - *Phytoseiulus macropilis* - *Macrolophus pygmaeus*

6.1. La tomate *Solanum lycopersicum* L.

La tomate *S. lycopersicum* L. appartient à la famille des Solanacées et représente au niveau mondial un des principaux légumes fruits. En 2012, il a été produit dans le monde 164,5 millions de tonnes de tomates sur une surface de 4,7 millions d'hectares (FAOstat, 2012). Sa production ne cesse de progresser : elle était de 64 millions de tonnes en 1988. Elle constitue environ 25 % des surfaces cultivées en légumes et environ 20 % de la production mondiale de légumes hors pomme de terre (Hutin, 2011). En Europe, la tomate représente une part très importante de la production légumière totale, avec environ 28 % en volume pour 17,7 millions de tonnes produites (Eurostat, 2015).

La culture de la tomate sous serre dans le monde représente environ 2,4 millions d'hectares dont 45 000 hectares sont constitués de serres en verre (van Lenteren, 2006). En France, la production représente 800 000 tonnes pour une superficie développée de 4 950 ha dont 2 000 ha de serre (CTIFL, 2015). La tomate est aussi un des principaux légumes cultivés en Suisse. Les surfaces consacrées à cette culture sont de 201,1 ha sous abris et 14,3 ha en plein champ (Matter, 2014). La production destinée au marché de frais provient de cultures sous abris comme dans la plupart des pays européens septentrionaux. Les tomates les plus représentées sont les tomates grappes et les tomates rondes avec respectivement 81,2 ha et 74,0 ha. La production totale s'élève à 48 600 t pour un chiffre d'affaires de 135,5 millions de francs suisses. La tomate est le légume le plus consommé en Suisse avec 10 kg par habitant en 2014, avec environ la moitié de la consommation qui est importée (Matter, 2014).

Après les introductions successives en Europe au XVI^e siècle et le choix de la part de jardiniers de plantes intéressantes, c'est à partir de la première partie du XX^e siècle que les maraichers ont sélectionné des variétés aux caractéristiques bien identifiées. Dans les années 1960, l'intensification des cultures avec la mise en place des premières serres s'accompagne de l'apparition de producteurs spécialistes exigeants sur les performances agronomiques des variétés et sur leurs caractéristiques commerciales. Les premiers hybrides F1 sont apparus à ce moment-là (Navez, 2011). En parallèle, la systématique des tomates a évolué depuis le début du XX^e siècle. La classification a été modifiée (Figure 1) suite à différents travaux de recherche et au développement des analyses moléculaires (Peralta et Spooner, 2000).

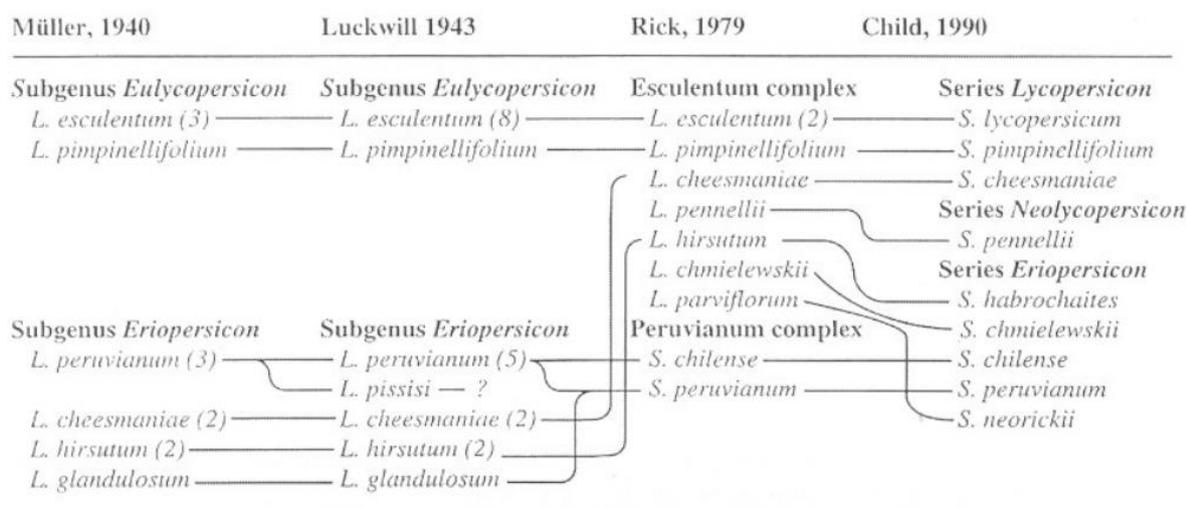


Figure 1: Comparaison de quatre classifications taxonomiques des tomates, montrant des nombres différents d'espèces, de sous espèces et de cultivars (entre parenthèses). Les synonymes sont reliés par les différentes lignes (d'après Peralta et Spooner, 2000)

Les populations sauvages sont d'importantes sources de diversité génétique à partir desquelles des programmes de sélection permettent de créer de nouvelles variétés moins sensibles aux différents ravageurs (Haliński et al., 2015). Les cultures de tomate sont en effet attaquées par un grand nombre de ravageurs. Parmi ceux-ci, il y a les aleurodes, les pucerons, les mineuses, les thrips, les noctuelles, les punaises et les tétranyques. De nouveaux ravageurs apparaissent comme *Tuta absoluta* (Lepidoptera). La lutte biologique a été mise en œuvre depuis le début des années 80. En France, elle était appliquée en 2007 sur 70 % des surfaces cultivées sous abri (Trottin-Caudal, 2011) .

6.2. L'acarien phytophage *Tetranychus urticae* Koch

Un des principaux ravageurs rencontrés en cultures de tomates est l'acarien *T. urticae*. Cet acarien fait partie des acariens phytophages appartenant à la super famille des Tetranychoida, caractérisée par de longues chélicères en forme de fouet. La distinction des sous familles Tetranychinae et Bryobiinae est basée sur la morphologie de l'empodium qui possède des soies capitées chez les Bryobiinae et non chez les Tetranychinae. La systématique de la famille repose sur la chaetotaxie dorsale et ventrale alors que la distinction entre espèces se fait sur la chaetotaxie des tarsi des femelles et sur la morphologie de l'édéage (organe

génital) des mâles (Flechtmann et Knihinicki, 2002; Lindqvist, 1985). La taxonomie de *T. urticae* est donnée dans le tableau 1.

Tableau 1: Taxonomie de *Tetranychus urticae*

Phylum	Arthropoda
Classe	Arachnida
Sous classe	Acari
Ordre	Prostigmata
Super Famille	Tetranychoidea
Famille	Tetranychidae
Sous-famille	Tetranychinae
Tribu	Tetranychini
Genre	<i>Tetranychus</i>
Espèce	<i>Tetranychus urticae</i> Koch

Les acariens de l'espèce *T. urticae* sont de petite taille, environ 400 μm (Figure 2). Leur corps est divisé en deux parties séparées par une suture, avec une partie antérieure appelée gnathosoma sur laquelle se trouvent les appendices buccaux et une partie postérieure appelée idiosoma sur laquelle sont insérées les quatre paires de pattes. Le gnathosoma porte des palpes sensoriels. Les chélicères sont transformées pour former un étui appelé stylophore duquel sortent les stylets. Ceux-ci permettent à l'acarien de percer la paroi cellulaire des plantes et d'absorber le contenu des cellules pour se nourrir (Andre et Remacle, 1984). Les mâles sont plus petits que les femelles et leur abdomen est moins arrondi que celui des femelles (Figure 3).

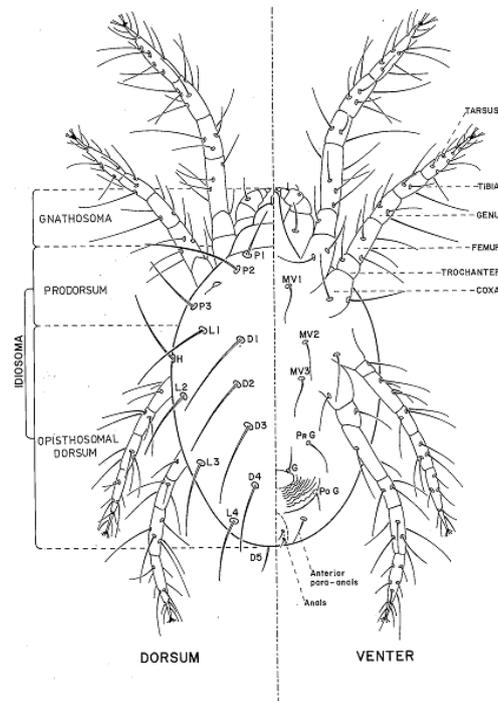


Figure 2: Morphologie dorso-ventrale d'une femelle de *Tetranychus urticae* (d'après Gutierrez, 1985)



Figure 3 : Mâle et femelle de *Tetranychus urticae* (Source V. Gigon)

Le cycle de développement de *T. urticae* comprend trois stades mobiles (larve, protonympe et deutonympe) séparés par des stades immobiles de mues (chrysalides) (Figure 4). Le stade larvaire issu de l'œuf est hexapode. Les autres stades sont octopodes. La durée de développement est variable en fonction de la température, de l'hygrométrie et de la plante hôte.

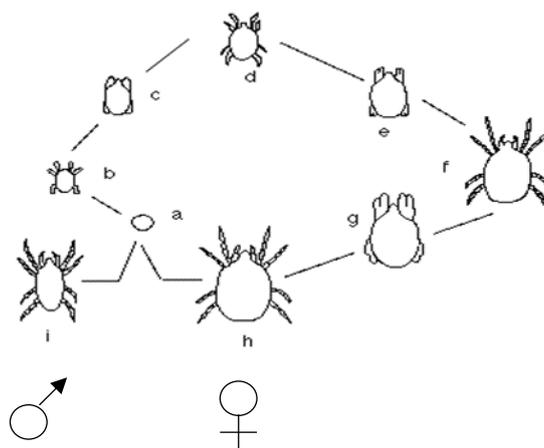


Figure 4 : Cycle de développement des acariens Tétranyques avec a: œuf; b: larve hexapode; c: protochrysalide; d: protonymphe; e: deutochrysalide; f: deutonymphe; g: imagochrysalide; h: adulte femelle; et i : adulte mâle (Source : d'après <http://www7.inra.fr/hyppz/DESSINS/8032048.gif> consulté en août 2016)

La température est un facteur important pour la reproduction et la durée de vie de *T. urticae*. Il peut se développer dans une plage de températures comprises entre 12 et 40 °C, les températures optimales étant entre 30 à 32 °C (Zhang, 2003). Le développement est de six jours dans les conditions les plus favorables à environ un mois. Les populations de *T. urticae* peuvent augmenter très rapidement en fonction des conditions environnementales, jusqu'à 40 % par jour (Shih et al., 1976). Selon Castagnoli (2003), le taux intrinsèque d'accroissement est de 0,03 à 0,08 femelle / femelle / jour à 25 °C. Le taux d'oviposition est variable en fonction de la température et de la plante hôte. A 25 °C, une femelle peut avoir un taux d'oviposition de 10 œufs et pondre environ 100 œufs en deux semaines (Zhang, 2003). La diapause peut être induite par la photopériode, le manque de nourriture et l'abaissement des températures (Zhang, 2003). Le mode de reproduction de *T. urticae* est la parthénogénèse arrhénotoque stricte : les mâles naissent d'un œuf haploïde non fécondé et les femelles sont issues d'œufs fécondés (Helle et Pijnacker, 1985).

L'acarien *T. urticae* est polyphage et présent dans le monde entier sur un grand nombre de plantes (Helle et Sabelis, 1985). Il peut se nourrir des cellules du parenchyme de plus de 1200 plantes hôtes (Migeon et Dorkeld, 2016) appartenant à plus de 70 genres différents. Il vit en particulier sur de nombreuses plantes cultivées et est un ravageur de plus de 300 plantes

cultivées sous serre (Zhang, 2003) dont *S. lycopersicum*, *S. melongena* et *Cucumis sativus* (Meck et al., 2009).

Les dégâts occasionnés par *T. urticae* sont dus au fait que les acariens se nourrissent en piquant les cellules avec leurs chélicères et en les vidant de leur contenu. Les premiers symptômes peu visibles sont constitués de petits points décolorés visibles sur la face adaxiale des feuilles (Figure 5A), suivis après prolifération des acariens de larges plages jaunes pouvant brunir (Figure 5A). En cas de forte attaque, les feuilles peuvent tomber et la plante dépérir (Gerson et Weintraub, 2012).



A



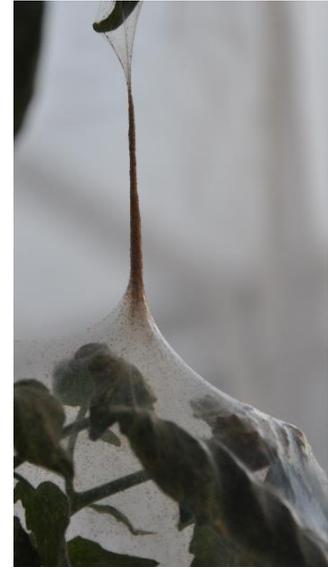
B

Figure 5 : Symptômes sur folioles de tomate liés à la présence de *Tetranychus urticae*. Figure 5A : début des symptômes. Figure 5B : symptômes liés à une forte contamination de *T. urticae* (Source V. Gigon)

L'acarien *T. urticae* a la capacité de sécréter des fils permettant de constituer des toiles (Gerson, 1985). Ces toiles le protègent de l'humidité, des pesticides et des prédateurs. Elles permettent aux acariens de se disperser lorsqu'elles sont emportées avec les déplacements d'air (Figure 6A et 6B).



A



B

Figures 6A et 6B: Plante de tomate contaminée par *Tetranychus urticae* avec de nombreuses toiles secrétées par l'acarien (Source : V. Gigon)

6.3. L'acarien prédateur *Phytoseiulus macropilis* (Banks)

Pour lutter contre l'acarien phytophage *T. urticae*, *P. macropilis* peut représenter un nouvel agent de lutte biologique (Figure 7A). Il a été décrit pour la première fois par Banks (1905) en Floride sur des jacinthes d'eau (Smith et Summers, 1949). La taxonomie de *P. macropilis* est donnée dans le tableau 2. Ce phytoséiide a été répertorié comme ennemi naturel des acariens en 1917 par McGregor (McGregor et McDonough, 1917). Il fait partie des acariens prédateurs et appartient à l'ordre des Gamasida et à la famille des Phytoseiidae. Cette famille contient les espèces d'ennemis naturels des acariens ravageurs les plus efficaces dans le monde (McMurtry et Croft, 1997).

Environ 1700 espèces de Phytoseiidae ont été décrites. Il est toutefois possible que certaines soient synonymes, et il semblerait que de nombreuses espèces soient encore à découvrir dans l'hémisphère sud (Gerson et Weintraub, 2007).



A



B

Figures 7 : Adulte de *Phytoseiulus macropilis* et œufs de *Tetranychus urticae* (A) et adulte de *P. macropilis* (B)
(Source V. Gigon)

Tableau 2: Taxonomie de *Phytoseiulus macropilis*

Phylum	Arthropoda
Classe	Arachnida
Sous classe	Acari
Super-ordre	Anactinotrichida
Ordre	Mesostigmata
Famille	Phytoseiidae
Sous-famille	Amblyseiinae
Tribu	Phytoseiulini
Genre	Phytoseiulus
Espèce	<i>Phytoseiulus macropilis</i> Banks

Les Phytoseiidae sont des acariens dont la taille est inférieure à 500 μm (Figure 7B). La plus grande partie des espèces ont une taille d'environ 300 μm . Leur corps se divise en deux parties, le gnathosoma et l'idiosoma (Figure 8). Les Phytoseiidae comme l'ensemble des Mesostigmata ne possèdent pas d'organes de vision. Le gnathosoma porte une paire de palpes constitués de cinq articles, une paire de chélicères permettant la capture des proies et un stylophore utilisé pour percer la paroi des proies et absorber leur contenu (Kreiter, 1991).

Les chélicères des mâles portent un organe appelé spermatodactyle utilisé pour transférer les spermatophores de l'appareil reproducteur mâle dans les voies génitales femelles. Le bouclier dorsal chitineux comporte des paires de soies auxquelles s'ajoutent des soies latérales. La taxonomie des acariens de la famille de Phytoseiidae prend en compte le nombre et la longueur des soies situées sur la partie dorsale de l'idiosoma et sur la plaque ventrianale ainsi que sur les segments des pattes (Okassa et al., 2010). Plusieurs plaques ventrales, trois pour les femelles et deux pour les mâles, protègent les téguments.

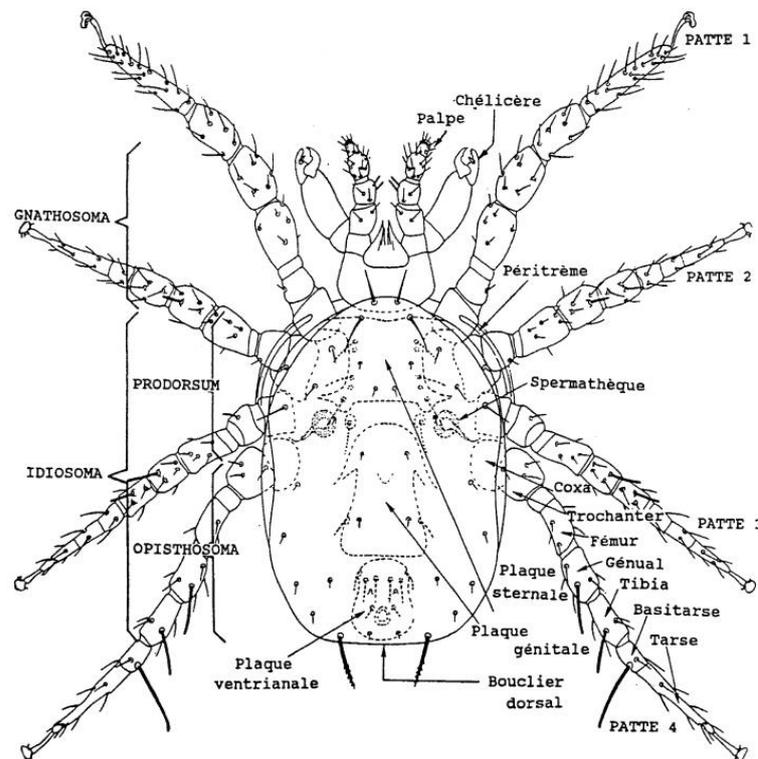


Figure 8 : Schéma d'un Phytoseiidae. Les différentes parties du corps identifiées sont utilisées pour l'identification des espèces (d'après Schicha, 1987)

Phytoseiulus macropilis comme tous les Phytoseiidae possède trois stades de développement immatures (larve, protonympe et deutonympe) entre les stades œuf et adulte (Figure 9). Les œufs sont translucides et de couleur orangée. La larve hexapode sort de l'œuf quelques jours après la ponte, elle ne semble pas s'alimenter tout comme la larve de *P. persimilis*. Les larves et les nymphes se transforment après des mues très courtes.

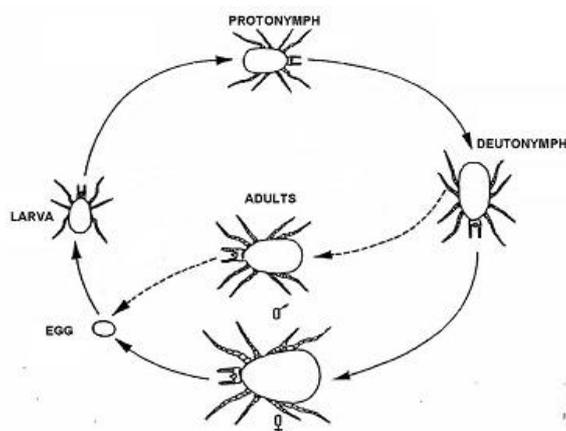


Figure 9 : Cycle de développement des Phytoseiidae (d'après Kreiter, 1991)

Comme pour tous les Phytoseiidae, la reproduction se fait par pseudo-arrhénotoquie : les mâles et les femelles proviennent d'un œuf fécondé. Les mâles sont haploïdes après inactivation ou élimination des chromosomes issus du parent mâle (Schulten, 1985).

Si *P. macropilis* a été considéré comme prédateur d'acariens dès 1917 (McGregor et McDonough, 1917), de nombreuses études ont été menées sur ses paramètres de développement. Selon Ali (1998), la durée de développement de *P. macropilis* (œuf-adulte) alimenté avec l'acarien *T. urticae* varie de 7,5 à 4,2 jours pour une température comprise entre 20 et 30 °C, une humidité relative de 78 % ± 2 % et une photopériode de 16 h/8 h. A 32 °C, la durée de développement augmente à 5,6 jours. Le taux d'accroissement potentiel (r_m) maximal obtenu est de 0.47 femelle / femelle / jour à 28 °C. Les travaux réalisés par Da Silva (2005) confirment l'ordre de grandeur des paramètres trouvés par Ali (1998). Avec une température comprise entre 23 et 26 °C, les conditions sont optimales pour la reproduction. *P. macropilis* a été trouvé sur différentes plantes hôtes au Texas, en Floride, en Californie dans les années 1950 (Smith et Summers, 1949). Les plantes appartenaient au genre *Viola* sp., *Aquilegia* sp. et aux espèces *Solanum tuberosum* et *Convolvulus tricolor*. *P. macropilis* apparaît naturellement sur fraisier dans les régions du sud et du sud-est du Brésil (Ferla et al., 2011), et se trouve aussi en Europe, en Afrique tropicale et en Amérique du Sud (De Moraes et al., 2004).

6.4. Le miride prédateur *Macrolophus pygmaeus* Rambur

Depuis plusieurs années, *M. melanotoma* (Costa) précédemment désignée par un synonyme (*M. caliginosus*) et *M. pygmaeus* sont utilisés comme des agents de lutte biologique car ils sont des prédateurs efficaces de différents ravageurs présents dans les cultures sous serre en Europe (Malausa et Trottin-Caudal, 1996 ; Malézieux et al., 1995 ; Trottin-Caudal et Millot, 1994). Les deux prédateurs ont été confondus pendant des années, leurs morphologies étant très proches avec des caractères montrant une grande variabilité. *Macrolophus pygmaeus* semble être le miride qui colonise les cultures de tomates dans les régions méditerranéennes (Castañé et al., 2013). La taxonomie de *M. pygmaeus* est donnée dans le tableau 3. Ce prédateur est utilisé en lutte biologique inoculative dans différentes cultures sous serre en Europe.

Macrolophus pygmaeus est un prédateur omnivore dont la proie préférée est constituée par l'espèce de mouches blanches *T. vaporariorum* (Malausa, 1989; Fauvel et al., 1987). C'est un prédateur efficace de pucerons (Lykouressis et al., 2007) et de plusieurs autres proies, comme les thrips ou les œufs et larves de Lépidoptères (De Backer et al., 2014; Castañé et al., 2004; Perdikis et Lykouressis, 2002), ou l'acarien *T. urticae* (Perdikis et Lykouressis, 2000). *M. pygmaeus* est un miride omnivore. Il peut aussi se nourrir de la plante hôte (tomate, aubergine, concombre, piment et haricot vert, etc.) sans autre proie. La période de développement nymphale est la plus courte sur aubergine en présence de la mouche blanche *T. vaporariorum* (Perdikis et Lykouressis, 2000). En absence de proies, il peut ainsi se développer et survivre pendant une période relativement longue. Par exemple sur aubergine, à 15°C, les femelles et les mâles survivent respectivement 38,72 et 92,88 jours (Perdikis et Lykouressis, 2004).

Tableau 3 : Taxonomie de *Macrolophus pygmaeus*

Phylum	Arthropoda
Classe	Insecta
Sous classe	Neoptera
Ordre	Hemiptera
Famille	Miridae
Sous-famille	Bryocorinae
Tribu	Dicyphini
Genre	Macrolophus
Espèce	<i>Macrolophus pygmaeus</i> Rambur

Ce miride a une taille adulte pour la femelle comprise entre 3 et 3,6 mm et de 2,9 à 3,1 mm pour le mâle. La coloration est vert pâle. Les antennes sont jaune pâle à l'exception du premier article qui est noir. Les hémélytres sont caractérisées par une séparation nette entre le cunéus et la partie restante de l'hémélytre. Le miride ne possède pas d'ocelles.

Macrolophus pygmaeus est un insecte hétérométabole (Figure 10). Le cycle de développement comprend le stade œuf, cinq stades larvaires dont les deux derniers présentent des ébauches alaires (Figure 11) et le stade adulte.

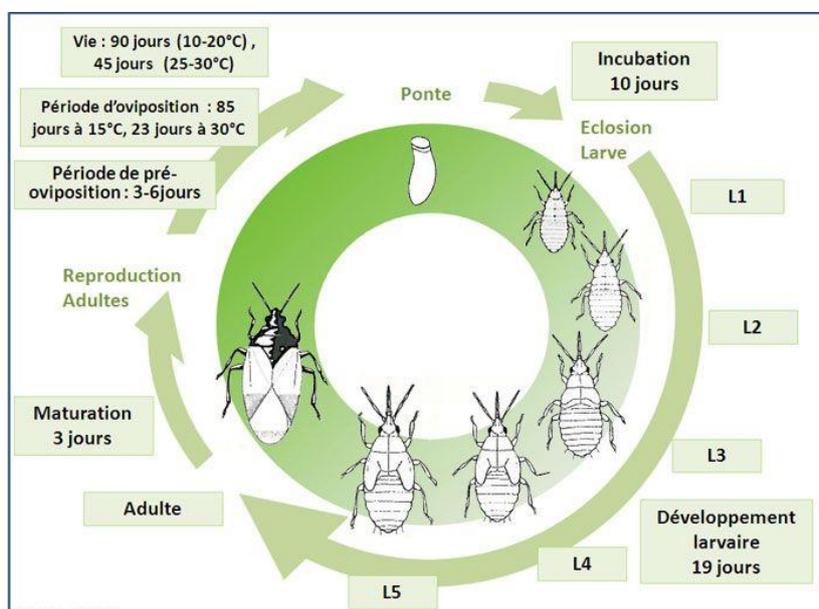


Figure 10 : Cycle de développement de *Macrolophus pygmaeus* (Source : <http://ephytia.inra.fr/fr/C/19952/Biocontrol-Cycle-conditions-de-developpement>) (consulté en septembre 2016)

Selon Fauvel (1989), la durée de développement de *M. pygmaeus* (œuf à œuf) sur tomate et alimenté par le puceron *Myzus persicae* varie de 58 j à 30,5 j pour une température comprise entre 15 et 25 °C. Perdakis et Lykouressis (2002) obtiennent une période d'incubation courte de 8,38 jours à 27,5 °C lorsque *M. pygmaeus* est alimenté avec *T. vaporariorum* sur tomate et lorsque la photopériode est de 16 h J/8 h N et l'humidité relative de 65 ± 5 %. Le taux d'accroissement intrinsèque pour des températures comprises entre 15 et 30 °C est le plus

élevé à 27,5 °C, il est de 0,1040 femelle / femelle / jour. Le temps de doublement le plus court de 6,67 jours est obtenu à la température de 27,5 °C. *Macrolophus pygmaeus* est un prédateur bien adapté aux températures observées en serre en Europe. En 1999, Hansen et al. obtiennent les paramètres suivants avec *M. caliginosus* sur tomate avec différents stades de *T. urticae* comme proies à la température de 22 °C : un taux d'accroissement intrinsèque de 0,031 femelle / femelle / jour et un taux de doublement de la population de 22,2 jours. Pour *Macrolophus* sp., *T. urticae* apparaît être une proie inférieure à *T. vaporariorum*.



Figure 11 : Larve de *Macrolophus pygmaeus* avec des ébauches alaires (Source : V. Gigon)

Macrolophus melanotoma (Costa) et *M. pygmaeus* (Rambur) sont présents dans les cultures ou sur les plantes avoisinant les serres dans le nord de l'Espagne (Castañé et al., 2004). Ces mirides sont signalés sur tomate (*S. lycopersicum*), sur pomme de terre (*S. tuberosum*) mais aussi sur *Dittrichia viscosa*, *Parietaria officinalis* et *Cistus* spp. Ces plantes servent de plantes refuges pendant la saison hivernale. Les mirides colonisent les cultures après leur mise en place au printemps (Alomar et al., 2002).

Chapitre 1 : Efficacité de deux prédateurs *Phytoseiulus macropilis* (Banks) et *Macrolophus pygmaeus* Rambur comme agents de lutte biologique contre *Tetranychus urticae* (Koch) en serre de tomate

Ce chapitre a donné lieu à la publication suivante (Annexe I) :

Gigon V, Camps C, Le Corff J (2016) Biological control of *Tetranychus urticae* by *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* in tomato greenhouses. Exp Appl Acarol 68:55–70. doi: 10.1007/s10493-015-9976-2

1. Introduction

La lutte biologique est un moyen de lutte contre les arthropodes phytophages. Elle occupe une place importante dans les programmes de protection intégrée, particulièrement en serre (van Lenteren, 2007; van Lenteren, 2000). Elle fait intervenir différents auxiliaires et, en particulier, des arthropodes prédateurs. De nombreux facteurs dont le comportement des arthropodes présents et les interactions proies-prédateurs ont un impact sur le développement des auxiliaires et conditionnent donc la réussite ou l'échec de la lutte biologique. Les conditions environnementales ont aussi une influence sur l'efficacité de la lutte biologique (Shipp et al., 2011; Weintraub et Palevsky, 2008). En particulier, la température et l'hygrométrie agissent sur le comportement des ennemis naturels, sur la recherche des proies et sur la vitesse de déplacement des prédateurs (Coombs et Bale, 2013; Zilahi-Balogh et al., 2009; Skirvin et Fenlon, 2003). Les alternances de températures jour/nuit peuvent aussi influencer le développement du ravageur et du prédateur (Vangansbeke et al., 2013).

Aux conditions climatiques s'ajoutent les paramètres comportementaux des différents arthropodes en présence. Pour les prédateurs, le comportement est particulièrement lié au style de vie et s'ils sont généralistes ou spécialistes (McMurtry et Croft, 1997 ; Zhang et Sanderson, 1997). Un prédateur généraliste aura l'avantage de se développer en consommant différentes proies dont les proies phytophages, et éventuellement la plante hôte. Cependant, en l'absence de proies phytophages et en présence d'un autre ennemi naturel, son caractère généraliste rend possible la prédation d'un autre prédateur (Pilkington et al., 2010). Pour un prédateur spécialiste, non seulement la présence de la proie spécifique est un paramètre important pour qu'il puisse se développer (Schausberger et Croft, 2000b), mais la densité des proies et le ratio proie/prédateur peuvent aussi modifier la réponse fonctionnelle de l'agent de lutte biologique (Ferla et al., 2011). Un autre paramètre important est la distribution spatiale des proies. Le comportement de recherche du prédateur va varier en fonction de cette distribution spatiale, de la densité et de l'agrégation des proies (Nachman, 2006). Zemek et Nachman (1998) ont montré que la dispersion de l'acarien *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, prédateur de *Tetranychus urticae* Koch sur haricot en serre, n'était pas due au hasard. La migration, et par conséquent la répartition spatiale du prédateur, variait en fonction de la

densité des proies présentes, de leur densité sur les plantes à proximité, et de la possibilité physique de circuler d'une plante à une autre. Une forte capacité de recherche d'un prédateur pourra aboutir à une disparition de l'arthropode ravageur (Greco et al., 1999).

Très souvent, en conditions de production, plusieurs ennemis naturels sont introduits pour lutter contre différents arthropodes phytophages ou pour lutter contre un arthropode phytophage pour lequel plusieurs auxiliaires sont nécessaires (Trottin-Caudal, 2011; van Lenteren, 2000). En fonction d'un certain nombre de facteurs, différentes interactions peuvent apparaître : la prédation intragilde (IGP), la compétition pour une même source de nourriture, le cannibalisme et le mutualisme. Ces interactions peuvent avoir des conséquences importantes sur la réussite ou l'échec de la lutte biologique. Le succès de la lutte biologique peut en particulier être compromis par des interactions négatives entre ennemis naturels comme l'IGP. Elle apparaît entre prédateurs partageant une même proie et susceptibles de s'attaquer entre eux (Rosenheim et al., 1995; Polis et al., 1989). L'IGP est unilatérale lorsqu'un des prédateurs, le prédateur intragilde, consomme l'autre prédateur, qui devient alors la proie intragilde. L'IGP peut aussi être bilatérale lorsque les deux prédateurs s'attaquent mutuellement. Alors que la théorie prévoit que l'IGP peut compromettre le succès de la lutte biologique (Polis et Holt, 1992), les résultats expérimentaux viennent nuancer cette conclusion (Messelink et Janssen, 2014; Janssen et al., 2007). Il apparaît que l'impact de l'IGP sur la régulation des populations de phytophages n'est pas obligatoirement négatif. Théoriquement si l'IGP est bilatérale, elle entraîne une augmentation du nombre de proies phytophages mais si l'IGP est unilatérale, l'impact sur la population de phytophages varie en fonction de l'efficacité de chaque prédateur sur le ravageur (Vance-Chalcraft et al., 2007). Le comportement de la proie et /ou de l'un des prédateurs en présence de l'autre est aussi un facteur modifiant les conséquences de l'IGP. La capacité de la proie intragilde à se disperser en colonisant des foyers de phytophages sans prédateur intragilde diminue l'intensité de l'IGP entraînant une coexistence des deux prédateurs (Walzer et Schausberger, 2013; Choh et al., 2010; Greco et al., 1999). En outre, Janssen et al. (2007) soulignent que si la complexité structurale de l'habitat offre des refuges aux proies intragildes, ceci diminue l'impact du prédateur intragilde. La dynamique temporelle doit aussi être prise en compte. La plupart des expérimentations effectuées sur l'apparition ou non de l'IGP dans un système donné ont été effectuées en conditions contrôlées, sur des plantes isolées voire des parties de plantes et pendant un temps limité. Il

est donc difficile de dire ce qu'il adviendrait en conditions de production et sur l'ensemble du cycle de la culture (Vance-Chalcraft et al., 2007; Briggs et Borer, 2005). Pour résumer, en présence de deux prédateurs, il est difficile de prévoir les résultats des interactions, et en particulier les conséquences sur la suppression des ravageurs.

Il est en particulier difficile d'appréhender dans quelles conditions peuvent être observées des modifications du comportement d'un prédateur en présence d'un autre prédateur. Des modifications comportementales ont été observées chez des prédateurs proches taxonomiquement. Par exemple, l'acarien prédateur *Neoseiulus cucumeris*, proie intragilde de l'acarien *I. degenerans*, peut détecter la présence de son prédateur et modifier sa distribution spatiale pour réduire le risque d'IGP (Choh et al., 2010). De même, les femelles de trois acariens prédateurs *Phytoseiulus persimilis*, *Neoseiulus californicus* et *Amblyseius andersoni*, essaient de minimiser les risques d'apparition de l'IGP pour leur descendance en tuant le prédateur intragilde, retardant l'oviposition et/ou évitant les sites d'oviposition à haut risque d'IGP (Walzer et Schausberger, 2011). De même, chez des prédateurs appartenant à des groupes taxonomiques différents, des comportements d'évitement peuvent être observés. Magalhes et al. (2005) montrent que *N. cucumeris* peut percevoir les composés volatils associés à la consommation de thrips, la proie partagée, par *Orius laevigatus*, le prédateur intragilde. *N. cucumeris* réduit alors sa consommation de thrips, mais plus généralement évite les sites où est présent *O. laevigatus*. Sur la papaye *Carica papaya*, les prédateurs *Stethorus siphonulus* et *P. macropilis* sont des prédateurs du ravageur *T. cinnabarinus*. Ils ont un comportement de recherche actif permettant normalement de réguler la population du ravageur. Cependant, en présence de *Nesticodes rufipes*, araignée prédatrice ayant un comportement « sit and wait », la régulation de *T. cinnabarinus* par *S. siphonulus* sera perturbée car le coléoptère est alors une proie de *N. rufipes*. Par contre, la régulation de *T. cinnabarinus* par l'acarien *P. macropilis* n'est pas modifiée car étant de taille plus petite et ayant des besoins nutritifs inférieurs à *S. siphonulus*, il se déplace sans que *N. rufipes* puisse l'impacter (Rosenheim et al., 2004). Il semble donc qu'en présence de plusieurs prédateurs, des comportements d'évitement et des modifications de la répartition spatiale des arthropodes sur la plante hôte peuvent limiter la probabilité d'IGP, et donc les conséquences potentiellement négatives sur l'efficacité de la lutte biologique.

Alors que la lutte biologique est largement utilisée en production de tomate sous serre, son efficacité sur un des principaux ravageurs *Tetranychus urticae* Koch (Acari : Tetranychidae) est

encore insuffisante. En présence d'une forte infestation, les plantes subissent de graves défoliations et les rendements sont fortement pénalisés. Les producteurs utilisent régulièrement des acaricides. Cependant, leur utilisation répétée a favorisé la sélection de populations résistantes et a généré l'apparition de problèmes environnementaux (Pilkington et al., 2010). La lutte biologique est donc maintenant très largement utilisée pour lutter contre cet acarien phytophage, et un acarien prédateur *P. persimilis* Athias-Henriot (Acari : Phytoseiidae) est l'agent le plus souvent employé (Gerson et Weintraub, 2007). Cependant, les conditions de température et d'hygrométrie sous serre en culture de tomates constituent un inconvénient majeur pour son implantation (Skirvin et Fenlon, 2003).

Pour optimiser la lutte biologique contre *T. urticae* en culture de tomates sous serre, nous avons testé un autre acarien prédateur *P. macropilis* (Banks) (Acari : Phytoseiidae). Cet acarien est originaire des climats chauds. Il a été découvert en Floride, sous les tropiques et dans les régions méditerranéennes, et a été utilisé comme agent de lutte biologique dans des cultures autres que la tomate aux USA (Gerson et al., 2003) et au Brésil (cité dans Oliveira et al., 2007). Cependant, en culture de tomate, des ravageurs autres que *T. urticae* peuvent être problématiques et l'introduction de prédateurs est une solution très souvent employée pour les contrôler. En particulier, la punaise prédatrice généraliste *M. pygmaeus* Rambur (Miridae) est très souvent relâchée en serres de tomate pour réguler les populations de mouches blanches *T. vaporariorum* (Westwood) (Bonato et al., 2006; Malézieux et al., 1995; Trottin-Caudal et Millot, 1994). *M. pygmaeus* est partiellement efficace contre *T. urticae* (Hansen et al., 1999). Cependant, *M. pygmaeus* est supposée pouvoir être aussi un prédateur vis-à-vis d'autres agents de lutte biologique et donc potentiellement responsable de prédation intragilde (Lucas et Rosenheim, 2011; Trottin-Caudal et Millot, 1994).

Pour déterminer si *P. macropilis* peut être considéré comme un agent de lutte biologique efficace contre *T. urticae*, nous avons mené deux expérimentations à la station de recherche Agroscope Conthey (Valais, Suisse) en 2012 et en 2013, dans des conditions proches de celles rencontrées en serre de production de tomates. Ces essais avaient pour objectif de répondre aux questions suivantes :

- 1) *P. macropilis* peut-il être utilisé comme agent de lutte biologique pour lutter contre *T. urticae* en culture de tomate sous serre ?
- 2) *M. pygmaeus* a-t-il un impact sur l'efficacité de *P. macropilis* ?

- 3) La distribution spatiale de *T. urticae* est-elle influencée par la présence des prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus*, introduits seuls ou simultanément ? Quelles sont les conséquences sur la lutte biologique ?

2. Matériels et méthodes

2.1. Origine des espèces et méthodes d'élevage

La souche de *T. urticae* a été prélevée sur une culture de tomate en serre dans le canton de Genève (Suisse) en octobre 2011. Les acariens ont été ensuite élevés soit sur haricot (*Phaseolus vulgaris* L. cultivar Red Kidney) pour alimenter l'élevage de *P. macropilis* pour que ceux-ci soient naïfs vis-à-vis de *T. urticae* élevés sur tomate, soit sur tomate (*Solanum lycopersicum* L. cultivar Komeett). Cette dernière souche a permis de contaminer les plantes de tomate sur lesquelles nous avons testé l'efficacité de *P. macropilis*. Pour ces élevages, les plantes ont été placées dans des cages de toile (L x l x h : 47,5 x 47,5 x 47,5 cm) (maille de 150 μ m) placées dans une chambre climatique dans les conditions suivantes : 24 °C J/22 °C N (\pm 2 °C), 70 % \pm 10 % d'humidité relative, et une photopériode de 16 h J /8 h N. L'élevage de *P. macropilis* a été initié grâce à des individus fournis par S. Fischer (Agroscope Changins-Wädenswil) et qui provenaient de la société Biobest (Belgique). *P. macropilis* était alimenté chaque jour en *T. urticae* présents sur des folioles prélevées sur haricot. Les folioles étaient déposées sur un support en aluminium en forme de U renversé (L x l x h = 0,28 x 0,19 x 0,07 m) lui-même posé sur un plateau à rebord (L x l x h = 0,49 x 0,32 x 0,03 m) rempli d'eau nécessaire à l'isolement des acariens (Figure 12).



Figure 12 : Dispositif utilisé pour l'élevage de *Phytoseiulus macropilis* en conditions contrôlées

L'ensemble était placé dans une chambre climatique avec une température constante de $26 \text{ °C} \pm 2 \text{ °C}$, une humidité relative de $70 \pm 10 \%$, et une photopériode de 12 h. Les acariens *T. urticae* et *P. macropilis* ont été élevés respectivement pendant 8 et 18 mois avant la mise en place du premier et du deuxième essai. Les punaises prédatrices *M. pygmaeus* ont été fournies par la société Biotop (France). A la réception, les punaises ont été conservées à 12 °C avant leur lâcher.

2.2. Dispositif expérimental

Deux essais ont été mis en place, l'essai 1 en 2012, du 20 juin au 20 août, et l'essai 2 en 2013, du 3 juin au 15 août. Les expérimentations ont été réalisées à la station Agroscope Conthey (Valais, Suisse) dans une serre en verre de 90 m^2 équipée d'aérations latérales et faitières, d'un dispositif de brumisation et d'un écran d'ombrage (Figure 13). Seize cages ($L \times l \times h = 1,75 \times 1,75 \times 2,5 \text{ m}$) en toile (maille de $250 \text{ }\mu\text{m}$) permettaient de suivre le développement de l'acarien phytophage, en présence d'une ou de deux espèces de prédateurs, avec quatre répétitions pour chaque modalité, selon un dispositif en carré latin (Figure 14).



Figure 13 : Serre située à la station Agroscope Conthey (Valais, Suisse), utilisée pour les deux essais



Figure 14 : Module de serre avec les cages dans lesquelles les plants de tomates sont disposés par trois

Dans chaque cage, ont été placés trois plants de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cultivar Komeett) âgés de 50 jours. Les plants issus de semis en plaques multi-pots ont été repiqués au stade 2-3 feuilles, puis plantés dans des pots de 10 l dans un mélange 1/3 tourbe noire + 2/3 substrat Ricoter (mélange de 65 % tourbe blonde, 15 % de sable et 20 % de perlite). Les

plants ont été alimentés avec une solution équilibrée pour culture de tomate par un système d'irrigation goutte à goutte Senmatic®. Une sonde climatique (DGT Volmatic) située à l'intérieur d'une cage permettait d'enregistrer la température et l'humidité relative. Un seul ratio proie/prédateur (5/1) a été utilisé. Ce ratio a été choisi car il avait permis d'obtenir une efficacité correcte dans des essais de lutte contre différentes espèces de *Tetranychus* (Ferla et al., 2011 ; Ferrero et al., 2011). Les quatre modalités étaient : *T. urticae* seul (Tu), *T. urticae* avec *P. macropilis* (Tu+Pm), *T. urticae* avec *M. pygmaeus* (Tu+Mp), *T. urticae* avec *P. macropilis* et *M. pygmaeus* (Tu+Pm+Mp). Pour le premier essai, la contamination des plants de tomate avec *T. urticae* a eu lieu le 3 juillet 2012 avec 30 acariens (stades proto/deutonymphe) prélevés au pinceau et déposés dans un tube en plastique de 5 ml qui a ensuite été attaché à la tige de chaque plant. Les prédateurs *P. macropilis* ont été prélevés sur les feuilles de haricot selon le même protocole et ont été lâchés le 10 juillet 2012. Pour le deuxième essai, la contamination des plants de tomate avec *T. urticae* a eu lieu le 11 juin 2013 avec 45 acariens aux stades proto/deutonymphe prélevés au pinceau et déposés sur une foliole de tomate aussitôt placée au sommet de chaque plant. Le lâcher de *P. macropilis* a été effectué le 21 juin 2013. Les acariens prédateurs ont été prélevés au pinceau à partir de l'élevage sur feuille de haricot, puis déposés sur un morceau de coton hydrophile aussitôt placé à l'aisselle d'une feuille proche du sommet de chaque plante des modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp. *M. pygmaeus* a été introduit dans les cages du premier essai le 18 et le 31 juillet 2012 sous forme d'une femelle et deux larves et d'une femelle et trois larves respectivement, pour un total de deux femelles et cinq larves par plant. Pour le deuxième essai, six femelles et 20 larves de *M. pygmaeus* ont été introduites dans les cages le 2 juillet 2013 en un seul lâcher. Les individus de *M. pygmaeus* ont été prélevés avec un aspirateur à insectes puis lâchés directement sur le plant. Le nombre d'individus lâchés correspondait aux densités obtenues sur des plantes à ce stade dans des conditions de production (Malézieux et al., 1995).

A chaque comptage, les plantes ont été divisées virtuellement en cinq strates de hauteur équivalente (bas/ mi-bas /milieu/mi-haut /haut). Le dénombrement des différentes formes mobiles de *T. urticae* et de *P. macropilis* a été effectué sur une foliole par strate avec une loupe de poche (× 20) tous les trois jours pour le premier essai, du 6 juillet au 20 août, et deux fois par semaine pour le deuxième essai, du 14 juin au 15 août 2013. Le comptage des formes mobiles de *M. pygmaeus* a été effectué sur l'ensemble des folioles de chaque strate.

2.3. Analyses statistiques

Pour les analyses, la cage a été considérée comme unité expérimentale dans laquelle les populations étaient dénombrées sur les trois plantes, une foliole (ou toutes les folioles) par strate, et sur cinq strates par plante. Ces comptages ont permis de suivre l'évolution des différentes espèces au cours du temps. Après calcul des AUC (« Area under the Curve »), les différentes modalités ont été comparées par ANOVA grâce à la fonction « Macro Area Under the Curve » du logiciel Minitab (Minitab 16 Statistical Software, 2010). Par intégration du nombre moyen d'individus au cours du temps, l'AUC permet de rendre compte de l'effet des modalités pendant toute la durée de l'essai. En cas de différences significatives, le test de Tukey a permis de préciser quelles étaient les modalités significativement différentes. L'efficacité des modalités a été calculée avec la formule d'Abbott (Abbott, 1987) .

La distribution spatiale des acariens phytophages *T. urticae* et prédateurs *P. macropilis*, et des punaises *M. pygmaeus*, a été analysée uniquement sur le deuxième essai pour lequel l'éradication de *T. urticae* a pu être observée. La distribution spatiale des différentes espèces par strate a été comparée entre les modalités grâce à un test du χ^2 sur l'ensemble des données recueillies au cours de l'essai d'une part, et sur les données recueillies aux différentes dates d'autre part. Pour cette seconde analyse, seules les données recueillies du 4 juillet au 1^{er} août 2013 ont été prises en compte. Lorsque des différences significatives ont été trouvées, un test de χ^2 a permis de comparer la distribution spatiale des *T. urticae* et des prédateurs entre modalités (Walzer et al., 2009). Enfin, l'agrégation spatiale des différentes espèces a été analysée grâce à la loi de Taylor (Taylor, 1961). La loi de pouvoir de Taylor $s^2 = am^b$ exprime la variance (s^2) à partir de la densité moyenne (m), a est un facteur en relation avec la taille de l'échantillon et b mesure l'agrégation de l'espèce. Si $b < 1$, $b \approx 1$ ou $b > 1$, la distribution est au hasard, uniforme ou agrégée. Les résultats de la régression (les pentes ont été calculées après transformation logarithmique des moyennes et des variances) ont été analysés avec un test F (Zar, 2010) permettant ainsi de comparer au niveau des folioles la différence d'agrégation entre les proies et les prédateurs entre les différentes modalités.

3. Résultats

3.1. Conditions climatiques

Pour l'essai 1, les températures moyennes journalières dans les cages ont été comprises entre 22 °C et 28,2 °C avec une moyenne de $24,8 \pm 1,4$ °C alors que l'humidité relative moyenne journalière évoluait entre 39,1 et 66,9 % avec une moyenne de $50,5 \pm 5,8$ %. Pour l'essai 2, les températures moyennes journalières ont évolué entre 19,4 °C et 30,9 °C avec une moyenne de $24,4 \pm 2,3$ °C et une humidité relative moyenne journalière comprise entre 32,5 à 72,2 % avec une moyenne de $51,4 \pm 7,2$ %. La moyenne des températures journalières maximales était de $31,5 \pm 2,1$ °C (essai 1) et de $30,7 \pm 3,2$ °C (essai 2) alors que la moyenne des températures journalières minimales était de $19,4 \pm 1,0$ °C (essai 1) et de $19,3 \pm 1,6$ °C (essai 2).

3.2. Evolution des densités de *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis* et *Macrolophus pygmaeus* au cours du temps

3.2.1. Evolution des populations de *Tetranychus urticae*

Après la contamination, la densité de *T. urticae* est restée faible pour les essais 1 et 2, respectivement inférieure à cinq individus par foliole du 3 juillet au 30 juillet (Figure 15A) et inférieure à 15 individus du 11 juin au 8 juillet (Figure 15B) quelles que soient les modalités. Ensuite, les populations de *T. urticae* se sont développées de façon exponentielle pour atteindre en moyenne $94,8 \pm 11$ individus par foliole pour la modalité témoin le 20 août (Essai 1) et $211,5 \pm 16,7$ *T. urticae* par foliole le 1^{er} août (essai 2). En présence de *M. pygmaeus*, aux mêmes dates, le nombre de *T. urticae* par foliole était de $69,6 \pm 9,3$ (Essai 1) et de $211,2 \pm 28,1$ (Essai 2). Au contraire, en présence de *P. macropilis*, pour les deux modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp, le nombre de *T. urticae* par foliole a atteint des densités beaucoup plus faibles, avec respectivement $55 \pm 10,5$ et $40,9 \pm 7,1$ individus par foliole le 20 août pour l'essai 1, $77 \pm 16,1$ et $52,2 \pm 14,7$ individus par foliole le 1^{er} août pour l'essai 2. Après le 20 août et le 1^{er} août, les plantes avec *T. urticae* seul (Tu) étaient très fortement attaquées. Les symptômes et la présence importante de toiles ainsi que l'apparition du phénomène de « ballooning » nous ont conduits à arrêter l'essai 1. Les comptages pour l'essai 2 se sont poursuivis jusqu'à l'observation d'une diminution des *T. urticae* pour les modalités avec *P. macropilis* (Tu+Pm et

Tu+Pm+Mp) parallèlement à la diminution des *T. urticae* sur les plantes avec Tu seul, conséquence de la sénescence des plantes.

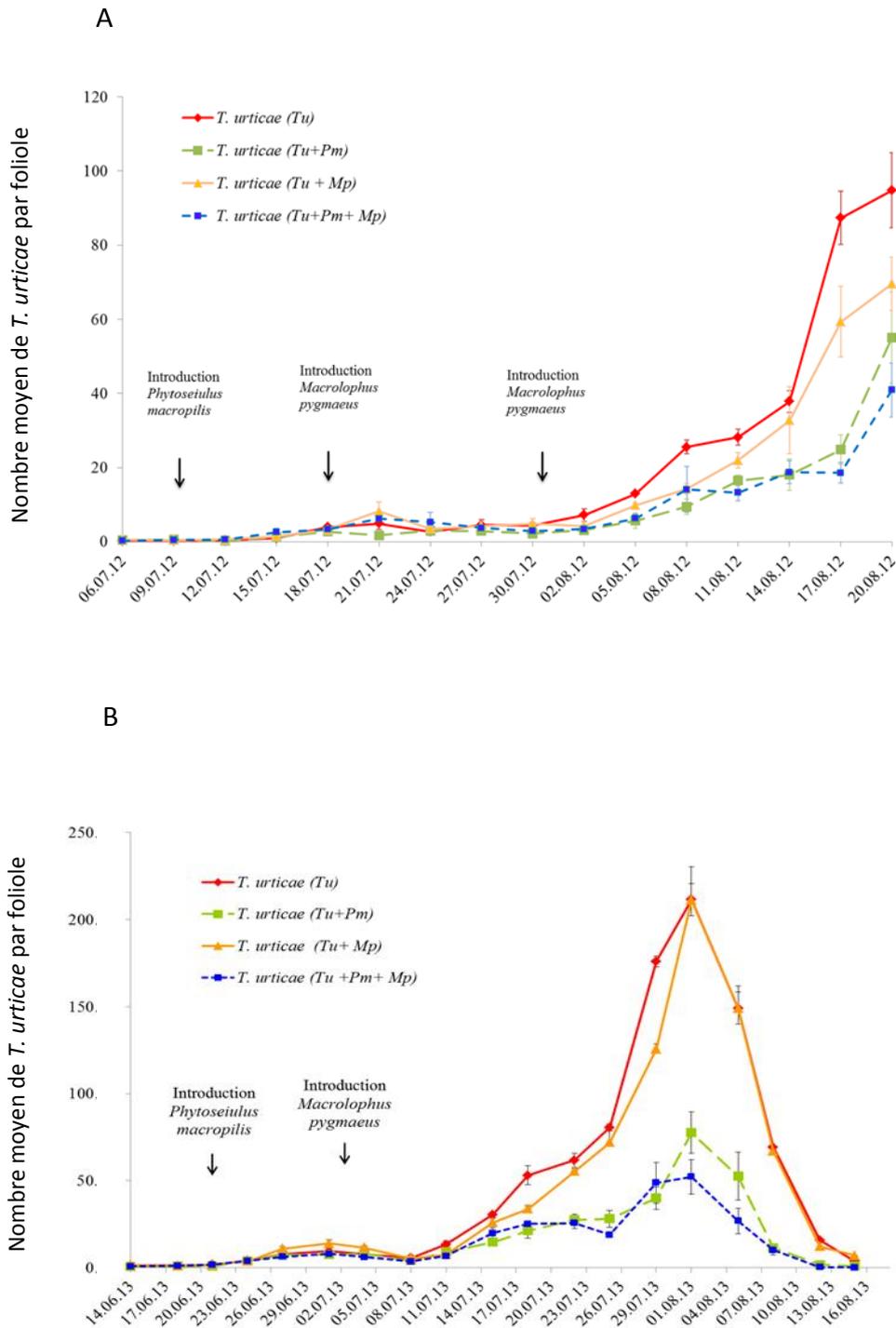


Figure 15 : Nombre moyen de *Tetranychus urticae* (\pm E.S.) par foliole selon les quatre modalités : *T. urticae* seul (Tu), *T. urticae* + *Phytoseiulus macropilis* (Tu+Pm), *T. urticae* + *Macrolophus pygmaeus* (Tu+Mp) et *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu+Pm+Mp) avec en A, l'essai 1 réalisé en 2012 et en B, l'essai 2 réalisé en 2013

Pour les deux essais, la densité de *T. urticae* par foliole dans les modalités avec *P. macropilis* était significativement inférieure à celle observée dans les modalités sans ce prédateur (ANOVA sur les AUC pour l'essai 1 : $P = 0,011$; pour l'essai 2 : $P < 0,01$) (Tableau 4). Au contraire, la présence de *M. pygmaeus* seul avec *T. urticae* ou associé à *P. macropilis* n'a pas eu d'effet significatif sur la densité de *T. urticae* (Tableau 4).

Tableau 4 : Aire sous la courbe du développement de *Tetranychus urticae* et calcul de l'efficacité (formule d'Abbott) pour les quatre modalités : *T. urticae* seul (modalité témoin Tu), avec *Phytoseiulus macropilis* (Tu+Pm), avec *Macrolophus pygmaeus* (Tu+Mp), et avec les deux auxiliaires (Tu+Pm+Mp)

Modalité	Essai 1 : AUC ¹ au 20 août 2012	Efficacité (%) ²	Essai 2 : AUC ¹ au 1 ^{er} août 2013	Efficacité (%) ²
Tu	781,9 A	-	1 903,30 A	-
Tu+Mp	581,7 AB	-	1 611,29 A	-
Tu+Pm	341,9 B	56,27	724,47 B	61,94
Tu+Pm+Mp	328,8 B	57,95	695,59 B	63,45

¹Les données ayant la même lettre ne sont significativement pas différentes entre elles ($P < 0,05$, test de comparaison de Tukey).

²Seule l'efficacité des modalités significativement différentes par rapport à la modalité témoin a été calculée.

3.2.2. Evolution des populations de *Phytoseiulus macropilis*

Après contamination, la densité des stades mobiles de *P. macropilis* par foliole pour les modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp est restée inférieure à 0,4 du 12 juillet au 5 août pour l'essai 1 (Figure 16A) et inférieure à 0,9 du 24 juin au 8 juillet pour l'essai 2 (Figure 16B). Ensuite, parallèlement à l'augmentation des populations de *T. urticae*, il y a eu une augmentation du nombre de *P. macropilis*. Au 20 août 2012, pour l'essai 1, le nombre de *P. macropilis* par foliole était de $2,43 \pm 1,93$ pour la modalité Tu + Pm et de $1,03 \pm 0,34$ pour la modalité Tu+Pm+Mp. Pour l'essai 2, le nombre de *P. macropilis* par foliole a atteint son maximum le 8 août, sept jours après celui observé pour *T. urticae*, avec respectivement $23,1 \pm 1,90$ et $20,2 \pm 2,78$

individus par foliole pour les modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp. A partir du 8 août, le nombre de *P. macropilis* a diminué fortement pour les deux modalités de l'essai 2. *P. macropilis* a donc permis de contrôler les populations de *T. urticae* avec le ratio proie/prédateur initial de 5/1. En présence de *P. macropilis*, les dégâts sur les plantes étaient bien plus faibles. Les plantes avec *T. urticae* seul présentaient en effet des dégâts importants, des nécroses et des dessèchements au niveau des feuilles avec parfois un arrêt de croissance.

Pour les deux essais, l'ANOVA sur les AUC calculées à partir des densités de *P. macropilis* n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative entre les modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp du 5 août au 20 août pour l'essai 1, et du 24 juin au 1^{er} août pour l'essai 2 ($P > 0,05$ dans les deux cas) (Tableau 4).

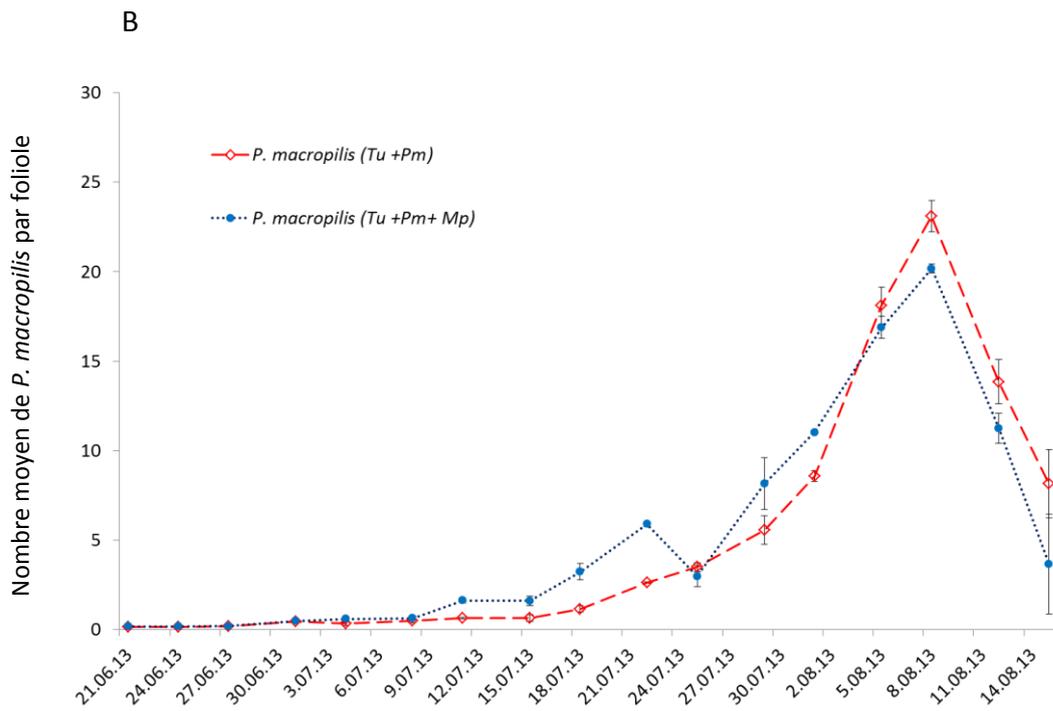
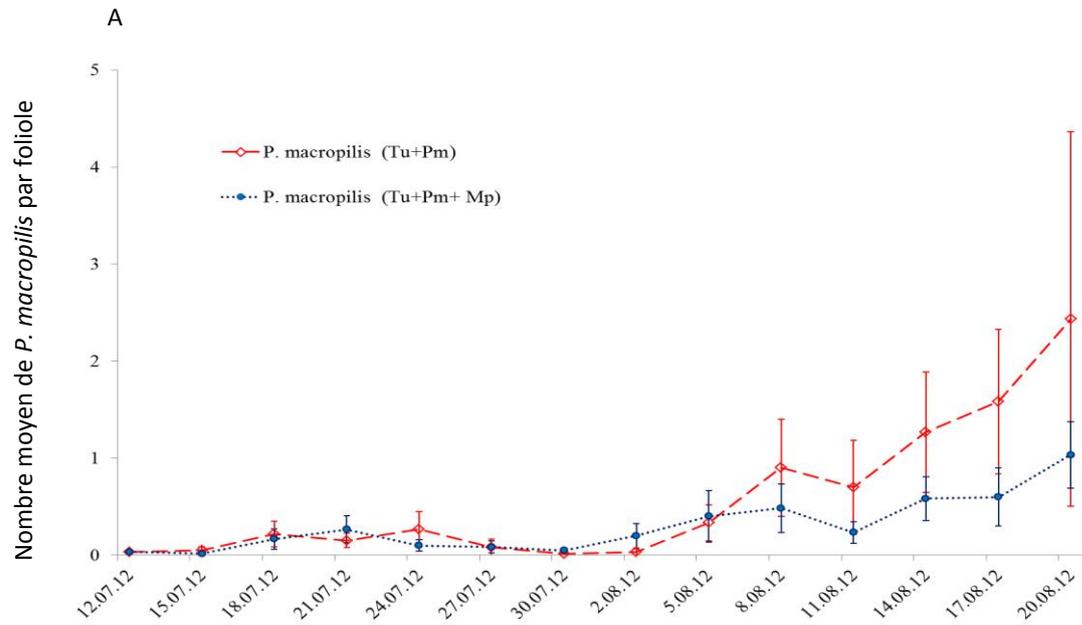


Figure 16 : Nombre de *Phytoseiulus macropilis* par foliole (\pm E.S.) pour les modalités *P. macropilis* seul (Tu+Pm) et avec *Macrolophus pygmaeus* (Tu+Pm+Mp) avec en A, l'essai 1 r alis  en 2012 et en B, l'essai 2 r alis  en 2013

3.2.3. Evolution des populations de *Macrolophus pygmaeus*

Pour l'essai 1 conduit en 2012, le nombre de *M. pygmaeus* a évolué entre $0,03 \pm 0,04$ et $0,38 \pm 0,18$ individu par strate pour la modalité Tu+Mp et entre $0,01 \pm 0,07$ et $0,25 \pm 0,13$ pour la modalité Tu+Pm+Mp (Figure 17A). Pour l'essai 2, le nombre de *M. pygmaeus* est également resté très faible entre $0,17 \pm 0,12$ et $0,62 \pm 0,21$ pour la modalité Tu+Mp, et entre $0,25 \pm 0,11$ et $0,52 \pm 0,24$ pour la modalité Tu+Pm+Mp (Figure 17B).

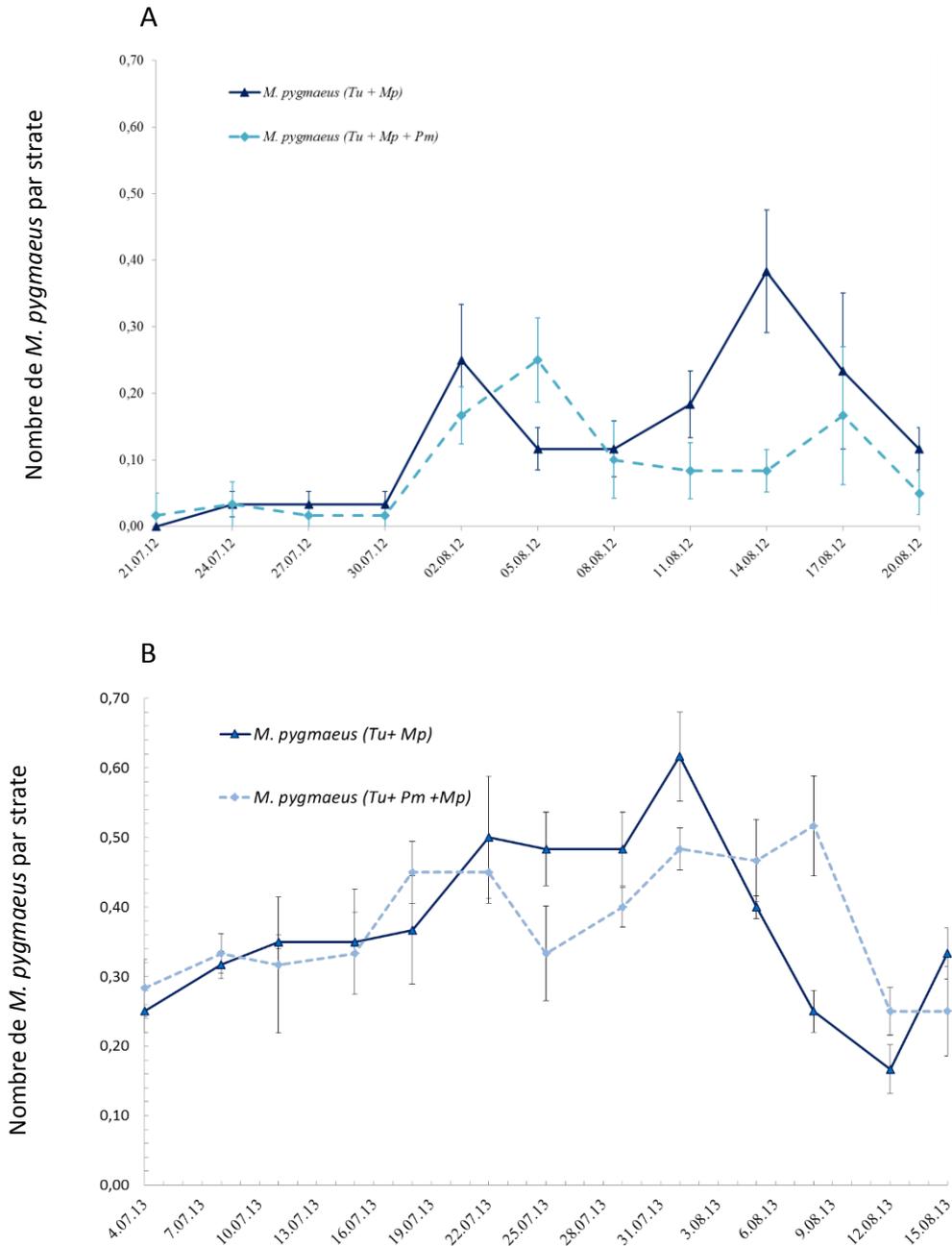


Figure 17 : Nombre de *Macrolophus pygmaeus* par strate (\pm E.S.) pour les modalités *M. pygmaeus* seul (Tu+Mp) et avec *Phytoseiulus macropilis* (Tu+Pm+Mp) avec en A, l'essai 1 réalisé en 2012 et en B, l'essai 2 réalisé en 2013

L'ANOVA sur les AUC calculées à partir des densités de *M. pygmaeus* n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative entre les modalités Tu+Mp et Tu+Pm+Mp pour l'essai 1 et pour l'essai 2 ($P > 0,05$ dans les deux cas) (Tableau 4).

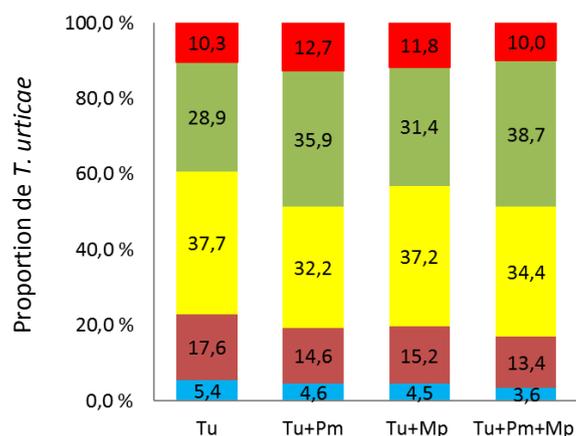
3.2.4. Distribution spatiale de *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis* et *Macrolophus pygmaeus*

Au cours de l'essai réalisé en 2013, en prenant en compte l'ensemble des données recueillies du 4 juillet au 1^{er} août 2013, la distribution spatiale des *T. urticae* et des *P. macropilis* regroupés par strate a été significativement différente entre modalités alors que la distribution spatiale des *M. pygmaeus* était identique (Figures 18 et 19, Tableau 5). Pour les deux modalités avec *P. macropilis* (Tu+Pm et Tu+Pm+Mp), les strates proportionnellement les plus colonisées par *T. urticae* étaient les strates situées en haut de la plante (haut et mi-haut) alors qu'en absence de *P. macropilis*, *T. urticae* était surtout présent dans la strate située au milieu de la plante hôte (Figure 18, Tableau 5). La présence de *M. pygmaeus* a aussi entraîné une concentration de *T. urticae* plus importante dans les strates situées au milieu de la plante et vers le haut (en particulier au niveau de la strate mi-haut) (Figure 18, Tableau 5).

Lorsque *P. macropilis* était le seul prédateur présent (Tu+ Pm), la distribution des *P. macropilis* était différente de celle observée en présence de *M. pygmaeus* (Tu+Pm+Mp) (Figure 19a, Tableau 5). A l'opposé, aucune différence significative dans la distribution de *M. pygmaeus* n'a été mise en évidence entre les modalités Tu+Mp et Tu+Pm+Mp (Figure 19b, Tableau 5).

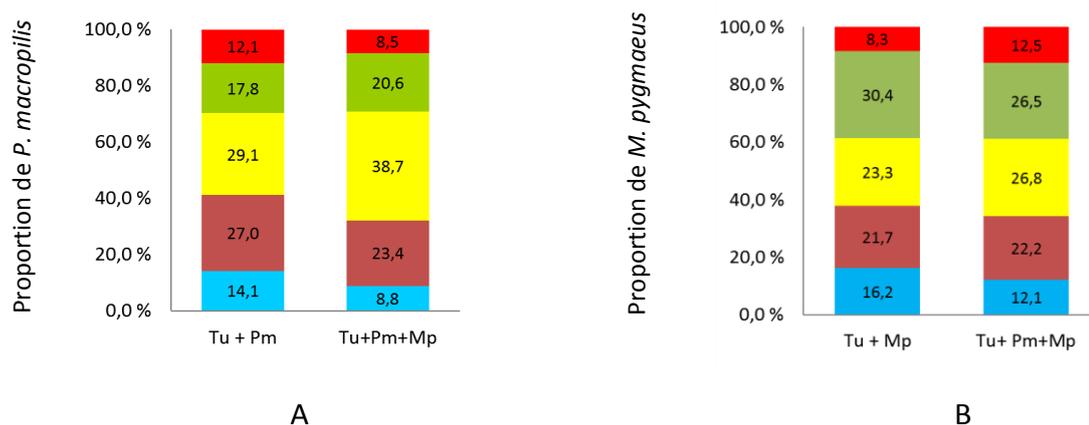
Tableau 5 : Analyse par le test du χ^2 de la distribution spatiale de *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis* et *M. pygmaeus* entre les différentes strates de la plante. L'analyse compare les quatre modalités ensemble et deux à deux. Le test est effectué sur la somme des individus de *T. urticae* par foliole pour une strate depuis le début des comptages (Tu = *T. urticae*, Pm = *P. macropilis* et Mp = *M. pygmaeus*)

Espèces	DL	χ^2	P
<i>T. urticae</i>			
Total	12	821,197	< 0,001
Tu vs Tu+Pm	4	394,6045	< 0,001
Tu vs Tu+Mp	4	166,8517	< 0,001
Tu vs Tu+Pm+Mp	4	521,9456	< 0,001
Tu+Pm vs Tu+Mp	4	152,1648	< 0,001
Tu+Pm vs Tu+Pm+Mp	4	98,621	< 0,001
Tu+Mp vs Tu+Pm+Mp	4	250,0789	< 0,001
<i>P. macropilis</i>			
Tu+Pm vs Tu+Pm+Mp	4	150,38	< 0,001
<i>M. pygmaeus</i>			
Tu+Mp vs Tu+Pm+Mp	4	5,0164	0,2856



Strates : ■ bas ■ mi-bas ■ milieu ■ mi-haut ■ haut

Figure 18 : Distribution verticale de *Tetranychus urticae* en fonction des modalités. Les nombres à l'intérieur des histogrammes représentent le pourcentage de *T. urticae* par strate



Strates : ■ bas ■ mi-bas ■ milieu ■ mi-haut ■ haut

Figure 19 : Distribution verticale de *Phytoseiulus macropilis* par strate (A) pour les modalités *P. macropilis* seul (Tu +Pm) et avec *Macrolophus pygmaeus* (Tu+Pm+Mp), et de *M. pygmaeus* par strate (B) pour les modalités *M. pygmaeus* seul (Tu+Mp) et avec *P. macropilis* (Tu+Pm+Mp). Les nombres représentent le pourcentage de *P. macropilis* et de *M. pygmaeus* par strate

Entre le 4 juillet au 1^{er} août 2013, la distribution de *T. urticae* a évolué (Figure 20). Les tests de χ^2 effectués à chaque date montrent des différences significatives pour 90 % des comptages (données non montrées). De même, la distribution spatiale de *P. macropilis* a été significativement différente entre les modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp (Figure 21) pour 70 % des comptages. Par contre, durant cette période, la distribution spatiale de *M. pygmaeus* n'a jamais été significativement différente entre les modalités Tu+Mp et Tu+Pm+Mp ($P > 0,05$, χ^2 par date de comptage) (données non montrées).

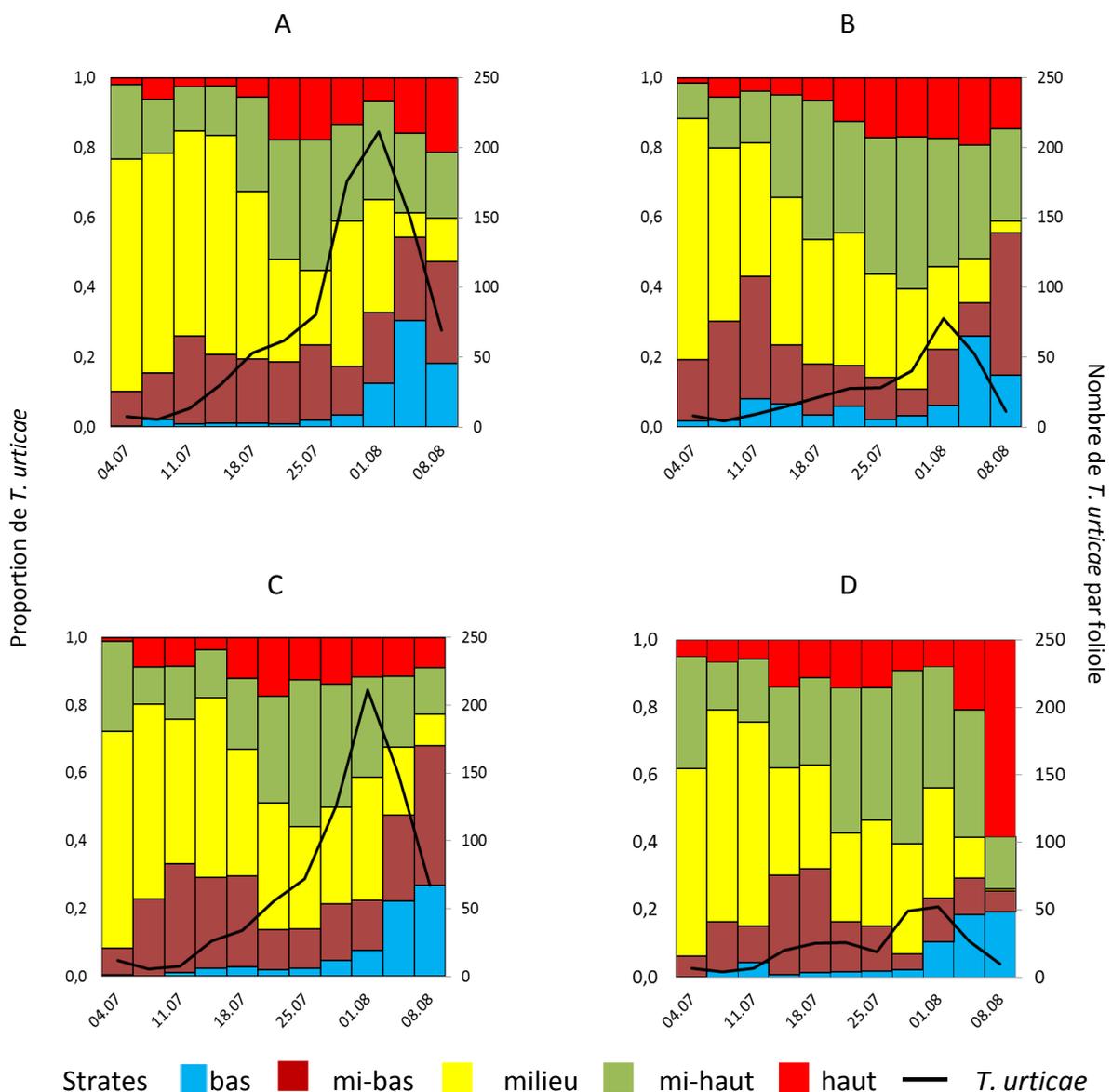


Figure 20 : Distribution de *Tetranychus urticae* et nombre de *T. urticae* (stades mobiles) par foliole en fonction du temps, sans prédateur (A), avec *Phytoseiulus macropilis* (B), avec *Macrolophus pygmaeus* (C) et avec *P. macropilis* et *M. pygmaeus* (D)

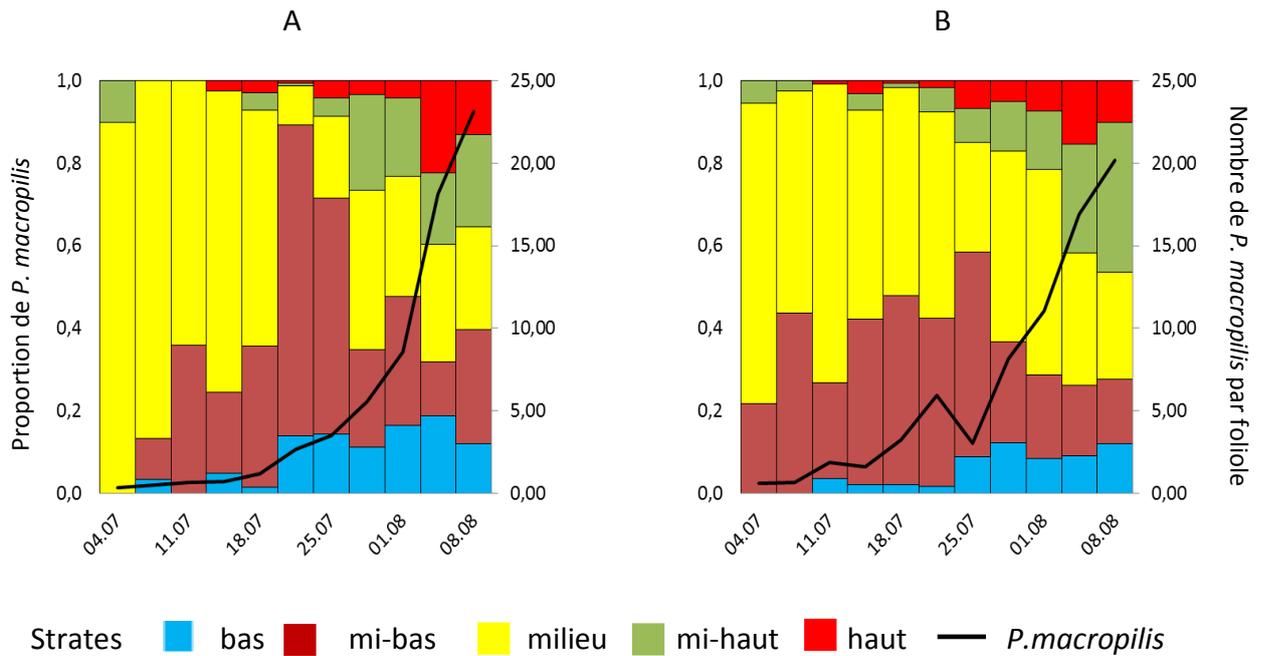


Figure 21 : Distribution de *Phytoseiulus macropilis* et nombre de *P. macropilis* par foliole en fonction du temps, seul avec *Tetranychus urticae* (A), et avec *T. urticae* et *Macrolophus pygmaeus* (B)

3.2.5. Agrégation des différentes espèces

Quelle que soit la modalité, *T. urticae* et les deux prédateurs, *P. macropilis* et *M. pygmaeus* étaient agrégés au niveau des strates. Les valeurs du coefficient b de la loi de Taylor pour *T. urticae* étaient comprises entre 1,67 et 1,84 (Tableau 6). Le niveau d'agrégation de *T. urticae* était plus élevé en présence des deux prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus*. De même, le niveau d'agrégation de *P. macropilis* était significativement plus élevé en présence de *M. pygmaeus* (Tableau 6). Enfin, le niveau d'agrégation de *M. pygmaeus* était relativement faible ($b = 1,07$ pour Tu+Mp et $b = 1,04$ pour Tu+Pm+Mp), sans différence significative entre les deux modalités (Tableau 6).

Tableau 6 : Coefficients a et b de l'équation de Taylor et r^2 correspondant pour *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis* et *Macrolophus pygmaeus* selon les modalités *T. urticae* seul (Tu), *T. urticae* avec *P. macropilis* (Tu+Pm) ou avec *M. pygmaeus* (Tu+Mp) et *T. urticae* avec les deux prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus* (Tu+Pm+Mp). A et B indiquent des différences significatives entre modalités (Test F ; Zar, 2010).

Modalité	<i>T. urticae</i>			<i>P. macropilis</i>			<i>M. pygmaeus</i>		
	a	b	r^2	a	b	r^2	a	b	r^2
Tu	0,59	1,67 A	0,93						
Tu+Pm	0,34	1,77 AB	0,89	0,38	1,61 A	0,91			
Tu+Mp	0,42	1,75 A	0,93				0,03	1,07 A	0,74
Tu+Pm+Mp	0,33	1,84 B	0,89	0,46	1,66 B	0,91	0,01	1,04 A	0,77

4. Discussion

En conditions proches de celles rencontrées dans des serres de production de tomate, *P. macropilis* apparaît comme un agent de lutte biologique efficace contre *T. urticae*. La densité de *T. urticae* observée sur les plantes hôtes pendant les deux essais était significativement plus faible en présence de *P. macropilis*. Ces résultats confirment les résultats obtenus précédemment par Oliveira et al. (2007) sur fraisier. De plus, la densité de *P. macropilis* a augmenté dans les cages correspondant aux modalités Tu+Pm et Tu+Pm+Mp, ce qui montre que l'auxiliaire peut s'installer et se reproduire dans les conditions dans lesquelles se sont déroulés les deux essais. Les conditions de culture, les températures et l'humidité relative relevées n'ont pas limité le développement de l'acarien prédateur. Nos résultats confirment l'aptitude de *P. macropilis* à se développer lorsque les températures évoluent régulièrement au-dessus de 30 °C et lorsque l'hygrométrie moyenne est relativement faible, proche de 50 % (Coombs et Bale, 2013). Oliveira et al. (2008) ont également montré l'efficacité de *P. macropilis* pour contrôler *T. urticae* en culture de fraisier sous serre en été lorsque les températures excédaient 30 °C et lorsque l'hygrométrie était comprise entre 40 et 60 % .

Les conditions climatiques des deux essais étaient comparables et ne semblent donc pas être la cause des différences observées au niveau de la dynamique des populations entre 2012 et en 2013. A posteriori, le développement relativement lent de *T. urticae* et de *P. macropilis* au cours du premier essai (2012) peut s'expliquer par la méthode de contamination des plantes.

Les manipulations liées à l'introduction des acariens à l'intérieur de fioles en plastique ont sans doute provoqué un taux de mortalité élevé et par conséquent, une augmentation très lente de la densité de *T. urticae* et de *P. macropilis* au cours du temps.

De plus, contrairement à notre hypothèse de départ, les deux essais ont montré que *M. pygmaeus* ne semble pas avoir d'impact sur le nombre de *T. urticae*. *M. pygmaeus* peut se développer en consommant uniquement *T. urticae*, mais ses performances sont alors inférieures à celles obtenues lorsqu'il se nourrit d'autres espèces d'insectes et en particulier de sa proie "préférée" *T. vaporariorum*, proie qui permet un bon développement de la punaise prédatrice (Enkegaard et al., 2001; Hansen et al., 1999). En effet, le taux intrinsèque d'accroissement des populations (r_m) et le temps de doublement (DT) de *M. pygmaeus* sont variables en fonction de la proie consommée. Lorsque la proie est *T. urticae*, $r_m = 0,031/\text{jour}$ et $DT = 22,2$ jours à 22 °C (Hansen et al., 1999) alors que lorsque la proie est *T. vaporariorum*, ces coefficients sont $r_m = 0,0647/\text{jour}$ et $DT = 10,7$ jours à 20 °C (Perdikis et Lykouressis, 2002). D'autre part, étant donné le manque de proies « préférées », il n'est pas possible d'exclure du cannibalisme. Ce comportement a été observé chez *M. pygmaeus*, même en présence de nourriture apportée sous forme d'œufs d'*Ephestia kuehniella* (Hamdi et al., 2013). *Macrolophus pygmaeus* peut aussi absorber de l'eau et certains éléments nutritifs via la plante mais son développement n'est pas optimal (Ingegno et al., 2011; Lucas et Alomar, 2001). Le nombre relativement faible et le développement limité de *M. pygmaeus* au cours de cet essai pourrait s'expliquer par le manque de proies nécessaires à son bon développement.

Le nombre de *M. pygmaeus* lâchés pourrait être une autre raison pour laquelle *M. pygmaeus* ne semble pas s'être développé. Le nombre de larves et de femelles lâchées dans les deux essais devait simuler la présence de *M. pygmaeus* dans une serre de production au printemps. Le lâcher du premier essai (2012) correspondait au développement de *M. caliginosus* après 12 à 13 semaines de culture pour les modalités ayant donné le meilleur contrôle de *T. vaporariorum* dans l'étude réalisée par Malausa et Trottin-Caudal (1996). Le nombre de *M. pygmaeus* du deuxième essai (2013) correspondait au développement de *M. caliginosus* après 19 à 20 semaines de culture (Malausa et Trottin-Caudal, 1996) pour le même essai. Cependant, dans les conditions de nos essais, la densité de *M. pygmaeus* a eu tendance à décroître.

Par ailleurs, les deux essais ont permis de montrer que *P. macropilis* se développe en présence de *M. pygmaeus* et que contrairement à l'hypothèse de départ, il n'y a pas eu d'interactions négatives significatives entre *P. macropilis* et *M. pygmaeus*. *P. macropilis* a été défini comme

prédateur de Type I et il se nourrit exclusivement d'acariens du genre *Tetranychus* (McMurtry et Croft, 1997). Il était ainsi peu probable que *P. macropilis* soit prédateur de *M. pygmaeus*. Inversement, comme *M. pygmaeus* est polyphage et peut consommer *T. urticae*, il était possible d'envisager une prédation intraguilde unidirectionnelle de *M. pygmaeus* sur *P. macropilis*. En supposant qu'il y ait eu prédation intraguilde, le modèle serait constitué par *M. pygmaeus* en tant que prédateur intraguilde, *P. macropilis* en tant que proie intraguilde et *T. urticae* en tant que proie partagée. Le prédateur intermédiaire (*P. macropilis*) est le plus compétitif pour la proie partagée, et théoriquement, la coexistence du prédateur intraguilde et de la proie intraguilde serait possible (Holt et Polis, 1997). A l'heure actuelle, peu d'informations ont été publiées sur la prédation de *Phytoseiulus* spp. par *M. pygmaeus*. Seuls Trottin-caudal et Millot (1994) ont signalé une prédation de stades mobiles de *Phytoseiulus* par *M. pygmaeus*. Les résultats de nos essais n'indiquent pas de prédation intraguilde. La densité de *M. pygmaeus* est restée relativement faible, ce qui pourrait expliquer l'absence d'IGP. Il serait donc nécessaire de compléter l'étude du comportement de ces deux prédateurs en présence de *T. vaporariorum*, la proie « préférée » de *M. pygmaeus* qui est aussi très souvent présente en culture de tomate. Dans ce cas, *T. vaporariorum* serait consommée exclusivement par *M. pygmaeus*. La densité de *M. pygmaeus* devrait augmenter en présence de cette proie (Perdikis et Lykouressis, 2002). La probabilité de rencontre entre les différents stades de *P. macropilis* et de *M. pygmaeus* serait alors supérieure, et la prédation intraguilde supposée de *P. macropilis* par *M. pygmaeus* devrait s'exprimer (Lucas et Rosenheim, 2011). Le modèle théorique serait constitué par un prédateur intraguilde (*M. pygmaeus*), plus efficient à exploiter la proie alternative (*T. vaporariorum*), et la proie partagée (*T. urticae*) serait elle-même exploitée par la proie intraguilde (*P. macropilis*). En accord avec le modèle développé par Daugherty et al. (2007), il y aurait coexistence de la proie partagée et de la proie alternative, et un état d'équilibre pourrait être atteint avec les deux prédateurs et les deux proies phytophages. Dans le cas de lutte biologique sous serre en conditions de production, les équilibres entre les différentes espèces ne seraient observés que durant des durées relativement limitées allant de quelques semaines à quelques mois. Enfin, d'autres paramètres peuvent influencer les relations entre les différents protagonistes, en particulier la possibilité de se nourrir de la plante hôte (Daugherty et al., 2007; Perdakis et Lykouressis, 2004), l'échelle spatiale à laquelle les prédateurs peuvent exploiter les ressources (Okuyama, 2009) ainsi que le cannibalisme (Hamdi et al., 2013; Rudolf, 2008; Schausberger, 2003). Il reste

donc difficile de prédire ce qui se passerait en conditions de production en présence d'autres espèces que *T. urticae*, *P. macropilis* et *M. pygmaeus*.

Un facteur qui peut aussi jouer sur la probabilité de prédation et de prédation intragilde est la distribution spatiale des différentes espèces sur la plante hôte. Au cours de l'essai conduit en 2013, la plupart des individus de *T. urticae* se trouvaient au niveau de la partie supérieure des plantes hôtes pour les deux modalités avec *P. macropilis* (Tu+Pm et Tu+Pm+Mp) alors que la strate du milieu était la strate la plus colonisée en son absence (Tu et Tu+Mp). La plante ayant une croissance continue, ce résultat montre que *T. urticae* en présence de *P. macropilis* migre vers le haut. La migration de *T. urticae* peut s'expliquer par le fait que : i) il y a diminution des ressources alimentaires liée à la consommation de la plante hôte (Walzer et al., 2009; Nachman et Zemek, 2002; Bernstein, 1984), ii) il y a émission par la plante de composés induits répulsifs pour *T. urticae* (Kant et al., 2004; Kennedy, 2003), et/ou iii) il y a reconnaissance par *T. urticae* de composés liés à la présence de prédateurs ou de congénères provoquant un comportement d'évitement des parties de la plante qui sont déjà occupées (Magalhães et al., 2002; Janssen, 1999; Pallini et al., 1999; Janssen et al., 1997). Il est probable que la présence de *P. macropilis* soit une des causes de la migration des *T. urticae*. L'analyse de la répartition des *P. macropilis* tout au long de l'essai montre que la strate la plus colonisée par *P. macropilis* seul ou en présence de *M. pygmaeus* était la strate du milieu. *P. macropilis* qui suit un modèle de dispersion qualifié de « killer strategy » (Oliveira et al., 2007), consomme l'ensemble des proies présentes dans les foyers avant de se disperser. Le comportement de *P. macropilis* permettrait donc à *T. urticae* de se disperser, et de coloniser la partie supérieure de la plante non encore colonisée par *T. urticae* (et par *P. macropilis*).

La présence du prédateur généraliste *M. pygmaeus* a également eu un impact sur le comportement du prédateur spécialiste *P. macropilis*. Alors que la répartition de *M. pygmaeus* est relativement homogène sur la plante, le niveau d'agrégation des deux prédateurs correspond aux résultats obtenus par Zhang et Sanderson (1997), avec une agrégation qui augmente avec le degré de spécialisation du prédateur. La loi de Taylor indique en effet que la distribution spatiale de *P. macropilis* est plus agrégée en présence de *M. pygmaeus*. De même, la distribution spatiale de *T. urticae* est plus agrégée en présence des deux prédateurs, en présence de *P. macropilis* seul mais non en présence de *M. pygmaeus* seul. Ces résultats confirment ceux de Walzer et al. (2009) qui observent également que le prédateur spécialiste aurait plus d'impact sur la distribution spatiale de *T. urticae* que le prédateur généraliste.

Inversement, dans l'essai conduit en 2013, le prédateur spécialiste et la combinaison du prédateur spécialiste et du prédateur généraliste ont eu pour effet d'augmenter l'agrégation de *T. urticae* qui a migré vers la partie supérieure de la plante. Cette différence avec les résultats obtenus par Walzer et al. (2009) pourrait s'expliquer par la croissance continue des plantes qui a permis aux phytophages de coloniser une partie de la plante hôte sans congénère ni prédateur.

5. Conclusion

Cette étude sur deux années montre clairement le potentiel de *P. macropilis* pour lutter contre *T. urticae* en culture de tomate sous serre et ceci dans un contexte très proche de celui de la production. Bien que la dynamique des populations ait été différente au cours des deux années, *P. macropilis* a pu limiter le développement de *T. urticae* et les dégâts observés sur les plantes hôtes. Cet essai confirme les résultats de recherches précédentes (Coombs et Bale, 2013; Oliveira et al., 2009). *P. macropilis* peut se développer en conditions de serre, en particulier lorsque les températures sont élevées et l'hygrométrie est faible. Par ailleurs, la présence de *M. pygmaeus* n'a pas entraîné de diminution significative de l'efficacité de *P. macropilis*. Des essais complémentaires seront à mettre en place pour approfondir l'étude des interactions entre *M. pygmaeus* et *P. macropilis*, et plus précisément la compatibilité des deux auxiliaires en présence de *T. vaporariorum*. Cette proie pourrait provoquer une augmentation sensible de la densité de *M. pygmaeus* qui pourrait alors devenir un prédateur probable de *P. macropilis* (Lucas et Rosenheim, 2011).

Le comportement de *P. macropilis* en présence de *T. urticae* ainsi que la migration observée de *T. urticae* vers le haut de la plante devraient conduire à expérimenter différentes stratégies de lâchers (nombre, intervalles dans le temps, niveau des lâchers sur la plante, etc.) pour obtenir un impact significatif et rapide de *P. macropilis* sur les populations de *T. urticae*. Enfin, si l'efficacité de *P. macropilis* a été démontrée avec le ratio proie/prédateur de 5/1, d'autres ratios seraient aussi à tester.

Le nombre de paramètres pouvant influencer la coexistence de différents prédateurs et agents de lutte biologique sont nombreux. Il apparaît difficile de prévoir l'évolution des populations compte tenu de la diversité des interactions. Par ailleurs, le matériel végétal est un facteur important qu'il est important d'évaluer. En effet, la tomate lorsqu'elle est attaquée

par *T. urticae* se défend en produisant des composés répulsifs ou toxiques (défenses directes) et émet des composés volatils attractifs (défenses indirectes) vis-à-vis des ennemis naturels de *T. urticae* (Antonius et Snyder, 2006; Kant et al., 2004; Chatzivasileiadis et al., 1999). Il faudrait donc préciser les interactions tritrophiques entre la plante hôte, *T. urticae* et différents auxiliaires afin d'améliorer la gestion de *T. urticae* en culture de tomate sous serre.

Chapitre 2: Impact de la plante hôte sur le ravageur *Tetranychus urticae* (Koch) et son prédateur *Phytoseiulus macropilis* (Banks) en serre de tomate

1. Introduction

Grâce à des systèmes de défenses directes et indirectes, les plantes limitent le potentiel impact négatif des ravageurs sur leur développement (Fürstenberg-Hägg et al., 2013; Kessler et Baldwin, 2002; Fraenkel, 1959). Les défenses directes sont constituées de structures physiques présentes à la surface de la plante (trichomes, poils, épines, etc.) et de substances chimiques contenues dans les tissus. Ces défenses sont constitutives ou elles peuvent être induites lors de la prise de nourriture par un arthropode phytophage (Arnason et Bernards, 2010; Schoonhoven, 2005; Kant et al., 2004). Les défenses directes ont un impact négatif sur les ravageurs en réduisant la colonisation de la plante hôte et en limitant la croissance et la survie des agresseurs (Kessler et Baldwin, 2002). Aux défenses directes, peuvent s'ajouter des défenses indirectes *via* l'attraction des ennemis naturels, attraction qui facilite la localisation par les parasitoïdes et prédateurs de leurs plantes hôtes et par la même occasion de leurs hôtes ou proies (War et al., 2012; Paré et Tumlinson, 1999; Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990).

Parmi les défenses directes, la présence de trichomes peut représenter pour une plante hôte un système de défenses physique et/ou chimique contre certains ravageurs. Les trichomes sont des appendices épidermiques semblables souvent à des poils dont la forme et la taille varient en fonction des espèces (Glas et al., 2012 ; Werker, 2000). Ils sont unicellulaires ou multicellulaires et peuvent être glandulaires ou non. Par leur action physique, les trichomes non glandulaires peuvent limiter les dégâts provoqués par les ravageurs sur la plante hôte et leur impact est d'autant plus marqué que leur densité sur les feuilles est importante (Levin, 1973). Cette action physique se traduit par une colonisation moindre de la plante hôte, une diminution de la reproduction et éventuellement une mortalité accrue des arthropodes phytophages (Khan et al., 2000 ; Levin, 1973). De façon similaire, les trichomes glandulaires gênent la colonisation de la plante par les ravageurs et limitent leur reproduction et leur survie (Wheeler et Krimmel, 2015; Werker, 2000). Cet impact des trichomes glandulaires s'explique par le fait que les exsudats renfermés dans les vésicules contiennent des composés gluants qui gênent les mouvements des ravageurs mais qui peuvent aussi être potentiellement répulsifs voire toxiques vis-à-vis des insectes. Ces exsudats ont pour origine des composés secondaires constitutifs produits par la plante hôte (Wang, 2014), et ils sont libérés lorsqu'un

arthropode provoque la rupture des parois des vésicules en se déplaçant à la surface des feuilles ou des tiges (Wheeler et Krimmel, 2015). De nombreuses plantes hôtes possèdent à la fois des trichomes glandulaires et non glandulaires. La question se pose alors de savoir si la résistance vis-à-vis des ravageurs est due à l'action physique des trichomes non glandulaires ou à la toxicité des exsudats sécrétés par les trichomes glandulaires. Par exemple, sur deux cultivars de fraisier ayant des densités de trichomes glandulaires et non glandulaires différentes, les distances parcourues par l'acarien *Tetranychus urticae* Koch sont plus importantes sur les feuilles du cultivar ayant le moins de trichomes glandulaires indépendamment de la densité en trichomes non glandulaires (Figueiredo et al., 2013). Ces résultats s'expliquent par le fait que les trichomes glandulaires produisent des exsudats qui empêchent ou gênent les mouvements des acariens (Maluf et al., 2007; Steinite et Levinsh, 2003; Guo et al., 1993).

De même, les trichomes glandulaires et non glandulaires peuvent avoir un impact direct sur les ennemis naturels des phytophages. L'impact positif des trichomes non glandulaires sur les ennemis naturels a été particulièrement bien mis en évidence dans le cas des acariens prédateurs pour lesquels les densités de trichomes élevées ont un effet positif sur leur propre densité (Schmidt, 2014). Les trichomes leur apportent une protection contre leurs propres ennemis ou des ressources alimentaires supplémentaires sous forme de pollen ou de spores de champignons capturées dans les poils. Seelmann et al. (2007) donnent un autre exemple avec deux acariens prédateurs, *Kampimodromus aberrans* et *Euseius finlandicus*. Chaque acarien prédateur est susceptible de consommer les formes juvéniles de l'autre mais *K. aberrans* est protégé de la prédation de *E. finlandicus* par une forte pubescence des feuilles des arbres sur lesquels il vit alors que *E. finlandicus* est moins sujet à la prédation par *K. aberrans* lorsqu'il est sur des feuilles glabres. Cet exemple illustre le fait que l'impact des trichomes sur la prédation et les interactions proie-prédateur peut être variable en fonction des ennemis naturels, même pour des espèces relativement proches.

Comme pour les arthropodes phytophages, l'impact des trichomes peut aussi être négatif pour les agents de lutte biologique. Sans doute due à leur petite taille, les acariens prédateurs semblent particulièrement impactés par les trichomes non glandulaires. Ceux-ci limitent leur vitesse de déplacement et leur efficacité avec pour conséquence une diminution du taux de prédation. Ce résultat a été observé avec différentes espèces comme *Amblyseius swirskii* acarien prédateur du thrips *F. occidentalis* Pergande sur différentes plantes ornementales

(Buitenhuis et al., 2014), *Neoseiulus cucumeris* prédateur de larve de *Thrips tabaci* (Lindeman) sur poivron, concombre et aubergine caractérisés par des densités et des formes de trichomes différentes (Madadi et al., 2007), et *P. persimilis* acarien prédateur de *T. urticae* sur différents cultivars de Gerbera ayant des densités de trichomes différentes (Krips et al., 1999a). Ce résultat est aussi obtenu avec des prédateurs de plus grande taille. Par exemple, Economou et al. (2006) montrent que sur les cultivars de tomates cultivées ayant de fortes densités de trichomes glandulaires, la punaise prédatrice *M. pygmaeus* passe plus de temps à nettoyer son tarse et son rostre, et donc moins de temps à chercher ses proies. Pour résumer, l'impact des trichomes sur les ennemis naturels peut être positif, négatif ou neutre. Ceci semble être fonction de la taille et du comportement des ennemis naturels mais aussi d'autres facteurs liés en particulier aux caractéristiques mêmes des trichomes (voir aussi la revue par Dalin et al., 2008).

Chez les Solanacées, et en particulier chez le genre *Solanum*, les trichomes présentent une très grande diversité de structures (Kennedy, 2003 ; Weston et al., 1989), ce qui a conduit à une description de différentes classes morphologiques. Sept catégories de trichomes peuvent être observées (Tableau 7, Figure 22): les trichomes de type I, IV, VI et VII sont glandulaires alors que ceux des catégories II, III, V ne le sont pas (Simmons et Gurr, 2005; Lukwill, 1943 cité dans Channarayappa et al., 1992). Actuellement, les types I et IV sont considérés par certains auteurs comme une seule catégorie observée à des stades différents de la plante hôte (Glas et al., 2012). La présence des différentes classes est variable selon l'espèce du genre *Solanum* considérée.

Tableau 7 : Répartition et densité des trichomes en fonction de la section *Lycopersicon* du genre *Solanum* (d'après Glas et al., 2012 ; Simmons et Gurr, 2005)

Espèces	Type de trichomes						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Solanum lycopersicum</i>	A	_	A	_	A	A	C
<i>Solanum pimpinellifolium</i> L.	_	TC	_	_	A	A	C
<i>Solanum peruvianum</i> L.	*	_	_	_	A	A	C
<i>Solanum cheesmaniae</i> (L. Riley) Fosberg	_	_	_	_	A	C	C
<i>Solanum habrochaites</i> S. Knapp & D.M.Spooner	A	_	C	A	_	A	C

A : abondant ; C : clairsemé ; TC : très clairsemé * : absent pour certains individus ; _ : absent

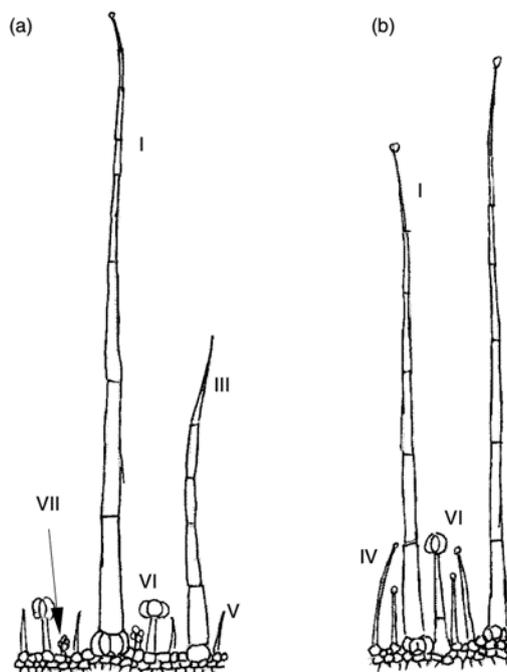


Figure 22 : Trichomes de *Solanum lycopersicum* L. (a) et *Lycopersicum hirsutum* (b). Les lettres correspondent aux différents types de trichomes décrits par Luckwill (1943) (d'après Simmons et Gurr, 2005)

Comme chez d'autres familles botaniques, les trichomes non glandulaires observés chez les Solanacées représentent sans aucun doute un mode de défense physique. Cependant, leur impact sur les ravageurs a été très peu étudié de façon isolée et il est donc difficile de dire s'ils constituent un moyen de défense efficace. Seuls Gurr et McGrath (2002) indiquent que la densité de trichomes non glandulaires de type V sont corrélés positivement avec la survie de la teigne de la pomme de terre, et plus récemment Lucini et al. (2015) montrent que la densité de trichomes non glandulaires (types II, III et V) est corrélée positivement avec le nombre de *T. urticae* et le nombre d'œufs déposés sur des plants de tomate issus de croisements entre *S. pennellii* et *S. lycopersicum*.

L'impact des trichomes glandulaires a été par contre très documenté (voir pour revue Simmons et Gurr, 2005). Toutes les espèces de *Solanum* possèdent des trichomes glandulaires mais la densité des catégories I, IV, VI et VII varient en fonction des espèces (Tableau 7). Ces trichomes sont aussi associés à des quantités et des compositions en exsudats différentes (McDowell et al., 2011). Chez la tomate cultivée (*Solanum lycopersicum* L.), les vésicules des trichomes de type I contiennent des sucres acylés et les vésicules des trichomes de types VI contiennent des composés phénoliques et des mono et sesquiterpènes (Kang et al., 2010; Besser et al., 2009; Schillmiller et al., 2009). A la différence des autres composés, les terpènes sont libérés sous forme de composés volatils. Les composés phénoliques sont eux représentés par des acides phénoliques simples, l'acide chlorogénique, la rutine et des quinones (Benhamou, 2009). Les trichomes de type VI contiennent aussi des méthyl cétones (2-tridecanone et 2-undecanone) en concentrations chez la tomate cultivée très inférieures à celles mesurées chez des tomates sauvages (Fridman, 2005; Chatzivasileiadis et Sabelis, 1997; William et al., 1980).

En fonction du type de trichomes, de la densité et/ou de la nature des composés secondaires renfermés dans les trichomes glandulaires, l'impact sur les ravageurs est différent. Le caractère toxique des exsudats vis-à-vis des acariens phytophages comme *T. urticae* a été illustré de nombreuses fois (voir pour revue Simmons et Gurr, 2005). Pour les trichomes de type VI qui sont souvent les plus abondants, l'introduction de sucres acylés par croisement entre la tomate sauvage *S. pimpinellifolium* L. accession 'TO-937' et une tomate cultivée *S. lycopersicum* L. a permis d'obtenir plusieurs lignées ayant des teneurs en sucres acylés différentes (Alba et al., 2009). Pour les plantes issues de ces croisements, une corrélation positive entre la concentration des feuilles en sucres acylés et la densité de trichomes de type

IV (ou I – voir plus haut) a été démontrée. Et plus la teneur en sucres acylés et la densité de trichomes de type IV étaient élevées, plus le taux de mortalité et l'effet répulsif vis-à-vis de *T. urticae* étaient élevés et le taux d'oviposition était faible (Alba et al., 2009). Lors des contacts entre les acariens et les trichomes glandulaires des feuilles de la tomate sauvage *L. hirsutum* f. *glabratum* et des tomates cultivées, des exudats sont libérés. Ils contiennent des méthyl cétones comme le 2-tridecanone dont l'effet est répulsif voire toxique sur *T. urticae* (Chatzivasileiadis et al., 1999; Chatzivasileiadis et Sabelis, 1997). Les trichomes glandulaires de type VI peuvent aussi renfermer des concentrations importantes en composés phénoliques. Dans une étude conduite par Hoffland et al. (2000), l'impact de la rutine et de l'acide chlorogénique a été évalué sur la colonisation des plantes hôtes par *T. urticae*. Des tests de choix avec des disques foliaires et des observations en olfactomètre indiquent que les acariens préfèrent les feuilles avec les teneurs en composés phénoliques les plus faibles. Pour les autres trichomes glandulaires, Saeidi et al. (2007) et Lucini et al. (2015) ont montré que la teneur en sucres acylés dans les feuilles des plantes hôtes était positivement corrélée à la densité en trichomes de type IV, au taux de mortalité des nymphes et des femelles de *T. urticae*, et inversement corrélée à l'attraction, au taux d'oviposition et à la durée de vie des acariens. Ces relations sont mises en évidence à partir de croisements entre une tomate cultivée et une tomate sauvage *L. pennelli* dont différentes accessions sont plus ou moins riches en sucres acylés.

A l'opposé, certains composés secondaires produits par les trichomes glandulaires et toxiques pour de nombreux ravageurs ne semblent pas avoir un impact négatif sur la colonisation ou le développement de *T. urticae* sur tomate. C'est le cas par exemple du zingiberène, un sesquiterpène présent dans les trichomes de type VI (Gurr et McGrath, 2002). La concentration en zingiberène n'est pas corrélée avec la survie de *T. urticae* se nourrissant sur des feuilles de *L. hirsutum* (Weston et al., 1989). Par contre, un autre sesquiterpène, le trans-caryophyllène semble avoir un effet répulsif sur *T. urticae* (Antonius et Snyder, 2006). L'impact des trichomes glandulaires sur *T. urticae* semble donc généralement négatif mais le rôle respectif des différents types de trichomes glandulaires et des différentes classes de composés secondaires est parfois contrasté. Il peut même arriver que la relation entre la concentration en composés secondaires contenus dans les trichomes glandulaires et l'impact sur les ravageurs ne soit pas vérifiée. Par exemple, dans une étude menée par Antonius et al. (2014), le taux de mortalité de l'acarien *T. urticae* provoqué par un mélange synthétique de

méthyl cétones identique en proportion à celui d'un extrait de feuilles de *Solanum (Lycopersicon) hirsutum* accession ' LA 407 ' a été bien plus faible que celui provoqué par l'extrait de feuilles. Ceci démontre qu'il y a d'autres composés présents dans les feuilles de *S. hirsutum* qui ont des propriétés insecticides. Ces composés peuvent être des défenses constitutives contenues dans les tissus de la plante qui agissent en complément des trichomes glandulaires. Chez les Solanacées et en particulier chez le genre *Solanum*, les composés secondaires constitutifs sont nombreux. Parmi ceux-ci, la tomatine, un alcaloïde, est située dans les tissus et non dans les trichomes, à des concentrations très variables entre les différents organes (feuilles, tiges, racines, fleurs et fruits) des tomates cultivées (Milner et al., 2011; Kozukue et al., 2004). Les concentrations foliaires sont aussi variables entre les différentes espèces du genre *Solanum* (Kennedy, 2003). Par contre, la rutine et l'acide chlorogénique, deux autres composés secondaires phénoliques particulièrement abondants (ils peuvent représenter 60 % du total des composés phénoliques contenus dans les feuilles de tomates *S. lycopersicum* L. (Kennedy, 2003)), sont eux retrouvés dans les tissus des feuilles ainsi que dans les vésicules des trichomes de type VI (Kennedy, 2003). Il est alors difficile de séparer l'impact des trichomes de celui des défenses constitutives situées dans les tissus de la plante hôte.

De même, il est difficile de séparer l'impact des trichomes non glandulaires de celui des trichomes glandulaires sur les ennemis naturels. Les trichomes non glandulaires peuvent impacter négativement les acariens prédateurs comme *P. persimilis* (Sato et al., 2011). Les trichomes glandulaires ont également un impact négatif sur les déplacements (Nihoul, 1994; van Haren et al., 1987) et sur la survie (Sato et al., 2011) de *P. persimilis* sur différents cultivars de tomate mais pas sur le développement, la survie et la fécondité d'un autre acarien prédateur de *T. urticae* sur tomate, *N. californicus* (Cedola et Sanchez, 2003). Sur des plantes de tomate cultivée, la durée de vie de *P. persimilis*, prédateur de *T. urticae*, est inférieure à celle observée sur haricot en raison de la présence des trichomes glandulaires (Gillespie et Quiring, 1994). L'acarien prédateur semble impacté négativement par la toxicité des exsudats des trichomes glandulaires et non par l'ingestion de proies riches en composés secondaires. Cependant, peu d'études ont pris en compte l'impact des différents types de trichomes sur la survie et le taux de prédation des ennemis naturels sur *T. urticae* (voir pour revues Dalin et al., 2008; Simmons et Gurr, 2005; Kennedy, 2003).

Le genre *Solanum* est caractérisé par une grande diversité de trichomes et de composés secondaires renfermés ou non dans les trichomes glandulaires et il existe également une très grande diversité de cultivars caractérisés par des niveaux de défenses différents. Dans un contexte de lutte biologique, comprendre le rôle respectif de différentes défenses est important lorsqu'il s'agit de choisir des cultivars peu sensibles ou résistants à un ou plusieurs ravageurs. Afin de mettre en évidence l'impact direct et indirect de la plante hôte sur les interactions tritrophiques plante-ravageur-ennemis naturels, l'objectif a donc été d'identifier deux cultivars présentant des niveaux de défenses physiques et chimiques contrastés. Pour cela, la densité en trichomes des différentes classes a été estimée et la teneur en composés secondaires identifiés comme potentiellement toxiques ou répulsifs vis-à-vis de *T. urticae* (sucres acylés, composés phénoliques dont l'acide chlorogénique et la rutine, monoterpènes et sesquiterpènes, 2-tridecanone) a été mesurée sur différents cultivars. Les cultivars identifiés au travers de cette étape ont ensuite été utilisés pour montrer l'impact des défenses physiques et chimiques sur le développement et la survie de *T. urticae* en présence ou en absence d'un acarien prédateur. Dans un but d'optimisation de la lutte biologique en culture de tomates sous serre, la question est de savoir s'il peut y avoir des différences entre cultivars de tomate en termes d'efficacité des ennemis naturels sur les populations d'un acarien phytophage.

Plus précisément, les questions posées sont les suivantes :

- Est-il possible de caractériser les défenses physiques et chimiques de deux cultivars de tomate cultivée ? Après identification de deux cultivars ayant des densités de trichomes différentes, est-il possible de mettre en évidence des différences de concentration en composés secondaires potentiellement toxiques pour *T. urticae* ?
- *T. urticae* se développe-t-il différemment sur ces deux cultivars caractérisés par des densités différentes en trichomes non glandulaires et en trichomes glandulaires ?
- Quel est l'impact sur l'acarien prédateur *P. macropilis*, identifié comme nouvel agent de lutte biologique en serre de tomate contre *T. urticae* ?

Pour répondre à ces questions, parmi la grande diversité de cultivars de tomate cultivée, le choix de cultivars pouvant présenter des niveaux de défense contrastés vis-à-vis de *T. urticae* s'est porté sur deux cultivars largement utilisés par les producteurs de tomates dans le bassin de Genève et ayant à l'œil nu des densités de trichomes différentes. Après caractérisation des trichomes présents sur les feuilles de ces deux cultivars, une série d'analyses des composés

secondaires a été conduite en collaboration avec le Dr Ivan Slacanin du laboratoire ILIS à Bienne (Suisse), et un essai en serre a été mené au centre Agroscope de Conthey (Valais, Suisse). L'objectif de cet essai mené dans des conditions proches de la production était de comparer entre les deux cultivars le développement des populations de *T. urticae* en présence ou absence de *P. macropilis*.

2. Matériels et méthodes

2.1. Choix des deux cultivars de tomate

Les deux cultivars de tomates (*Solanum lycopersicum* L.) choisis ont été le cultivar Allissia (De Ruiters seeds - Monsanto) et le cultivar Komeett (idem). Allissia est un cultivar hautement résistant vis-à-vis d'un grand nombre de maladies (*Tomato mosaic virus*, *Pseudomonas syringae* pv. *Tomato*, *Fulvia fulva* races 1 à 5, *Fusarium oxysporum* sp. *Lycopersici*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*, *Verticillium albo-atrum*, *Verticillium dahliae* et *silvering* ou *argenture*) (Catalogue DeRuiters seeds, 2012). Komeett a les mêmes résistances sauf vis-à-vis de l'argenture (Catalogue DeRuiters seeds, 2012).

2.2. Caractérisation des trichomes et des composés secondaires chez les deux cultivars

2.2.1. Obtention des plantes utilisées pour la caractérisation des défenses

Les graines des cultivars Allissia et Komeett ont été mises à germer dans des plaques multi-pots placées dans une chambre de culture ayant une photopériode de 16 h J/8 h N et une température de 21 °C J/ 19 °C N. Les plantules ont été repiquées au stade 2-3 feuilles en pots de 13 cm de diamètre, dans un substrat constitué de tourbe brune pour 1/3 et de 2/3 d'un mélange de 65 % tourbe blonde + 15 % de sable + 20 % Perlite. Les plantes étaient alimentées manuellement avec une solution nutritive standard (mmol L⁻¹ N : 17 ; P : 2 ; K⁺ : 10,5 ; Ca²⁺ : 4,5 ; Mg²⁺ : 1,6 ; NH₄⁺ : 0,5 + oligo-éléments, EC = 3 mS cm⁻¹). Pour les analyses des composés secondaires, les plantes ont été utilisées au stade 5-6 feuilles soit environ 45 jours après le semis. Toutes les analyses ont été faites sur des plantes obtenues suivant ce protocole de culture.

2.2.2. Caractérisation des trichomes

Le dénombrement des trichomes non glandulaires et glandulaires a été réalisé avec un stéréomicroscope (Leica M 80), sous un grossissement 60 × et sur une surface circulaire de 2,55 mm² au travers d'un cache métallique déplacé cinq fois sur chaque face d'une foliole, en excluant la nervure principale. Le dénombrement ne pouvant se faire sur les deux faces d'une même feuille, la densité des trichomes a été estimée sur 20 plantes par cultivar, 10 plantes par face, sur les folioles utilisées pour les essais en microcosmes, soit la foliole terminale de la 5^{ème} feuille en partant de la base de la plante.

2.2.3. Analyses des composés secondaires

Echantillonnage pour les analyses

Pour les analyses chimiques, les échantillons nécessaires aux extractions ont été constitués de cinq folioles prélevées sur cinq plantes de tomates de 45 jours environ dont les conditions d'obtention ont été celles décrites précédemment. Ceci a été répété six fois pour obtenir les différents échantillons.

Caractérisation des composés secondaires

Les différentes analyses ont été réalisées par le Dr Ivan Slacanin du laboratoire ILIS Chemin de la Passerelle 17 CH-2503 Bienne, Suisse. Les protocoles détaillés sont donnés en Annexe II. Que ce soit pour la caractérisation des composés hydrophiles (rutine et acide chlorogénique, sucres acylés et tomatine) ou lipophiles (2-tridecanone et terpènes), les folioles des feuilles fraîches de tomates ont été séchées. Pour déterminer les concentrations en acide chlorogénique et en rutine chez les deux cultivars Allissia et Komeett, les extraits hydrophiles ont été analysés par HPLC/DAD. Le détecteur UV à diode (DAD) permet d'obtenir le spectre UV de chaque pic et ainsi d'identifier la classe chimique des différents composés. Les standards de rutine et d'acide chlorogénique ont été achetés chez Sigma-Aldrich. Pour la tomatine et les sucres acylés, les extraits ont été analysés par HPLC/MS soit par un couplage chromatographie en phase liquide/spectrométrie de masse. Les courbes d'étalonnage ont été établies avec des concentrations de tomatine de 0, 3, 6, 12 et 24 µg/ml. Le standard de tomatine a été obtenu auprès de Extrasynthèse (Z.I Lyon Nord Impasse Jacquard - CS 30062, 69727 Genay Cedex France). Pour les sucres acylés qui sont des composés de masses

spécifiques très faibles, leur détection a été possible après ionisation et mesure des masses spécifiques $[M + \text{formate}]^-$ (m/z) où M représente un sucre acylé. Pour l'analyse du 2-tridecanone, après une chromatographie en phase gazeuse avec un détecteur à ionisation à flamme (GC/FID), les concentrations ont été déterminées à partir de la courbe d'étalonnage et des dilutions. La courbe d'étalonnage du 2-tridecanone (Sigma Aldrich) a été construite avec des concentrations allant de 1,5 à 150 $\mu\text{g/ml}$. Enfin, les terpènes sont des composés volatils et l'analyse a été conduite par chromatographie en phase gazeuse « en espace de tête » couplé avec une spectrométrie de masse (GC/MS/MS). La détermination qualitative des composés a été effectuée grâce à la bibliothèque Wiley128 (Wiley Registry of Mass Spectral Data).

Toutes les extractions ont été effectuées sur six échantillons par cultivar, chaque échantillon ayant été prélevé selon la méthode décrite précédemment. Pour tous les composés, les analyses ont permis une caractérisation quantitative et un calcul de la concentration dans les échantillons de feuilles séchées sauf dans le cas des sucres acylés et des terpènes.

2.2.4. Analyses statistiques

Afin de déterminer si la densité des trichomes et les concentrations en composés secondaires sont différentes entre les deux cultivars, les données ont été comparées entre Allissia et Komeett grâce au programme R (R Core Team, 2015). Les densités de trichomes entre les deux cultivars ont été analysées avec un modèle linéaire généralisé (Knudson, 2015). Pour comparer les concentrations en composés secondaires entre les deux cultivars de tomate, après vérification de l'homoscédasticité des valeurs, le test de Student par permutation (test non paramétrique) a été utilisé, et en absence d'homoscédasticité, la comparaison a été faite avec le test de Mann-Whitney-Wilcoxon. Les deux tests ont été conduits avec le package « RVAIdeMemoire » sous R (Hervé, 2015).

2.3. Développement de *Tetranychus urticae* et de *Phytoseiulus macropilis* en serre sur des plantes de tomate des cultivars Allissia et Komeett

2.3.1. Objectif de l'essai

Un essai conduit en serre entre le 30 août et le 23 octobre 2012 a eu pour objectif de comparer le développement de *T. urticae* et de son prédateur *P. macropilis* sur les cultivars Komeett et Allissia. L'hypothèse de départ était que les arthropodes se développeraieent mieux sur le cultivar le moins défendu en termes de densité de trichomes et de concentration en composés secondaires potentiellement toxiques (rutine, acide chlorogénique, sucres acylés, 2-tridécanone, terpènes, tomatine).

2.3.2. Mise en place de l'essai

Seules les différences avec l'essai présenté dans le chapitre précédent sont explicitées.

Les essais se sont succédés dans une serre au centre Agroscope, Conthey (Valais, Suisse) durant l'été 2012. A la fin du premier essai, le 20 août, un vide sanitaire de sept jours a été réalisé. Puis, le même dispositif expérimental a été mis en place avec 16 cages (L x l x h = 1,75 x 1,75 x 2 m) disposées en carré latin d'ordre quatre. Quatre modalités ont été testées sur les deux cultivars de tomate : Allissia + *T. urticae*, Allissia + *T. urticae* + *P. macropilis*, Komeett + *T. urticae*, et Komeett + *T. urticae* + *P. macropilis*.

Cet essai a démarré le 30 août 2012, date d'installation des plantes de tomates dans les cages. Les plantes des cultivars Allissia et Komeett ont été produites dans des conditions identiques à celles de l'essai précédent. Les semis ont été réalisés le 20 juillet, le repiquage le 22 août, et la plantation dans des pots de 10 l, au stade 3-4 feuilles, le 30 août 2012. Les plantes ont été disposées par trois dans les cages. Les conditions d'arrosage et de suivi des plantes ont été identiques à celles de l'essai précédent (voir chapitre 1).

2.3.3. Contamination des plantes avec les différentes espèces d'acariens

En juin 2012, deux élevages de *T. urticae* avaient été initiés sur les deux cultivars de tomates Allissia et Komeett. Les deux élevages étaient isolés dans des cages en toile de 150 μ (L x l x h = 110 x 40 x 60 cm) placées dans une chambre climatique ayant pour température 24 ± 2 °C J/

22 ± 2 °C N, une humidité relative de 70 ± 10 % et une photopériode de 16 h/8 h. Les plantes sur lesquelles se développaient les acariens étaient renouvelées toutes les semaines.

La préparation des échantillons et la contamination des plantes en serre ont été réalisées le 6 septembre 2012. Chaque plante de chaque cultivar a été contaminée avec 40 femelles de *T. urticae* aux stades proto/deutonymphes provenant de l'un des deux élevages. Les acariens prélevés selon la même procédure que pour l'essai précédent ont été déposés sur une foliole de tomate du même cultivar que les plantes à contaminer. A la fin de chaque prélèvement, les folioles ont immédiatement été placées sur la tête des plants de tomate qui se trouvaient alors au stade 4 - 5 feuilles. Les boîtes de Pétri ont été contrôlées pour vérifier que tous les acariens avaient été déposés sur les plantes.

Les plantes des modalités Allissia + *T. urticae* + *P. macropilis* et Komeett + *T. urticae* + *P. macropilis* ont été contaminées le 13 septembre avec *P. macropilis* à un ratio proie/prédateur de 5/1 (identique à l'essai précédent). Les échantillons ont été préparés extemporanément sans faire respecter de jeûne aux prédateurs. Les individus ont été prélevés à l'aide d'un pinceau fin sous un stéréo microscope Leica MS 5 équipée d'une source lumineuse Leica CLS 100 ×, utilisée au grossissement 25 ×. Les huit femelles de chaque échantillon ont été déposées sur du coton placé dans une boîte de Pétri. Les échantillons ont rapidement été amenés dans les cages et toutes les plantes ont été contaminées simultanément. Chaque coton a été placé à l'aisselle d'une feuille haute.

L'évolution des populations de *T. urticae* et de *P. macropilis* a été suivie par des comptages à la loupe de poche (20 x) des individus présents sur toutes les folioles des plantes, tous les trois jours, entre le 10 septembre et le 17 octobre. Les comptages des stades mobiles de *T. urticae* ont débuté le 10 septembre, ceux des acariens prédateurs le 16 septembre.

2.3.4. Analyses statistiques

Les comptages de *T. urticae* ont permis de construire les courbes de croissance dans le temps des populations de l'acarien phytophage et de calculer l'aire sous les courbes (AUC) (Woods et al., 2011) correspondant par intégration au nombre moyen d'individus au cours du temps présents sur les plantes pour les différentes modalités (Contreras-Medina et al., 2009). Les aires ont été calculées à partir de la date à laquelle l'ensemble des arthropodes étaient présents, après le lâcher des *P. macropilis*, soit le 16 septembre 2012. Une analyse de variance

de la variable AUC (Area Under the Curve) et le test de comparaison multiple (Tukey) ont été employés pour déterminer si les populations de *T. urticae* et *P. macropilis* avaient des évolutions différentes entre modalités. L'efficacité de contrôle de *T. urticae* sous différentes modalités a été calculée avec la formule d'Abbott (Abbott, 1987).

3. Résultats

L'objectif était de déterminer si la densité de trichomes et les concentrations en composés secondaires diffèrent entre les deux cultivars Allissia et Komeett, et si les éventuelles différences au niveau des défenses ont un impact sur le développement des populations de *T. urticae* en présence ou absence de l'acarien prédateur *P. macropilis*. Ceci devrait permettre de montrer si la plante hôte peut avoir un impact sur la régulation des populations du ravageur par l'agent de lutte biologique.

3.1. Caractérisation des trichomes des deux cultivars

La classification des trichomes dénombrés sur les folioles reprend celle proposée par de nombreux auteurs pour les Solanacées (Glas et al., 2012; Simmons et Gurr, 2005; Channarayappa et al., 1992). Pour les deux cultivars Allissia et Komeett, les trichomes observés correspondent au type V (non glandulaires) et VI (glandulaires) (Figure 23). Quelques trichomes de type III présents sur les nervures secondaires n'ont pas été comptabilisés.

A



B

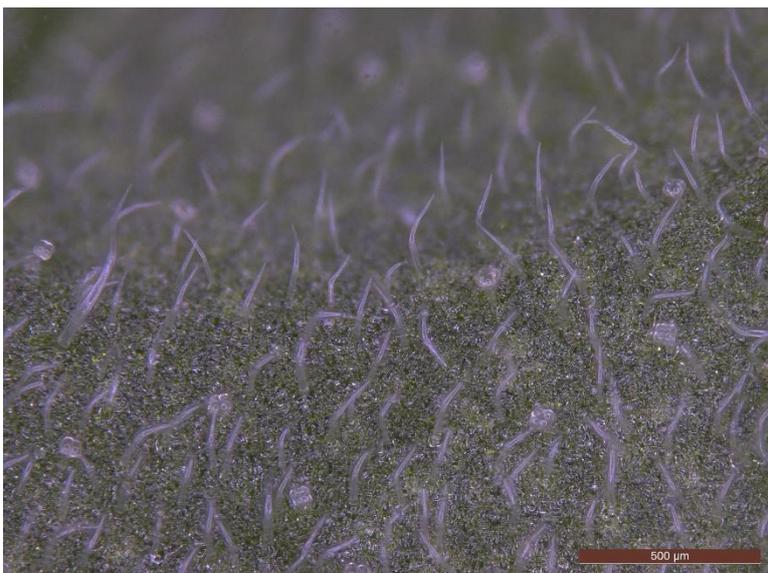


Figure 23 : Trichomes observés sur la face inférieure des folioles de *Solanum lycopersicum* chez le cultivar Allissia (A) et Komeett (B) au même grossissement 32 × (Source : V. Gigon)

Sur la face adaxiale des folioles, la densité des trichomes non glandulaires n'est pas significativement différente entre les deux cultivars (GLMM, $Wald \chi^2 = 0,352$; $dl = 1$; $P = 0,553$) mais la densité des trichomes glandulaires est significativement différente (GLMM, $Wald \chi^2 = 4,830$; $dl = 1$; $P = 0,028$) (Tableau 8). Par contre, sur la face abaxiale des folioles, les trichomes glandulaires (GLMM, $Wald \chi^2 = 4,089$; $dl = 1$; $P = 0,043$) et non glandulaires (GLMM,

Wald $\chi^2 = 20,677$; $dl = 1$; $P < 0,001$) présentent des densités significativement différentes entre les cultivars Allissia et Komeett (Tableau 8). Pour les deux cultivars, la densité des trichomes non glandulaires est très supérieure sur la face abaxiale. Entre les deux cultivars, la principale différence est liée au fait que sur le cultivar Komeett la densité des trichomes non glandulaires est presque deux fois supérieure à celle observée sur le cultivar Allissia.

Tableau 8: Nombre moyen de trichomes par 2.55 mm² (\pm E.S.) sur les folioles des cultivars Allissia et Komeett. La moyenne est calculée à partir de cinq comptages par foliole, sur une foliole par plante et sur 10 plantes par cultivar

Trichomes Cultivars	Face abaxiale Types de trichomes *		Face adaxiale Types de trichomes *	
	Glandulaires	Non glandulaires	Glandulaires	Non glandulaires
Allissia	5,4 \pm 0,6 a	45,2 \pm 3,3 a	6,0 \pm 0,4 a	13,9 \pm 0,9 a
Komeett	7,7 \pm 1,0 b	78,6 \pm 5,7 b	7,8 \pm 0,8 b	15,4 \pm 1,1 a

*Les moyennes suivies de la même lettre dans les colonnes ne sont pas statistiquement différentes

3.2. Caractérisation des composés secondaires

3.2.1. Analyse par HPLV/DAD des composés phénoliques, rutine et acide chlorogénique

L'analyse par HPLV/DAD a permis d'obtenir des chromatogrammes donnant les pics des standards (rutine et acide chlorogénique) (Figure 24), et à partir des extraits hydrophiles, les pics obtenus pour les échantillons suite aux extractions faites sur les folioles séchées des deux cultivars Allissia (Figure 25) et Komeett (Figure 26). Tous les chromatogrammes ont été enregistrés à la longueur d'onde $\lambda = 350$ nm et montrent les spectres d'absorbance dans l'UV des molécules recherchées. Le détecteur UV à diode (DAD) permet en effet d'obtenir le spectre UV de chaque pic et ainsi d'identifier la classe chimique des différents composés.

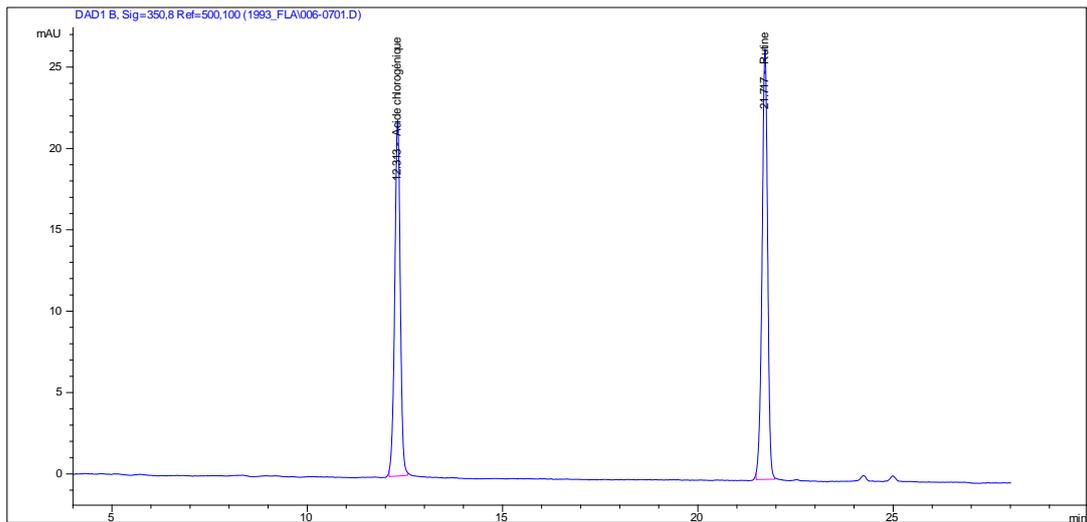


Figure 24 : Chromatogramme HPLC/DAD obtenus pour les standards (acide chlorogénique et rutine)

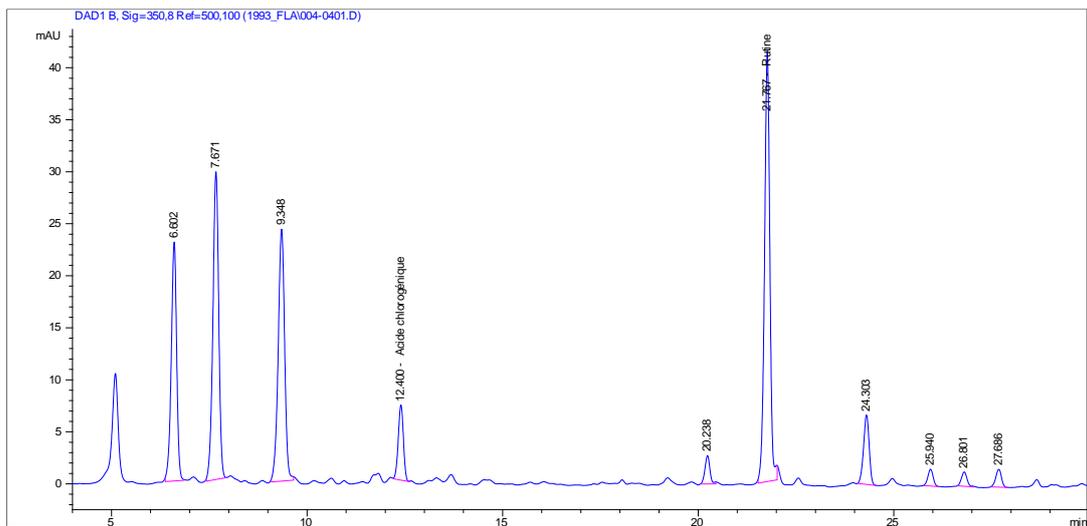


Figure 25 : Chromatogramme HPLC/DAD obtenu pour un échantillon du cultivar Allissia. Les pics correspondant à l'acide chlorogénique et à la rutine sont identifiés

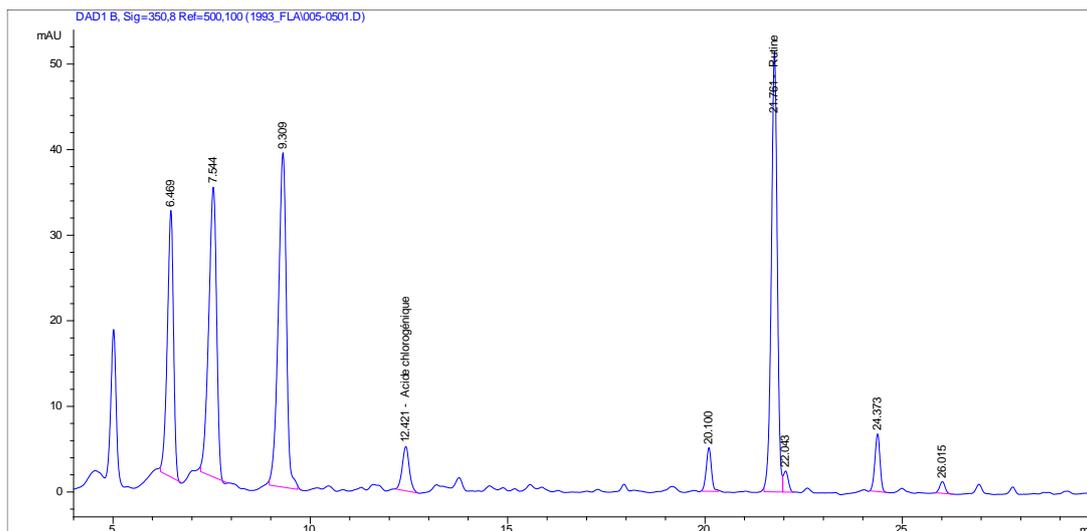


Figure 26 : Chromatogramme HPLC/DAD obtenu pour un échantillon du cultivar Komeett. Les pics correspondant à l'acide chlorogénique et à la rutine sont identifiés

Suite aux analyses en HPLC/DAD, les concentrations en acide chlorogénique et en rutine ont été calculées en % de matière sèche (Tableau 9).

Tableau 9 : Concentrations en acide chlorogénique et rutine dans les échantillons de folioles des deux cultivars Allissia et Komeett (N = 6, chaque échantillon est composé de cinq folioles prélevées sur cinq plantes différentes)

Echantillon Cultivar	Acide chlorogénique [%]						
	1	2	3	4	5	6	Moyenne \pm E.S.
Allissia	0,0175	0,0191	0,0180	0,0182	0,0212	0,0173	0,0185 \pm 0,0006
Komeett	0,0182	0,0179	0,0185	0,0182	0,0185	0,0181	0,0182 \pm 0,0001

Echantillon Cultivar	Rutine [%]						
	1	2	3	4	5	6	Moyenne \pm E.S.
Allissia	0,119	0,124	0,119	0,114	0,120	0,128	0,121 \pm 0,002
Komeett	0,160	0,173	0,165	0,165	0,169	0,163	0,166 \pm 0,002

Le test de Student par permutation (test non paramétrique) indique que la teneur en rutine ($t = -16,673$; $P = 0,002$) est significativement différente entre les deux cultivars. La concentration en rutine est plus élevée pour Komeett. Par contre, il n'y a pas de différence significative entre les deux cultivars pour les teneurs en acide chlorogénique (test de Mann-Whitney-Wilcoxon ; $W = 16$; $P = 0,808$).

3.2.2. Analyse par HPLC/MS de la tomatine

La concentration en tomatine, alcaloïde présent dans les feuilles de tomates, a été déterminée par HPLC/MS. Les courbes d'étalonnage ont été établies avec des concentrations de tomatine de 0, 3, 6, 12 et 24 $\mu\text{g/ml}$. Le chromatogramme du standard et deux chromatogrammes

correspondant à deux des échantillons prélevés sur les cultivars Allissia et Komeett sont donnés en Figures 27, 28 et 29.

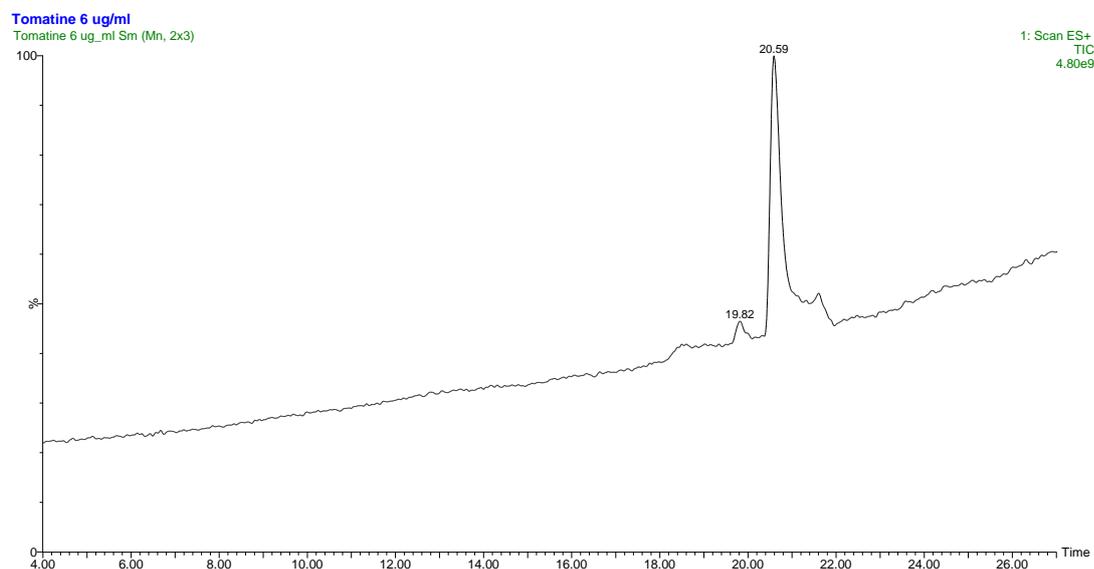


Figure 27 : Chromatogramme obtenu par HPLC /MS du standard de tomatine

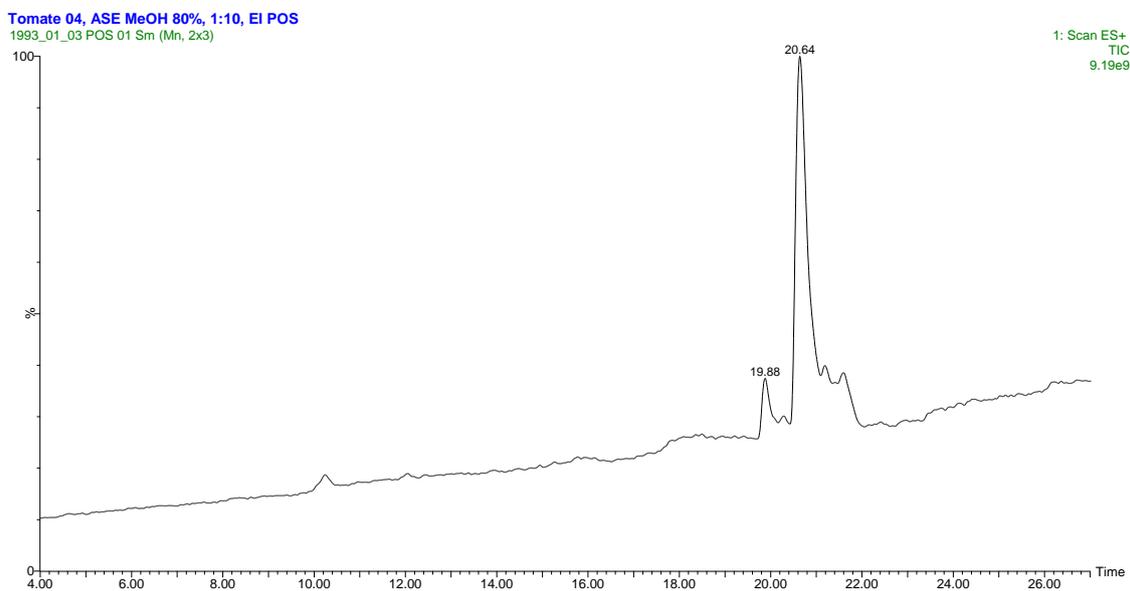


Figure 28 : Chromatogramme obtenu par HPLC /MS d'un échantillon prélevé sur le cultivar Allissia

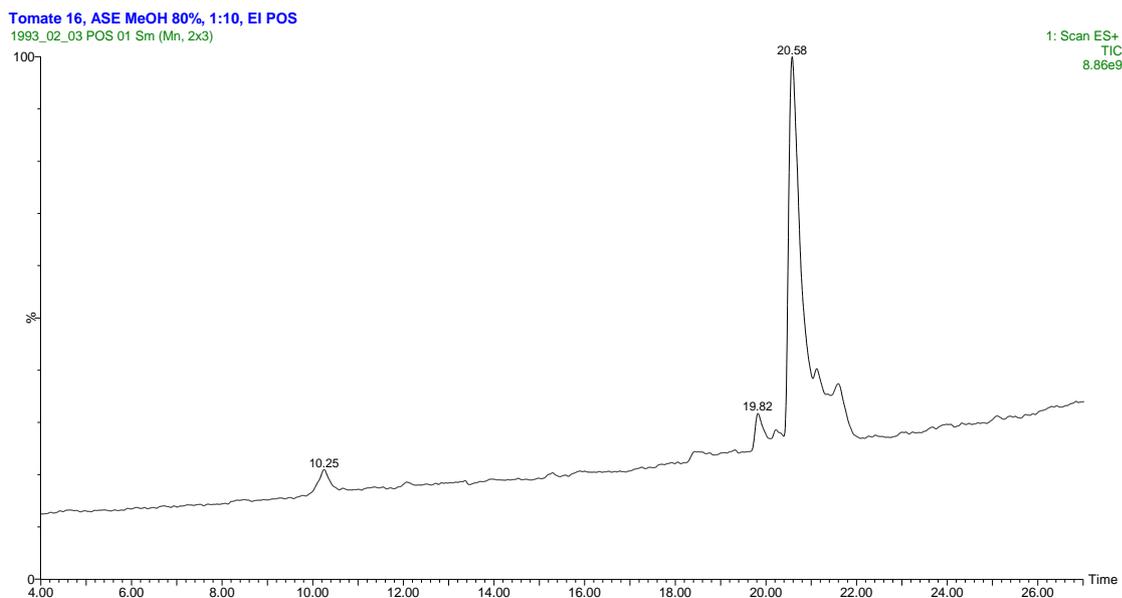


Figure 29 : Chromatogramme obtenu par HPLC /MS d'un échantillon prélevé sur le cultivar Komeett

Suite aux analyses en HPLC/MS, les concentrations en tomatine dans les échantillons des deux cultivars ont été calculées en % de matière sèche (Tableau 10).

Tableau 10 : Concentration en % de matière sèche de tomatine dans les folioles séchées des deux cultivars Allissia et Komeett (N = 6, chaque échantillon est composé de cinq folioles prélevées sur cinq plantes différentes)

Echantillon Cultivar	Tomatine [%]						Moyenne ± E.S.
	1	2	3	4	5	6	
Allissia	2,10	2,81	2,07	2,78	2,56	2,79	2,52 ± 0.14
Komeett	1,40	1,92	1,41	1,86	1,55	1,55	1,62 ± 0.09

Le test de Student par permutation (non paramétrique) permet de montrer que la teneur en tomatine est significativement différente entre les deux cultivars ($t = 5,3514$, $P = 0,002$). Allissia présente une teneur en tomatine supérieure à celle du cultivar Komeett.

3.2.3. Caractérisation des sucres acylés

Pour les sucres acylés qui sont des composés de masses très faibles, leur détection a été possible après ionisation et mesure des masses spécifiques $[M + \text{formate}]^-$ (m/z) où M représente un sucre acylé. L'analyse par UPLC/MS a permis d'obtenir des chromatogrammes pour trois classes de sucres acylés de masses spécifiques correspondant à trois classes, les triacylsucroses, les tétraacylsucroses et les pentaacylsucroses.

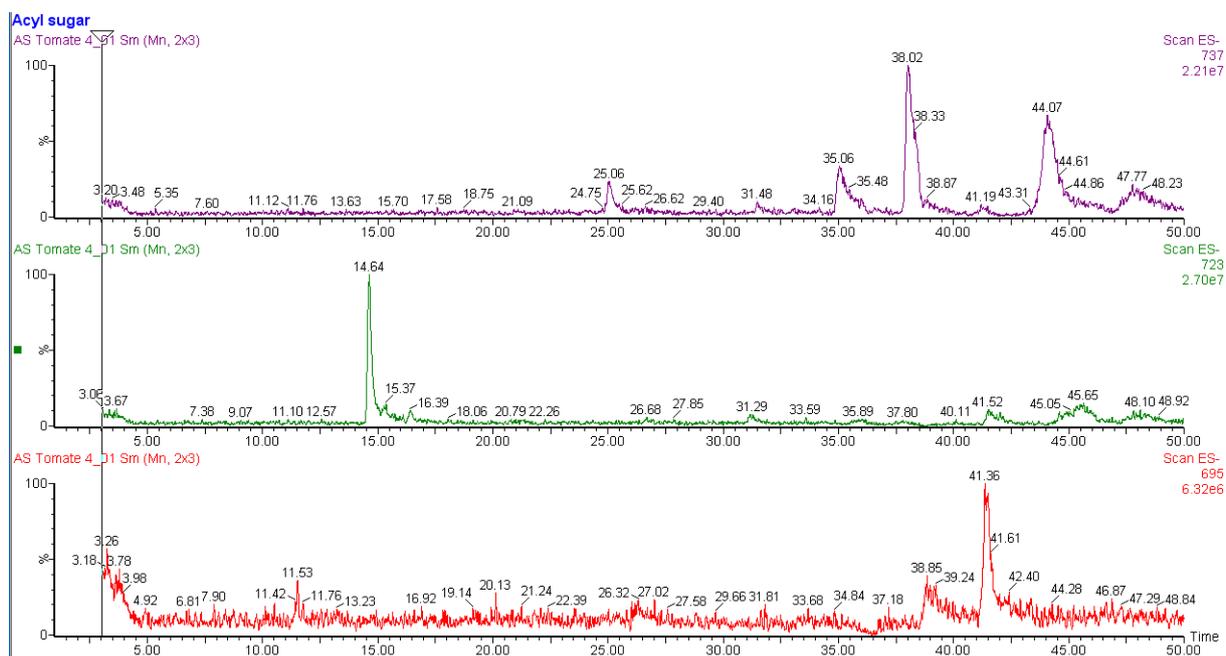


Figure 30 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des triacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Allissia

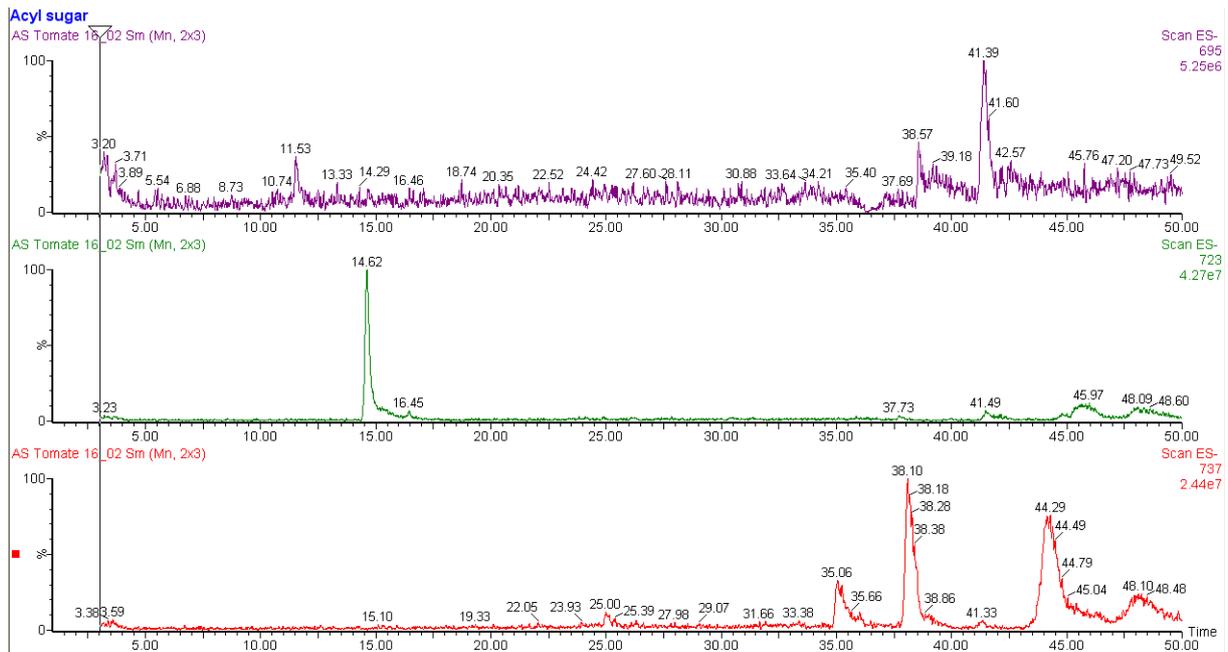


Figure 31 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des triacylsucres pour un des échantillons du cultivar Komeett

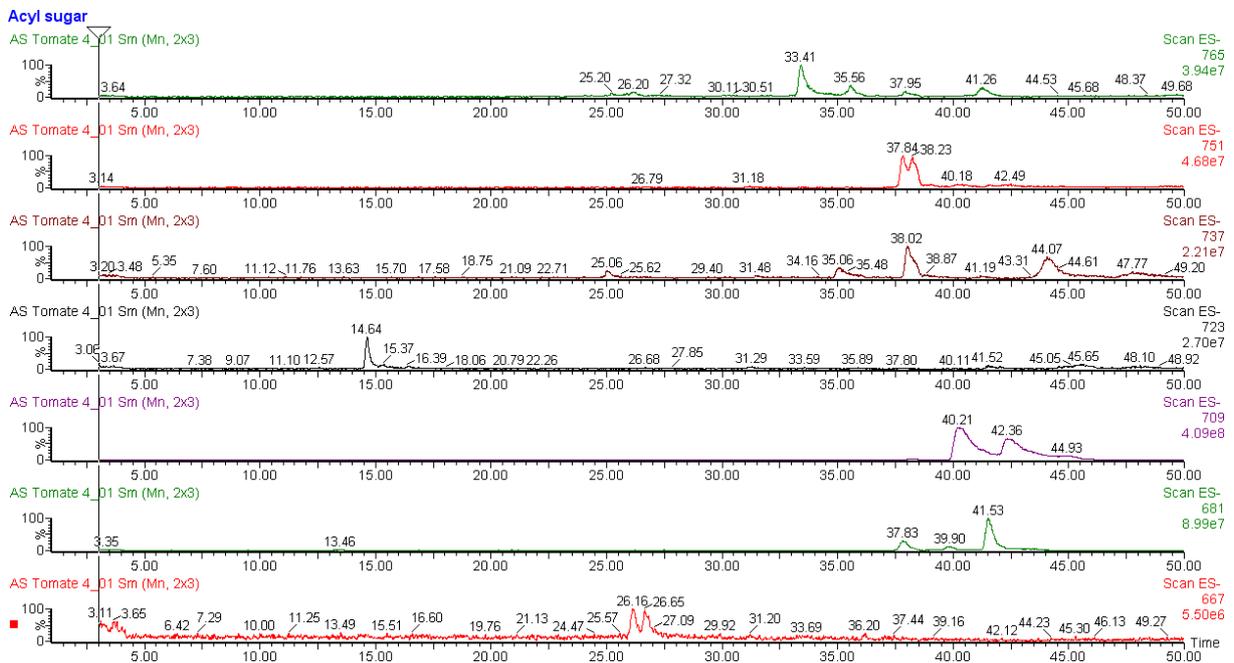


Figure 32 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des tétraacylsucres pour un des échantillons du cultivar Allissia

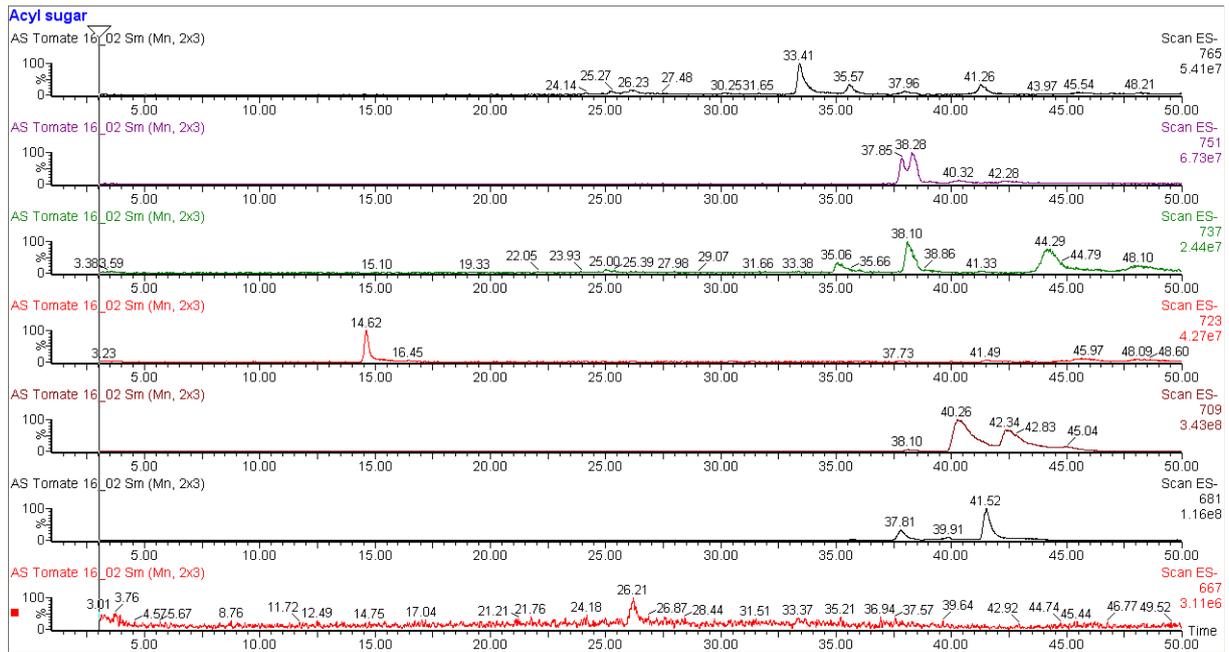


Figure 33 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des tétraacylsucres pour un des échantillons du cultivar Komeett

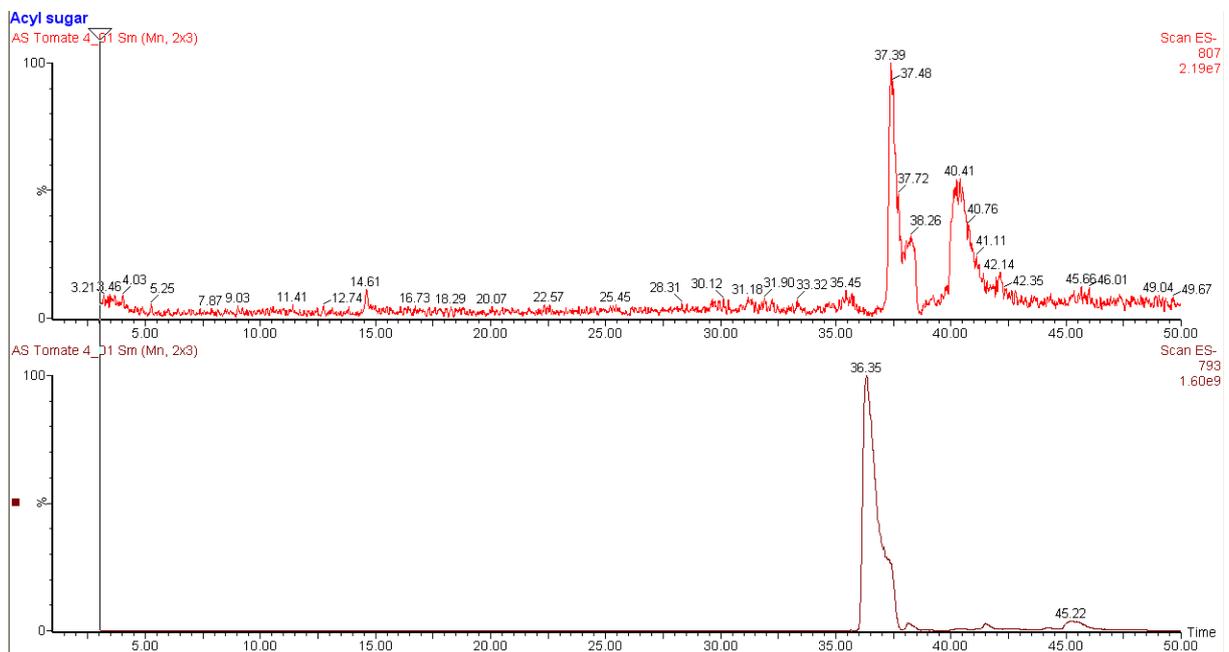


Figure 34 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des pentaacylsucres pour un des échantillons du cultivar Allissia

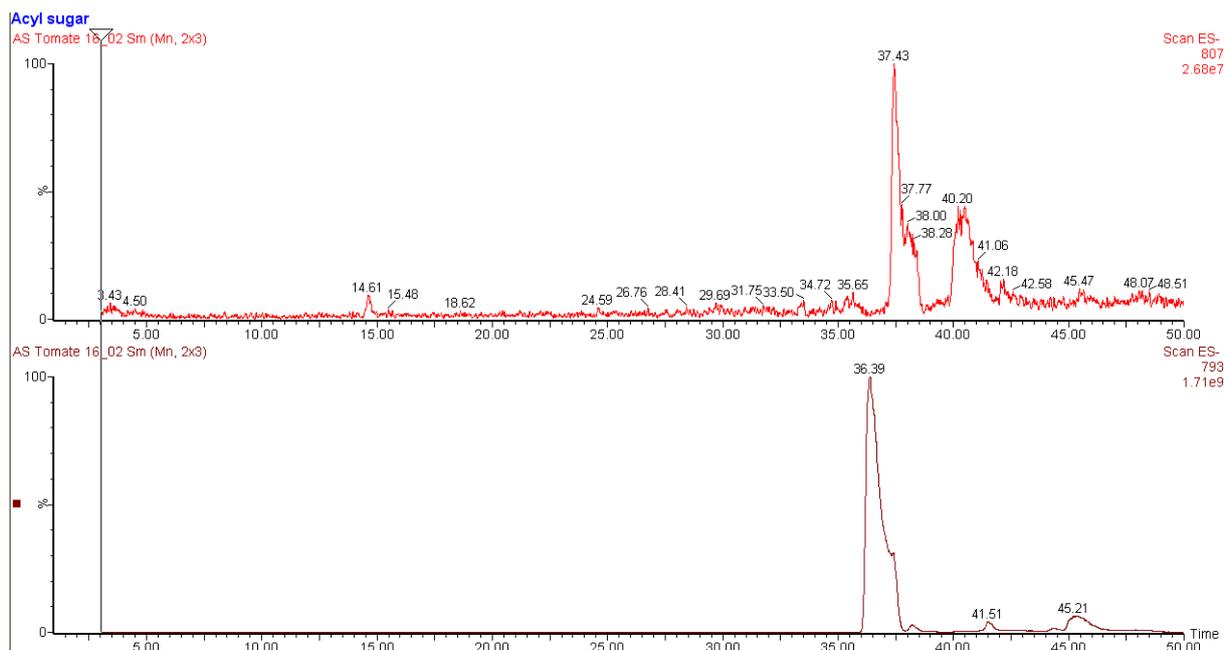


Figure 35 : Chromatogramme obtenu par UHPLC/MS des pentaacylsucroses pour un des échantillons du cultivar Komeett

Comme les chromatogrammes sont d'apparence très proche (Figures 30-35), la composition en sucres acylés ne semble pas présenter de différences entre les deux cultivars et aucune analyse quantitative n'a été conduite.

3.2.4. Caractérisation du 2- tridecanone

Pour l'analyse du 2-tridecanone, après une chromatographie en phase gazeuse avec un détecteur à ionisation à flamme (GC/FID), les concentrations ont été déterminées à partir de la courbe d'étalonnage et des dilutions. La courbe d'étalonnage du 2-tridecanone (Figure 36) a été construite avec des concentrations allant de 1,5 à 150 µg/ml. Les analyses des extraits lipophiles des feuilles séchées de tomates ont permis de montrer la présence de 2-tridecanone pour les deux cultivars Allissia et Komeett (Figures 37 et 38).

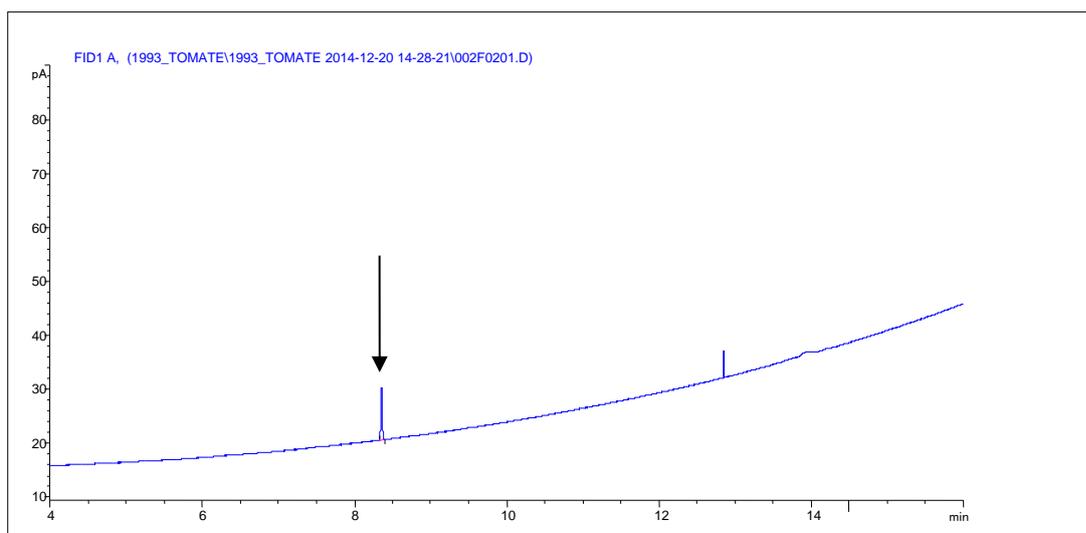


Figure 36 : Chromatogramme obtenu par GC/FID d'un standard de 2-Tridécanone (3 µg/ml de 2-Tridécanone)

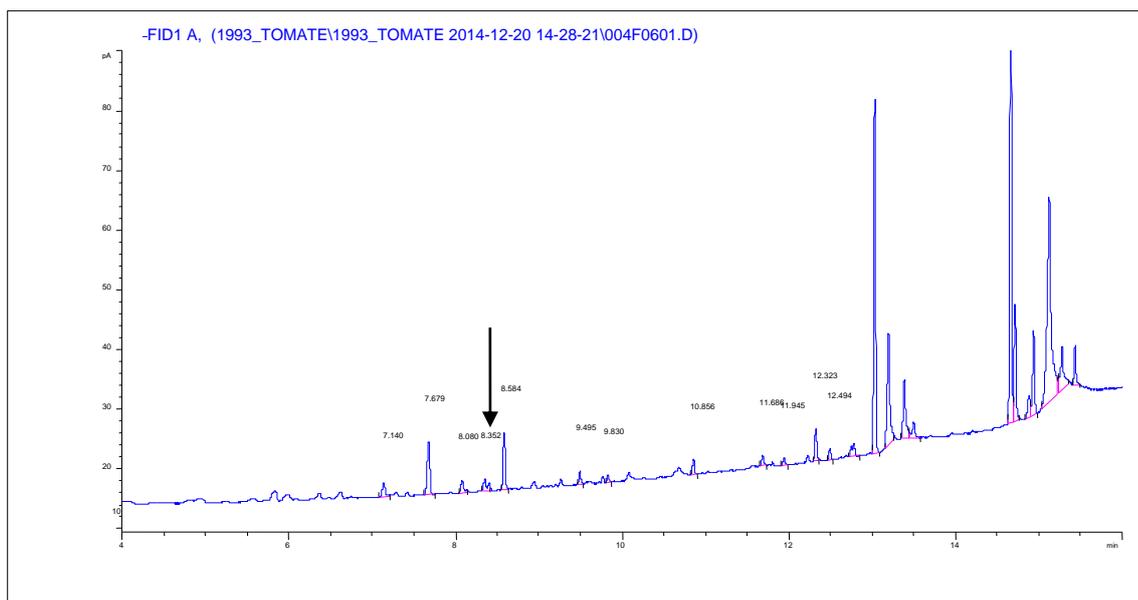


Figure 37 : Chromatogramme obtenu par GC/FID suite à une extraction lipophile d'un échantillon du cultivar Allissia. La flèche indique le pic de 2-Tridécanone

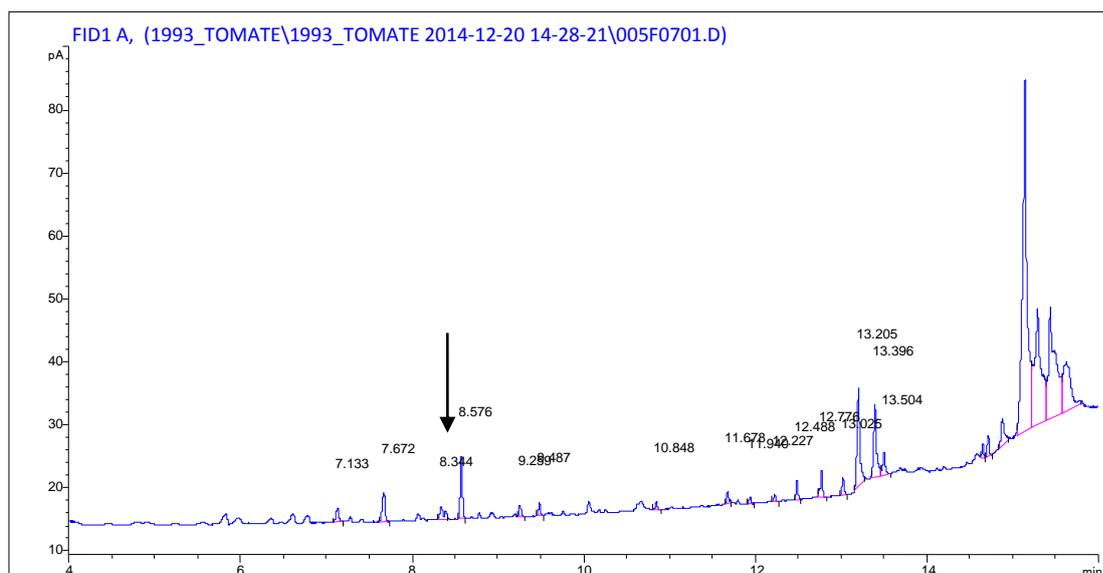


Figure 38 : Chromatogramme obtenu par GC/FID suite à une extraction lipophile d'un échantillon du cultivar Komeett. La flèche indique le pic de 2-Tridécanone

Suite aux analyses en HPLC/FID, les concentrations en 2-tridécanone dans les échantillons des deux cultivars ont été calculées en ng/g de matière sèche (Tableau 11).

Tableau 11 : Concentration en ng de 2-tridécanone /g de matière sèche dans les folioles des deux cultivars Allissia et Komeett (N = 6, chaque échantillon est composé de cinq folioles prélevées sur cinq plantes différentes).

Echantillon	Concentration en 2-Tridécanone [ng/g]						Moyenne ± E.S.
	1	2	3	4	5	6	
Cultivar							
Allissia	76	62	74	60	63	70	67,5 ± 2,7
Komeett	77	78	66	59	60	73	68,8 ± 3,4

Le test de Student par permutation (test non paramétrique) indique que la teneur en 2-tridécanone n'est pas différente ($t = -0,30368$, $P = 0,786$) entre les deux cultivars Allissia et Komeett.

3.2.5. Caractérisation des terpènes

Les terpènes sont des composés volatils et l'analyse a été conduite par chromatographie en phase gazeuse « en espace de tête » couplée avec une spectrométrie de masse (GC/MS/MS). La détermination qualitative des composés a montré la présence de β -pinène dans le cultivar Allissia (Figure 39) et de β -phellandrène et de terpinolène dans le cultivar Komeett (Figure 40).

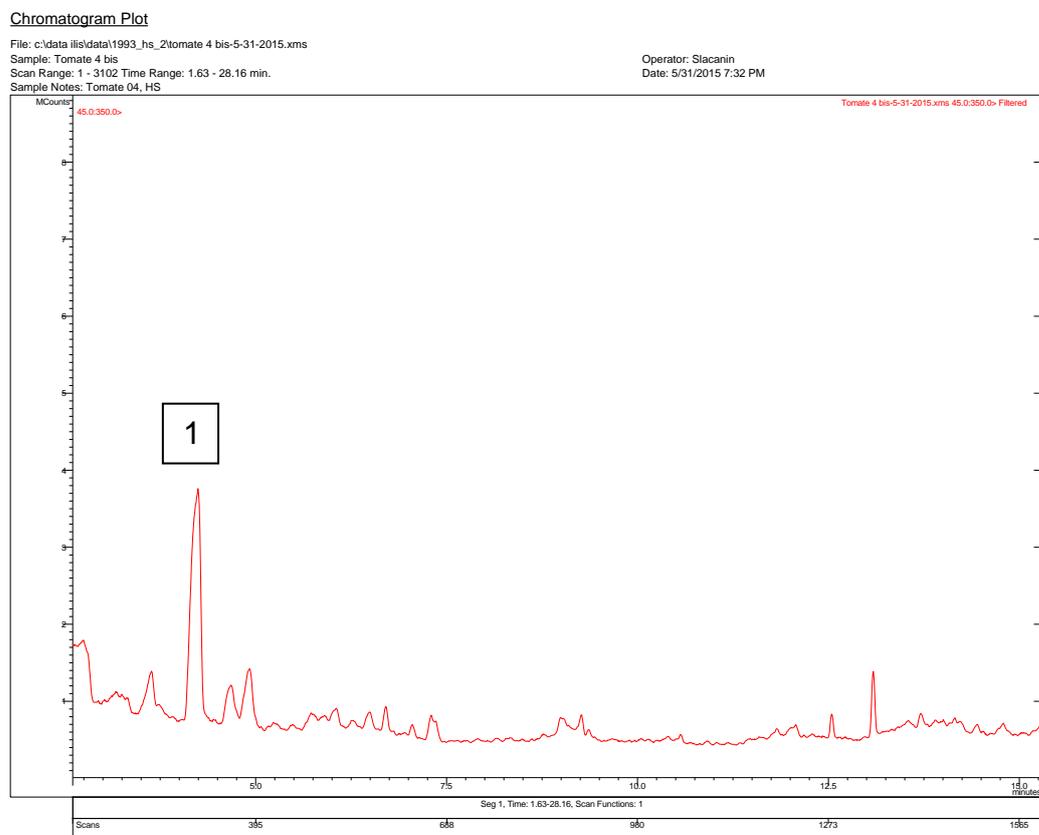


Figure 39 : Chromatogramme obtenu par GC/MS/MS des terpènes pour un des échantillons du cultivar Allissia. Le pic 1 indique la présence de β -pinène

Chromatogram Plot

File: c:\data\iils\data\1993_hs_2\tomate 16 bis-6-1-2015.xms
Sample: Tomate 16 bis
Scan Range: 1 - 2736 Time Range: 1.63 - 25.01 min.
Sample Notes: Tomate 16 bis, HS

Operator: Slacanin
Date: 6/1/2015 8:49 AM

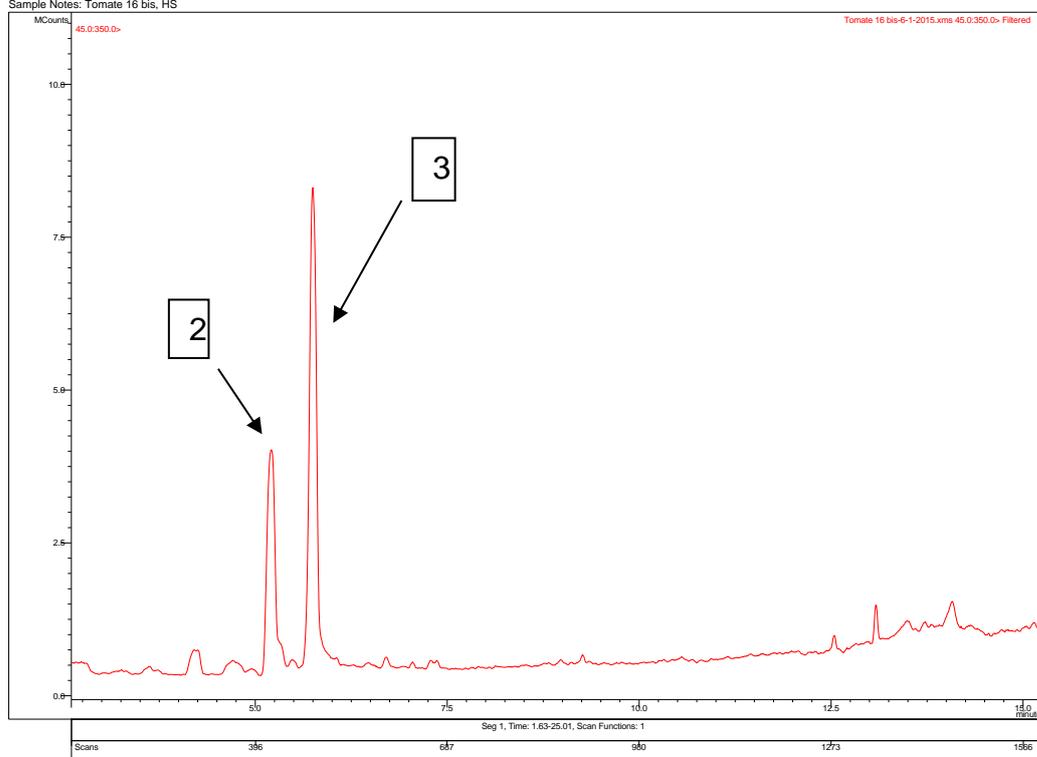


Figure 40 : Chromatogramme obtenu par GC/MS/MS des terpènes pour un des échantillons du cultivar Komeett. Les pics 2 et 3 indiquent la présence de β -phellandrène et de terpinolène

Comme la composition en terpènes apparaît d'emblée différente entre les deux cultivars par l'identité même des composés identifiés, aucune analyse quantitative n'a été conduite par la suite.

3.3. Développement de *Tetranychus urticae* et de *Phytoseiulus macropilis* en serre sur des plantes de tomate des cultivars Allissia et Komeett

3.3.1. Conditions environnementales

Pendant la durée de l'essai, les températures moyennes hebdomadaires dans les cages ont été comprises entre 19,7 et 23,8 °C (Figure 41). Une température minimale de 14,5 °C a été enregistrée le 20 septembre 2012 à 6 h et une température maximale de 32,6 °C le 9

septembre 2012 à 15 h. L'humidité relative moyenne hebdomadaire enregistrée dans les cages a été comprise entre 52,8 et 67,7 %. Un minimum de 22,8 % a été enregistré le 14 septembre 2012 à 15 h et un maximum de 80,2 % le 10 octobre 2012 à 8 h. La serre a été chauffée à partir du 30 août pour maintenir une température durant le jour de 21 °C et durant la nuit de 19 °C. L'aération était déclenchée à partir de 23 °C.

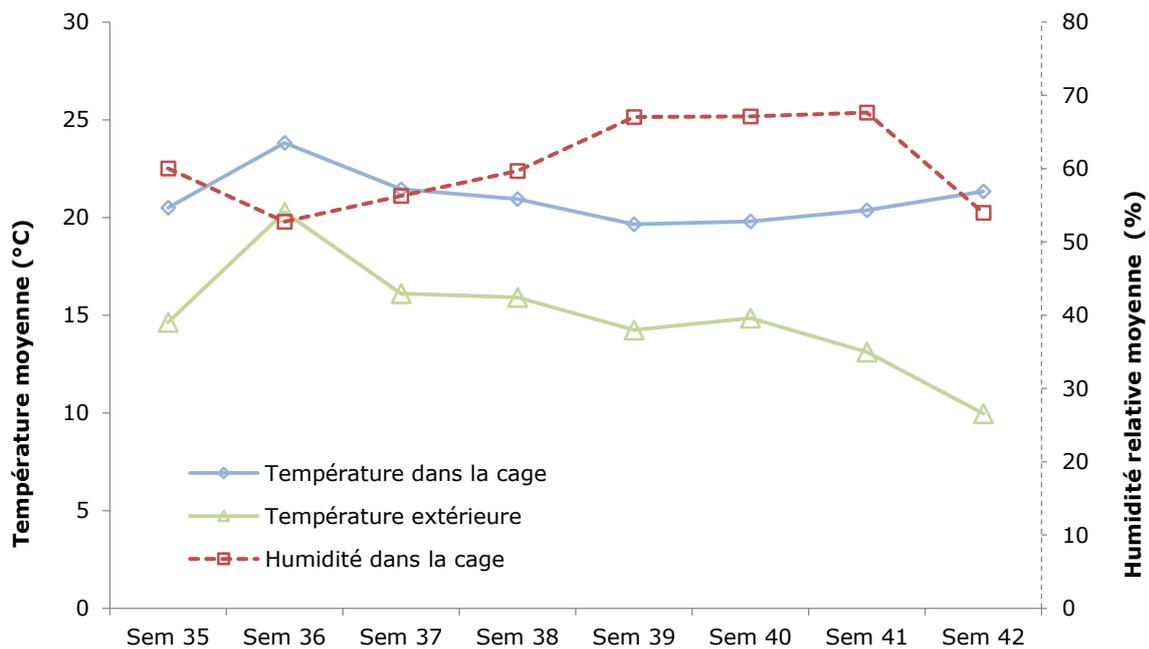


Figure 41 : Evolution de la température extérieure à la serre, de la température et de l'humidité relative à l'intérieur des cages au cours de l'essai. Les données ont été recueillies grâce à une sonde climatique (DGT Volmatic) située à l'intérieur d'une cage permettant d'enregistrer la température et l'humidité relative

3.3.2. Développement de *Tetranychus urticae* sur les deux cultivars en présence ou absence de *Phytoseiulus macropilis*

Sur une période relativement courte, du 10 au 19 septembre 2012, la densité moyenne des acariens présents sur les plantes des deux cultivars est restée sous le seuil d'environ cinq individus / foliole, et ce quelle que soit la modalité (Figure 42). Ensuite, à partir du 22 septembre 2012 et jusqu'à la fin de l'essai, sur les deux cultivars, les courbes des modalités avec *T. urticae* seul et celles des modalités avec *P. macropilis* se distinguent par leur

dynamique. En l'absence du prédateur, une forte augmentation des populations de *T. urticae* a été observée entre le 19 et le 22 septembre 2012. Le nombre moyen d'acariens est respectivement passé $3,57 \pm 0,41$ à $13,35 \pm 1,19$ et de $5,28 \pm 0,07$ à $12,93 \pm 1,08$ individus/feuille en trois jours pour les modalités Allissia + *T. urticae* et Komeett + *T. urticae*. En présence de *P. macropilis*, l'augmentation des populations de *T. urticae* a été beaucoup plus lente. Entre le 19 et le 22 septembre 2012, le nombre moyen d'acariens est respectivement passé de $2,07 \pm 0,42$ à $5,38 \pm 0,58$ et de $3,45 \pm 0,35$ à $6,52 \pm 0,54$ individus/feuille pour les modalités Allissia + *T. urticae* + *P. macropilis* et Komeett + *T. urticae* + *P. macropilis* respectivement. Après le 25 septembre et jusqu'au dernier comptage, le nombre moyen de *T. urticae*/feuille en l'absence de *P. macropilis* est resté stable et compris entre 10 à 18 individus/feuille sur les deux cultivars (Figure 42). En présence de *P. macropilis*, pour les modalités Allissia + *T. urticae* + *P. macropilis* et Komeett + *T. urticae* + *P. macropilis*, le nombre moyen d'acariens a augmenté lentement pour culminer le 1 octobre et le 28 septembre 2012 respectivement, soit avec trois jours de décalage, à des valeurs de $8,88 \pm 0,88$ et $8,47 \pm 1,46$ individus/feuille. Après ces dates, une chute des populations a été observée pour ces deux modalités. A partir du 8 octobre 2012 et jusqu'à la fin de l'essai, les densités moyennes de *T. urticae* étaient comprises entre 1,5 à 4 individus/feuille (Figure 42).

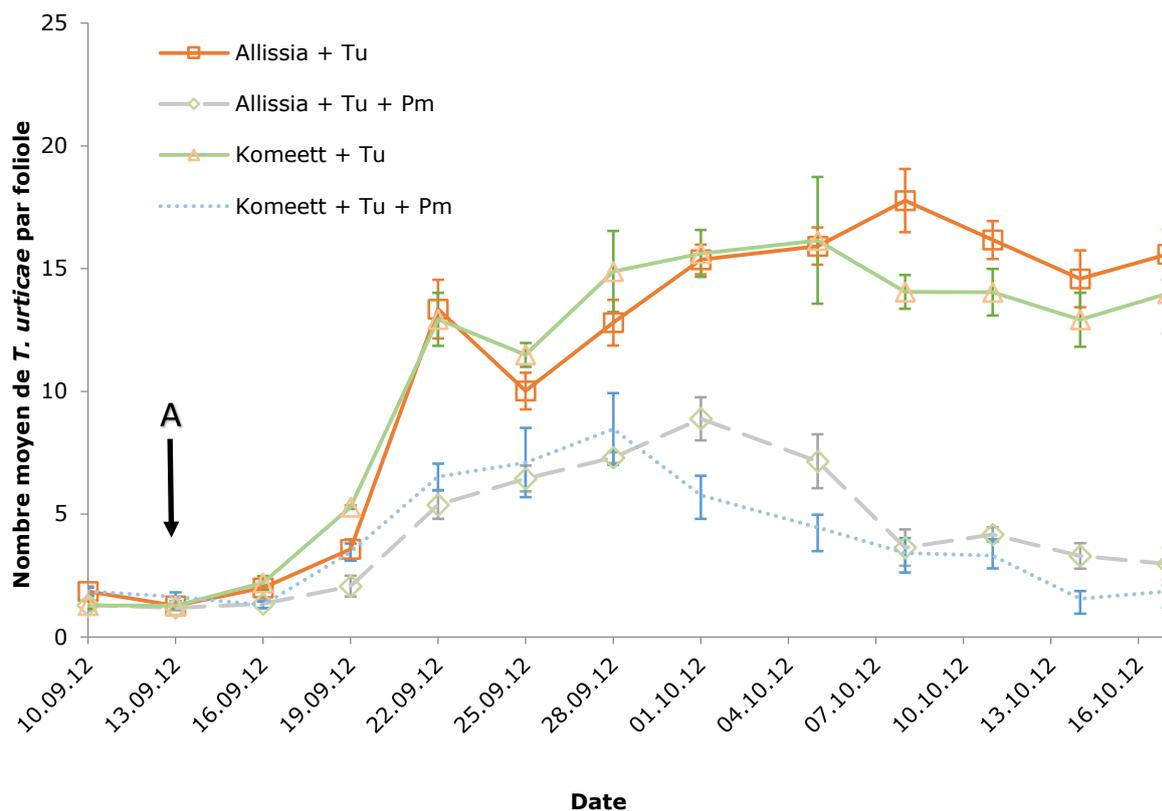


Figure 42 : Densité de *Tetranychus urticae* (moyenne \pm E.S.) sur les plantes des deux cultivars de tomates Allissia et Komeett. Les quatre modalités sont : Allissia + *T. urticae*, Allissia + *T. urticae* + *Phytoseiulus macropilis*, Komeett + *T. urticae*, et Komeett + *T. urticae* + *P. macropilis*. Les données sont les moyennes des comptages sur cinq folioles par plante et sur 12 plantes. La flèche et la lettre A indiquent le lâcher de *P. macropilis*

La comparaison de l'aire sous la courbe (AUC) calculée pour chaque modalité fait apparaître deux groupes de valeurs (Tableau 12), les modalités sans *P. macropilis* et les modalités avec *P. macropilis*. En présence de *P. macropilis*, le nombre de *T. urticae* est plus faible mais il n'y a pas de différence entre les deux cultivars.

Tableau 12 : Moyenne des aires sous la courbe (AUC) relatives au développement des *Tetranychus urticae* (Tu) pour les différentes modalités et efficacité de *Phytoseiulus macropilis* (Pm) selon la formule d'Abbott.

Modalités	AUC ^{1,2,3}	Efficacité (%) ⁴
Allissia + Tu	401,8 A	-
Komeett + Tu	391,4 A	-
Allissia + Tu + Pm	156,9 B	60,95
Komeett + Tu + Pm	140,8 B	64,03

¹ Les moyennes ont été obtenues en calculant l'aire sous les courbes par intégration du nombre de *Tetranychus urticae* par foliole entre le 16 septembre et le 16 octobre.

² Les données ne permettent pas de mettre en évidence un effet du cultivar ($F = 3,86$, $P = 0,072$).

³ Il y a une influence significative de la présence de *Phytoseiulus macropilis* ($F = 5,8$, $P = 0,033$). Les données partageant la même lettre ne sont significativement pas différentes entre elles ($P < 0,05$, test de comparaison de Tukey).

⁴ Seule l'efficacité des modalités avec *Phytoseiulus macropilis* a été calculée.

3.3.3. Développement de *Phytoseiulus macropilis* sur les deux cultivars

La dynamique des populations de *P. macropilis* a été globalement la même sur les deux cultivars (Figure 43). Deux pics ont été atteints au cours de l'essai. Sur le cultivar Komeett, le premier pic avec une valeur moyenne de 0,80 individu/foliole a été atteint le 22 septembre 2012. Sur le cultivar Allissia, le premier pic avec une valeur moyenne de 0,95 individu/foliole a été atteint le 28 septembre 2012, soit six jours plus tard. Après ces dates, une chute des populations de *P. macropilis* a été observée sur les deux cultivars. Sur le cultivar Komeett, la moyenne a diminué jusqu'à se stabiliser entre le 1 et 7 octobre 2012 à une valeur de 0,37 individu/foliole, avant de remonter. Le 11 octobre, une densité moyenne de 0,62 individu/foliole correspond au deuxième pic. Sur le cultivar Allissia, la population a chuté après le premier pic jusqu'au 5 octobre avec une valeur minimale de 0,32 individu/foliole. Le

deuxième pic a été atteint le 11 octobre avec une densité moyenne de 0,65 individu/foliole. Après ce deuxième pic, les moyennes ont chuté sur les plantes des deux cultivars (Figure 43). Les nombres moyens de *P. macropilis* dénombrés au premier et au deuxième pic ont été comparés avec un test t à deux échantillons ($t = 0,630$, $dl = 5$, $P = 0,556$; $t = 0,18$, $dl = 4$, $P = 0,867$, respectivement) qui n'a pas permis de mettre en évidence une différence significative entre Allissia et Komeett. Dans les conditions de l'essai, le développement de l'auxiliaire a donc été similaire sur les deux cultivars.

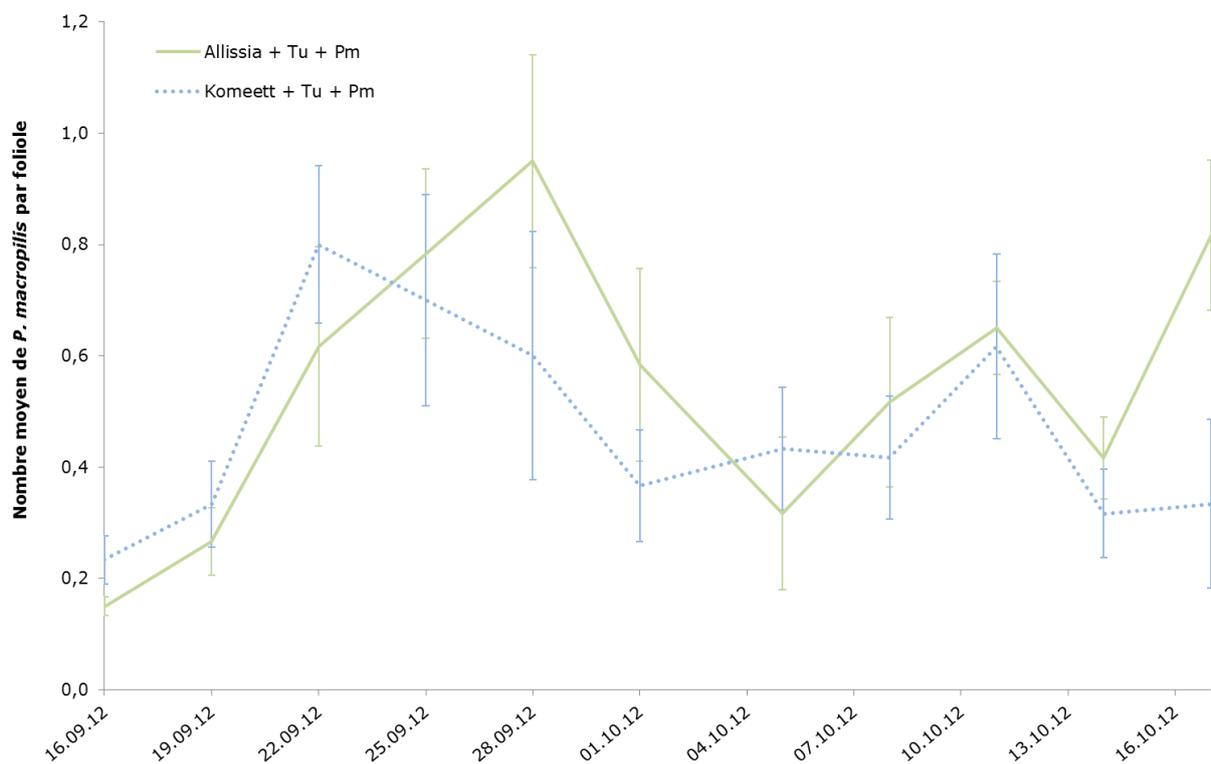


Figure 43 : Densité des *Phytoseiulus macropilis* (moyenne ± E.S.) sur les plantes des cultivars Allissia et Komeett. Les données sont les moyennes des comptages sur cinq folioles par plante et sur 12 plantes

En conclusion, les données n'ont pas permis de mettre en évidence de différence significative entre les deux cultivars de tomate quant au développement des acariens phytophages et des acariens prédateurs. Il y a eu un fort impact de *P. macropilis* sur les populations de *T. urticae* et ce quel que soit le cultivar. L'efficacité de l'acarien prédateur calculée avec la formule d'Abbott a été de 60,95 % et 64,03 % sur les cultivars Allissia et Komeett, respectivement.

4. Discussion

Les deux cultivars Allissia et Komeett diffèrent principalement par le nombre de trichomes non glandulaires sur la face abaxiale des folioles, et par les concentrations d'un certain nombre de composés secondaires potentiellement répulsifs ou toxiques vis-à-vis de *T. urticae* et de *P. macropilis*. Cependant, dans les conditions de l'essai conduit en serre dans des conditions proches de celles d'une serre de production, les populations de *T. urticae* et de *P. macropilis* se sont développées de façon similaire sur les deux cultivars de tomates. Il y a également eu un fort impact de *P. macropilis* sur les populations de *T. urticae* quel que soit le cultivar. Comment est-il possible d'expliquer que les différences au niveau des défenses ne se soient pas traduites par des différences en termes de développement des populations de *T. urticae* et de *P. macropilis* ?

Les trichomes présents sur les folioles des deux cultivars appartiennent à deux catégories habituellement rencontrées chez les tomates cultivées, les trichomes de type V non glandulaires et les trichomes de type VI glandulaires, selon la classification Lukwill (1943) reprise par Simmons et Gurr (2005). Les comptages ont permis de mettre en évidence une densité supérieure de trichomes non glandulaires et glandulaires sur la face abaxiale pour les deux cultivars. Cette différence entre les deux faces de feuilles est souvent observée (Channarayappa et al., 1992). Par contre, la densité des trichomes non glandulaires et glandulaires est supérieure sur les folioles du cultivar Komeett. En particulier, comparé au cultivar Allissia, les trichomes non glandulaires sont presque deux fois plus denses sur le cultivar Komeett sur la face abaxiale, qui est la face colonisée principalement par les acariens. Or, plus la densité de trichomes non glandulaires est élevée et plus les phytophages ont des difficultés à atteindre la surface des feuilles, à se nourrir et/ou à se déplacer. Ces résultats se retrouvent pour de nombreux systèmes plantes hôtes - ravageurs (Khan et al., 2000; Levin, 1973; Simmons et Gurr, 2005). Cependant, chez les Solanacées, peu d'études ont mis en évidence un effet des trichomes non glandulaires sur les acariens. Seuls Lucini et al. (2015) ont récemment montré une corrélation positive entre la densité de trichomes non glandulaires et le nombre de *T. urticae* sur des plantes de tomate issues de croisements entre *S. pennellii* et *S. lycopersicum*. Dans notre essai, même si le cultivar Komeett présente significativement plus de trichomes non glandulaires que le cultivar Allissia, les acariens se sont développés de façon identique sur les deux cultivars. La différence entre les résultats de Lucini et al. (2015) et notre

essai peut être due aux densités observées sur les différentes plantes hôtes. Sur les géotypes pris en compte dans l'étude de Lucini et al. (2015), les trichomes non glandulaires présentent des densités maximales de l'ordre de 8 trichomes/mm² alors que sur Komeett, la densité est d'environ 35 trichomes/mm². A l'inverse, les trichomes glandulaires sont beaucoup plus nombreux sur les plantes obtenues par croisement entre *S. pennellii* et *S. lycopersicum* (Lucini et al., 2015) que sur les cultivars Allissia et Komeett (environ 16 vs 3 trichomes/mm², respectivement). Comme cela a été noté dans de nombreuses études (voir pour revue Simmons et Gurr, 2005 ; Sato et al., 2011 ; Lucini et al., 2015), il existe des interactions entre les différents types de trichomes et il est souvent difficile de séparer le rôle respectif des trichomes non glandulaires de celui des trichomes glandulaires. En particulier, vis-à-vis des acariens prédateurs, si les trichomes glandulaires ont souvent un impact négatif, le rôle des trichomes non glandulaires peut être positif, négatif ou neutre. Un impact positif des trichomes non glandulaires sur *P. macropilis* est cependant peu probable en l'absence d'autres prédateurs (susceptibles de le consommer) et dans la mesure où c'est un acarien prédateur spécialiste (non susceptible de se nourrir de pollen ou de spores de champignons capturées dans les poils). Par contre, comme sur d'autres plantes hôtes, les trichomes non glandulaires sont susceptibles de limiter la vitesse de déplacement avec pour conséquence une diminution du taux de prédation. Ce résultat a été observé pour différentes espèces d'acariens prédateurs comme *Amblyseius swirskii* (Buitenhuis et al., 2014), *Neoseiulus cucumeris* (Madadi et al., 2007), et *P. persimilis* (Krips et al., 1999a). Or, l'efficacité de *P. macropilis* a été très similaire sur les deux cultivars malgré les densités contrastées en trichomes non glandulaires. Cependant, contrairement à d'autres études (Buitenhuis et al., 2014; Sato et al., 2011; Madadi et al., 2007; Krips et al., 1999a) qui ont été conduites en laboratoire avec des disques foliaires de taille parfois réduite (4 cm² par exemple), notre essai a été conduit en serre sur des plantes entières. De nombreux facteurs peuvent avoir permis à *P. macropilis* de ne pas être affecté négativement par les trichomes non glandulaires situés sur la face abaxiale des folioles, comme la possibilité de se disperser sur l'ensemble de la plante en fonction de la distribution des *T. urticae*, la présence de toiles formées par les phytophages, etc.

Comparée à la densité des trichomes non glandulaires, celle des trichomes glandulaires était très similaire pour les deux cultivars Allissia et Komeett, et globalement 10 fois plus faible que la densité des trichomes non glandulaires sur les faces abaxiales des folioles. Ces valeurs se retrouvent sur d'autres cultivars de tomate cultivée (Cedola et Sánchez, 2003) mais sont très

nettement inférieures aux densités observées sur les espèces sauvages du genre *Solanum* (voir pour revue Kennedy, 2003). Or, la densité des trichomes glandulaires semble être déterminante pour expliquer leur impact négatif sur les ravageurs et les ennemis naturels (Avery et al., 2015; Simmons et al., 2004, 2003; Kellogg et al., 2002; van Dam et Hare, 1998; Levin, 1973). Plus la densité est élevée et plus la probabilité qu'un arthropode provoque la rupture des parois des vésicules et la libération des exsudats en se déplaçant à la surface des feuilles ou de la tige est grande (Chatzivasileiadis et Sabelis, 1997). Ce critère n'est cependant pas le seul à prendre en compte. En effet, l'impact négatif des trichomes glandulaires semble particulièrement lié à la nature des composés secondaires qui sont libérés lors de la rupture des vésicules (Wheeler et Krimmel, 2015; Werker, 2000) même si la densité des trichomes glandulaires et la nature chimique des exsudats n'expliquent pas toujours la résistance d'une plante hôte vis-à-vis d'un ravageur (Channarayappa et al., 1992). Les deux cultivars Allissia et Komeett ne diffèrent pas par la présence ou la concentration en composés renfermés dans les trichomes glandulaires qui ont été recensés comme potentiellement répulsifs ou toxiques pour *T. urticae*, comme les sucres acylés (Lucini et al., 2015; Alba et al., 2009; Saeidi et al., 2007) et le 2-tridecanone (Chatzivasileiadis et Sabelis, 1999 ; Chatzivasileiadis et al., 1997). Cependant, les deux cultivars diffèrent pour deux composés présents dans les vésicules des trichomes glandulaires et présents dans le parenchyme des feuilles (Kennedy, 2003). Les plus fortes concentrations en rutine pour le cultivar Komeett devraient avoir un impact négatif sur les acariens. En effet, plusieurs études ont montré un impact négatif des composés phénoliques, l'acide chlorogénique et la rutine, sur *T. urticae* (Warabieda et al., 2005; Hoffland et al., 2000). Mais, dans tous les cas, les deux composés sont pris en compte de façon simultanée. Il est donc difficile de dire si la rutine seule peut avoir un impact, et dans notre étude, les deux cultivars diffèrent seulement par les concentrations en rutine (et non par les concentrations en acide chlorogénique). D'autre part, un autre composé secondaire, la tomatine, est connue pour augmenter la résistance des plantes vis-à-vis de certains insectes (Kennedy, 2003; Duffay et Stout, 1996). Or, il y a peu de publications mentionnant un effet de la tomatine sur *T. urticae*. Seuls Jared et al. (2016) montrent que des composés dérivés de la tomatine et associés à d'autres alcaloïdes contribuent à la résistance de morelles comestibles en Afrique contre *T. evansi*. Il est donc difficile de conclure si les concentrations plus élevées en tomatine pour le cultivar Allissia peuvent avoir un impact sur *T. urticae*. La dernière différence mise en évidence entre les deux cultivars concerne les terpènes. Ces composés sont

des composés volatils très souvent rencontrés dans les plantes de tomate (van Schie et al., 2007; Kant et al., 2004). En particulier, le β -phellandrène est le principal monoterpène identifié dans les trichomes de type VI de certains cultivars de tomate cultivée (Ament et al., 2004). Son rôle dans la résistance des plantes vis-à-vis de certains ravageurs n'a cependant pas été clairement mis en évidence dans la mesure où c'est un composé constitutif (Kant et al., 2004). Etant donnée la complexité des composés volatils émis par les plantes, il est très difficile d'attribuer une fonction particulière à un terpène donné.

Pour résumer, les deux cultivars Allissia et Komeett diffèrent par un certain nombre de caractères physiques et chimiques. A ce stade, il est cependant difficile de dire si ces différences devaient induire des niveaux de résistance contrastés vis-à-vis de *T. urticae*. De plus, étant donné le peu de données sur l'impact des trichomes non glandulaires et glandulaires et des composés secondaires identifiés sur *P. macropilis*, il est difficile de dire si l'efficacité du prédateur pouvait être impactée directement ou indirectement. Des observations du comportement des acariens sur les deux cultivars sont nécessaires pour tenter de comprendre comment les ravageurs et les prédateurs contournent les défenses de la plante.

Chapitre 3 : Impact de la plante hôte sur les interactions entre deux prédateurs de *Tetranychus urticae* (Koch) en microcosmes

1. Introduction

Grâce à des systèmes de défenses directes, les plantes limitent l'impact des ravageurs sur leur croissance et leur développement (Fürstenberg-Hägg et al., 2013; Walling, 2000). Les défenses directes ont un impact négatif sur les ravageurs en réduisant la colonisation de la plante hôte et en limitant la croissance et la survie des arthropodes (Kessler et Baldwin, 2002). Les défenses directes sont constituées de structures physiques présentes à la surface de la plante (trichomes, poils, épines, etc.) ou elles sont dues à la production de composés secondaires toxiques ou répulsifs présents dans les tissus. Or, ces défenses directes qui permettent de lutter contre les ravageurs peuvent aussi avoir un impact sur les ennemis naturels, directement ou indirectement.

Parmi les défenses physiques, les trichomes ressemblent souvent à des poils dont la forme et la taille varient en fonction des espèces (Glas et al., 2012; Werker, 2000). Ils peuvent être glandulaires ou non. Par leur action physique, les trichomes non glandulaires peuvent limiter les dégâts provoqués par les ravageurs sur la plante hôte et l'impact est d'autant plus marqué que leur densité sur les feuilles est importante (Levin, 1973). Les trichomes, essentiellement non glandulaires, peuvent de plus avoir un impact positif sur les ennemis naturels lorsqu'ils leur apportent une protection contre leurs propres ennemis (Loughner et al., 2010; Faraji et al., 2002; Lucas et Brodeur, 1999). Ils peuvent aussi favoriser l'accès pour les ennemis naturels à des ressources alimentaires supplémentaires sous forme de pollen ou de spores de champignons capturées dans les poils (Roda et al., 2001). Cependant, l'impact des trichomes sur les ennemis naturels peut aussi être négatif, et ceci s'observe principalement dans le cas des trichomes glandulaires (voir pour revue Dalin et al., 2008). Ceux-ci limitent la vitesse de déplacement des arthropodes, avec pour conséquence une diminution des taux de prédation. Les mécanismes ne sont pas toujours clairement mis en évidence mais il semble que les insectes provoquent la rupture des parois des vésicules des trichomes glandulaires au cours de leurs déplacements et les exsudats libérés peuvent alors les gêner voire limiter leur survie. Sur tomate, la durée de vie de *Phytoseiulus persimilis* prédateur de *Tetranychus urticae* est inférieure à celle observée sur haricot en raison de la présence des trichomes glandulaires (Gillespie et Quiring, 1994). De même, Economou et al. (2006) montrent que sur différents cultivars de tomate cultivée ayant des densités de trichomes significativement différentes, la

punaie prédatrice *Macrolophus pygmaeus* passe plus de temps à nettoyer son tarse et son rostre sur le cultivar possédant la plus forte densité de trichomes glandulaires, et donc moins de temps à rechercher des proies. Les trichomes non glandulaires peuvent aussi avoir un impact négatif sur les ennemis naturels car ils limitent leur vitesse de déplacement et leur efficacité. Ceci a été particulièrement bien montré dans les cas des acariens prédateurs sur différentes plantes hôtes (Buitenhuis et al., 2014 ; Madadi et al., 2007 ; Krips et al., 1999). L'impact des défenses directes sur les phytophages est alors compensé par l'effet négatif sur les ennemis naturels.

De même que les défenses physiques, les défenses chimiques constitutives rencontrées chez les plantes peuvent avoir un impact sur les ennemis naturels. Certains composés secondaires situés dans différents organes ou tissus sont absorbés par les phytophages lorsque ceux-ci consomment leur plante hôte (War et al., 2012; Arnason et Bernards, 2010), et les phytophages peuvent eux-mêmes être ingérés par des prédateurs qui sont alors impactés par les composés toxiques séquestrés par leurs proies. Par exemple, Riddick et al. (2011) ont comparé le temps de développement de larves de coccinelle *Stethorus punctillum* qui se nourrissent de *T. urticae*. Dans leur étude, les acariens provenaient de deux cultivars de haricot de Lima ayant des concentrations en linamarine et en protéines différentes. La linamarine est un composé secondaire toxique constitutif. Les *T. urticae* qui s'alimentaient sur le cultivar ayant la plus forte teneur en linamarine donnaient des proies de moins bonne qualité et à teneur plus faible en protéines. Les larves de coccinelles avaient alors un temps de développement plus long comparé à celles qui se nourrissaient de *T. urticae* élevés sur le cultivar à faible teneur en linamarine. Néanmoins, les défenses directes d'une plante contre les arthropodes phytophages n'ont pas obligatoirement un effet sur le troisième niveau trophique. Krips et al. (1999b) ont comparé le taux d'accroissement de *P. persimilis* prédateur de *T. urticae* sur différents cultivars de *Gerbera jamesonii*. Ces cultivars présentaient différents niveaux de résistance vis-à-vis de *T. urticae* mais il n'y a eu aucune conséquence sur le taux d'accroissement de *P. persimilis* qui n'a pas été impacté négativement lorsque ses proies étaient des *T. urticae* se nourrissant sur les cultivars résistants. Cependant, dans ce cas, les mécanismes de résistance ne sont pas connus. Pour résumer, ces différents exemples montrent que les défenses directes physiques et chimiques rencontrées chez les plantes peuvent avoir des conséquences contrastées sur les ennemis naturels.

Par ailleurs, de nombreuses interactions peuvent apparaître entre les ennemis naturels lorsqu'ils sont présents simultanément. Il est donc important de définir l'impact potentiel de la plante hôte sur ces interactions, particulièrement lorsque différents agents de lutte biologique sont associés pour lutter contre un seul ou plusieurs ravageurs. La réussite de la lutte biologique en dépend. Une interaction commune entre deux prédateurs est la prédation intraguilde (IGP) qui est observée lorsque deux prédateurs partagent une même proie (Arim et Marquet, 2004). L'un des prédateurs consomme non seulement la proie partagée, le ravageur, mais aussi l'autre prédateur (Polis et al., 1989). L'IGP est unilatérale lorsqu'un des prédateurs, le prédateur intraguilde, consomme l'autre prédateur, qui devient alors la proie intraguilde. L'IGP peut aussi être bilatérale lorsque les deux prédateurs s'attaquent mutuellement. Le comportement de la proie et /ou des prédateurs est un facteur qui peut modifier les conséquences de l'IGP. En particulier, la capacité de la proie intraguilde à se disperser en colonisant des foyers de phytophages sans prédateur intraguilde diminue l'intensité de l'IGP entraînant une coexistence des deux prédateurs (Walzer et Schausberger, 2013; Choh et al., 2010; Greco et al., 1999). Or, la capacité à se disperser peut être directement impactée par la présence de trichomes glandulaires et non glandulaires à la surface des feuilles et des tiges. Par exemple, Roda (2000) montre que sur des feuilles de pommier pubescent riches en trichomes, la prédation des œufs de *T. pyri* par le thrips *Frankiniella occidentalis* est inférieure à celle observée sur un pommier dont les feuilles sont glabres. La complexité apportée par les trichomes réduit la prédation intraguilde. Un autre exemple montrant l'effet des trichomes sur les interactions entre prédateurs est celui d'*Aphidoletes aphidimyza*, cécidomyie prédatrice de pucerons sur la pomme de terre. *Aphidoletes aphidimyza* va pondre à proximité de foyers de pucerons et assurer ainsi une alimentation à sa descendance. Mais *A. aphidimyza* ne peut pas déterminer si la plante sur laquelle elle pond est aussi colonisée par un de ses propres prédateurs et prédateur de pucerons, la coccinelle *Coleomegilla maculata*. Lucas et Brodeur (1999) ont montré que le taux de survie des œufs d'*A. aphidimyza* était supérieur lorsque la densité de trichomes était élevée, les trichomes protégeant les œufs de la prédation par la coccinelle et diminuant ainsi l'intensité de l'IGP. Seelmann et al. (2007) donnent un autre exemple de l'effet des trichomes sur l'IGP. Dans leur système, l'IGP est bilatérale entre *Kampimodromus aberrans* et *Euseius finlandicus*. Chaque acarien prédateur est susceptible de consommer les formes juvéniles de l'autre prédateur mais *K. aberrans* est protégé de la prédation de *E. finlandicus* par une forte pubescence des feuilles des arbres sur

lesquelles il vit alors que *E. finlandicus* est protégé de la prédation de *K. aberrans* sur des feuilles glabres. De façon plus générale, Janssen et al. (2007) soulignent que si la complexité structurale de l'habitat offre des refuges aux proies intraguildes, ceci diminuera l'impact du prédateur intragilde sur sa proie intragilde et donc sur l'efficacité de la lutte biologique.

De la même façon, il est possible d'émettre l'hypothèse que les défenses chimiques peuvent avoir un impact sur la probabilité d'IGP dans un système dans lequel le développement ou la survie d'un des prédateurs est impacté par les composés secondaires toxiques ingérés par la proie partagée. Si peu de publications montrent un impact des composés constitutifs renfermés dans les tissus sur la prédation intragilde, quelques études indiquent que les composés renfermés dans les vésicules des trichomes glandulaires peuvent avoir un impact sur les interactions entre prédateurs. Fréchette et al. (2012) ont étudié l'impact de la résistance d'un cultivar de pomme de terre sur les prédateurs du puceron *Myzus persicae*. Le cultivar résistant possède des trichomes glandulaires qui secrètent des composés toxiques. Les deux prédateurs de pucerons sont les coccinelles *C. maculata* et *Harmonia axyridis*. La prédation intragilde est une interaction connue entre ces deux prédateurs, *H. axyridis* étant le prédateur intragilde de *C. maculata*. Dans cette étude, la présence de trichomes glandulaires a pour conséquence le départ de l'un des prédateurs, ce qui a pour résultat de limiter la probabilité d'apparition de l'IGP sur le cultivar résistant.

Dans le cadre de la lutte biologique, différents ennemis naturels sont utilisés pour réguler les populations de ravageurs. La question se pose donc de savoir si la plante hôte peut avoir un impact sur les interactions entre différentes espèces prédatrices. Comme vu précédemment, l'impact des trichomes et des composés de défenses de la plante hôte sur les prédateurs peut être positif, négatif ou neutre. Ceci semble être fonction de la taille, du stade de développement, et du comportement des ennemis naturels mais aussi d'autres facteurs liés en particulier aux caractéristiques mêmes des trichomes et des défenses (voir aussi la revue par Dalin et al., 2008). L'effet de la plante ne sera donc pas systématiquement symétrique sur les prédateurs et il est donc fort probable que les interactions seront modifiées. Dans le cadre de la lutte biologique, les arthropodes phytophages seront plus ou moins bien contrôlés.

Pour tenter d'optimiser la lutte biologique contre un ravageur très problématique en culture de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) sous serre, l'objectif est de montrer si la plante hôte peut avoir un impact sur les interactions entre des prédateurs. *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae) est un ravageur important des cultures sous serre (Gerson et Weintraub,

2012). Différents agents de lutte biologique peuvent être utilisés pour lutter contre *T. urticae* et, en particulier, *P. macropilis* (Banks) (Phytoseiidae) est un prédateur spécialiste qui semble donner de bons résultats (Sato et al., 2011). De plus, *M. pygmaeus* Rambur (Miridae) est un prédateur omnivore très souvent employé en cultures sous serre pour lutter contre les aleurodes *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Perdikis et Lykouressis, 2002; Malausa et Trottin-Caudal, 1996). *M. pygmaeus* est partiellement efficace contre *T. urticae* (Hansen et al., 1999). Cependant, *M. pygmaeus* est supposé pouvoir être aussi un prédateur vis-à-vis d'autres agents de lutte biologique comme *P. macropilis*, et d'être donc potentiellement responsable de prédation intragilde (Lucas et Rosenheim, 2011 ; Trottin-Caudal et Millot, 1994).

Sur des cultivars ayant des niveaux de défenses contrastés, la question se pose de savoir si les interactions entre le phytophage *T. urticae* et les deux prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus* seront impactées par des différences au niveau de la densité des trichomes glandulaires et non glandulaires et de la concentration en composés secondaires constitutifs toxiques ou répulsifs (Simmons et Gurr, 2005; Kennedy, 2003). Plus précisément, les questions posées sont les suivantes :

- Le développement de *T. urticae* est-il différent sur deux cultivars ayant des niveaux de défenses contrastés ?
- Le taux de prédation par *P. macropilis* et par *M. pygmaeus* est-il impacté par le cultivar sur lequel se nourrit *T. urticae* ?
- Y a-t-il un effet de la plante hôte sur la probabilité d'IGP entre les deux prédateurs ?

Pour répondre à ces questions, dans la mesure où le stade de développement du phytophage et des prédateurs peut influencer la probabilité et l'intensité des interactions trophiques, un dispositif en microcosmes a été choisi pour pouvoir suivre de façon précise le comportement des différents protagonistes, et ainsi déterminer si la plante hôte peut avoir un impact sur les interactions observées.

2. Matériel et méthodes

2.1. Caractérisation des deux cultivars de tomates

Parmi la très grande diversité de cultivars de tomate cultivée, le choix s'est porté sur deux cultivars ayant à l'œil nu des densités de trichomes différentes. Les cultivars de tomates choisis sont Allissia et Komeett qui proviennent tous deux de De Ruiters seeds (Monsanto). Ces cultivars sont très résistants vis-à-vis d'un grand nombre de maladies et sont largement utilisés par les producteurs de tomates dans le canton de Genève (Suisse).

Les trichomes dénombrés sur les folioles des deux cultivars correspondent au type V (non glandulaires) et VI (glandulaires) (voir Chapitre 2). Sur la face adaxiale (supérieure) des folioles, la densité des trichomes non glandulaires n'est pas significativement différente entre les deux cultivars mais le cultivar Komeett présente une densité des trichomes glandulaires très légèrement supérieure ($7,8 \pm 0,6$ vs $6,0 \pm 0,4$ respectivement). Par contre, sur la face abaxiale (inférieure) des folioles, le cultivar Komeett est caractérisé par une densité en trichomes non glandulaires presque deux fois supérieure à celle observée sur le cultivar Allissia ($78,6 \pm 5,7$ vs $45,2 \pm 3,3$ respectivement). La densité en trichomes glandulaires est là aussi très légèrement supérieure sur le cultivar Komeett ($7,7 \pm 1,0$ vs $5,4 \pm 0,6$ respectivement). Pour les deux cultivars, la densité des trichomes non glandulaires est très supérieure sur la face abaxiale.

De plus, ces cultivars diffèrent par les concentrations d'un certain nombre de composés secondaires potentiellement répulsifs ou toxiques vis-à-vis de *T. urticae*, *P. macropilis* et *M. pygmaeus* (voir Chapitre 2). En particulier, les deux cultivars diffèrent pour deux composés présents dans les vésicules des trichomes glandulaires et présents dans le parenchyme des feuilles. Le cultivar Komeett présente des concentrations plus élevées en rutine alors que le cultivar Allissia présente des concentrations plus élevées en tomatine. L'autre différence mise en évidence entre les deux cultivars concerne la composition en terpènes avec la présence de β -pinène dans le cultivar Allissia et de β -phellandrène et de terpinolène dans le cultivar Komeett. Ces composés sont des composés volatils très souvent rencontrés dans les plantes de tomates (voir Chapitre 2).

2.2. Origine des espèces et méthodes d'élevage

La souche de *T. urticae* a été prélevée sur une culture de tomate en serre dans le canton de Genève (Suisse) en octobre 2011. Les acariens ont été ensuite élevés soit sur haricot (*Phaseolus vulgaris* L. cultivar Red Kidney) pour alimenter l'élevage de *P. macropilis* pour que ceux-ci soient naïfs vis à vis de *T. urticae* élevés sur tomate, soit sur tomate (*Solanum lycopersicum* L. cultivar Allissia ou Komeett). Les plantes ont été placées dans des cages de toile ($L \times l \times h = 47,5 \times 47 \times 47,5$ cm) (maille de 150 μ m) dans une chambre climatique dans les conditions suivantes : 24 °C J/ 22 °C N (± 2 °C), 70 % \pm 10 % d'humidité relative, et une photopériode de 16 h J /8 h N. L'élevage de *P. macropilis* a été initié grâce à des individus fournis par S. Fischer (Agroscope Changins-Wädenswil) et qui provenaient de la société Biobest (Belgique). *Phytoseiulus macropilis* était alimenté chaque jour en *T. urticae* présents sur des folioles prélevées sur haricot. Les folioles étaient déposées sur un support en aluminium en forme de U renversé ($L \times l \times h = 0,28 \times 0,19 \times 0,07$ m) lui-même posé sur un plateau à rebord ($L \times l \times h = 0,49 \times 0,32 \times 0,03$ m) rempli d'eau nécessaire à l'isolement des acariens. L'ensemble était placé dans une chambre climatique avec une température constante de 26 °C \pm 2 °C, une humidité relative de 70 \pm 10 %, et une photopériode de 12 h. Les punaises prédatrices *M. pygmaeus* ont été fournies par la société Biotop (France). Ces individus ont permis l'établissement d'un élevage de *M. pygmaeus* sur plants de tabac *Nicotiana tabacum* L. nourri avec des œufs d'*Ephestia kuehniella* (Zeller) *ad libitum*.

2.3. Dispositif expérimental

Les graines des cultivars Allissia et Komeett ont été mises à germer dans des plaques multi-pots placées dans une chambre de culture ayant une photopériode de 16 h J/8 h N et une température de 21 °C J/ 19 °C N. Les plantules ont été repiquées au stade 2-3 feuilles en pots de 13 cm de diamètre, dans un substrat constitué de tourbe brune pour 1/3 et de 2/3 d'un mélange de 65 % tourbe blonde + 15 % de sable + 20 % Perlite. Les plantes étaient alimentées manuellement avec une solution nutritive standard (mmol L⁻¹ N : 17 ; P : 2 ; K⁺ : 10,5 ; Ca²⁺ : 4,5 ; Mg²⁺ : 1,6 ; NH⁴⁺ : 0,5 + oligo-éléments, Ec = 3 mS cm⁻¹).

Pour les observations en microcosmes, les plantes ont été utilisées au stade 5-6 feuilles soit environ 45 jours après le semis. Une foliole terminale de la 5^{ème} feuille était isolée dans un microcosme (Figure 44) constitué par une boîte de pétri (diamètre 150 mm \times hauteur 25 mm)

dont le couvercle était ajouré par une ouverture de 90 mm de diamètre, sur lequel était collé un tissu polyester (maille de 150 μm \times 150 μm). Le fond de la boîte était ajouré selon le même principe mais sur une surface de 5 cm de diamètre. Ce système a permis une aération au sein de la boîte de pétri. Une ouverture était ménagée sur le côté de la boîte pour permettre le passage du pétiole de la feuille. Pour ne pas le blesser sans obstruer totalement l'ouverture, le pétiole était enveloppé dans un manchon de coton hydrophile. Un tuteur collé perpendiculairement à la base de la boîte de pétri permettait de la maintenir au niveau de la feuille sans exercer de contrainte sur le pétiole.

A



B



Figure 44 : Dispositif expérimental constitué d'un microcosme dans lequel la foliole de la 5^{ème} feuille d'une plante de tomate était insérée (A) et contaminée avec *Tetranychus urticae* et zéro, un ou deux prédateurs (B)

Pour un premier essai, chaque foliole avant d'être isolée dans le microcosme a reçu cinq femelles de *T. urticae* (femelles âgées de 24 à 48 h après la dernière mue) et, en fonction des modalités, une femelle de *P. macropilis* et/ou une larve de *M. pygmaeus* (larve au stade 4 ou 5). Les formes mobiles de *T. urticae* et de *P. macropilis* ont été déposées à l'aide d'un pinceau. *Macrolophus pygmaeus* a été introduit dans le microcosme après avoir été capturé avec un aspirateur à insecte (Entomo-Silex, 44560 Paimboeuf France). Les femelles de *T. urticae* étaient de même structure d'âge. Les femelles déposées sur les deux cultivars Allissia et Komeett provenaient des élevages effectués respectivement sur les mêmes cultivars. Chaque boîte de pétri a ensuite été fermée avec un cordon de pâte (Mastic GEB®) disposé sur la circonférence interne du couvercle permettant de le rendre solidaire de la boîte.

Pour caractériser l'impact de la plante hôte sur les interactions entre les deux prédateurs, la prédation sur *T. urticae* a été comparée entre les quatre modalités : *T. urticae* seul (Tu), *T. urticae* avec *M. pygmaeus* (Tu+Mp), *T. urticae* avec *P. macropilis* (Tu+Pm) et *T. urticae* avec *M. pygmaeus* et *P. macropilis* (Tu+Mp+Pm). Pour cela, chaque dispositif « plante et microcosme » a été placé pendant 24 h dans une chambre de culture à Lullier (Genève) dans les conditions suivantes : une température de $25\text{ °C} \pm 2\text{ °C}$, une humidité relative de $60 \pm 5\%$ et une photopériode de 16 h J/ 8 h N. Pour des raisons d'espace, l'expérience a été répétée par séries de 24 microcosmes réparties sur 10 semaines entre le 22 janvier 2013 et le 7 juin 2013. A chaque date, il y a eu trois répétitions pour chaque modalité soit un total de 24 microcosmes (= 2 cultivars \times 4 modalités \times 3 répétitions). Chaque modalité a été répétée 30 fois. Le comptage des différents stades, œufs et formes mobiles de *T. urticae*, *P. macropilis*, *M. pygmaeus* ont eu lieu 24 h après la mise en place des microcosmes sous stéréomicroscope (Leica M 80), au grossissement 60 \times .

Un deuxième essai en microcosme a été conduit pour vérifier la prédation de *M. pygmaeus* sur les œufs de *P. macropilis*. Dans l'essai précédent, *M. pygmaeus* disposait de plusieurs proies potentielles, les œufs de *T. urticae*, les œufs de *P. macropilis*, et les femelles de *T. urticae*. Pour ce deuxième test, les microcosmes utilisés étaient identiques à ceux de l'essai précédent. Cinq œufs de *P. macropilis* ont été déposés à l'aide d'un pinceau sur la face supérieure de la foliole terminale de la 5^{ème} feuille d'une plante de tomate. Une larve de *M. pygmaeus* a ensuite été introduite dans le microcosme qui était placé dans les mêmes conditions que précédemment. Après 24 h, le microcosme était ouvert pour le comptage des œufs de *P. macropilis* et pour vérifier la présence de *M. pygmaeus*. Cet essai a été mis en place

à quatre dates successives. Pour chaque date, 24 microcosmes ont été utilisés avec six microcosmes par cultivar (Allissia et Komeett) selon deux modalités : les œufs de *P. macropilis* étaient seuls ou avec une larve de *M. pygmaeus*. Chaque modalité a été ainsi répétée 24 fois.

2.4. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Core Team, 2014). Pour tester l'effet plante sur la prédation de *T. urticae* par les différents arthropodes présents dans les microcosmes, les différentes formes, mobiles et œufs, ont été comptées après un délai de 24 h et analysées selon un modèle linéaire généralisé (GLMM) avec une distribution suivant une loi de Poisson grâce au « lme4 package » dans R (Bates et al., 2015a). Les dates de comptages ont été considérées comme facteur aléatoire, le cultivar et les modalités comme facteurs fixes (Bates et al., 2015b). Lorsque l'ANOVA a indiqué un effet significatif, un test de comparaison multiple (« package lsmeans » dans R) a permis de comparer les modalités deux à deux. Pour le premier essai, le nombre d'œufs présents a été analysé en prenant en compte les différentes faces des folioles. Pour le deuxième essai en microcosmes, le nombre d'œufs de *P. macropilis* consommés par *M. pygmaeus* a été comparé entre cultivars selon le même modèle (« package lme4 » dans R). Les données suivaient une loi binomiale.

L'additivité des deux prédateurs a aussi été comparée tout au long du premier essai en microcosmes pour les 10 dates et sur le nombre total des formes mobiles et des œufs. Les comptages permettent en effet d'obtenir les proportions des différentes formes de *T. urticae* après 24 h dans les microcosmes et d'établir les proportions des formes consommées par les prédateurs seuls et lorsqu'ils sont associés. Les proportions obtenues grâce aux modalités Tu, Tu+Mp et Tu+Pm permettent de calculer les proportions théoriques de *T. urticae* qui devraient être consommés en présence des deux prédateurs (Tu+Pm+Mp) en utilisant le théorème d'addition des probabilités pour le modèle additif (Equation 1) ou le modèle multiplicatif (Equation 2) (Soluk, 1993) :

$$C_f = N_i (P_{Mp} + P_{Pm}) \quad (\text{Eq. 1})$$

$$C_f = N_i (P_{Mp} + P_{Pm} - P_{Mp} P_{Pm}) \quad (\text{Eq. 2})$$

où C_f est la consommation attendue des différentes formes de *T. urticae* pour une densité initiale de N_i . P_{Mp} et P_{Pm} sont les probabilités de proies qui devraient être consommées après 24 h dans les microcosmes en présence de *M. pygmaeus* ou de *P. macropilis*. Les proportions ainsi calculées sont comparées aux proportions obtenues avec la modalité (Tu+Mp+Pm) par un test du χ^2 .

3. Résultats

Pour le premier essai, pour mettre en évidence un effet de la plante hôte sur la prédation de *T. urticae* par les deux prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus*, introduits séparément ou simultanément dans les microcosmes, le nombre d'individus et d'œufs de *T. urticae*, et le nombre d'individus et d'œufs de *P. macropilis* ont été comparés entre les différentes modalités.

3.1. Nombres d'œufs et de femelles de *Tetranychus urticae* présents dans les microcosmes après 24 h

3.1.1. Nombre de femelles de *Tetranychus urticae* vivants après 24 h

Le nombre de femelles de *T. urticae* retrouvées après 24 h dans les microcosmes n'était pas significativement différent entre les deux cultivars (Figure 45, Tableau 13). En présence du prédateur *M. pygmaeus* seul, le nombre de femelles de *T. urticae* était significativement inférieur au témoin (test de Tukey, $z = 2,646$, $P = 0,041$). *M. pygmaeus* a donc consommé des femelles de *T. urticae*. En présence de *P. macropilis* seul, le nombre de femelles n'était pas statistiquement différent du témoin (test de Tukey, $z = 2,177$, $P = 0,129$). Par ailleurs, le nombre de femelles de *T. urticae* retrouvées après 24 h n'était pas significativement différent entre les modalités avec un seul prédateur, *P. macropilis* (Tu+Pm) ou *M. pygmaeus* (Tu + Mp) (test de Tukey, $z = - 0,474$, $P = 0,965$). Lorsque *P. macropilis* et *M. pygmaeus* étaient présents simultanément (Tu+Mp+Pm), le nombre de femelles de *T. urticae* était significativement différent des trois autres modalités (test de Tukey pour Tu+Mp+Pm vs Tu+Pm, $z = 5,056$, $P < 0,001$, test de Tukey pour Tu+Mp+Pm vs Tu+Mp, $z = 4,608$, $P < 0,001$; test de Tukey pour Tu+Mp+Pm vs Tu, $z = 7,063$, $P < 0,001$). La prédation par les deux prédateurs a été supérieure à celle de chaque prédateur seul. L'interaction *M. pygmaeus* × *P. macropilis* était significative et indépendante du cultivar (Tableau 13).

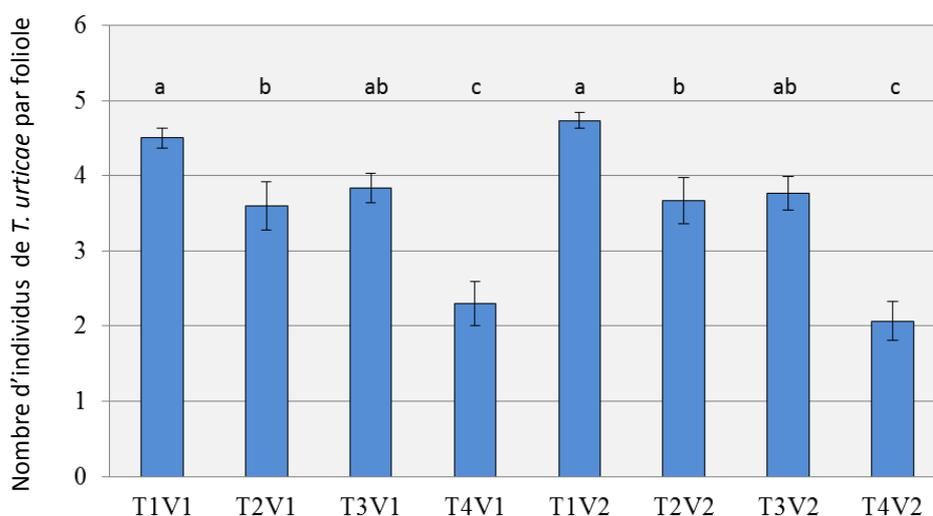


Figure 45 : Nombre moyen (\pm E.S.) de *Tetranychus urticae* vivants après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 1 à 4 (T1 = Tu, T2 = Tu+Mp, T3 = Tu+Pm, T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = *Macrolophus pygmaeus* et Pm = *Phytoseiulus macropilis*, et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes

Tableau 13 : Influence du cultivar et de la présence des deux prédateurs *Macrolophus pygmaeus* et *Phytoseiulus macropilis* sur le nombre de *Tetranychus urticae* vivants dans les microcosmes après 24 h.

Source de variation	df	Wald χ^2	P
Cultivar	1	0,0	0,999
<i>M. pygmaeus</i>	1	27,633	< 0,001
<i>P. macropilis</i>	1	21,027	< 0,001
Cultivar \times <i>M. pygmaeus</i>	1	0,157	0,692
Cultivar \times <i>P. macropilis</i>	1	0,425	0,514
<i>M. pygmaeus</i> \times <i>P. macropilis</i>	1	4,931	0,026
Cultivar \times <i>M. pygmaeus</i> \times <i>P. macropilis</i>	1	0,040	0,840

3.1.2. Nombre d'œufs de *Tetranychus urticae* dans les microcosmes après 24 h

Après 24 h, le nombre d'œufs de *T. urticae* par foliole de chaque cultivar est significativement différent entre les modalités. Sur le cultivar Allissia, s'il n'y a pas de différence entre le nombre d'œufs de *T. urticae* dénombré sur les folioles de la modalité témoin (*T. urticae* seul) et celui

dénombré en présence de *P. macropilis* seul ($z = 0,199$, $P = 0,997$), il y a par contre une différence significative pour le cultivar Komeett ($z = 2,584$, $P = 0,048$). Pour l'autre prédateur, sur les deux cultivars, le nombre d'œufs dénombrés après 24 h n'était pas différent entre la modalité témoin (Tu seul) et la modalité avec *M. pygmaeus* (Tu+Mp) (pour le cultivar Allissia, $z = 2,213$, $P = 0,120$; pour le cultivar Komeett, $z = 2,405$, $P = 0,076$). De plus, pour le cultivar Allissia, le nombre d'œufs de *T. urticae* n'est pas significativement différent entre la modalité avec *M. pygmaeus* seul et la modalité avec les deux prédateurs ($z = 2,192$, $P = 0,125$) alors qu'il y a une différence significative pour le cultivar Komeett ($z = 3,044$, $P = 0,012$). Par contre, pour les deux cultivars, plus d'œufs sont dénombrés en présence de *P. macropilis* seul qu'en présence des deux prédateurs (Allissia, $z = 4,183$, $P = 0,002$; Komeett, $z = 2,855$, $P = 0,022$). Enfin, sur les deux cultivars, il n'y a pas de différence significative entre les modalités avec un seul prédateur (Tu+Mp vs Tu+Pm) (Allissia, $z = -2,018$, $P = 0,182$; Komeett, $z = 0,190$, $P = 0,998$).

En prenant en compte les deux cultivars, après 24 h et oviposition des femelles de *T. urticae* dans les microcosmes, sans tenir compte de la face des folioles, il y a eu plus d'œufs déposés par femelle de *T. urticae* sur le cultivar Komeett ($3,66 \pm 0,59$ œufs, $N = 30$) (+ 36%) que sur le cultivar Allissia ($2,68 \pm 0,35$ œufs, $N = 30$) mais la différence n'est pas significative (Figure 46).

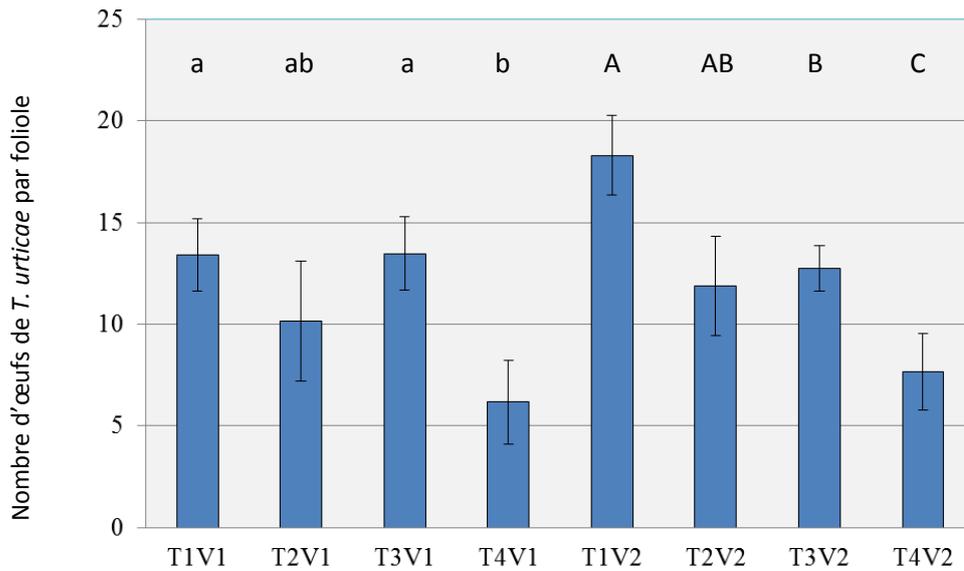


Figure 46 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs de *Tetranychus urticae* après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 1 à 4 (T1 = Tu, T2 = Tu+Mp, T3 = Tu+Pm, T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = *Macrolophus pygmaeus* et Pm = *Phytoseiulus macropilis*, et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Par cultivar, les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes

Cependant, comme les deux cultivars diffèrent au niveau de la densité des trichomes sur les faces adaxiales et abaxiales, le nombre d'œufs de *T. urticae* a aussi été analysé avec un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) en prenant en compte non seulement la présence de *M. pygmaeus* et de *P. macropilis* mais également la face des folioles (Tableau 14). Le taux d'oviposition de *T. urticae* est significativement différent en présence de *M. pygmaeus* et en présence de *P. macropilis* (Tableau 14).

Tableau 14 : Influence du cultivar et de la présence des deux prédateurs *Macrolophus pygmaeus* et *Phytoseiulus macropilis* sur le nombre d'œufs de *Tetranychus urticae* dans les microcosmes après 24 h

Source de variation	df	Wald χ^2	P
Cultivar	1	0,455	0,500
<i>M. pygmaeus</i>	1	26,831	< 0,001
<i>P. macropilis</i>	1	11,560	< 0,001
Face	1	14,162	< 0,001
<i>M. pygmaeus</i> × Cultivar	1	0,372	0,541
<i>P. macropilis</i> × Cultivar	1	1,848	0,174
<i>M. pygmaeus</i> × <i>P. macropilis</i>	1	1,969	0,160
Face × Cultivar	1	5,339	0,021
<i>M. pygmaeus</i> × Face	1	0,142	0,706
<i>P. macropilis</i> × Face	1	0,004	0,952
Cultivar × <i>M. pygmaeus</i> × <i>P. macropilis</i>	1	0,379	0,538
Cultivar × <i>M. pygmaeus</i> × Face	1	0,041	0,840
Cultivar × <i>P. macropilis</i> × Face	1	1,023	0,311
Face × <i>M. pygmaeus</i> × <i>P. macropilis</i>	1	0,000	0,986
Cultivar × <i>M. pygmaeus</i> × <i>P. macropilis</i> × Face	1	0,022	0,882

De plus, le nombre d'œufs déposés est significativement différent entre les faces adaxiales et abaxiales des folioles en fonction du cultivar (Tableau 14). Pour le cultivar Komeett, il y a significativement plus d'œufs sur la face abaxiale avec près de trois fois plus d'œufs dénombrés que sur la face adaxiale ($8,85 \pm 0,04$ vs $3,79 \pm 0,05$, respectivement). Sur Allissia le nombre moyen d'œufs est presque deux fois plus faible.

3.2. Nombre d'œufs et de femelles de *Phytoseiulus macropilis* présents dans les microcosmes après 24 h

Pour la foliole entière en l'absence de *M. pygmaeus*, le nombre d'œufs déposés par *P. macropilis* sur le cultivar Komeett ($1,33 \pm 0,24$ œufs, $N = 30$) était supérieur au nombre d'œufs déposés sur le cultivar Allissia ($0,90 \pm 0,22$ œufs, $N = 30$) (Wald $\chi^2 = 0,093$, $dl = 1$, $P = 0,013$). Après 24 h, sur les deux cultivars, le nombre d'œufs de *P. macropilis* trouvés dans les microcosmes en présence de *M. pygmaeus* (Tu+Pm vs Tu+Pm+Mp) n'était pas différent du nombre trouvé en son absence (GLMM Wald $\chi^2 = 0,288$, $dl = 1$, $P = 0,591$) (Figure 47).

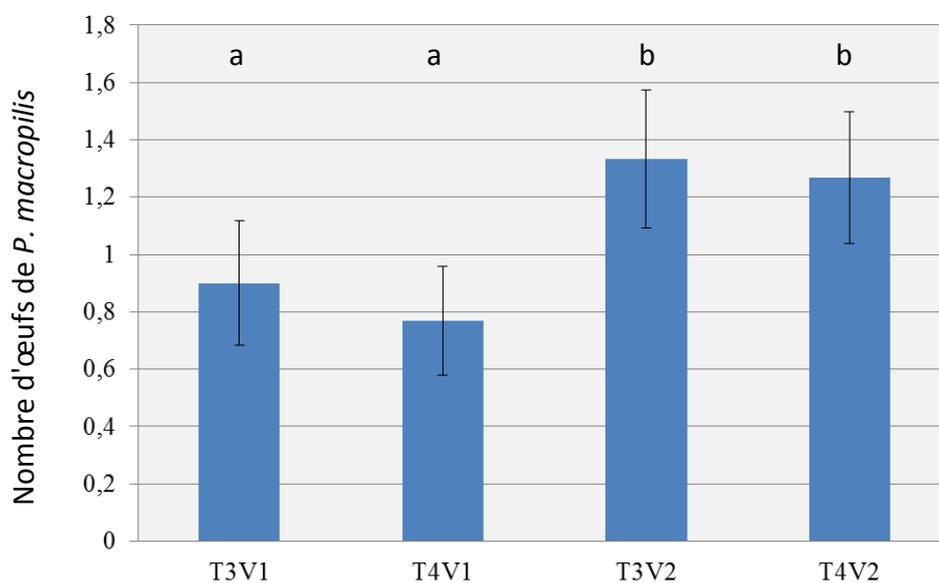


Figure 47 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs de *Phytoseiulus macropilis* après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 3 et 4 (T3 = Tu+Pm et T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = *Macrolophus pygmaeus* et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes

De même, en prenant en compte les faces des folioles, le nombre d'œufs n'est pas différent en présence ou en l'absence de *M. pygmaeus* (GLMM Wald $\chi^2 = 0,430$, $dl = 1$, $P = 0,512$). Cependant, en ne prenant pas en compte la présence de *M. pygmaeus*, il s'avère que le nombre d'œufs de *P. macropilis* est statistiquement différent entre les deux cultivars (GLMM Wald $\chi^2 = 6,307$, $dl = 1$, $P = 0,012$) et entre les deux faces (GLMM Wald $\chi^2 = 45,899$, $dl = 1$, $P < 0,01$). Il y a significativement plus d'œufs trouvés sur la face abaxiale des folioles du cultivar Komeett. L'interaction Cultivar \times Face n'est cependant pas significative (GLMM Wald $\chi^2 = 2,897$, $dl = 1$, $P = 0,089$) (Figure 48).

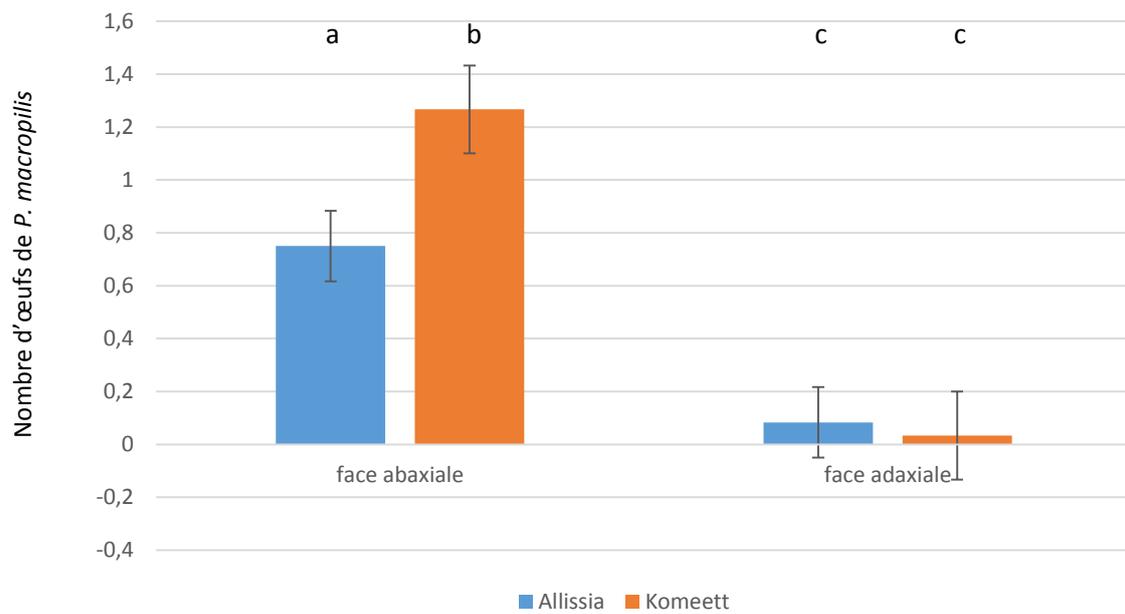


Figure 48 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs pondus par *Phytoseiulus macropilis* dans les microcosmes après 24 h sur les faces adaxiales et abaxiales des deux cultivars Allissia et Komeett. Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes

Contrairement aux œufs, le nombre de femelles de *P. macropilis* vivantes retrouvées après 24 h était statistiquement inférieur en présence d'une larve de *M. pygmaeus* ($\chi^2 = 19,605$, $df = 1$, $P < 0,001$) indépendamment du cultivar (Figure 49).

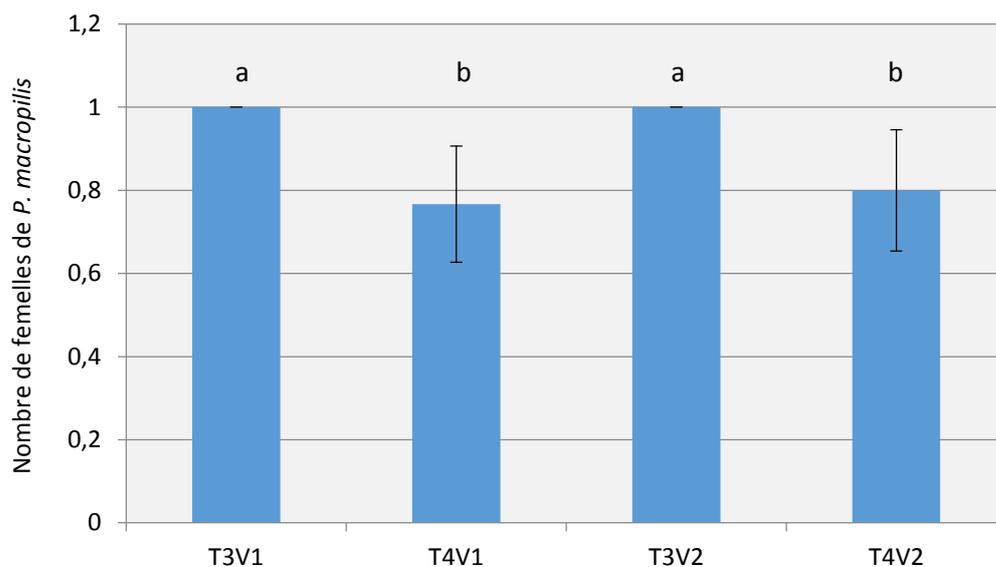


Figure 49 : Nombre moyen (\pm E.S.) de femelles de *Phytoseiulus macropilis* vivantes après 24 h dans les microcosmes en fonction des modalités 3 et 4 (T3 = Tu+Pm et T4 = Tu+Mp+Pm) avec Mp = *Macrolophus pygmaeus* et des deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes

3.3. Prédation des œufs de *Phytoseiulus macropilis* par *Macrolophus pygmaeus* en l'absence de proie extragilde

Pour les deux cultivars Allissia et Komeett, en présence uniquement d'œufs de *P. macropilis* et sans proies alternatives (*T. urticae* ou femelles de *P. macropilis*), *M. pygmaeus* a consommé des œufs de *P. macropilis* ($\chi^2 = 14,20$, $df = 1$, $P < 0,001$), sans différence significative entre les deux cultivars (Figure 50).

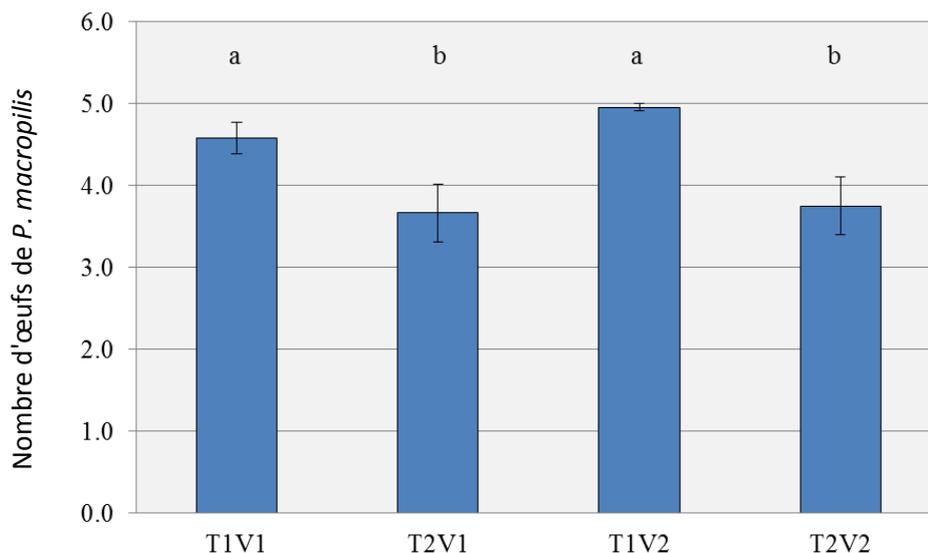


Figure 50 : Nombre moyen (\pm E.S.) d'œufs de *Phytoseiulus macropilis* après 24 h dans les microcosmes en l'absence (T1) ou en présence de *Macrolophus pygmaeus* (T2) sur les deux cultivars Allissia (V1) et Komeett (V2). Les modalités qui partagent une même lettre ne sont pas significativement différentes

3.4. Additivité des deux prédateurs

Pour le cultivar Allissia, la consommation des œufs ou des femelles de *T. urticae* par les deux prédateurs ensemble est supérieure aux valeurs prédites par le modèle additif et le modèle multiplicatif (Tableau 15). Les valeurs prédites par les deux modèles sur la totalité des proies (œufs + femelles) sont statistiquement différentes des valeurs obtenues réellement (pour le modèle additif, $\chi^2 = 76,318$, $dl = 1$, $P < 0,001$ et pour le modèle multiplicatif, $\chi^2 = 81,009$, $dl = 1$, $P < 0,001$). Pour les œufs de *T. urticae*, les résultats sont identiques en effectuant les calculs pour chaque face des folioles (Tableau 16).

Pour le cultivar Komeett, la consommation des œufs par les deux prédateurs n'est pas significativement différente de la valeur obtenue avec le modèle multiplicatif (Tableau 15). Le résultat est identique en distinguant les deux faces des folioles (Tableau 16). Aucun des deux modèles ne permet de prévoir le nombre de femelles de *T. urticae* consommées. En considérant la totalité des proies (œufs + femelles) pour le cultivar Komeett, la valeur prédite par le modèle additif n'est pas différente de celle obtenue ($\chi^2 = 1,451$, $dl = 1$, $P = 0,228$).

Tableau 15 : Comparaison entre le nombre d'œufs et de femelles de *Tetranychus urticae* réellement consommés par les deux prédateurs et les nombres attendus selon le modèle d'additivité (Equation 1) et le modèle multiplicatif (Equation 2 – Les équations sont données dans les Matériels et Méthodes).

Cultivar	Stade	Modèle	Consommés	Vivants	χ^2	dl	P
Allissia	Femelle	Microcosme	66	69	4,931	1	0,026
		Eq.1	47	88			
Allissia	Femelle	Microcosme	66	69	7,446	1	0,006
		Eq.2	43	92			
Allissia	Œufs	Microcosme	217	185	73,999	1	< 0,001
		Eq.1	97	305			
Allissia	Œufs	Microcosme	217	185	73,999	1	< 0,001
		Eq.2	97	305			
Komeett	Femelle	Microcosme	80	62	4,564	1	0,033
		Eq.1	61	81			
Komeett	Femelle	Microcosme	80	62	8,478	1	0,004
		Eq.2	56	88			
Komeett	Œufs	Microcosme	319	230	6,175	1	0,013
		Eq.1	360	189			
Komeett	Œufs	Microcosme	319	230	1,035	1	0,309
		Eq.2	301	248			

Tableau 16 : Comparaison entre le nombre d'œufs de *Tetranychus urticae* réellement consommés par les deux prédateurs et les nombres attendus selon le modèle d'additivité (Equation 1) et le modèle multiplicatif (Equation 2 – Les équations sont données dans les Matériel et Méthodes) sur les faces adaxiales et abaxiales des deux cultivars.

Cultivar	Face	Modèle	Consommés	Vivants	χ^2	df	P
Allissia	adaxiale	Microcosme	81	84			
		Eq.1	38	127	23,184	1	< 0,001
Allissia	adaxiale	Microcosme	81	84			
		Eq.2	36	129	25,636	1	< 0,001
Allissia	abaxiale	Microcosme	136	101			
		Eq.1	76	161	29,706	1	< 0,001
Allissia	abaxiale	Microcosme	136	101			
		Eq.2	76	161	29,706	1	< 0,001
Komeett	adaxiale	Microcosme	94	69			
		Eq.1	103	60	0,821	1	0,365
Komeett	adaxiale	Microcosme	94	69			
		Eq.2	87	76	0,447	1	0,503
Komeett	abaxiale	Microcosme	225	161			
		Eq.1	257	129	5,307	1	0,021
Komeett	abaxiale	Microcosme	225	161			
		Eq.2	215	171	0,428	1	0,513

4. Discussion

Afin de déterminer si la plante hôte a un impact sur les interactions entre un phytophage et ses deux prédateurs, en particulier sur le taux de prédation de *T. urticae* par *P. macropilis* et par *M. pygmaeus*, et sur la probabilité et l'intensité d'IGP de *M. pygmaeus* sur *P. macropilis*, nous avons conduit plusieurs séries d'observations en microcosmes sur des systèmes relativement simples qui permettent de prendre en compte des facteurs tels que la densité des différents arthropodes, les stades de développement, et la survie des différents individus. Dans ces conditions, notre étude indique que le taux d'oviposition de l'acarien phytophage *T. urticae* diffère entre les faces abaxiales et adaxiales des folioles du cultivar Komeett, et non entre celles du cultivar Allissia. Ce résultat a été obtenu avec des femelles de *T. urticae* élevées sur des plantes des cultivars sur lesquels les tests ont été réalisés. Or, il a été montré précédemment que *T. urticae* a un taux d'oviposition variable en fonction des cultivars de tomate (Atalay et Kumral, 2013 ; van Impe et Hance, 1993), et que le taux d'oviposition est plus faible sur les cultivars de tomate ayant une densité de trichomes glandulaires élevée (Cedola et Sánchez, 2003; Cedola et al., 2001). Pour les deux cultivars que nous avons choisis, la densité des trichomes glandulaires et non glandulaires (Type VI et type V selon la classification de Lukwill, 1943, citée par Simmons et Gurr, 2005) situés sur la face abaxiale des folioles était supérieure sur le cultivar Komeett par rapport à celle dénombrée sur le cultivar Allissia. Cependant, si la différence entre les deux cultivars pour les trichomes glandulaires de type VI est statistiquement significative, elle est très faible en valeur absolue ($7,7 \pm 1,0$ vs $5,4 \pm 0,6$ pour $2,55 \text{ mm}^2$, respectivement) (Chapitre 2). Par contre, la différence entre les deux cultivars pour les trichomes non glandulaires de type V est beaucoup plus marquée en valeur absolue avec une densité en trichomes non glandulaires du cultivar Komeett presque deux fois supérieure à celle du cultivar Allissia ($78,6 \pm 5,7$ vs $45,2 \pm 3,3$ pour $2,55 \text{ mm}^2$, respectivement). Dans une étude menée par Alba et al. (2009) sur des hybrides issus de croisements entre une tomate cultivée et *S. pimpinellifolium* 'TO-937', une corrélation positive entre la concentration des feuilles en sucres acylés et la densité de trichomes glandulaires de type IV a été démontrée. Et plus la teneur en sucres acylés et la densité de trichomes de type IV étaient élevées, plus le taux de mortalité et l'effet répulsif vis-à-vis de *T. urticae* étaient élevés et le taux d'oviposition était faible (Alba et al., 2009). Cet effet ne pouvait cependant être vérifié car il était considéré comme un artefact dû à la corrélation

négative entre la densité des trichomes de type V et la densité de trichomes glandulaires de type IV associée à la teneur en sucres acylés de la plante. Or, cette corrélation positive entre la densité en trichomes non glandulaires de type V et le taux d'oviposition de *T. urticae* a été récemment confirmée par une étude menée par Lucini et al. (2015). Ces auteurs ont montré en travaillant sur des plantes issues de croisements interspécifiques entre *S. pennelli* 'LA-716' et *S. lycopersicum* qu'il y avait une corrélation positive entre le nombre de trichomes non glandulaires, de type II, III et V comptabilisés sans distinction, sur l'oviposition de *T. urticae* ainsi que sur l'attraction de *T. urticae* en conditions de libre choix. Cette étude confirme ainsi l'impact positif des trichomes non glandulaires sur l'oviposition de *T. urticae*. Il est sans doute possible de rapprocher ce résultat de celui obtenu dans notre étude avec le cultivar Komeett sur lequel le taux d'oviposition de *T. urticae* est supérieur à celui obtenu sur le cultivar Allissia. Le cultivar Komeett possède une densité en trichomes non glandulaires bien supérieure à celle du cultivar Allissia. Contrairement à ce qui a été observé pour d'autres phytophages et même pour *T. urticae* dans d'autres études (voir pour revue Dalin et al., 2008), la densité en trichomes glandulaires n'apparaît donc pas être le facteur ayant le plus d'influence sur le taux d'oviposition de *T. urticae*.

Comme pour *T. urticae*, le taux d'oviposition du prédateur *P. macropilis* a été supérieur sur le cultivar Komeett. Ce résultat est en accord avec les résultats obtenus par Roda et al. (2000) qui ont montré que le taux d'oviposition du prédateur *P. persimilis* était supérieur sur des feuilles de pommier présentant une importante pilosité. C'est aussi le cas de nombreux autres acariens prédateurs phytoséiides dont Schmidt (2014) dans une méta-analyse donne de nombreux exemples. Plus précisément, le taux d'oviposition de *P. macropilis* dans notre étude est du même ordre de grandeur que celui obtenu par Sato et al. (2011) qui ont estimé des taux d'oviposition de l'ordre de $1,6 \pm 0,1$ œufs sur le cultivar Carmen et de $1,0 \pm 0,1$ œufs sur le cultivar Cerasiforme, sans différence significative entre ces deux cultivars. Les cultivars de tomate cultivée Carmen et Cerasiforme avaient dans l'étude de Sato et al. (2011) un nombre de trichomes glandulaires rapporté à $2,55 \text{ mm}^2$ de $3,3 \pm 0,1$ et de $5,1 \pm 0,9$ et un nombre de trichomes non glandulaires de $7,6 \pm 0,1$ et de $5,2 \pm 0,1$ respectivement. Pour les trichomes glandulaires et non glandulaires, les densités sont statistiquement différentes entre les deux cultivars. Le taux d'oviposition était plus élevé sur le cultivar ayant à la fois la plus faible densité de trichomes glandulaires et la plus forte densité de trichomes non glandulaires. Dans notre étude, les deux cultivars Allissia et Komeett présentent un nombre de trichomes non

glandulaires très supérieur à ces valeurs avec une différence significative entre les deux cultivars. Le taux d'oviposition de *P. macropilis* supérieur sur le cultivar Komeett serait lié à la densité élevée de trichomes non glandulaires. Les mécanismes qui expliquent cette différence ne sont pas connus.

Dans l'étude de Sato et al. (2011), la consommation journalière d'œufs de *T. urticae* par *P. macropilis* sur des disques de feuille des cultivars de tomate Carmen et Cerasiforme étaient de l'ordre de $17,2 \pm 0,4$ et de $10,5 \pm 0,5$ respectivement. Les œufs de *T. urticae* étaient la seule nourriture fournie à *P. macropilis*. Dans une autre étude, Krips et al. (1999) ont montré sur *Gerbera* que le taux de prédation par *P. persimilis* des œufs de *T. urticae* à la densité de 1,3 - 2,5 œufs/ cm² était inversement proportionnel à la densité de trichomes mais ce taux de prédation n'était plus influencé par les trichomes lorsque la densité des œufs s'élevait à 8 œufs/ cm². Dans notre étude, *P. macropilis* a consommé sur le cultivar Komeett $5,57 \pm 1,98$ œufs en 24 h et $1,87 \pm 0,23$ adultes en moyenne. Sur le cultivar Allissia, *P. macropilis* n'a consommé aucun œuf en 24 h mais $1,29 \pm 0,24$ adultes en moyenne. Les résultats obtenus pour la consommation d'œufs de *T. urticae* par *P. macropilis* montrent donc une différence entre les deux cultivars, la consommation étant supérieure sur le cultivar Komeett. La non consommation par *P. macropilis* d'œufs de *T. urticae* sur le cultivar Allissia n'est sans doute pas liée à la densité d'œufs présents. En effet, *P. macropilis* a été classé par McMurtry et Croft (1997) comme un prédateur spécialiste du genre *Tetranychus*. Il a été montré que les prédateurs spécialistes dont fait partie *P. macropilis* ont une forte préférence pour les œufs de *T. urticae* (Oliveira et al., 2007; Blackwood et al., 2001). Or, *P. macropilis* n'a pas consommé d'œufs sur Allissia mais uniquement des adultes. Il est donc possible que la différence de consommation des œufs de *T. urticae* par *P. macropilis* observée entre Allissia et Komeett soit liée à un facteur autre, émanant de la plante hôte. Dans l'étude menée par Sato et al. (2011), la consommation des œufs de *T. urticae* était supérieure sur le cultivar ayant la densité de trichomes non glandulaires la plus élevée mais aussi la densité de trichomes glandulaires la plus faible. Ce résultat est en partie obtenu dans notre étude dans la mesure où *P. macropilis* a consommé plus d'œufs sur le cultivar Komeett caractérisé par une densité en trichomes non glandulaires plus élevée. Pour résumer, dans notre étude, il semble qu'une densité élevée de trichomes non glandulaires ait une influence positive sur l'oviposition des acariens phytophages, sur l'oviposition des prédateurs *P. macropilis* et sur la prédation de *T. urticae* par *P. macropilis*. L'effet inverse est observé sur le cultivar Allissia ayant le moins de trichomes

non glandulaires. Ce résultat est inattendu dans la mesure où d'une part, dans la plupart des études précédentes, l'effet des trichomes glandulaires sur les acariens phytophages et prédateurs semble être prépondérant sur l'effet des trichomes non glandulaires, et d'autre part, les trichomes non glandulaires ont un impact négatif sur différents paramètres de développement et le taux de prédation des ennemis naturels (Buitenhuis et al., 2014; Madadi et al., 2007; Krips et al., 1999; Gillespie et Quiring, 1994), particulièrement sur tomate (Riddick et Simmons, 2014; Cedola et Sánchez, 2003; Kennedy, 2003).

Un autre résultat inattendu de cette étude est le faible impact de *M. pygmaeus* sur sa proie *T. urticae*. *M. pygmaeus* est considéré comme un prédateur polyphage (Enkegaard et al., 2001) avec un comportement de recherche active (Alomar et al., 2002). *Macrolophus pygmaeus* a consommé des œufs et des femelles de *T. urticae* mais seule la consommation des adultes a été significative, sans différence entre les deux cultivars. Ce faible impact de la prédation de *M. pygmaeus* sur les œufs de *T. urticae* s'explique sans doute en grande partie par la très forte variabilité des résultats obtenus dans notre expérimentation. La consommation moyenne des œufs de *T. urticae* par *M. pygmaeus* seul était de 35.1 % sur le cultivar Komeett et de 24 % sur Allissia. Lorsque les deux prédateurs étaient présents, la consommation des œufs de *T. urticae* était de 58 % sur Komeett et de 46 % sur Allissia. La consommation des œufs et des femelles de *T. urticae* par les deux prédateurs présents simultanément dans les microcosmes est supérieure aux valeurs prévues par les modèles additif et multiplicatif. Seule la consommation des œufs sur le cultivar Komeett correspond au résultat attendu avec le modèle multiplicatif. Il est possible que les déplacements de l'un ou des deux prédateurs aient été plus rapides sur le cultivar Allissia qui possède moins de trichomes non glandulaires comparé au cultivar Komeett. La probabilité de rencontre des prédateurs avec les proies aurait alors été supérieure à celle observée sur Komeett.

Les résultats obtenus en microcosmes contrastent également avec ceux que nous avons obtenus en serre en conditions semi contrôlées et sur une période beaucoup plus longue. Lorsque les deux prédateurs sont présents sur des plants de tomate colonisés par *T. urticae*, il n'y a aucune évidence d'interaction entre les deux prédateurs, et en particulier pas d'effet de synergie contrairement à ce que nous observons dans les microcosmes. Cependant, en serre, nous avons montré que le niveau d'agrégation de *T. urticae* était plus élevé en présence des deux prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus*, et que le niveau d'agrégation de *P. macropilis* était aussi significativement plus élevé en présence de *M. pygmaeus* (Chapitre 1). Plusieurs

hypothèses peuvent être proposées pour expliquer les différences entre les résultats. *Macrolophus pygmaeus* ne consomme pas d'œufs de *P. macropilis* lorsque l'abondance en *T. urticae* qui est la proie partagée est élevée. La présence d'autres ressources (femelles et œufs de *T. urticae*) pour lesquelles il a été montré qu'il était prédateur (Enkegaard et al., 2001) peut expliquer ce résultat. L'effet de la densité des proies peut expliquer la différence observée au niveau des interactions entre prédateurs entre les microcosmes et la serre. En effet, la densité de *M. pygmaeus* en serre est nettement plus faible que celle observée dans les microcosmes. Cette différence est liée à la présence d'une nymphe de *M. pygmaeus* par microcosme. En comparaison, les proies sont en quantité limitée dans les microcosmes. Ce résultat est cohérent avec l'étude menée par Werling et al. (2012) sur la prédation de *Leptinotarsa decemlineata* par la coccinelle *Coleomegilla maculata* et par la punaise *Podisus maculiventris*. La prédation du doryphore est supérieure en présence des deux prédateurs lorsque la densité du phytophage est faible. Les conclusions de Werling et al. (2012) semblent donc pouvoir s'appliquer à notre étude. La combinaison de deux espèces de prédateurs aurait un impact plus important lorsque le nombre de proies est limité, comme ici dans les microcosmes.

Enfin, les observations conduites en microcosmes ont permis de montrer que lorsque *M. pygmaeus* est seul en présence de *P. macropilis*, la prédation des œufs de *P. macropilis* est significative mais toutefois sans différence entre les deux cultivars. *M. pygmaeus* est bien un prédateur intragilde et il consomme des œufs de *P. macropilis* lorsqu'ils sont les seules proies disponibles. Cependant, en présence d'autres proies comme des adultes et des œufs de *T. urticae*, il n'y a pas consommation d'œufs de *P. macropilis* par *M. pygmaeus*. La probabilité d'IGP de *M. pygmaeus* sur *P. macropilis* semble donc peu probable en conditions de production.

Pour conclure, le dispositif en microcosmes a permis de décrire de façon précise les interactions possibles entre l'acarien phytophage *T. urticae* et les deux prédateurs *P. macropilis* et *M. pygmaeus*, et de montrer que la plante hôte peut avoir un impact sur les taux de prédation. Les différences de densité des trichomes non glandulaires observées sur les deux cultivars de tomate se sont traduites pas des différences au niveau du taux de prédation des œufs de *T. urticae* en particulier. La plante hôte peut donc influencer l'efficacité de la lutte biologique. Cependant, de nombreuses questions se posent quant à l'impact des trichomes en conditions de production lorsque les densités des ravageurs et ennemis naturels sont très différentes, et lorsque d'autres proies potentielles sont présentes.

Discussion générale

1. Intérêt de *Phytoseiulus macropilis* comme agent de lutte biologique en culture de tomates sous serre pour lutter contre *Tetranychus urticae*

Phytoseiulus macropilis a été considéré comme agent potentiel de lutte contre *T. urticae*. L'expérimentation en serre a permis de confirmer l'efficacité de *P. macropilis* pour lutter contre *T. urticae* dans les conditions proches de celles rencontrées en serre de production de tomate. Précédemment, cet acarien prédateur avait été étudié dans cet objectif (Ferla et al., 2011; Fadini et al., 2010; Da Silva et al., 2005; Ali, 1998) mais très peu d'observations avaient été conduites en culture de tomate. Seuls les travaux réalisés en laboratoire par Sato et al. (2011) avaient permis de quantifier les déplacements, l'oviposition et la consommation des proies par *P. macropilis* sur deux cultivars de tomate. Les essais réalisés pendant cette thèse sont donc les premiers à avoir testé dans des conditions de production l'efficacité de *P. macropilis* comme agent de lutte biologique contre l'acarien phytophage *T. urticae*.

2. Intérêt de *Macrolophus pygmaeus* comme agent de lutte biologique en culture de tomate sous serre pour lutter contre *Tetranychus urticae*

En serre et dans nos conditions expérimentales, *M. pygmaeus* n'a pas démontré une efficacité suffisante pour la suppression des populations de *T. urticae*. Cependant, dans les microcosmes, les résultats indiquent qu'il y a eu une prédation significative sur les adultes de *T. urticae*. Les résultats des travaux de Enkegaard et al. (2001) montrent aussi en conditions contrôlées une prédation significative d'œufs de *T. urticae* par *M. caliginosus*. La différence de prédation entre la serre et les microcosmes peut être due au ratio proie/prédateur. Dans l'essai de Enkegaard et al. (2001) comme dans notre essai en microcosmes, ce ratio est plus élevé que celui que nous avons en serre. En serre, nous avons compté les individus présents sur les folioles pour obtenir une densité moyenne par foliole mais le nombre de folioles présentes par cage et pouvant être prospectées par *M. pygmaeus* était important et augmentait avec la croissance de la plante et la colonisation des *T. urticae*. Ainsi, le nombre

de proies a augmenté au cours du temps, et le ratio proie/prédateur était alors sans doute trop élevé pour observer des résultats significatifs. Par ailleurs, dans l'étude de Enkegaard et al. (2001), plusieurs espèces de proies sont proposées : des œufs de *T. vaporariorum* et des œufs de *T. urticae* sont présentés simultanément au miride. Cette diversité de proies entraîne pour certains prédateurs l'apparition de performances supérieures à celles observées avec la prédation d'une seule espèce (Topf, 1995). Ceci a été démontré pour *M. caliginosus*. Le temps de développement des stades immatures de *M. caliginosus* avec le puceron *Myzus persicae* et l'acarien *T. urticae* était de 15,3 et de 35,7 jours respectivement alors que le temps de développement était de 13,4 jours lorsque les deux espèces de proies étaient proposées simultanément (Hansen et al., 1999). Il est probable qu'en serre de production lorsque les aleurodes, proies « préférées » de *M. pygmaeus*, sont présentes, il y ait une augmentation importante de la consommation de *T. urticae* pour deux raisons. D'une part, la densité de *M. pygmaeus* devrait augmenter grâce aux ressources que constituent les aleurodes (Perdikis et Lykouressis, 2000), et d'autre part, le taux de prédation devrait augmenter suite une stimulation de *M. pygmaeus* liée à la présence de plusieurs espèces de proies. Lykouressis et al. (2009) ont aussi montré en laboratoire que la prédation de *M. pygmaeus* sur différents stades de la mouche blanche *T. vaporariorum* augmentait avec le nombre de proies proposées.

3. Interactions entre les prédateurs *Macrolophus pygmaeus* et *Phytoseiulus macropilis*

En serre, il n'y a pas eu d'interactions significatives entre *P. macropilis* et *M. pygmaeus*. Au contraire, en microcosmes, nous avons pu observer une prédation des femelles de *P. macropilis* par les larves de *M. pygmaeus*, ainsi qu'une prédation des œufs de *P. macropilis* lorsqu'ils étaient les seules proies proposées à *M. pygmaeus*. Plusieurs explications peuvent être données à cette différence observée entre la serre et les microcosmes. Ce résultat peut être relié à la différence des volumes pouvant être prospecté par *M. pygmaeus*. En effet, il a été montré que le volume exploré par les différents prédateurs a une influence sur la prédation intraguilde. La probabilité d'IGP augmente lorsque le volume à explorer diminue et

que la probabilité de rencontre entre les prédateurs augmente (Ingels et De Clercq, 2011). Par exemple, Hindayana et al. (2001) observent que l'intensité de l'IGP entre les larves de syrphes *Episyrphus balteatus* et les coccinelles *H. axyridis* et *Coccinella septempunctata* est divisée par cinq lorsque les tests sont effectués sur une plante entière de haricot et non plus en boîte de pétri.

Une seconde explication possible est donnée par la présence de proies extraguiltes. Une faible densité de proies extraguiltes peut entraîner une augmentation de la prédation intraguilde. Dans la comparaison serre/microcosme, nous avons en microcosmes une densité de proies extraguiltes inférieure à celle observée en serre et donc un ratio proie/ prédateur plus faible. Dans la serre, en se référant aux volumes de prospection possible pour *M. pygmaeus*, la densité de proies en rapport avec le volume de prospection est nettement plus élevée. Théoriquement (Lucas et Rosenheim, 2011), sur une échelle de temps assez longue, une forte densité de proies extraguiltes devrait aboutir à la diminution de la densité de la proie intraguilde et à l'augmentation de la densité du prédateur intraguilde. L'essai en serre montre que la densité de *M. pygmaeus*, bien qu'il soit prédateur de *T. urticae* n'augmente pas au cours du temps. Or, *T. urticae* ne permet pas à *M. pygmaeus* de se développer aussi rapidement que les aleurodes ou les pucerons (Lykouressis et al., 2009 ; Perdikis et Lykouressis, 2002). En conséquence, aucune interaction significative n'a été observée entre *M. pygmaeus* et *P. macropilis*. La qualité de la proie extraguilde associée au volume dans lequel évoluent les prédateurs a sans doute limité l'apparition de l'IGP. Des résultats identiques mais avec une augmentation significative de la densité de *M. pygmaeus* qui est ici le prédateur intraguilde aurait permis de conclure que l'abondance des proies extraguiltes diminue l'intensité de la prédation intraguilde (Trotta et al., 2015; Gagnon et Brodeur, 2014).

Par ailleurs, les différentes recherches menées précédemment sur la prédation intraguilde entre *M. pygmaeus* et un autre prédateur montrent que *M. pygmaeus* est très souvent la proie intraguilde et non le prédateur intraguilde (Trotta et al., 2015; Lucas et Alomar, 2001, 2000). Cette étude montre que *M. pygmaeus* peut aussi être prédateur intraguilde mais l'apparition de l'IGP suppose une densité élevée de *M. pygmaeus*, ce qui n'a pas été le cas dans les essais conduits en serre.

4. Additivité entre les deux prédateurs *Phytoseiulus macropilis* et *Macrolophus pygmaeus*

Dans les microcosmes, l'association de *P. macropilis* et de *M. pygmaeus* a permis une plus grande consommation des femelles et des œufs de *T. urticae*. L'association a créé une synergie significative entre les deux prédateurs, excepté lorsque la consommation des adultes de *T. urticae* sur le cultivar Komeett est prise en compte. Cependant, les tests en serre ne permettent pas de faire de différence entre les modalités avec *P. macropilis* seul ou associé avec *M. pygmaeus*. *Phytoseiulus macropilis* apparaît être le principal prédateur de *T. urticae*. La différence de densité des proies entre la serre et les microcosmes est sans doute la raison principale de cette différence au niveau des résultats. Comme cité plus haut, en serre de production, la présence de proies favorisant le développement de *M. pygmaeus* (en particulier des pucerons ou des mouches blanches) ou/et associée à des lâchers complémentaires de *M. pygmaeus* devrait permettre une augmentation de la densité de *M. pygmaeus*, et une synergie entre les deux prédateurs devrait s'observer comme en microcosmes. Cependant, il est difficile de prédire si une plus forte densité de *M. pygmaeus* peut être préjudiciable à l'efficacité de *P. macropilis*, en tant que proie intragilde, ou si la prédation de *T. urticae* par *M. pygmaeus* peut renforcer l'impact de *P. macropilis* dans la lutte contre *T. urticae*. Il serait possible d'obtenir quelques éléments de réponse avec une étude d'attractivité. L'utilisation d'un olfactomètre pour déterminer l'attractivité sur *M. pygmaeus* d'une plante hôte colonisée par *T. urticae* en présence ou en absence de *P. macropilis* permettrait d'évaluer le risque de prédation pour *P. macropilis*. Les résultats obtenus par Moayeri et al. (2006) qui ont testé sur poivron l'attractivité de *M. caliginosus* par *T. urticae* ou par le puceron *M. persicae* montrent la préférence de *M. caliginosus* pour le puceron. Ils montrent aussi que ce sont les composés volatils émis par la plante suite à l'attaque du ravageur qui vont agir sur *M. caliginosus* et non des composés volatils émis par les arthropodes phytophages. Si cela est confirmé, il y a de fortes probabilités pour que *M. pygmaeus* ne détecte pas la présence de *P. macropilis*, celui-ci ne provoquant pas de réaction de la plante. Cependant, comme cela a été montré dans de nombreux systèmes, les prédateurs sont capables d'éviter les sites colonisés par d'autres prédateurs suite à la présence de signes de prédation (Choh et al., 2010 ; Magalhes et al.,

2005). Il faudrait toutefois vérifier que *M. pygmaeus* est sensible aux composés volatils émis lorsque *P. macropilis* consomme *T. urticae*.

Le résultat obtenu par Moayeri et al. (2006) peut aussi expliquer la différence de prédation intragilde entre les microcosmes et la serre. Si *P. macropilis* n'est pas détecté par *M. pygmaeus*, ils ne se rencontrent que lors de leurs déplacements. La probabilité de rencontre entre les deux prédateurs étant supérieure dans les microcosmes que dans la serre, le taux de prédation intragilde est donc logiquement supérieur dans les microcosmes.

5. Impact de la plante hôte sur la lutte biologique

De façon inattendue, le cultivar de tomate Komeett est intéressant car peu de recherches ont été effectuées jusqu'à présent sur l'effet des trichomes non glandulaires sur les phytophages et les ennemis naturels (Tian et al., 2012). En effet, Komeett est un cultivar possédant, sur la face abaxiale des folioles, une densité de trichomes non glandulaires de type V supérieure à celle du cultivar Allissia. Sur la face adaxiale, il y a aussi une différence significative entre les deux cultivars mais uniquement pour les densités des trichomes glandulaires de Type VI. Les analyses ont également montré une différence pour les teneurs en rutine (supérieures pour Komeett) et en tomatine (supérieures pour Allissia), et des différences qualitatives au niveau des composés volatils de type terpènes entre les deux cultivars.

Les essais en microcosmes ne montrent pas d'effet significatif du cultivar sur l'oviposition de *T. urticae* bien que le taux d'oviposition de *T. urticae* sur le cultivar Allissia semble plus faible que sur le cultivar Komeett. Wosula et al. (2009) ont observé un meilleur taux d'oviposition d'une autre espèce d'acarien phytophage *T. evansi* sur la tomate cultivée 'Money Maker'. Ce cultivar est caractérisé par une densité de trichomes de type V supérieure à celles des autres cultivars testés. 'Money Maker' était comparé en particulier à *Lycopersicon hirsutum* accession 'LA 2204' possédant une densité de trichomes glandulaires de Type IV supérieure à celle du cultivar 'Money Maker'. Cette accession 'LA 2204' était la plus résistante vis-à-vis de l'acarien : la durée de développement de l'œuf à l'adulte était plus longue, la fécondité et la durée de vie étaient plus faibles que sur le cultivar 'Money Maker'. D'autre part, les distances parcourues par *T. evansi* sur des disques de feuilles était plus importante sur le cultivar 'Money Maker'. Les trichomes non glandulaires apparaissent donc favorables à cet acarien

phytophage. Cependant, l'impact des trichomes non glandulaires semble variable en fonction des espèces de ravageurs. Une étude menée avec *Leptinotarsa decemlineata* sur un cultivar mutant de tomate ne possédant que des trichomes non glandulaires fait apparaître une influence négative de ce cultivar sur le comportement et la croissance de *L. decemlineata*, et une influence positive sur un autre ravageur *Helicoverpa zea* (Tian et al., 2012). Gurr et McGrath (2002) ont aussi montré que la densité de trichomes de type V est positivement corrélée avec le développement des larves de la teigne de la pomme de terre *Phthorimaea operculella* sur *L. hirsutum* et sur *L. hirsutum* f. *glabratum* alors que pour les trichomes glandulaires de type IV et VI, il y avait une corrélation positive significative entre les densités et le taux de mortalité des larves. De plus, plus la densité en trichomes glandulaires était élevée et plus la probabilité de développement des larves et d'émergence des adultes était faible. Ces différents exemples montrent que certains arthropodes peuvent se développer en présence de trichomes non glandulaires et glandulaires alors que d'autres seront impactés négativement.

Dans cette étude, la plante a un effet marqué sur le prédateur *P. macropilis*. En effet, le taux d'oviposition de *P. macropilis* est supérieur sur le cultivar Komeett. Cette différence entre les deux cultivars s'observe au niveau des pontes de *P. macropilis* sur la face abaxiale des folioles. Cependant, là aussi, les résultats obtenus en microcosmes diffèrent des conclusions obtenues en serre. La différence d'oviposition entre les deux cultivars en microcosmes est de l'ordre de 0,43 œufs / femelle pendant les 24 h du test. Une telle différence d'oviposition en serre devrait entraîner rapidement une différence entre les deux cultivars, ce que nous n'avons pas observé.

Pour les composés secondaires, sur la base d'études précédentes (voir chapitre 2), les composés présents dans les feuilles de tomate qui peuvent avoir un effet répulsif voire toxique pour les *T. urticae* sont les sucres acylés, les composés phénoliques dont l'acide chlorogénique et la rutine, les méthyl cétones dont le 2-tridécanone, et la tomatine. Or, pour les deux cultivars Allissia et Komeett, les concentrations en 2-tridécanone ne sont pas différentes. Ce composé ne semble donc pas être la cause de la différence observée entre les deux cultivars au niveau de l'oviposition de *T. urticae* (statistiquement non significative) et de *P. macropilis* (significative) en conditions de microcosmes.

Entre les deux cultivars, seules les concentrations ou compositions en tomatine, rutine et terpènes apparaissent différentes. Or, il existe peu de travaux sur l'effet de la rutine ou de la tomatine sur les acariens phytophages ou prédateurs. Ridsdill-Smith et al. (1995) ont montré que la rutine était répulsive sur *Halotydeus destructor* (Acari : Penthaleidae), un acarien phytophage du trèfle *Trifolium subterraneum* L. L'effet répulsif de la rutine et de l'acide chlorogénique sur *T. urticae* a été confirmé par Hoffland et al. (2000). Ces auteurs ont fait varier la teneur en azote de plantes de tomate. L'augmentation de la teneur en azote dans les plantes entraînait une diminution de la concentration en composés de défenses de la plante. Des tests de choix avec des disques foliaires et des observations en olfactomètre ont indiqué que les acariens préféraient les feuilles avec les teneurs en composés phénoliques les plus faibles. Dans nos essais, alors que les teneurs en acide chlorogénique des deux cultivars ne sont pas différentes, la concentration en rutine est plus élevée pour le cultivar Komeett. Cependant, il y a plus d'œufs déposés par *T. urticae* et par *P. macropilis* sur Komeett que sur Allissia. Inversement, la concentration en tomatine est plus élevée pour le cultivar Allissia. Jared et al. (2015) ont montré que, dans des extraits de morelles noires comestibles parmi lesquels il y avait des dérivées de la tomatine, l'association de glycoalcaloïdes présents était toxique sur *T. evansi*. Donc, il serait possible d'émettre l'hypothèse que le taux d'oviposition de *P. macropilis* plus faible sur Allissia que sur Komeett pourrait être lié à la concentration plus importante de tomatine dans les folioles du cultivar Allissia. L'effet de la tomatine sur les acariens serait relativement plus fort que celui de la rutine, associé à la densité de trichomes de type V favorables à *P. macropilis*. Cependant, il faudrait si possible faire varier uniquement ce composé dans les folioles pour pouvoir conclure.

Au niveau des terpènes, les analyses montrent des différences qualitatives entre les deux cultivars. Parmi les composés ayant des pics de concentration différents, le β -phellandrène est un composé constitutif émis par les plantes de tomate et il a été montré que son émission n'augmente pas après une attaque de *T. urticae* (Kant et al., 2004). En effet, entre une plante attaquée par *T. urticae* et une plante non attaquée, les concentrations de β -phellandrène dans les composés volatils émis pendant cinq jours sont identiques (Kant et al., 2004). Ce terpène ne semble donc pas être responsable de comportements différents des phytophages ou des acariens prédateurs. Or, si le β -phellandrène est le principal monoterpène identifié dans les trichomes de type VI de certains cultivars de tomate cultivée (Ament et al., 2004), la

complexité des composés volatils émis par les plantes rend difficile l'attribution d'une fonction particulière à un terpène donné. Il nous est donc impossible à ce stade de conclure que la présence ou l'absence de β -pinène, terpinolène ou β -phellandrène chez les deux cultivars sont à l'origine des différences observées au niveau de l'oviposition de *T. urticae* et de *P. macropilis*.

6. Perspectives

Si les tests en microcosmes peuvent renseigner sur le potentiel de prédation d'un ennemi naturel et sur le sens de l'IGP, unilatérale ou bilatérale, il apparaît que l'échelle spatiale relativement faible du dispositif expérimental d'une part et l'échelle temporelle très courte d'autre part, ne permettent pas de transposer les résultats obtenus en microcosmes aux volumes tels qu'ils sont en production (Rosenheim, 2007; Vance-Chalcraft et al., 2007). De plus, lorsque la capacité de multiplication des arthropodes phytophages comme celle des acariens est exponentielle, l'utilisation de cages semble être un bon compromis. Dans ce contexte, il serait donc intéressant de poursuivre cette étude par des tests en serre pour comparer différents ratios de *M. pygmaeus*/*P. macropilis* et pour déterminer la densité à partir de laquelle il y a prédation intraguilde. Le nombre moyen de *M. pygmaeus* par plante en cours de culture peut en effet devenir très élevé (Sampson et Jacobson, 1999).

D'autre part, différentes études ont été menées sur l'effet des trichomes glandulaires de la tomate cultivée et des tomates sauvages sur *T. urticae* (Lucini et al., 2015; Alba et al., 2009; Maluf et al., 2007). Par contre, peu de travaux ont pris en compte l'impact des trichomes glandulaires sur l'acarien prédateur *P. macropilis* (mais voir Sato et al., 2011). Il serait donc intéressant de tester la résistance vis-à-vis de *T. urticae* de cultivars caractérisés par des densités de trichomes glandulaires élevées et les conséquences sur le développement et le taux de prédation de *P. macropilis*. *Tetranychus urticae* gêné par les trichomes pourrait être rapidement régulé par *P. macropilis* si celui-ci n'est pas négativement impacté par les trichomes glandulaires.

Enfin, l'attractivité des composés volatils émis par différents cultivars de tomate suite à une attaque de *T. urticae* devrait être testée vis-à-vis de *P. macropilis*. *P. persimilis* semble bien répondre aux composés volatils émis par différentes plantes hôtes (De Boer et al., 2004 ; de

Boer et Dicke, 2004). L'attractivité de la plante vis-à-vis de *P. macropilis* permettrait de favoriser la dispersion du prédateur et d'augmenter à l'échelle de la serre l'efficacité du phytoséiide.

L'étude d'un second lâcher de *P. macropilis* sur une plante contaminée par *T. urticae* serait également à mettre en place. La distribution des *T. urticae* au cours du temps s'accompagne d'une migration vers le haut de la plante. *P. macropilis* est un acarien qui ne migre pas avant d'avoir consommé l'ensemble des proies présentes dans un foyer. Il serait intéressant d'effectuer un deuxième lâcher au niveau de la tête des plantes lorsque les *T. urticae* ont commencé à se disperser, et ainsi optimiser la lutte biologique contre *T. urticae* grâce à l'acarien prédateur *P. macropilis*.

Bibliographie

- Abbott WS (1987) A method of computing the effectiveness of an insecticide. *J Am Mosq Control Assoc* 3:302–303.
- Agrawal AA, Kobayashi C, Thaler JS (1999) Influence of Prey Availability and Induced Host-Plant Resistance on Omnivory by Western Flower Thrips. *Ecology* 80:518. doi: 10.2307/176630.
- Agrawal AA, Karban R, Colfer RG (2000) How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. *Oikos* 89:70–80.
- Alba JM, Montserrat M, Fernández-Muñoz R (2009) Resistance to the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) by acylsucroses of wild tomato (*Solanum pimpinellifolium*) trichomes studied in a recombinant inbred line population. *Exp Appl Acarol* 47:35–47. doi: 10.1007/s10493-008-9192-4.
- Ali FS (1998) Life tables of *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Gamasida : Phytoseiidae) at different temperatures. *Exp Appl Acarol* 22:335–342. doi: 10.1023/a:1024560924642.
- Alomar Ò, Goula M, Albajes R (2002) Colonisation of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Heteroptera) in northern Spain. *Agric Ecosyst Environ* 89:105–115.
- Ament K, Kant MR, Sabelis MW, et al (2004) Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. *Plant Physiol* 135:2025–2037. doi: 0.1104/pp.104.048694.
- Andre H, Remacle C (1984) Comparative and Functional-morphology of the Gnathosoma of *Tetranychus urticae* (acari, Tetranychidae). *Acarologia* 25:179–180.
- Antonius GF, Snyder JC (2006) Natural products: Repellency and toxicity of wild tomato leaf extracts to the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch. *J Environ Sci Health Part B-Pestic Food Contam Agric Wastes* 41:43–55. doi: 10.1080/03601230500234893.
- Antonius GF, Kamminga K, Snyder JC (2014) Wild tomato leaf extract for spider mite control and cowpea aphid control. *J Environ Sci Health Part B* 49:527–531. doi: 10.1080/03601234.896678.
- Arim M, Marquet PA (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol Lett* 7:557–564. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00613.x.
- Arnason JT, Bernards MA (2010) Impact of constitutive plant natural products on herbivores and pathogens. *Can J Zool-Rev Can Zool* 88:615–627. doi: 10.1139/Z10-038.

- Atalay E, Kumral NA (2013) Biological features and life tables of *Tetranychus urticae* (Koch)(Acari: Tetranychidae) on different table tomato varieties. *Türkiye Entomoloji Derg* 37:329–341.
- Avery PB, Kumar V, Simmonds MSJ, Faull J (2015) Influence of leaf trichome type and density on the host plant selection by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Appl Entomol Zool* 50:79–87. doi: 10.1007/s13355-014-0308-5.
- Bale J., van Lenteren J., Bigler F (2008) Biological control and sustainable food production. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:761–776. doi: 10.1098/rstb.2007.2182.
- Bates D, Maechler M, Bolker B and Walker S (2015a). `lme4`: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8, <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>>.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015b) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw.* doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- Benhamou N (2009) La résistance chez les plantes. Lavoisier Editions Tec & DOc. 376 p
- Bernstein C (1984) Prey and predator emigration responses in the acarine system *Tetranychus-urticae-Phytoseiulus-persimilis*. *Oecologia* 61:134–142. doi: 10.1007/BF00379099.
- Besser K, Harper A, Welsby N, et al (2009) Divergent Regulation of Terpenoid Metabolism in the Trichomes of Wild and Cultivated Tomato Species. *PLANT Physiol* 149:499–514. doi: 10.1104/pp.108.126276.
- Björkman C, Ahrné K (2005) Influence of leaf trichome density on the efficiency of two polyphagous insect predators. *Entomol Exp Appl* 115:179–186.
- Blackwood JS, Schausberger P, Croft BA (2001) Prey-stage preference in generalist and specialist Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) when offered *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) eggs and larvae. *Environ Entomol* 30:1103–1111.
- Bonato O, Couton L, Fargues J (2006) Feeding preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) on *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *J Econ Entomol* 99:1143–1151.
- Briggs CJ, Borer ET (2005) Why short-term experiments may not allow long-term predictions about intraguild predation. *Ecol Appl* 15:1111–1117.
- Buitenhuis R, Shipp L, Scott-Dupree C, et al (2014) Host plant effects on the behaviour and performance of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 62:171–180. doi: 10.1007/s10493-013-9735-1.
- Çakmak I, Janssen A, Sabelis MW (2006) Intraguild Interactions Between the Predatory Mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis*. *Exp Appl Acarol* 38:33–46. doi: 10.1007/s10493-005-6247-7.

- Castagnoli M, Caccia R, Liguori M, et al (2003) Tomato transgenic lines and *Tetranychus urticae*: changes in plant suitability and susceptibility. *Exp Appl Acarol* 31:177–189. doi: 10.1023/B:APPA.0000010387.48323.ee.
- Castañé C, Agustí N, Arnó J, et al (2013) Taxonomic identification of *Macrolophus pygmaeus* and *Macrolophus melanotoma* based on morphometry and molecular markers. *Bull Entomol Res* 103:204–215. doi: 10.1017/S0007485312000545.
- Castañé C, Alomar O, Goula M, Gabarra R (2004) Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs *Macrolophus caliginosus* and *Dicyphus tamaninii*. *Biol Control* 30:591–597. doi: 10.1016/j.biocontrol.2004.02.012.
- Cedola CV, Sánchez NE (2003) Effect of tomato pubescence on development, survival and fecundity of *Tetranychus urticae* Koch and *Neoseiulus californicus* (McGregor)[Acari:Tetranychidae:Phytoseiidae]. *Acarologia* 255–260.
- Cedola CV, Sanchez NE, Liljestrom GG (2001) Effect of tomato leaf hairiness on functional and numerical response of *Neoseiulus californicus* (Acari : Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 25:819–831.
- Channarayappa, Shivashankar G, Muniyappa V, Frist R (1992) Resistance of *Lycopersicon* species to *Bemisia tabaci*, a tomato leaf curl virus vector. *Can J Bot* 2184–2192.
- Chatzivasileiadis EA, Boon JJ, Sabelis MW (1999) Accumulation and turnover of 2-tridecanone in *Tetranychus urticae* and its consequences for resistance of wild and cultivated tomatoes. *Exp Appl Acarol* 23:1011–1021. doi: 10.1023/A:1006394109643.
- Chatzivasileiadis EA, Sabelis MW (1997) Toxicity of methyl ketones from tomato trichomes to *Tetranychus urticae* Koch. *Exp Appl Acarol* 21:473–484. doi: 10.1023/a:1018436113892.
- Choh Y, van der Hammen T, Sabelis MW, Janssen A (2010) Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia* 163:335–340. doi: 10.1007/s00442-010-1605-5.
- Contreras-Medina LM, Torres-Pacheco I, Guevara-González RG, et al (2009) Mathematical modeling tendencies in plant pathology. *Afr J Biotechnol* 8:7399–7408.
- Coombs MR, Bale JS (2013) Comparison of thermal activity thresholds of the spider mite predators *Phytoseiulus macropilis* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 59:435–445-. doi: 10.1007/s10493-012-9619-9.
- CTIFL (2015) Tomate, Memento fruits et légumes. http://www.ctifl.fr/Memento/ficheproduit.aspx?Code_PageBase=TOMATE. (consulté en septembre 2016).
- Da Silva FR, Vasconcelos GJN, Oliveira MGCGJEJV (2005) Exigências térmicas e tabela de vida de fertilidade de *Phytoseiulus macropilis* (Banks)(Acari: Phytoseiidae). *Neotrop Entomol* 34:291–296.

- Dalin P, Agren J, Björkman C, et al (2008) Leaf Trichome Formation and Plant Resistance to Herbivory. In: Induced Plant Resistance to Herbivory. A Schaller (ed.), pp 89–105.
- Daugherty MP, Harmon JP, Briggs CJ (2007) Trophic supplements to intraguild predation. *Oikos* 116:662–677.
- De Backer L, Caparros Megido R, Haubruge E, Verheggen FJ (2014) *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) as an efficient predator of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) in Europe. *Biotechnol Agron Soc Env* 18:536–543.
- De Boer JG, Dicke M (2004) Experience with methyl salicylate affects behavioural responses of a predatory mite to blends of herbivore-induced plant volatiles. *Entomol Exp Appl* 110:181–189. doi: Article.
- De Boer JG, Posthumus MA, Dicke M (2004) Identification of volatiles that are used in discrimination between plants infested with prey or nonprey herbivores by a predatory mite. *J Chem Ecol* 30:2215–2230. doi: 10.1023/B:JOEC.0000048784.79031.5^e.
- De Moraes GJ, McMurtry JA, Denmark HA, Campos CB (2004) A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa* 1–494.
- Dicke M, Baldwin IT (2010) The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the “cry for help.” *Trends Plant Sci* 15:167–175. doi: 10.1016/j.tplants.2009.12.002.
- Dicke M, Vanbeek TA, Posthumus MA, et al (1990) Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions-involvement of host plant in its production. *J Chem Ecol* 16:381–396. doi: 10.1007/bf01021772.
- Duffay SS, Stout MJ (1996) Antinutritive and Toxic Components of Plant defence against insects. *Arch Insect Biochem Physiol* 32:3–37.
- Economou LP, Lykouressis DP, Barbetaki AE (2006) Time Allocation of Activities of Two Heteropteran Predators on the Leaves of Three Tomato Cultivars with Variable Glandular Trichome Density. *Environ Entomol* 35:387–393.
- Eigenbrode SD, Jetter R (2002) Attachment to plant surface waxes by an insect predator. *Integr Comp Biol* 42:1091–1099.
- El Titi A, Boller EB, Gendrier JP (1993) Integrated production. Principles and technical guidelines. *IOBCWPRS Bull* 16:96.
- Enkegaard A, Brødsgaard HF, Hansen D (2001) *Macrolophus caliginosus*: Functional response to whiteflies and preference and switching capacity between whiteflies and spider mites. *Entomol Exp Appl* 101:81–88.
- Eurostat (2015) In: Stat. Prod. <http://ec.europa.eu/eurostat/fr/web/conferences/conf-2016> (consulté en septembre 2016).

- Fadini MAM, Venzon M, Oliveira H, et al (2010) Response of the Predatory Mite *Phytoseiulus macropilis* (Banks) to Volatiles Produced by Strawberry Plants in Response to Attack by Tetranychid Mites (Acari: Phytoseiidae: Tetranychidae). *Neotrop Entomol* 39:248–252. doi: 10.1590/s1519-566x2010000200016.
- Faostat (2012)<http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/F> (consulté en septembre 2016).
- Faraji F, Janssen A, Sabelis MW (2002) Oviposition patterns in a predatory mite reduce the risk of egg predation caused by prey. *Ecol Entomol* 27:660–664.
- Fauvel G, Malausa JC, Kaspar B (1987) Laboratory studies on the main biological of *Macrolophus caliginosus* characteristics (Heteroptera, Miridae). *Entomophaga* 32:529–543. doi: 10.1007/bf02373522.
- Ferla NJ, Marchetti M, Johann L, Haetinger C (2011) Functional response of *Phytoseiulus macropilis* under different *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) population density in laboratory. *Zool Curitiba Impreso* 28:17–22. doi: 10.1590/S1984-46702011000100003.
- Ferrero M, Calvo FJ, Atuahiva T, et al (2011) Biological control of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard and *Tetranychus urticae* Koch by *Phytoseiulus longipes* Evans in tomato greenhouses in Spain [Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae]. *Biol Control* 58:30–35. doi: 10.1016/j.biocontrol.2011.03.012.
- Figueiredo AST, Resende JTV, Morales RGF, et al (2013) The role of glandular and non-glandular trichomes in the negative interactions between strawberry cultivars and spider mite. *Arthropod-Plant Interact* 7:53–58. doi: 10.1007/s11829-012-9218-z.
- Flechtmann CH, Knihinicki DK (2002) New species and new record of *Tetranychus* Dufour from Australia, with a key to the major groups in this genus based on females (Acari: Prostigmata: Tetranychidae). *Aust J Entomol* 41:118–127. doi: 10.1046/j.1440-6055.2002.00289.x.
- Fraenkel GS (1959) Raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129:1466–1470.
- Fréchette B, Vincent C, Giordanengo P, et al (2012) Do resistant plants provide an enemy-free space to aphids? *Eur J Entomol* 109:135.
- Fridman E (2005) Metabolic, Genomic, and Biochemical Analyses of Glandular Trichomes from the Wild Tomato Species *Lycopersicon hirsutum* Identify a Key Enzyme in the Biosynthesis of Methylketones. *PLANT CELL ONLINE* 17:1252–1267. doi: 10.1105/tpc.104.029736.
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S (2013) Plant Defense against Insect Herbivores. *Int J Mol Sci* 14:10242–10297. doi: 10.3390/ijms140510242.
- Gagnon A-È, Brodeur J (2014) Impact of plant architecture and extraguild prey density on intraguild predation in an agroecosystem. *Entomol Exp Appl* 152:165–173. doi: 10.1111/eea.12213.

- Gardiner MM, Landis DA (2007) Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biol Control* 40:386–395. doi: 10.1016/j.biocontrol.2006.11.005.
- Gassmann AJ, Hare JD (2005) Indirect cost of a defensive trait: variation in trichome type affects the natural enemies of herbivorous insects on *Datura wrightii*. *Oecologia* 144:62–71. doi: 10.1007/s00442-005-0038-z.
- Gerson U (1985) Webbing. In: Spider mites-Their biology, Natural Enemies and Control. Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 223–232.
- Gerson U, Smiley RL, Ochoa R (2003) Phytoseiidae. In: mites (acari) for pest control. Blackwell Science Ltd, pp 173–218.
- Gerson U, Weintraub PG (2007) Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest Manag Sci* 63:658–676. doi: Review.
- Gerson U, Weintraub PG (2012) Mites (Acari) as a Factor in Greenhouse Management. *Annu Rev Entomol* 57:229–247. doi: 10.1146/annurev-ento-120710-100639.
- Ghosh, B., Westbrook, T.C., Jones, A.D., 2014. Comparative structural profiling of trichome specialized metabolites in tomato (*Solanum lycopersicum*) and *S. habrochaites*: acylsugar profiles revealed by UHPLC/MS and NMR. *Metabolomics* 10. doi:10.1007/s11306-013-0585-y.
- Gigon V, Camps C, Le Corff J (2016) Biological control of *Tetranychus urticae* by *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* in tomato greenhouses. *Exp Appl Acarol* 68:55–70. doi: 10.1007/s10493-015-9976-2.
- Giles KL, Berberet RC, Zarrabi AA, Dillwith JW (2002) Influence of Alfalfa Cultivar on suitability of *Acyrtosiphon kondoi* (Homoptera: Aphididae) for survival and development of *Hippodamia convergens* and *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *J Econ Entomol* 95:552–557.
- Gillespie DR, Quiring DJM (1994) Reproduction and longevity of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) and its prey, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on different host plants. *J Entomol Soc Br Columbia* 91:3–8.
- Glas J, Schimmel B, Alba J, et al (2012) Plant Glandular Trichomes as Targets for Breeding or Engineering of Resistance to Herbivores. *Int J Mol Sci* 13:17077–17103. doi: 10.3390/ijms131217077.
- Greco, NM, Liljeström GG, Sánchez NE (1999) Spatial distribution and coincidence of *Neoseiulus californicus* and *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) on strawberry. *Exp Appl Acarol* 23:567–580.
- Guo Z, Weston PA, Snyder JC (1993) Repellency to Two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch, as related to leaf surface chemistry of *Lycopersicon hirsutum* accessions. *J Chem Ecol* 19:2965–2978.

- Gurr GM, McGrath D (2002) Foliar pubescence and resistance to potato moth, *Phthorimaea operculella*, in *Lycopersicon hirsutum*. Entomol Exp Appl 103:35–41.
- Gutierrez J (1985) Systematics. In: Spider mites-Their biology, Natural Enemies and Control. Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 75–90.
- Haliński ŁP, Kalkowska M, Kalkowski M, et al (2015) Cuticular wax variation in the tomato (*Solanum lycopersicum* L.), related wild species and their interspecific hybrids. Biochem Syst Ecol 60:215–224. doi: 10.1016/j.bse.2015.04.030.
- Hamdi F, Chadoeuf J, Chermiti B, Bonato O (2013) Evidence of Cannibalism in *Macrolophus pygmaeus*, a Natural Enemy of Whiteflies. J Insect Behav 26:614–621. doi: 10.1007/s10905-013-9379-3.
- Hansen DL, Brodsgaard HF, Enkegaard A (1999) Life table characteristics of *Macrolophus caliginosus* preying upon *Tetranychus urticae*. Entomol Exp Appl 93:269–275.
- Helle H, Sabelis MW (1985) Spider mites: their biology, natural enemies and control, Elsevier, Amsterdam.
- Helle W, Pijnacker L (1985) Parthenogenesis, chromosomes and sex. In: Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control. Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, Pays Bas, pp 129–139.
- Hervé M (2015). RVAideMemoire: Diverse Basic Statistical and Graphical Functions. R package version 0.9-50. <http://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.
- Hindayana D, Meyhöfer R, Scholz D, Poehling H-M (2001) Intraguild Predation among the Hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and Other Aphidophagous Predators. Biol Control 20:236–246. doi: 10.1006/bcon.2000.0895.
- Hoffland E, Dicke M, Van Tintelen W, et al (2000) Nitrogen availability and defense of tomato against two-spotted spider mite. J Chem Ecol 26:2697–2711. doi: Article.
- Holt RD, Polis GA (1997) A theoretical framework for intraguild predation. Am Nat 149:745–764.
- Hutin C (2011) Le marché de la tomate : la place de la France dans le contexte international. INFOS CTIFL 273:9–13.
- Ingegno BL, Pansa MG, Tavella L (2011) Plant preference in the zoophytophagous generalist predator *Macrolophus pygmaeus* (Heteroptera: Miridae). Biol Control 58:174–181. doi: 10.1016/j.biocontrol.2011.06.003.
- Ingels B, De Clercq P (2011) Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: a case study with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus*. BioControl 56:871–882. doi: 10.1007/s10526-011-9363-9.
- Janssen A, Bruin J, Jacobs G, et al (1997) Predators use volatils to avoid prey patches with conspecifics. J Anim Ecol 66:223–232.

- Janssen A, Sabelis MW, Magalhães S, et al (2007) Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88:2713–2719.
- Janssen A, Willemsse E, Van Der Hammen T (2003) Poor host plant quality causes omnivore to consume predator eggs. *J Anim Ecol* 72:478–483.
- Janssen, A. (1999) Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. *Entomol Exp Appl* 90:191–198.
- Jared JJ, Murungi LK, Wesonga J, Torto B (2016) Steroidal glycoalkaloids: chemical defence of edible African nightshades against the tomato red spider mite, *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae): Chemical defence of African nightshades against the tomato red spider mite. *Pest Manag Sci* 72:828–836. doi: 10.1002/ps.4100.
- Kang J-H, Shi F, Jones AD, et al (2010) Distortion of trichome morphology by the hairless mutation of tomato affects leaf surface chemistry. *J Exp Bot* 61:1053–1064. doi: 10.1093/jxb/erp370.
- Kant MR, Ament K, Sabelis MW, et al (2004) Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiol* 135:483–495. doi: 10.1104/pp.103.038315.
- Kaplan I, Thaler JS (2011) Do plant defenses enhance or diminish prey suppression by omnivorous Heteroptera ? *Biol Control* 59:53–60. doi: 10.1016/j.biocontrol.2010.12.005.
- Kellogg DW, Taylor TN, Krings M (2002) Effectiveness in defense against phytophagous arthropods of the cassabanana (*Sicana odorifera*) glandular trichomes. *Entomol Exp Appl* 103:187–189.
- Kennedy GG (2003) Tomato, Pests, parasitoids and Predators: Tritrophic Interactions Involving the Genus *Lycopersicon*. *Annu Rev Entomol* 48:51–72.
- Kessler A, Baldwin IT (2002) Plant responses to insect herbivory. *Annu Rev Plant Biol* 53:299–328. doi: 10.1146/annurev.arplant.53.100301.135207.
- Kessler A, Baldwin IT (2001) Defensive function of Herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291:2141–2144.
- Khan MMH, Kundu R, Alam MZ (2000) Impact of trichome density on the infestation of *Aphis gossypii* and incidence of virus disease in ashgourd [*Benincasa hispida* (Thunb.)Cogn.]. *Int J Pest Manag* 46:201–204.
- Kishaba AN, Castle S, McCreight JD, Desjardins PR (1992) Resistance of white-flowered gourd to sweetpotato whitefly. *HortScience* 27:1217–1221.
- Knudson C (2015) glmm: Generalized Linear Mixed Models via Monte Carlo Likelihood Approximation. R package version 1.0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=glmm>.

- Kozukue N, Han JS, Lee KR, Friedman M (2004) Dehydrotomatine and alpha-tomatine content in tomato fruits and vegetative plant tissues. *J Agric Food Chem* 52:2079–2083. doi: 10.1021/jf0306845.
- Kreiter S (1991) Les caractéristiques biologiques des acariens prédateurs d'acariens et leur utilisation en lutte biologique. *Le Progrès Agricole et Viticole*. 11:247–262.
- Kreiter S, Tixier M-S, Bourgeois T (2003) Do generalist phytoseiid mites (Gamasida: Phytoseiidae) have interactions with their host plants? *Int J Trop Insect Sci* 23:35–50.
- Krips OE, Kleijn PW, Willems PEL, et al (1999a) Leaf hairs influence searching efficiency and predation rate of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Ecol Evol Acari* 389–398.
- Krips OE, Willems PEL, Dicke M (1999b) Compatibility of host plant resistance and biological control of the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* in the ornamental crop gerbera. *Biol Control* 16:155–163.
- Lambert AM (2007) Effects of prey availability, facultative plant feeding, and plant defenses on a generalist insect predator. *Arthropod-Plant Interact* 1:167–173. doi: 10.1007/s11829-007-9015-2
- Levin DA (1973) The role of trichomes in plant defense. *Q Rev Biol* 48:3–15.
- Lindqvist (1985) External anatomy. In: *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 3–28
- Loughner R, Wentworth K, Loeb G, Nyrop J (2010) Influence of leaf trichomes on predatory mite density and distribution in plant assemblages and implications for biological control. *Biol Control* 54:255–262. doi: 10.1016/j.biocontrol.2010.05.017
- Lucas E, Alomar O (2001) *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an intraguild prey for the zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera : Miridae). *Biol Control* 20:147–152. doi: 10.1006/bcon.2000.0890
- Lucas E, Alomar O (2000) Susceptibilité de *Macrolophus caliginosus* Wagner (Heteroptera: Miridae) à la prédation intragilde. *IOBC Wprs Bull* 23:225–229.
- Lucas E, Brodeur J (1999) Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimiza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomol Soc Am* 28:622–627.
- Lucas E, Frechette B, Alomar O (2009) Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. *Biocontrol Sci Technol* 19:555–572. doi: 10.1080/09583150902883460.
- Lucas E, Rosenheim JA (2011) Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biol Control* 59:61–67. doi: 10.1016/j.biocontrol.2011.05.010.

- Lucini T, Faria MV, Rohde C, et al (2015) Acylsugar and the role of trichomes in tomato genotypes resistance to *Tetranychus urticae*. *Arthropod-Plant Interact* 9:45–53. doi: 10.1007/s11829-014-9347-7.
- Lykouressis DP, Perdikis DC, Gaspari MD (2007) Prey preference and biomass consumption of *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) fed *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbia* (Hemiptera: Aphinididae). *Eur J Entomol* 104:199–204.
- Lykouressis DP, Perdikis DC, Konstantinou A (2009) predation rates of *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) on different densities of eggs and nymphal instars of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). 32:105–112.
- Madadi H, Enkegaard A, Brodsgaard HF, et al (2007) Host plant effects on the functional response of *Neoseiulus cucumeris* to onion thrips larvae. *J Appl Entomol* 131:728–733. doi: 10.1111/j.1439-0418.2007.01206.x.
- Magalhaes S, Janssen A, Hanna R, Sabelis M (2002) Flexible antipredator behaviour in herbivorous mites through vertical migration in a plant. *Oecologia* 132:143–149. doi: 10.1007/s00442-002-0950-4.
- Magalhães S, Janssen A, Montserrat M, Sabelis MW (2005) Host-plant species modifies the diet of an omnivore feeding on three trophic levels. *Oikos* 111:47–56.
- Malausa JC (1989) Les punaises prédatrices Mirides dans les cultures de Solanacées du sud de la France. *PHM-RevHort* 39:43.
- Malausa JC, Trottin-Caudal Y (1996) Advances on the strategy of use of the predaceous bug, *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera, Miridae) in glasshouse crops. In: *Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management*. Thomas Say Publications (Etats-Unis), pp 178–189.
- Malézieux S, Navez B, Cheyrias J (1995) Contre l'aleurode des serres en cultures de tomates sous abris: utilisation et développement de *Macrolophus caliginosus* associé à *Encarsia formosa*. *Phytoma* 29–32.
- Maluf WR, Inoue IF, Ferreira R, et al (2007) Higher glandular trichome density in tomato leaflets and repellence to spider mites. *Pesqui Agropecu Bras* 42:1227–1235.
- Matter R (2014) Rapport statistique annuel. Centrale Suisse de culture maraichère, Bern-Zürich-Strasse 18 • CH-3425 Koppigen. 130 p.
- McDowell ET, Kapteyn J, Schmidt A, et al (2011) Comparative Functional Genomic Analysis of *Solanum* Glandular Trichome Types. *PLANT Physiol* 155:524–539. doi: 10.1104/pp.110.167114.
- McGregor EA, McDonough FL (1917) The red spider in cotton. *US Dep Agric* 1–72.
- McMurtry JA, Croft BA (1997) Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annu Rev Entomol* 42:291–321.

- Meck ED, Walgenbach JF, Kennedy GG (2009) Effect of vegetation management on autumn dispersal of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) from tomato. *J Appl Entomol* 133:742–748. doi: 10.1111/j.1439-0418.2009.01413.x.
- Messelink GJ, Janssen A (2014) Increased control of thrips and aphids in greenhouses with two species of generalist predatory bugs involved in intraguild predation. *Biol Control* 79:1–7. doi: 10.1016/j.biocontrol.2014.07.009.
- Meyling NV, Enkegaard A, Brodsgaard HF (2004) Intraguild predation by *Anthocoris nemorum* (Heteroptera: Anthocoridae) on the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera Braconidae). *Biocontrol Sci Technol* 14:627–630.
- Migeon A, Dorkeld (2016) Spider Mites Web: a comprehensive database for the Tetranychidae. In: <http://www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb> (consulté en août 2016).
- Milner SE, Brunton NP, Jones PW, et al (2011) Bioactivities of Glycoalkaloids and Their Aglycones from Solanum Species. *J Agric Food Chem* 3454–3484. doi: 10.1021/jf200439q.
- Moayeri HRS, Ashouri A, Brødsgaard HF, Enkegaard A (2006) Odour-mediated preference and prey preference of *Macrolophus caliginosus* between spider mites and green peach aphids. *J Appl Entomol* 130:504–508. doi: 10.1111/j.1439-0418.2006.01094.x.
- Müller CB, Brodeur J (2002) Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biol Control* 25:216–223.
- Nachman G (2006) The Effects of Prey Patchiness, Predator Aggregation, and Mutual Interference on the Functional Response of *Phytoseiulus persimilis* Feeding on *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Exp Appl Acarol* 38:87–111. doi: 10.1007/s10493-006-7209-4.
- Nachman G, Zemek R (2002) Interactions in a tritrophic acarine predator-prey metapopulation system IV: effects of host plant condition on *Tetranychus urticae* (Acari : Tetranychidae). *Exp Appl Acarol* 26:43–70. doi: 10.1023/A:1020929318422.
- Navez, B., 2011. Evolution des variétés cultivées et typologie de la segmentation, in: *Tomate, Qualité et Préférences*, Hortipratic. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes, Paris, pp. 123–159.
- Nihoul P (1994) Phenology of glandular trichomes related to entrapment of *Phytoseiulus persimilis* in the glasshouse tomato. *J Hortic Sci* 69:783–789.
- Nishida R (2002) Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annu Rev Entomol* 47:57–92.
- Norton AP, English-Loeb G, Belden E (2001) Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. *Oecologia* 126:535–542. doi: 10.1007/s004420000556.

- Okassa M, Tixier MS, Kreiter S (2010) Morphological and molecular diagnostics of *Phytoseiulus persimilis* and *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 52:291–303. doi: 10.1007/s10493-010-9364-x.
- Okuyama T (2009) Intraguild predation in biological control: consideration of multiple resource species. *BioControl* 54:3–7. doi: 10.1007/s10526-008-9154-0.
- Oliveira H, Fadini MAM, Venzon M, et al (2009) Evaluation of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) as a biological control agent of the two-spotted spider mite on strawberry plants under greenhouse conditions. *Exp Appl Acarol* 47:275–283. doi: 10.1007/s10493-008-9217-z.
- Oliveira H, Janssen A, Pallini A, et al (2007) A phytoseiid predator from the tropics as potential biological control agent for the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Biol Control* 42:105–109.
- Pallini A, Janssen A, Sabelis MW (1999) Spider mites avoid plants with predators. *Exp Appl Acarol* 23:803–815.
- Paré PW, Tumlinson JH (1999) Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol* 121:325–332.
- Peralta I Edith, Spooner DM (2000) Classification of wild tomatoes: a review. *Kurtziana* 28:45–54.
- Perdikis DC, Lykouressis DP (2000) Effects of Various Items, Host Plants, and Temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biol Control* 17:55–60.
- Perdikis DC, Lykouressis DP (2004) *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera : Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *J Econ Entomol* 97:1291–1298.
- Perdikis DC, Lykouressis DP (2002) Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. *Entomol Exp Appl* 102:261–272.
- Pilkington LJ, Messelink G, van Lenteren JC, Le Mottee K (2010) “Protected Biological Control” - Biological pest management in the greenhouse industry. *Biol Control* 52:216–220. doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.05.022
- Polis GA, Holt RD (1992) Intraguild predation: The dynamics of Complex Trophic Interactions. *TREE* 7:151-154.
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation-potential competitors that eat each other. *Annu Rev Ecol Syst* 20:297–330. doi: 10.1146/annurev.es.20.110189.001501.
- R Core Team (2014) R : A language and environment for statistical computing. R Fondation for statistical Computing, Vienna, Austria.

- Riddick EW, Rojas MG, Wu Z (2011) Lima bean-lady beetle interactions: spider mite mediates sublethal effects of its host plant on growth and development of its predator. *Arthropod-Plant Interact* 5:287–296. doi: Article.
- Riddick EW, Simmons AM (2014) Do plant trichomes cause more harm than good to predatory insects?: Plant trichomes and predators. *Pest Manag Sci* 70:1655–1665. doi: 10.1002/ps.3772.
- Roda A, Nyrop J, Dicke M, English-Loeb G (2000) Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia* 125:428–435. doi: 10.1007/s004420000462.
- Roda A, Nyrop J, English-Loeb G, Dicke M (2001) Leaf pubescence and two-spotted spider mite webbing influence phytoseiid behavior and population density. *Oecologia* 129:551–560. doi: 10.1007/s004420100762.
- Rosenheim J (2007) Intraguild predation: new theoretical and empirical perspectives. *Ecology* 88:2679–2680.
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, et al (1995) Intraguild predation among biological-control agents - Theory and evidence. *Biol Control* 5:303–335. doi: 10.1006/bcon.1995.1038.
- Rosenheim JA, Limburg DD, Colfer RG, et al (2004) Herbivore population suppression by an intermediate predator, *Phytoseiulus macropilis*, is insensitive to the presence of an intraguild predator: an advantage of small body size? *Oecologia* 140:577–585. doi: 10.1007/s00442-004-1620-5.
- Rudolf VHW (2008) The impact of cannibalism in the prey on predator-prey systems. *Ecology* 89:3116–3127.
- Saeidi Z, Mallik B, Kulkarni RS (2007) Inheritance of glandular trichomes and two-spotted spider mite resistance in cross *Lycopersicon esculentum* “Nandi” and *L. pennellii* “LA2963”. *Euphytica* 154:231–238. doi: 10.1007/s10681-006-9291-4.
- Sampson C, Jacobson RJ (1999) *Macrolophus caliginosus* Wagner (Heteroptera: Miridae): A predator causing damage to UK tomatoes. In: *Integrated Control in Glasshouses*. IOBC, pp 213–216.
- Sarria E, Palomares-Rius FJ, López-Sesé AI, et al (2010) Role of leaf glandular trichomes of melon plants in deterrence of *Aphis gossypii* Glover. *Plant Biol* 12:503–511. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00239.x.
- Sato MM, de Moraes GJ, Haddad ML, Wekesa VW (2011) Effect of trichomes on the predation of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) by *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato, and the interference of webbing. *Exp Appl Acarol* 54:21–32. doi: 10.1007/s10493-011-9426-8.
- Schausberger P (2003) Cannibalism among phytoseiid mites: a review. *Exp Appl Acarol* 29:173–191.

- Schausberger P, Croft BA (2000a) Cannibalism and intraguild predation among phytoseiid mites: Are aggressiveness and prey preference related to diet specialization ? *Exp Appl Acarol* 24:709–725. doi: 10.1023/a:1010747208519.
- Schausberger P, Croft BA (2000b) Nutritional benefits of intraguild predation and cannibalism among generalist and specialist phytoseiid mites. *Ecol Entomol* 25:473–480. doi: 10.1046/j.1365-2311.2000.00284.x.
- Schicha E (1987) *Phytoseiidae of Australia and neighbouring areas*. Indira Publishing House ed. 187 pp
- Schillmiller AL, Last RL, Pichersky E (2008) Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds. *Plant J* 54:702–711. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03432.x.
- Schillmiller AL, Schauvinhold I, Larson M, et al (2009) Monoterpenes in the glandular trichomes of tomato are synthesized from a neryl diphosphate precursor rather than geranyl diphosphate. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:10865–10870. doi: Article.
- Schmidt RA (2014) Leaf structures affect predatory mites (Acari: Phytoseiidae) and biological control: a review. *Exp Appl Acarol* 62:1–17. doi: 10.1007/s10493-013-9730-6.
- Schoonhoven LM (2005) Insect-plant relationships: the whole is more than the sum of its parts. *Entomol Exp Appl* 115:5–6.
- Schulten GGM (1985) Pseudo-Arrhenotoky. In: *Spider mites-Their biology, Natural Enemies and Control*. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 67–71.
- Seelmann L, Auer A, Hoffmann D, Schausberger P (2007) Leaf pubescence mediates intraguild predation between predatory mites. *Oikos* 116:807–817. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15895.x.
- Shih CT, Poe SL, Cromroy HL (1976) Biology, life table, and intrinsic rate of increase of *Tetranychus urticae*. *Ann Entomol Soc Am* 69:362–364.
- Shipp L, Johansen N, Vänninen I, Jacobsen R (2011) Greenhouse climate: an important consideration when developing pest management programs for greenhouse crops. *Acta Hort ISHS* 893:133–143.
- Simmons AT, Gurr GM (2005) Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agric For Entomol* 7:265–276.
- Simmons AT, Gurr GM, McGrath D, et al (2003) Trichomes of *Lycopersicon* spp. and their effect on *Myzus persicae* (Sulzer)(Hemiptera: Aphididae). *Aust J Entomol* 42:373–378.
- Simmons AT, Gurr GM, McGrath D, et al (2004) Entrapment of *Helicoverpa armigera* (Hübner)(Lepidoptera: Noctuidae) on glandular trichomes of *Lycopersicon* species. *Aust J Entomol* 43:196–200.

- Skirvin DJ, Fenlon JS (2003) The effect of temperature on the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari : Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 31:37–49.
- Smith LM, Summers FM (1949) The structure and biology of the red spider predator, "*Hypoaspis*" *macropilis* (Banks) (Acarina, Laelaptidae). *Proc Entomol Soc Wash* 51:209–18.
- Snyder WE, Ives AR (2001) Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82:705–716.
- Sohrabi F, Enkegaard A, Shishehbor P, et al (2013) Intraguild predation by the generalist predator *Orius majusculus* on the parasitoid *Encarsia formosa*. *BioControl* 58:65–72. doi: 10.1007/s10526-012-9468-9.
- Soluk DA (1993) Multiple predator effects: predicting combined functional response of stream fish and invertebrate predators. *Ecology* 74:219–225.
- Steinite I, Levinsh G (2003) Possible role of trichomes in resistance of strawberry cultivars against spider mite. *Acta Univ Latv* 662:59–65.
- Straub CS, Snyder WE (2008) Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology* 89:1605–1615.
- Strodl MA, Schausberger P (2012) Social Familiarity Reduces Reaction Times and Enhances Survival of Group-Living Predatory Mites under the Risk of Predation. *PLoS ONE* 7:e43590. doi: 10.1371/journal.pone.0043590.
- Suty, L., 2010. La lutte biologique: définitions et concepts généraux, in: *La Lutte Biologique. Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques*. Quae Editions-Educagri Editions, pp. 43–64.
- Taylor LR (1961) Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189:732–735.
- Tian D, Tooker J, Peiffer M, et al (2012) Role of trichomes in defense against herbivores: comparison of herbivore response to woolly and hairless trichome mutants in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Planta* 236:1053–1066. doi: 10.1007/s00425-012-1651-9.
- Topf S (1995) Value of the aphid *Rhopalosiphum padi* as food for cereal spiders. *J Appl Ecol* 32:552–560.
- Trotta V, Duran Prieto J, Fanti P, Battaglia D (2015) Prey abundance and intraguild predation between *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Eur J Entomol* 112:862–865. doi: 10.14411/eje.2015.080.
- Trottin-Caudal Y (2011) Maîtrise de la protection intégrée :Tomate sous serres et abris, Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes, Paris.
- Trottin-Caudal Y, Millot P (1994) Lutte intégrée contre les ravageurs sur tomate sous abri, situation et perspectives en France. *IOBC WPRS Bull* 17:25–28.

- Turlings TCJ, Tumlinson JH, Lewis WJ (1990) Exploitation of herbivores-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250:1251–1253.
- van Dam NM, Hare JD (1998) Biological activity of *Datura wrightii* glandular trichome exudate against *Manduca sexta* larvae. *J Chem Ecol* 24:1529–1549.
- van Haren RJF, Steenhuis MM, Sabelis MW, Deponti OMB (1987) Tomato stem trichomes and dispersal success of *Phytoseiulus persimilis* relative to its prey *Tetranychus urticae*. *Exp Appl Acarol* 3:115–121.
- van Impe G, Hance T (1993) Une technique d'évaluation de la sensibilité variétale au tétranyque tisserand, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). Application au haricot, au concombre, à la tomate et au fraisier. *Agronomie* 13:739–749.
- van Lenteren JC (2007) Internet Book of Biological Control. 4th Edition, www. IOBC-Global.org. Wageningen, The Netherland, 182 pp.
- van Lenteren JC (2012) The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57:1–20. doi: 10.1007/s10526-011-9395-1.
- van Lenteren JC (2000) A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Prot* 19:375–384. doi: Review.
- van Lenteren JC (2006) The area under biological control and IPM in greenhouses is much larger than we thought. *Sting* 29 Newsl Biol Control Greenh IOBCWPRS WG 7.
- van Schie CCN, Haring MA, Schuurink RC (2007) Tomato linalool synthase is induced in trichomes by jasmonic acid. *Plant Mol Biol* 64:251–263. doi: 10.1007/s11103-007-9149-8.
- Vance-Chalcraft HD, Rosenheim JA, Vonesh JR, et al (2007) The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology* 88:2689–2696.
- Vangansbeke D, Schrijver L, Spranghers T, et al (2013) Alternating temperatures affect life table parameters of *Phytoseiulus persimilis*, *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) and their prey *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Exp Appl Acarol* 61:285–298. doi: 10.1007/s10493-013-9704-8.
- Vet LEM, Dicke M (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu Rev Entomol* 37:141–172.
- Walling LL (2000) The myriad plant responses to herbivores. *J Plant Growth Regul* 19:195–216.
- Wagner GJ (2004) New Approaches for Studying and Exploiting an Old Protuberance, the Plant Trichome. *Ann Bot* 93:3–11. doi: 10.1093/aob/mch011.

- Walzer A, Moder K, Schausberger P (2009) Spatiotemporal within-plant distribution of the spider mite *Tetranychus urticae* and associated specialist and generalist predators. *Bull Entomol Res* 99:457. doi: 10.1017/S0007485308006494.
- Walzer A, Schausberger P (2011) Threat-sensitive anti-intraguild predation behaviour: maternal strategies to reduce offspring predation risk in mites. *Anim Behav* 81:177–184. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.09.031.
- Walzer A, Schausberger P (2013) Phenotypic plasticity in anti-intraguild predator strategies: mite larvae adjust their behaviours according to vulnerability and predation risk. *Exp Appl Acarol* 60:95–115. doi: 10.1007/s10493-012-9624-z.
- Wang G (2014) Recent progress in secondary metabolism of plant glandular trichomes. *Plant Biotechnol* 31:353–361. doi: 10.5511/plantbiotechnology.14.0701a.
- War AR, Paulraj MG, Ahmad T, et al (2012) Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signal Behav* 7:1306–1320.
- Warabieda W, Miszczak A, Olszak RW (2005) The influence of methyl jasmonate (JA-Me) and B-glucosidase on induction of resistance mechanisms of strawberry against two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). *Commun Agric Appl Biol Sci* 70:829–836.
- Weintraub P, Palevsky E (2008) Evaluation of the predatory mite, *Neoseiulus californicus*, for spider mite control on greenhouse sweet pepper under hot arid field conditions. *Exp Appl Acarol* 45:29–37. doi: 10.1007/s10493-008-9169-3.
- Werker E (2000) Trichome diversity and development. *Advances Bot Res* 31:1–35.
- Werling BP, Lowenstein DM, Straub CS, Gratton C (2012) Multi-predator Effects Produced by Functionally Distinct Species Vary with Prey Density. *J Insect Sci* 12:1–7. doi: 10.1673/031.012.3001.
- Weston PA, Johnson DA, Burton HT, Snyder JC (1989) Trichome Secretion Composition, Trichome Densities, and Spider Mite Resistance of Ten Accessions of *Lycopersicon hirsutum*.pdf. *J Am Soc Hortic Sci* 114:492–498.
- Wheeler AG, Krimmel BA (2015) Mirid (Hemiptera: Heteroptera) Specialists of Sticky Plants: Adaptations, Interactions, and Ecological Implications. *Annu Rev Entomol* 60:393–414. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020932.
- William WG, Kenedy GG, Yamamoto RT, et al (1980) 2-tridecanone: A naturally Occuring insecticide from the wild tomato *Lycopersicum hirsutum f. glabratum*. *Science* 207:888.
- Woods JL, James DG, Lee JC, Gent DH (2011) Evaluation of airborne methyl salicylate for improved conservation biological control of two-spotted spider mite and hop aphid in Oregon hop yards. *Exp Appl Acarol* 55:401–416. doi: 10.1007/s10493-011-9495-8.

- Wosula EN, Knapp M, Agong SG (2009) Resistance to *Tetranychus evansi* in *Lycopersicon esculentum* L. hirsutum var. glabratum hybrids. J Hort Sci Biotechnol 84:360–364.
- Yano E (2005) Effects of intraguild predation and interspecific competition among biological control agents in augmentative biological control in greenhouses. United States Department of Agriculture, Forest Service, pp 523–530.
- Zar, J.H., 2010. Biostatistical Analysis, 5th ed. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River.
- Zemek R, Nachman G (1998) Interactions in a trirophic acarine predator-prey metapopulation system: effects of *Tetranychus urticae* on the dispersal rates of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Tetranychidae, Phytoseiidae). Exp Appl Acarol 22:259–278.
- Zhang ZQ (2003) Mites of Greenhouses - Identification, Biology and Control. CABI Publishing. 240 p.
- Zhang Z-Q, Sanderson JP (1997) Patterns, mechanisms and spatial scale of aggregation in generalist and specialist predatory mites (Acari: Phytoseiidae). Exp Appl Acarol 21:393–404.
- Zilahi-Balogh GMG, Shipp JL, Cloutier C, Brodeur J (2008) Comparison of Searching Behaviour of Two Aphelinid Parasitoids of the Greenhouse Whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* under Summer vs. Winter Conditions in a Temperate Climate. J Insect Behav 22:134–147. doi: 10.1007/s10905-008-9160-1.

Annexes

Annexe I : Gigon V, Camps C, Le Corff J (2016) Biological control of *Tetranychus urticae* by *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* in tomato greenhouses. Exp Appl Acarol 68:55–70. doi: 10.1007/s10493-015-9976-2.

Biological control of *Tetranychus urticae* by *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* in tomato greenhouses

Vincent Gigon¹ · Cédric Camps² · Josiane Le Corff³

Received: 15 June 2015 / Accepted: 10 October 2015 / Published online: 20 October 2015
© Springer International Publishing Switzerland 2015

Abstract Biological control against phytophagous arthropods has been widely used under greenhouse conditions. Its success is dependent on a number of factors related to the abiotic conditions and to the interactions between pests and biological control agents. In particular, when multiple predator species are introduced to suppress one pest, competitive interactions might occur, including intraguild predation (IGP). In tomato crops, the spider mite *Tetranychus urticae* Koch is a very problematic phytophagous mite and its control is not yet satisfactory. In 2012 and 2013, the ability of a potential new predatory mite *Phytoseiulus macropilis* (Banks) was assessed, alone and in the presence of *Macrolophus pygmaeus* Rambur. *Macrolophus pygmaeus* is a polyphagous mirid supposed to predate on *P. macropilis*. Both years, under greenhouse conditions, the effectiveness of the two predators was compared between the following treatments: *T. urticae*, *T. urticae* + *P. macropilis*, *T. urticae* + *M. pygmaeus*, and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus*. The number of arthropods per tomato plant over time indicated that *P. macropilis* well-controlled the population of *T. urticae*, whereas *M. pygmaeus* had a very limited impact. Furthermore, there was no evidence of IGP between the two predators but in the presence of *M. pygmaeus*, *P. macropilis* tended to have a more clumped spatial distribution. Further studies should clarify the number and location of inoculation points to optimize the control of *T. urticae* by *P. macropilis*.

Keywords Biological control · *Phytoseiulus macropilis* · Intraguild predation · Tomato · *Tetranychus urticae* · *Macrolophus pygmaeus*

✉ Josiane Le Corff
josiane.lecorff@agrocampus-ouest.fr

¹ Hepia Geneva, University of Applied Sciences and Arts of Western Switzerland (HES-SO), route de Presinge 150, 1254 Jussy, Switzerland

² Agroscope - Institute of Plant Production Sciences, route des vergers 18, 1964 Conthey, Switzerland

³ Agrocampus Ouest - Angers, UMR 1349 IGEPP, 2 rue le Nôtre, 49045 Angers, France

Introduction

Biological control in greenhouses is a viable alternative to pesticides from both an environmental and economic perspective (van Lenteren 2000, 2012). It implies that biological control agents (predators, parasitoids or pathogens) suppress pest populations to such levels that damage to the crop is prevented or minimized. The effectiveness of biological control agents is dependant on a number of factors that are related to the environmental conditions and to the interactions between prey and predators. In particular, hygrometry, temperature, and light in greenhouses must be suitable for the survival, development, reproduction, and prey consumption rate of the biological control agents (Shipp et al. 2011; Coombs and Bale 2014). However, as the climate is controlled to maximize crop yield, the conditions often correspond to an optimal environment for the pests (Vangansbeke et al. 2013). Thus, the challenge for growers is to optimize crop yield and biological control, and minimize pest development.

In most cases of successful biological control, one agent is being introduced to control one herbivore. However, in many crops, different pests are encountered and multiple natural enemies are introduced to control them. Positive or competitive interactions among the biological control agents might then increase or decrease the impact of each on the prey populations (Polis et al. 1989; Rosenheim et al. 1995). It is also possible to observe no interactions among predators (Cakmak et al. 2009). The underlying mechanisms leading to the different outcomes are not always clear. As a consequence, even though a large number of studies have evaluated the effectiveness of multiple predators compared to a single one, it is still difficult to predict when multiple biological control agents provide higher or lower control of a single herbivore species than each of them acting alone (Vance-Chalcraft et al. 2007).

The success of biological control might especially be jeopardized by negative interactions among predators such as intraguild predation (hereafter IGP) when predators share and compete for a prey (Polis et al. 1989; Rosenheim et al. 1995). Intraguild predation appears to be common among predators in agricultural systems (Rosenheim et al. 1995), in particular when there is mutual IGP, that is when predators consume each other, or when a top intraguild predator consumes another predator as intraguild prey (Vance-Chalcraft et al. 2007). However, although theory predicts that IGP between predators could limit the effectiveness of biological control, there is not much evidence in the literature (Janssen et al. 2007; Messelink and Janssen 2014). A number of factors such as the effectiveness of each predator in controlling the target pest, or behaviour changes of the pest and/or one predator in the presence of another one may influence the consequences of IGP on pest control. For example, the ability to disperse and colonize prey patches where the intraguild predator is absent may be critical for the long-term persistence of predator diversity and success of biological control (Greco et al. 1999; Choh et al. 2010; Walzer and Schausberger 2013). Furthermore, based on a meta-analysis that looked at the impact of habitat structure on IGP, Janssen et al. (2007) concluded that the structural complexity of the habitat might weaken the impact of the intraguild predator on the intraguild prey by providing refuges. Temporal dynamics have also to be taken into account. Most experiments on the existence or the absence of IGP in a given system have often been conducted under laboratory conditions, on separate plants or plant parts, during a limited time, and cannot predict what happens under greenhouse conditions when the whole crop production cycle is taken into account (Holt and Polis 1997; Vance-Chalcraft et al. 2007). To

summarize, in the presence of two predators, it is difficult to predict the outcome of the interactions, and in particular the consequences on prey suppression.

Although biological control has been extensively used with success in tomato production, its effectiveness towards one of the main pests *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) is still under discussion (Gerson and Weintraub 2012). *Tetranychus urticae* is a very damaging mite in tomato crops. Under heavy infestations, tomato plants suffer massive leaf drop and yield loss. Because of the negative impact of *T. urticae* on tomato crops, the extensive use of acaricides by growers has been a common practice. However, repeated use of chemical control has favoured the selection of resistant populations and has generated environmental problems (Pilkington et al. 2010). Therefore, in recent years, much emphasis has been placed on implementing environmentally safe measures, such as biological control, to manage *T. urticae* populations. Yet, biological control of *T. urticae* is far from satisfactory. One of the most commonly used agents, the predator *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae), does not seem to cope with the low hygrometry and high temperatures encountered in greenhouses (Skirvin and Fenlon 2003; Cakmak et al. 2009).

To optimize biological control of *T. urticae* in tomato crops under greenhouse conditions, we considered *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae) as a potential biological control agent and asked whether it is able to regulate *T. urticae* populations. *P. macropilis* is a predatory mite restricted to warm climates, found in Florida, the tropics and the Mediterranean region (Coombs and Bale 2014). It has already been used with success as a biological control agent in other crops besides tomato in the USA (Gerson et al. 2003) and Brazil (reviewed in Oliveira et al. 2007). High intrinsic rate of increase at temperatures between 25 and 30 °C (Ali 1998), short life cycle (<10 days between 28 and 32 °C) (Ali 1998), high mortality under winter conditions (Coombs and Bale 2014), and high oviposition and predation rates (Oliveira et al. 2007) could make this species an interesting biocontrol agent of spider mites in integrated pest management programs in Europe. Yet, in tomato crops, other pests besides *T. urticae* can be problematic and introduction of predators is very common to control them. Therefore, it should be determined whether the co-occurring predators can engage in intraguild interactions that could negatively affect the control of *T. urticae* by *P. macropilis*. In particular, *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Heteroptera: Miridae) is very often successfully used to regulate populations of whiteflies, including *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *M. pygmaeus* is a generalist predator well known to control several pests including mites (Malézieux et al. 1995; Malausa and Trottin-Caudal 1996; Hansen et al. 1999), and it is hypothesized to be engaged in intraguild predation (Trottin-Caudal and Millot 1994, Lucas and Rosenheim 2011). Thus, to test whether *P. macropilis* could be considered as a biological control agent of *T. urticae*, we conducted two experiments in Agroscope Conthey (Switzerland), one in 2012 and one in 2013, under conditions similar to the ones encountered in greenhouses for tomato production. We asked whether *P. macropilis* regulates *T. urticae* populations, and whether predation of *P. macropilis* by *M. pygmaeus* can occur and negatively affect the effectiveness of *P. macropilis*. It was hypothesized that *M. pygmaeus* would have a negative impact on *P. macropilis* by direct predation, or indirectly through induction of behavioural changes by *P. macropilis* such as increased dispersal to avoid predation.

Materials and methods

Mites and mirids: stock cultures

Tetranychus urticae was first collected in a greenhouse on tomato plants in the Geneva region (Switzerland) in October 2011. The spider mite colonies were then reared on bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Red Kidney) or tomato plants (*Solanum lycopersicum* L. cv. Komeett), in cages made of a fine nylon mesh (mesh diameter = 150 μm). All cages were kept in a climate chamber at 70 ± 10 % r.h., 24 ± 2 °C/ 22 ± 2 °C, and 16 h L/8 h D photoperiod.

A Brazilian strain of *P. macropilis* was provided by the experimental field station of Agroscope Changins (Switzerland) and originated from Biobest, NV (Belgium). The predatory mite was reared on bean leaves infested with *T. urticae* at 70 ± 10 % r.h., 26 ± 2 °C, and 12 h photoperiod in a different climate chamber than the one with the *T. urticae* colonies to avoid contamination. Fresh leaves infested with *T. urticae* were provided daily to the predatory mites. Leaves were kept on a U-shape sheet of aluminium placed on top of a tray filled with water to provide constant water supply and to prevent the mites from escaping.

The rearing was carried out at hepia Lullier (Switzerland). The colonies of *T. urticae* and *P. macropilis* were initiated more than 8 months before the beginning of the first experiment.

Individuals of *M. pygmaeus* were provided by Biotop Paris (France) and kept 24 h at 12 °C without food before each experiment.

Experimental design

The two experiments were conducted at the field station of Agroscope Conthey (Switzerland) in a 90-m² glasshouse equipped with lateral and roof ventilations, fogging and shading for climate regulation. The greenhouse was divided into 16 experimental cages (L \times W \times H = 1.75 \times 1.75 \times 2.5 m) in a Latin square split-plot design with four cages \times four treatments: *T. urticae* (Tu), *T. urticae* + *P. macropilis* (Tu + Pm), *T. urticae* + *M. pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp). To prevent potential sources of arthropod escape, each cage was totally close, made of a fine nylon mesh (diameter = 250 μm) on all sides with a thick canvas and 0.30 m PVC flaps at ground level. The irrigation hoses were also enclosed in a tube of fine nylon mesh closed with tape. Access to the plants was possible through a small zipped opening with Velcro[®] on two edges. Cages were separated by a distance of approximately 0.40 m. In each cage, three 50-days-old tomato plants cv. Komeett were placed at about 0.70 m from each other. Plants were grown in 10-l pots in a substrate of 1/3 black peat and 2/3 Ricoter[®] mix made of 65 % blond peat, 15 % sand, 20 % perlite (Aarberg, Switzerland). A standard fertilizing solution for tomato plants was automatically provided by drip irrigation. A data logger (DGT-Volmatic sensor RTF-5D, Senmatic A/S, Denmark) in one cage recorded temperature and relative humidity throughout the experiments.

For the first experiment in 2012, each tomato plant was inoculated with 30 mobile stages (protonymphs and deutonymphs) of *T. urticae*. Mites were collected from the rearing units, counted under a magnifying lens and transferred with a thin paintbrush to 5-ml plastic tubes. On July 3, one tube was attached to each tomato stem to allow the spider mites to colonize their host plant. One week later (July 10, 2012), *P. macropilis* was

collected and transferred in small plastic tubes from the rearing colony to the tomato plants in the cages corresponding to the treatments with the predatory mite. For the second experiment in 2013, on June 11, each tomato plant was inoculated with 45 mobile stages (protonymphs and deutonymphs) of *T. urticae*. Mites were transferred from the rearing units to a tomato leaflet that was deposited directly at the top of a tomato plant. Similarly, 10 days later (June 21, 2013), half of the plants were inoculated with *P. macropilis* transferred first on a piece of cotton fibres and then on a host plant. In both years, only one predator–prey ratio (one predator for five spider mites) was studied. This choice was based on previous studies that indicated good effectiveness at that ratio of the related species *P. persimilis* on *T. urticae* populations (Ferla et al. 2011; Ferrero et al. 2011).

For both experiments, approximately 2 weeks after the inoculation of the tomato plants with *T. urticae*, adults and nymphs (older instars with wing buds) of *M. pygmaeus* were introduced directly in the cages with a small insect vacuum. In 2012, on July 18 and 31, a total of two females and five nymphs were released per cage for the two treatments with the mirid, whereas in 2013, on July 2, six females and 20 nymphs were released per cage. The number of individuals was based on previous studies that indicated the expected density of *M. pygmaeus* encountered on the plants at that stage after inoculation at the beginning of the crop cycle (Malézieux et al. 1995).

To evaluate the impact of *P. macropilis* and *M. pygmaeus* on *T. urticae* populations, the number of mobile spider mites and predatory mites were directly counted on the plant with a pocket lens ($\times 20$), every 3 days in 2012 and twice a week in 2013. At each census, plants were virtually divided in five segments of similar length (base/middle-base/middle/middle-top/top), and at each level *T. urticae* and *P. macropilis* were counted on one randomly selected leaflet. At the same dates, highly mobile individuals of *M. pygmaeus* were counted on all leaflets at each height.

Statistical analyses

To test whether there was a difference among treatments in the mean number of *T. urticae* on the experimental tomato plants, one cage was considered as an experimental unit. Spider mites and the two predators were counted on the three plants per cage and on five leaflets per plant but they may have dispersed from plant to plant within the same cage. Generalized Estimating Equations (GEE) were used to compare the densities of *T. urticae*, *P. macropilis* and *M. pygmaeus* among treatments. Prior to analysis, data were log-transformed because of non-linearity. All computations were done with the ‘geepack’ package in R with an ‘ar1’ error structure (Yan 2002; Højsgaard et al. 2006; R development Core Team 2015).

As spatial distribution of all species determines the probability of encounter between a prey and a predator and between predators, and eventually the effectiveness of biological control, distribution patterns of *T. urticae*, *P. macropilis* and *M. pygmaeus* were also analyzed. To test for differences among treatments, two analyses were performed on the data collected in 2013 only. First, from the number of prey and predators recorded from July 4 (after release of the two predators) to August 1 (when the density of *T. urticae* had reached its maximum) on each plant at five heights, the distribution patterns of the three species were analysed using Taylor’s equation (1961). Taylor’s power law $s^2 = am^b$ relates variance (s^2) to mean density (m), where a is a scaling factor related to sample size, and b measures the species aggregation. If $b < 1$, 1, or > 1 , the distribution is random, uniform, or aggregated, respectively. Regression results (slopes calculated from log-transformed means and variances) were analyzed with F tests (Zar 2010) to assess, at the

leaf level, differences in aggregation patterns between prey and predator and between predators. Second, the numbers of individuals of each species encountered at the different plant heights, pooled over time (July 4–August 1), were compared among treatments. When significant differences were observed, χ^2 tests were performed to compare the spatial distribution of spider mites and predators between treatments.

Results

Climatic conditions

In 2012, mean daily temperatures ranged from 22.0 to 28.2 °C with a mean temperature of 24.8 ± 1.4 °C. The minimum and maximum temperatures recorded were 16.5 and 35.8 °C. The mean daily relative humidity ranged from 39.1 to 66.9 % with a mean of 50.5 ± 5.8 %. In 2013, mean daily temperatures ranged from 19.4 to 30.9 °C with a mean

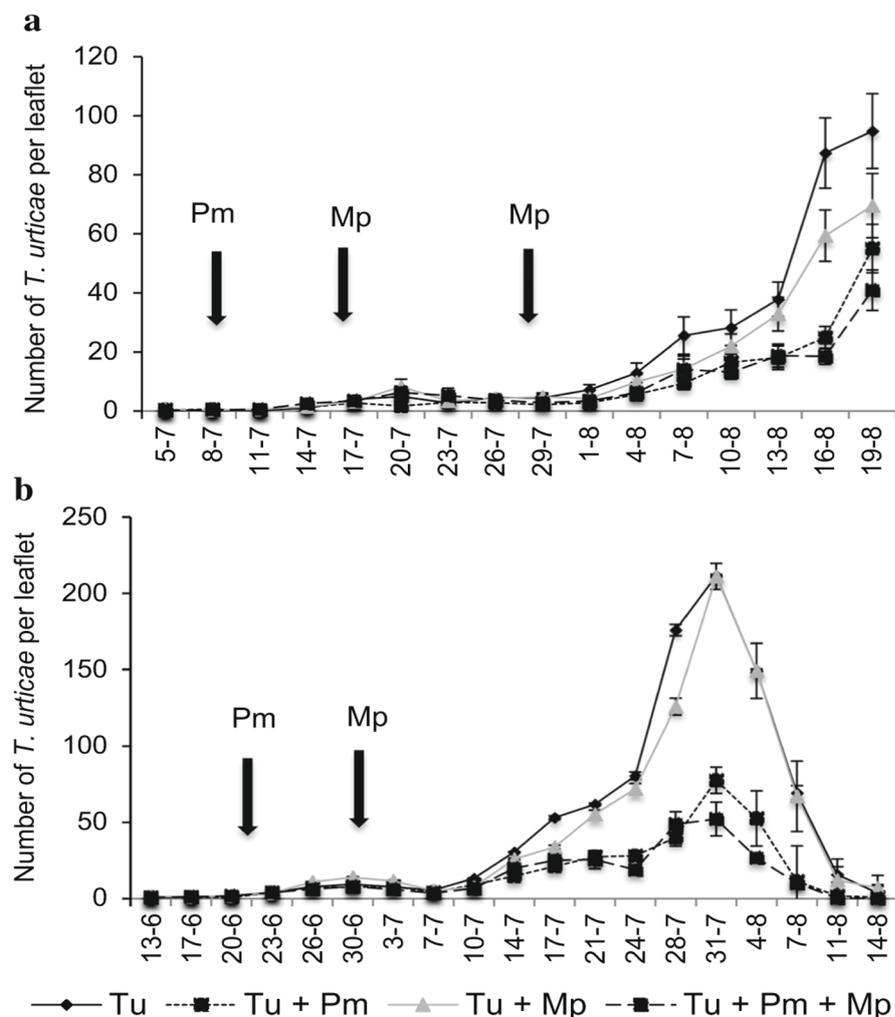


Fig. 1 Density of *T. urticae* (mean \pm SE) on tomato plants with and without predators **a** in 2012, and **b** in 2013. The four treatments are: *Tetranychus urticae* (Tu), *T. urticae* + *Phytoseiulus macropilis* (Tu + Pm), *T. urticae* + *Macrolophus pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp). Data are means from five leaflets per plant on 12 plants. Arrows indicate the release of *P. macropilis* (Pm) and *M. pygmaeus* (Mp)

temperature of 24.4 ± 2.3 °C. Minimum and maximum absolute values were 15.8 and 39.4 °C. The mean daily relative humidity ranged from 32.5 to 72.2 % with a mean of 51.4 ± 7.2 %.

Density of *T. urticae*, *P. macropilis* and *M. pygmaeus* over time

In 2012 and in 2013, *P. macropilis* significantly suppressed *T. urticae* populations (Fig. 1). The mean number of spider mites per leaflet was greater in the control cages (Tu) than when *P. macropilis* was present (Table 1). In contrast, *M. pygmaeus* did not have a significant impact on *T. urticae* populations in 2012 and a small significant impact on 2013 (Fig. 1; Table 1).

In both years, the density of *T. urticae* increased very gradually (Fig. 1). In 2012, the mean number of spider mites per leaflet remained low (<5 individuals/leaflet) until July 30, and in 2013, there were <15 individuals/leaflet until July 8. Then, populations started to increase exponentially. In 2012, *T. urticae* populations reached densities of 95 ± 11 , 55 ± 11 , 70 ± 9 and 41 ± 7 individuals/leaflet in the treatments Tu, Tu + Pm, Tu + Mp and Tu + Pm + Mp, respectively (Fig. 1a). In 2013, densities were much higher with 210 ± 17 , 77 ± 16 , 211 ± 28 and 52 ± 14 individuals/leaflet in the treatments Tu, Tu + Pm, Tu + Mp and Tu + Pm + Mp, respectively (Fig. 1b). By August 20 in 2012, the density level reached in the control cages caused very severe damage to the plants that

Table 1 Generalized estimating equations (GEE with log-transformed data and an auto-regressive correlation ‘ar1’ error structure) were used to compare over time the population density of *Tetranychus urticae* and the two predators *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* among four treatments: *T. urticae* alone (Tu), *T. urticae* + *P. macropilis* (Tu + Pm), *T. urticae* + *M. pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp)

Year	Comparison	Impact of <i>P. macropilis</i> (Pm) or <i>M. pygmaeus</i> (Mp) on					
		<i>T. urticae</i>		<i>P. macropilis</i>		<i>M. pygmaeus</i>	
		Wald χ^2 (df = 1)	P	Wald χ^2 (df = 1)	P	Wald χ^2 (df = 1)	P
2012	Tu versus Tu + Pm	19.73	<0.001				
	Tu versus Tu + Mp	3.36	0.067				
	Tu versus Tu + Pm + Mp	16	<0.001				
2013	Tu versus Tu + Pm	59.60	<0.001				
	Tu versus Tu + Mp	4.82	0.028				
	Tu versus Tu + Pm + Mp	4	0.034				
2012	Tu + Pm versus Tu + Pm + Mp	1	0.48	1.721	0.19		
	Tu + Mp versus Tu + Pm + Mp	0.83	0.36			1.886	0.17
2013	Tu + Pm versus Tu + Pm + Mp	0.03	0.87	2.560	0.11		
	Tu + Mp versus Tu + Pm + Mp	5	0.031			0.005	0.94

Data analysed were collected from the date of release of *T. urticae*, *P. macropilis* or *M. pygmaeus* until 20 August 2012 and 1 August 2013, when populations of *T. urticae* reached their highest densities

were totally surrounded by *T. urticae* webs. The experiment was terminated at that date. In 2013, after August 1, the mean number of *T. urticae* per leaflet tended to decrease and by August 15, the populations of spider mites had reached very low levels. Thus, after a phase of exponential growth, the populations went rapidly extinct either due to overexploitation of the host plant or to suppression by the predatory mite *P. macropilis*. Under those experimental conditions, *P. macropilis* required over 1 month to control *T. urticae*.

In 2012 and in 2013, the numbers of *P. macropilis* per leaflet increased gradually (Fig. 2) and, in both years, there was no significant difference whether the predatory mite was alone or with *M. pygmaeus* (Table 1). Hence, the predatory mite suppressed *T. urticae* populations to an extent that was equivalent to when it was alone, and there was no adverse effect of the presence of *M. pygmaeus*. The impact of *P. macropilis* was however much stronger in 2013 than in 2012, likely due to higher numbers of individuals encountered on the host plants. In 2012, the mean number of *P. macropilis* per leaflet remained low (<3 individuals/leaflet) throughout the experiment, whereas in 2013, 45 days after release, its density reached an average value of 23 ± 2 individuals per leaflet. Then, the density of *P.*

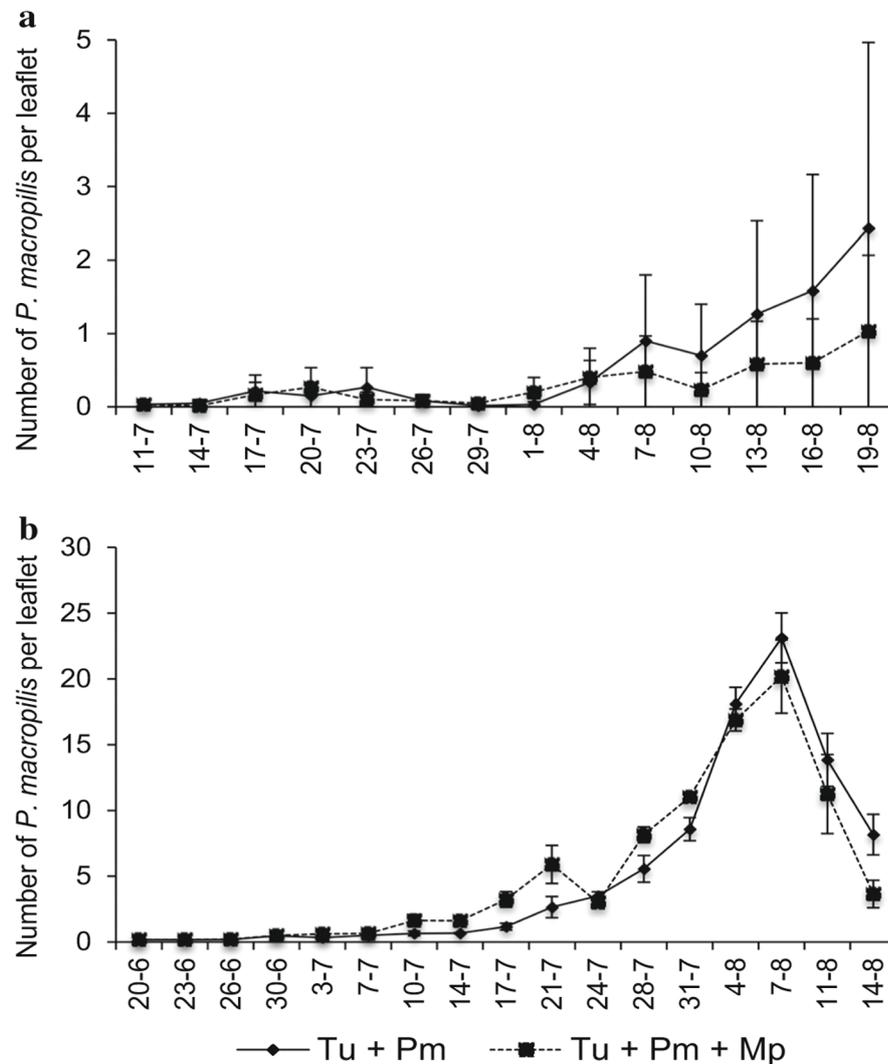


Fig. 2 Density of *Phytoseiulus macropilis* (mean \pm SE) on tomato plants with and without *Macrolophus pygmaeus* **a** in 2012, and **b** in 2013. The two treatments are: *Tetranychus urticae* + *P. macropilis* (Tu + Pm), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp). At each census, individuals of *P. macropilis* were counted on five leaflets per plant

macropilis tended to decrease with some temporal delay (approximately 1 week) after the decrease of the spider mite populations.

In contrast, there was no apparent synchronism between *T. urticae* and *M. pygmaeus* (Fig. 3), and in both years, there was no significant difference whether the mirid was alone or with *P. macropilis* (Table 1). In 2012 and 2013, the mean number of *M. pygmaeus* per plant remained low (<1 individual/plant) throughout the experiment.

Spatial distribution of *T. urticae*, *P. macropilis* and *M. pygmaeus*

Spatial distribution of the three species determines the probability of encounter between a prey and one predator, or between two predators, and as a consequence eventually the effectiveness of biological control. For *T. urticae*, Taylor's regression coefficients were highly significant and *b* values were >1 for all treatments (Table 2). There were significant differences among treatments with higher aggregation at the leaf level when the two

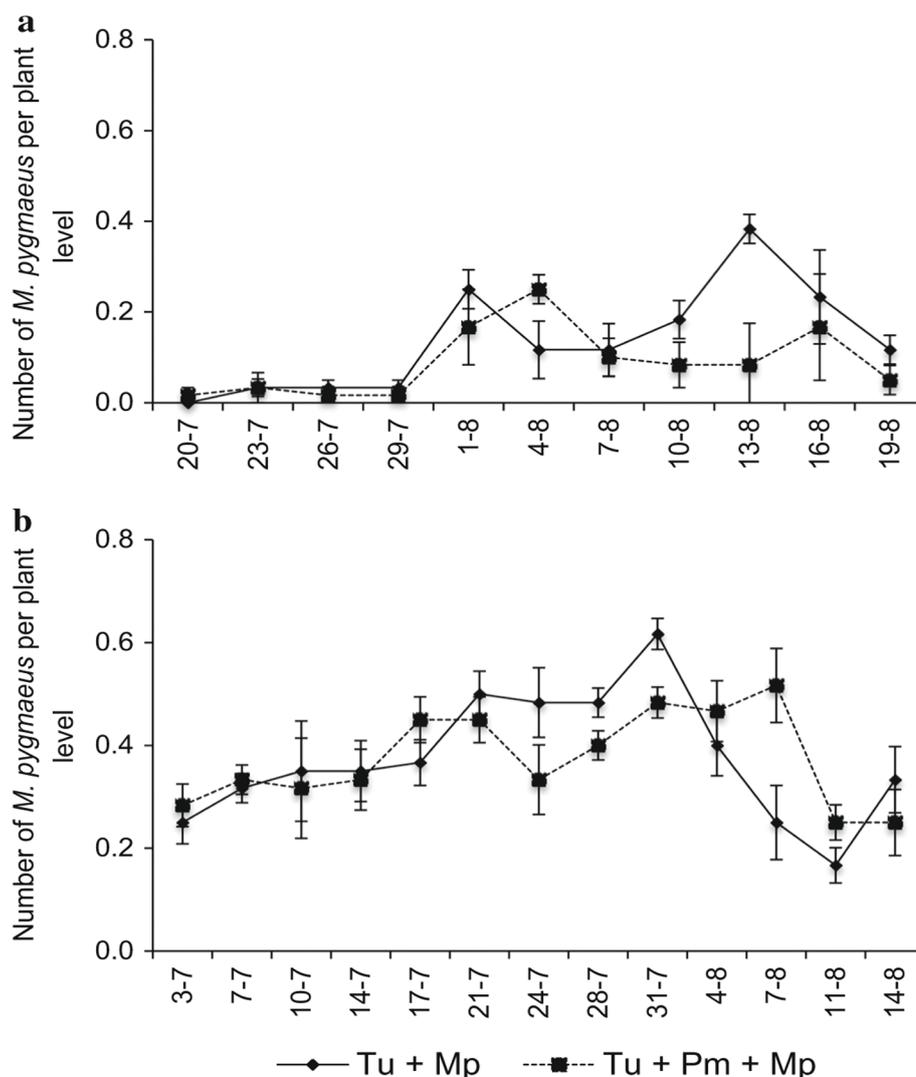


Fig. 3 Density of *Macrolophus pygmaeus* (mean \pm SE) on tomato plants with and without *Phytoseiulus macropilis* **a** in 2012 and **b** in 2013. The two treatments are: *Tetranychus urticae* + *M. pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp). At each census, plants were virtually divided in five segments of similar length (base/middle-base/middle/middle-top/top) and mobile individuals of *M. pygmaeus* were counted on all leaflets at each height

Table 2 Aggregation levels given by Taylor's power law (if $b < 1$, 1, or >1 , the distribution is random, uniform, or aggregated, respectively) and corresponding r^2 for *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* compared among treatments

Treatment	<i>T. urticae</i>			<i>P. macropilis</i>			<i>M. pygmaeus</i>		
	a	b	r^2	a	b	r^2	a	b	r^2
Tu	0.59	1.67a	0.93						
Tu + Pm	0.34	1.77ab	0.89	0.41	1.61a	0.91			
Tu + Mp	0.42	1.75a	0.93				0.03	1.07a	0.74
Tu + Pm + Mp	0.33	1.84b	0.89	0.46	1.66b	0.91	0.01	1.07a	0.77

The four treatments are: *T. urticae* (Tu), *T. urticae* + *P. macropilis* (Tu + Pm), *T. urticae* + *M. pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp). The numbers of prey and predators were recorded on each plant at five heights, from 4 July to 1 August 2013 ($n = 540$ for each species)

Means within a column followed by a different letter are significantly different (F test: $P < 0.05$)

predators were present (Table 2). For *P. macropilis*, Taylor's regression coefficients were also highly significant and b values were >1 for the two treatments (Table 2), even though aggregation was not as high as for the prey *T. urticae*. A significant difference between the two treatments indicated that the presence of *M. pygmaeus* had an impact on the spatial distribution of *P. macropilis*, which tended to be more aggregated when the predatory mirid was foraging on the host plant. Finally, for *M. pygmaeus*, b values were close to 1 for the two treatments (Table 2). This result indicates no aggregation and no impact of *P. macropilis* on the spatial distribution of *M. pygmaeus*.

Table 3 Chi-square analyses of the spatial distribution of *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* across the five plant heights (base/middle-base/middle/middle-top/top) and compared among and between treatments. The four treatments are: *T. urticae* (Tu), *T. urticae* + *P. macropilis* (Tu + Pm), *T. urticae* + *M. pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp)

Species and comparison	df	χ^2	P
<i>T. urticae</i>			
Total	12	821.2	<0.001
Tu versus Tu + Pm	4	394.6	<0.001
Tu versus Tu + Mp	4	166.9	<0.001
Tu versus Tu + Pm + Mp	4	521.9	<0.001
Tu + Pm versus Tu + Mp	4	152.2	<0.001
Tu + Pm versus Tu + Pm + Mp	4	98.6	<0.001
Tu + Mp versus Tu + Pm + Mp	4	250.1	<0.001
<i>P. macropilis</i>			
Tu + Pm versus Tu + Pm + Mp	4	150.4	<0.001
<i>M. pygmaeus</i>			
Tu + Mp versus Tu + Pm + Mp	4	5.0	0.29

Analyses take into account the sum of *T. urticae*, *P. macropilis* and *M. pygmaeus* pooled over all censuses from 4 July to 1 August 2013

At the plant level, the spatial distribution of *T. urticae* pooled over time differed significantly among treatments (Table 3). The distribution of *T. urticae* in the presence of *P. macropilis* was characterized by a higher proportion of individuals at the top of the plant with approximately half of the individuals recorded at the two highest levels (top and middle-top), whereas in the absence of *P. macropilis* the middle stratum hosted the highest proportion of spider mites (Fig. 4a). The spatial distribution of *P. macropilis* pooled over time differed also significantly among treatments (Table 3), with the highest proportion of predatory mites in the middle of the plant when *M. pygmaeus* was present (Fig. 4b). In the absence of the other predator, more individuals of *P. macropilis* were encountered at the top of the plant. In contrast, the spatial distribution of *M. pygmaeus* pooled over time did not differ significantly among treatments and individuals were present at all heights (Table 3; Fig. 4c).

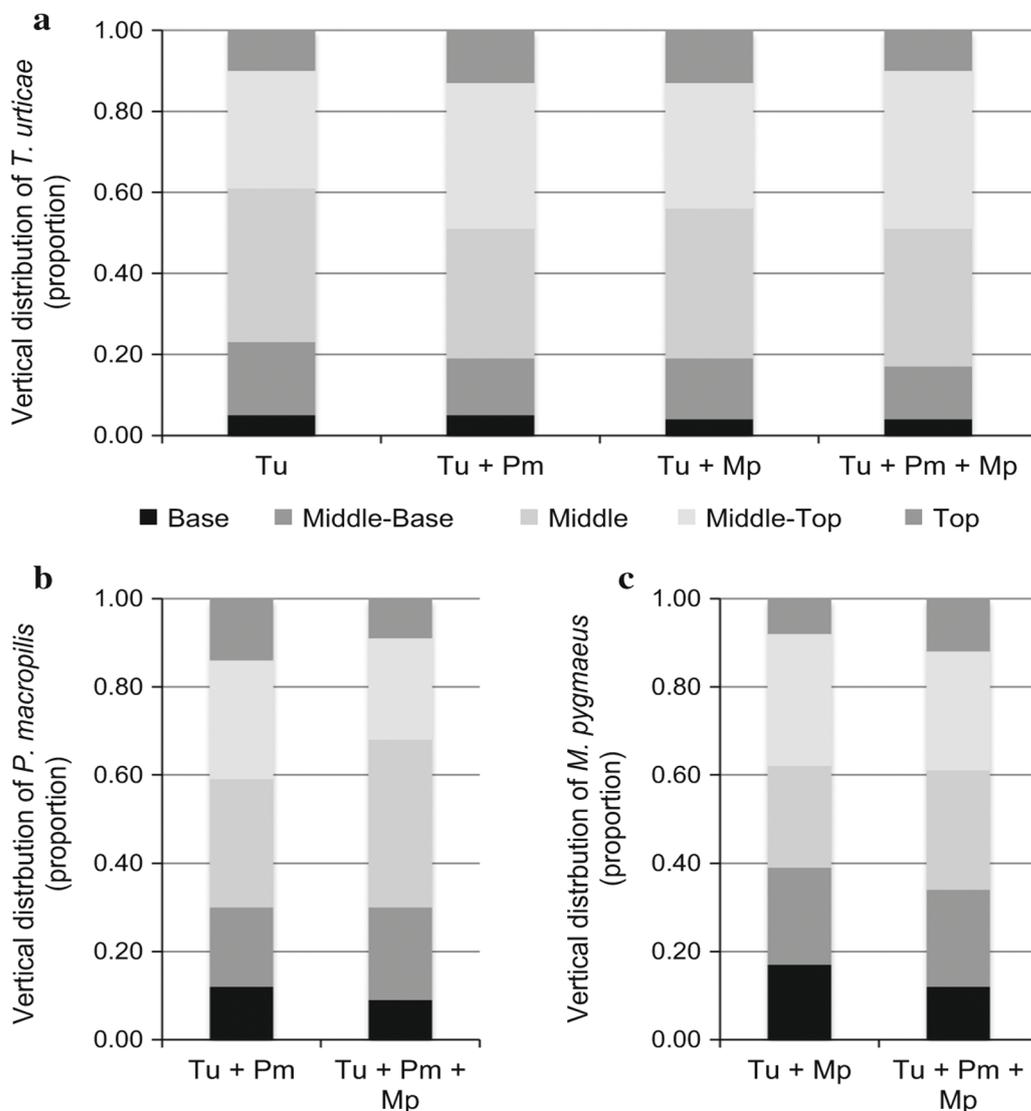


Fig. 4 Vertical within-plant distribution of **a** *Tetranychus urticae*, **b** *Phytoseiulus macropilis*, and **c** *Macrolophus pygmaeus* in each treatment. The four treatments are: *T. urticae* (Tu), *T. urticae* + *P. macropilis* (Tu + Pm), *T. urticae* + *M. pygmaeus* (Tu + Mp), and *T. urticae* + *P. macropilis* + *M. pygmaeus* (Tu + Pm + Mp). Numbers of individuals of each species counted at the different plant heights were pooled over all censuses from July 4 to August 1, 2013

Discussion

Phytoseiulus macropilis reduced *T. urticae* densities and little damage was observed on the tomato plants when the predatory mite was present. These results from two consecutive years demonstrate the capacity of *P. macropilis* to control *T. urticae* under conditions that were similar to the ones encountered in greenhouses for tomato production. They are also in agreement with earlier studies that have indicated that *P. macropilis* can be an efficient biocontrol agent of spider mites (Oliveira et al. 2007). Indeed, *P. macropilis* could feed and develop on *T. urticae* and it did not seem affected by the low humidity and high temperatures recorded in the greenhouse. In both years, the relative humidity was about 50 %, which is relatively low but similar to the values given by Oliveira et al. (2009) in strawberry greenhouses in Brazil. This conclusion is of prime importance for growers as *P. persimilis*, the most commonly used biological control agent in greenhouses, does not seem to cope with dry and hot environmental conditions and has limited impact on *T. urticae* (Skirvin and Fenlon 2003; Cakmak et al. 2009).

However, at a ratio of one predator to five spider mites, it took over 1 month for *P. macropilis* to bring the *T. urticae* populations under control. At that time, *P. macropilis* populations also started declining, probably due to prey shortage. The quite slow start of the colonization of the host plants by the predator suggests that *P. macropilis* should be released as soon as the presence of *T. urticae* is detected. In 2012, the colonization of the host plants was even slower than in 2013, densities remained extremely low, and the experiment was terminated before the control of *T. urticae*. As the development of *P. macropilis* is strongly influenced by environmental conditions and in particular temperatures (Coombs and Bale 2014), differences between the 2 years in the speed at which the *P. macropilis* populations increased cannot be explained by the abiotic conditions. In both years, the temperatures and relative humidity recorded in the greenhouse were quite similar. The differences in population growth rates of the predatory mite might be mainly due to the difference in the inoculation method implemented in 2012 and 2013. Whereas in 2012 a number of individuals might have died due to handling in small plastic tubes, the use of cotton inoculated with predatory mites in 2013 seems to have allowed a more rapid colonization of the host plant and a more rapid impact on *T. urticae*. The same was observed for *T. urticae* with a much better colonization of the host plants in 2013, and we cannot rule out the possibility that *P. macropilis* just reacted to the density of its prey. Also, at least from the data collected in 2013, *P. macropilis* tended to disappear from the tomato plants after reducing the spider mite populations and thus provided only short-term control. In conclusion, further studies should estimate the predator–prey ratio, the number of inoculation points and the frequency at which *P. macropilis* should be released to provide a satisfactory suppression of spider mite populations for growers.

In contrast to the results observed with *P. macropilis*, *M. pygmaeus* alone did not control effectively *T. urticae* either in 2012 or 2013. This result was unexpected. *M. pygmaeus* is a generalist predator well known to control mites (Malézieux et al. 1995; Malausa and Trottin-Caudal 1996). The lack of control of *T. urticae* by *M. pygmaeus* in our experiments might have been due to the very low numbers of individuals recorded throughout the two experiments. Even though we observed reproduction and progeny from the released individuals, and increased the predator–prey ratio between 2012 and 2013, the density of *M. pygmaeus* remained far below levels observed in tomato production after inoculation at the beginning of the crop cycle. The absence of *T. vaporariorum*, the mirid's favourite prey, might partly be the cause. Population growth rates calculated by Hansen

et al. (1999) and Perdakis and Lykouressis (2002) indicate that when feeding on whiteflies, *M. pygmaeus* can develop twice as fast as when it feeds on *T. urticae*. Constant low numbers of mirids in the cages throughout the experiments might also have been due to other factors such as cannibalism (Hamdi et al. 2013) and poor handling of *T. urticae* by adults and old nymphs of *M. pygmaeus*.

Regarding the interactions between the two predators, due to very different biological characteristics, our experimental design was not conducted according to a so-called replacement design (same density of predators in all treatments), and we can only conclude that addition of *M. pygmaeus* to *P. macropilis* did not improve the suppression of *T. urticae* compared to *P. macropilis* alone. It did not decrease either the effectiveness of *P. macropilis* on *T. urticae*. Furthermore, in both years, there was no significant negative impact of one predator on the density of the other. As *P. macropilis* is a specialist predatory mite (McMurtry and Croft 1997) and *M. pygmaeus* a generalist predatory mirid (Malausau and Trottin-Caudal 1996), we expected that *M. pygmaeus* would act as an intraguild predator that would decrease the effectiveness of *P. macropilis* on *T. urticae*. The number of individuals of *M. pygmaeus* in the experimental cages might have been too low to trigger competitive interactions between the two predators. In the presence of an alternative prey such as *T. vaporariorum* (Enkegaard et al. 2001), we could expect an increase in the populations of *M. pygmaeus*, and as *P. macropilis* is more effective at controlling *T. urticae*, a stable equilibrium could theoretically occur (Lucas and Rosenheim 2011; Vance-Chalcraft et al. 2007). Then, we do not know whether the preference of *M. pygmaeus* towards *T. vaporariorum* would favour the suppression of *T. urticae* by *P. macropilis*, by lowering the risk of predation by *M. pygmaeus* on *P. macropilis* (Rosenheim et al. 1995).

Even if *M. pygmaeus* did not predate directly on *P. macropilis*, the mirid did have an impact on the spatial distribution of the mite, which was more aggregated in its presence. This was observed at the leaf and at the plant level with more *P. macropilis* in the middle part of the host plant when the other predator was present. Higher aggregation indicates that *P. macropilis* tended to remain clumped. In presence of a highly mobile predator such as *M. pygmaeus*, this behaviour might have lowered the risk of IGP. In opposite, Walzer et al. (2009) observed that the aggregation pattern of *P. persimilis* on bean plants was not influenced by the presence of a generalist predatory mite *Neoseiulus californicus*, whereas *N. californicus* was less clumped in the presence of *P. persimilis*. The authors suggested that the difference in spatial distribution between the two predators was due to the fact that *P. persimilis* had a very strong impact on the spider mite populations and an indirect impact on the distribution of the other predator, which had to disperse more to find its prey. In contrast, in our experiment, the spatial distribution of *M. pygmaeus* was not affected by the presence of *P. macropilis*.

Finally, irrespective of treatment, the populations of *T. urticae* and *P. macropilis* were aggregated at the leaf level. *T. urticae* alone was highly aggregated as it has been observed in a number of studies (for review, see Greco et al. 1999), and even more aggregated in treatments with *P. macropilis* but not with *M. pygmaeus*. In agreement with Walzer et al. (2009), the spatial distribution of the spider mite was therefore more influenced by the presence of the specialist versus the generalist predator. *P. macropilis* alone was also highly aggregated but not as much as its prey (Zhang and Sanderson 1997; Greco et al. 1999). These results confirm that *P. macropilis* is a predatory mite with a ‘killer-strategy’: all individuals remain in a patch as long as prey is available (Oliveira et al. 2007). At the plant level, the spatial distribution of *T. urticae* in the presence of *P. macropilis* was characterized by a higher proportion of individuals at the top of the plant. This result might have been due to anti-predation behaviour, as *T. urticae* is known to avoid parts of the host

plant where predators are foraging (Pallini et al. 1999; Magalhães et al. 2002; Walzer et al. 2009). Due to the growth of the plant, this behaviour allows the spider mite to colonize plant parts that are not already colonized by congeners or predators and potentially give the opportunity to feed on leaves of good nutritional quality (Nachman and Zemek 2002).

The main conclusion of this study is that *P. macropilis* could represent a real improvement for the biological control of *T. urticae* in European tomato greenhouses. However, the different dynamics observed in the 2 years indicate that its effectiveness depends on many parameters such as timing, method of inoculation, synchronism with the development of the prey population, and potentially the presence of other predators. Further work on those parameters and others is thus required before drawing conclusions about the feasibility of using *P. macropilis* in a biological control program. In particular, even though the ratio of one predator for five spider mites maintained *T. urticae* populations under a threshold of 50 mites per leaflet, density that seemed acceptable for the crop, more work is required to determine the optimal predator–prey ratio. As alternative resources might also have a strong impact on the dynamics of prey–predator and predator–predator interactions, the consequences of the presence of other prey such as *T. vaporariorum* on populations of *M. pygmaeus* should be investigated. Having multiple prey species may increase the level of control delivered by generalist predators by providing food sources that maintain their populations, but may also increase the risk of predation on *P. macropilis* with unknown consequences on the control of *T. urticae*. In conclusion, a better understanding of all trophic interactions under different biotic conditions would help to design future sound pest management strategies.

Acknowledgments We would like to thank Jean Klieber and Pierre Massot for data collection, Serge Fischer for providing the initial colony of *P. macropilis*, Thomas Steinger for his help with data analysis, and Maxime Ferrero, Dominique Fleury, and Serge Fischer for constructive suggestions during the project. The University of Applied Sciences and Arts of Western Switzerland (HES-SO) provided funding through the program RealTech SAGEX 30225. This work is part of Vincent Gigon's Ph.D. thesis.

References

- Ali F (1998) Life tables of *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Gamasida: Phytoseiidae) at different temperatures. *Exp Appl Acarol* 22:335–342
- Cakmak I, Janssen A, Sabelis MW, Baspinar H (2009) Biological control of an acarine pest by single and multiple natural enemies. *Biol Control* 50:60–65
- Choh Y, van der Hammen T, Sabelis MW, Janssen A (2010) Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia* 163:335–340
- Coombs MR, Bale JS (2014) Thermal biology of the spider mite predator *Phytoseiulus macropilis*. *Bio-control* 59:205–217. doi:10.1007/s10526-014-9559-x
- Enkegaard A, Brødsgaard HF, Hansen D (2001) *Macrolophus caliginosus*: functional response to whiteflies and preference and switching capacity between whiteflies and spider mites. *Entomol Exp Appl* 101:81–88
- Ferla NJ, Marchetti M, Johann L, Haetinger C (2011) Functional response of *Phytoseiulus macropilis* under different *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) population density in laboratory. *Zool Curitiba Impresso* 28:17–22. doi:10.1590/S1984-46702011000100003
- Ferrero M, Calvo FJ, Atuahiva T et al (2011) Biological control of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard and *Tetranychus urticae* Koch by *Phytoseiulus longipes* Evans in tomato greenhouses in Spain [Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae]. *Biol Control* 58:30–35. doi:10.1016/j.biocontrol.2011.03.012
- Gerson U, Weintraub PG (2012) Mites (Acari) as a factor in greenhouse management. *Annu Rev Entomol* 57:229–247
- Gerson U, Smiley RL, Ochoa R (2003) Mites (Acari) for pest control. Blackwell, London

- Greco NM, Liljeström GG, Sánchez NE (1999) Spatial distribution and coincidence of *Neoseiulus californicus* and *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) on strawberry. *Exp Appl Acarol* 23:567–580
- Hamdi F, Chadoeuf J, Chermiti B, Bonato O (2013) Evidence of cannibalism in *Macrolophus pygmaeus*, a natural enemy of whiteflies. *J Insect Behav* 26:614–621. doi:10.1007/s10905-013-9379-3
- Hansen DL, Brodsgaard HF, Enkegaard A (1999) Life table characteristics of *Macrolophus caliginosus* preying upon *Tetranychus urticae*. *Entomol Exp Appl* 93:269–275
- Højsgaard S, Halekoh U, Yan J (2006) The R package geepack for generalized estimating equations. *J Stat Software* 15:1–11
- Holt RD, Polis GA (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *Am Nat* 149:745–764
- Janssen A, Sabelis MW, Magalhães S, Montserrat M, van der Hammen T (2007) Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88:2713–2719
- Lucas E, Rosenheim JA (2011) Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: a review of the evidence and a case study. *Biol Control* 59:61–67. doi:10.1016/j.biocontrol.2011.05.010
- Magalhães S, Janssen A, Hanna R, Sabelis MW (2002) Flexible antipredator behaviour in herbivorous mites through vertical migration in a plant. *Oecologia* 132:143–149. doi:10.1007/s00442-002-0950-4
- Malaus JC, Trottin-Caudal Y (1996) Advances on the strategy of use of the predaceous bug, *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera, Miridae) in glasshouse crops. *Zoophytophagous Heteroptera Implic. Life Hist. Integr. Pest Manag.* Thomas Say Publications (Etats-Unis), pp 178–189
- Malézieux S, Girardet C, Navez B, Cheyrias J (1995) Contre l'aleurode des serres en cultures de tomates sous abris: utilisation et développement de *Macrolophus caliginosus* associé à *Encarsia formosa*. *Phytoma* 471:29–32
- McMurtry JA, Croft BA (1997) Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annu Rev Entomol* 42:291–321
- Messelink GJ, Janssen A (2014) Increased control of thrips and aphids in greenhouses with two species of generalist predatory bugs involved in intraguild predation. *Biol Control* 79:1–7
- Nachman G, Zemek R (2002) Interactions in a tritrophic acarine predator–prey metapopulation system IV: effects of host plant condition on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Exp Appl Acarol* 26:43–70. doi:10.1023/A:1020929318422
- Oliveira H, Janssen A, Pallini A et al (2007) A phytoseiid predator from the tropics as potential biological control agent for the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Biol Control* 42:105–109
- Oliveira H, Fadini MAM, Venzon M et al (2009) Evaluation of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) as a biological control agent of the two-spotted spider mite on strawberry plants under greenhouse conditions. *Exp Appl Acarol* 47:275–283. doi:10.1007/s10493-008-9217-z
- Pallini A, Janssen A, Sabelis MW (1999) Spider mites avoid plants with predators. *Exp Appl Acarol* 23:803–815
- Perdikis DC, Lykouressis DP (2002) Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. *Entomol Exp Appl* 102:261–272
- Pilkington LJ, Messelink G, van Lenteren JC, Le Mottee K (2010) ‘Protected biological control’—biological pest management in the greenhouse industry. *Biol Control* 52:216–220. doi:10.1016/j.biocontrol.2009.05.022
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu Rev Ecol Syst* 20:297–330. doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001501
- R Core Team (2015) A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing Vienna. <http://www.R-project.org/>
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE et al (1995) Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biol Control* 5:303–335. doi:10.1006/bcon.1995.1038
- Shipp L, Johansen N, Vänninen I, Jacobsen R (2011) Greenhouse climate: an important consideration when developing pest management programs for greenhouse crops. *Acta Hort ISHS* 893:133–143
- Skirvin DJ, Fenlon JS (2003) The effect of temperature on the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 31:37–49
- Taylor LR (1961) Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189:732–735
- Trottin-Caudal Y, Millot P (1994) Lutte intégrée contre les ravageurs sur tomate sous abri, situation et perspectives en France. *IOBC WPRS Bull* 17:25–28
- van Lenteren JC (2000) A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Prot* 19:375–384
- van Lenteren JC (2012) The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol* 57:1–20. doi:10.1007/s10526-011-9395-1

- Vance-Chalcraft HD, Rosenheim JA, Vonesh JR et al (2007) The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology* 88:2689–2696
- Vangansbeke D, Schrijver L, Spranghers T et al (2013) Alternating temperatures affect life table parameters of *Phytoseiulus persimilis*, *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) and their prey *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Exp Appl Acarol* 61:285–298. doi:[10.1007/s10493-013-9704-8](https://doi.org/10.1007/s10493-013-9704-8)
- Walzer A, Schausberger P (2013) Phenotypic plasticity in anti-intraguild predator strategies: mite larvae adjust their behaviours according to vulnerability and predation risk. *Exp Appl Acarol* 60:95–115. doi:[10.1007/s10493-012-9624-z](https://doi.org/10.1007/s10493-012-9624-z)
- Walzer A, Moder K, Schausberger P (2009) Spatiotemporal within-plant distribution of the spider mite *Tetranychus urticae* and associated specialist and generalist predators. *Bull Entomol Res* 99:457. doi:[10.1017/S0007485308006494](https://doi.org/10.1017/S0007485308006494)
- Yan J (2002) ‘Geepack’: yet another package for generalized estimating equations. *R News* 2(3):12–14
- Zar JH (2010) *Biostatistical analysis*, 5th edn. Pearson International Edition, New Jersey
- Zhang Z-Q, Sanderson JP (1997) Patterns, mechanisms and spatial scale of aggregation in generalist and specialist predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 21:393–404

Annexe II : Protocoles pour la caractérisation des composés secondaires

Les différentes analyses ont été réalisées par le Dr Ivan Slacanin du laboratoire ILIS Chemin de la Passerelle 17 CH-2503 Bienne, Suisse.

Préparation des échantillons pour les analyses

Pour l'obtention des composés hydrophiles (rutine et acide chlorogénique, sucres acylés et tomatine), les folioles des feuilles fraîches de tomates ont été séchées à 40 °C pendant 48 h dans une étuve thermocenter SalvisLab. La teneur en humidité résiduelle après séchage a été déterminée à l'aide d'une balance à dessiccation, avec une pesée toute les 10 secondes, le poids définitif étant celui obtenu après 120 secondes sans évolution (Mettler LP16). L'humidité résiduelle était environ de 11 %. Pour la caractérisation des composés phénoliques, rutine et acide chlorogénique d'une part, tomatine et sucres acylés d'autre part, l'extraction au méthanol/H₂O (70 : 30 et 80 : 20 respectivement) de feuilles séchées a été faite à partir de 1 g et 0,5 g de plante respectivement avec le système *Accelerated Solvant Extraction* (ASE) à la température de 90 °C. La pression d'utilisation était 100 bars, et trois extractions statiques de 3 min chacune ont été effectuées. Le volume final après extraction a été jaugé avec le même solvant à 50 ml et 500 ml respectivement. Avant analyse, l'extrait hydrophile a été filtré (CHROMAFIL A-45/25 de Macherey-Nagel) directement dans un tube.

Pour l'obtention des composés lipophiles (2-tridecanone et terpènes), les folioles des feuilles fraîches de tomates ont été séchées à 40 °C pendant 48 h dans une étuve thermocenter SalvisLab. La teneur en humidité résiduelle après séchage a été déterminée à l'aide d'une balance à dessiccation, avec une pesée toute les 10 secondes, le poids définitif étant celui obtenu après 120 secondes sans évolution (Mettler LP16). L'humidité résiduelle était environ de 11 %. L'extraction a été effectuée à partir d'environ 1 g de feuilles ainsi séchées et broyées (Boyeur Culatti) avec le système *Accelerated Solvant Extraction* (ASE), le solvant étant l'hexane. Trois extractions statiques de 3 min chacune ont été réalisées à la température de 60°C et sous une pression de 100 bars.

Toutes les extractions ont été effectuées sur six échantillons par cultivar.

Extraction hydrophile des feuilles séchées et analyse par HPLC/DAD des composés phénoliques pour les deux cultivars de tomates

Pour déterminer les concentrations en acide chlorogénique et en rutine chez les cultivars Alissia et Komeett, les extraits hydrophiles ont été analysés par HPLC/DAD en utilisant l'appareil Agilent 1100 équipé de deux pompes, d'un injecteur automatique et d'un détecteur à barrette de diodes DAD. L'analyse a été effectuée par injection de 5 µl d'extrait dans une colonne CC 250/4 NUCLEOSIL 100-5 C18. La phase mobile était constituée de H₂O (1 % H₃PO₄) (solvant A) et d'acétonitrile (solvant B) dont le gradient d'élution était le suivant : 0 min, 90 % A et 10 % B ; 0-25 min, 70 % A et 30 % B ; 25-47 min, 23 % A et 87 % B. Le débit du solvant était de 1ml/min et la température de la colonne de 30 °C pendant toute l'analyse. Les composés ont été détectés à la longueur d'onde UV 350 nm. Le détecteur UV à diode permet d'obtenir le spectre UV de chaque pic et ainsi d'identifier la classe chimique des différents composés.

Extraction hydrophile des feuilles séchées et analyse par HPLC/MS de la tomatine pour les deux cultivars de tomates

Comme la tomatine ne contient pas de chromophore important pour une analyse HPLC/UV, les extraits hydrophiles ont été analysés par HPLC/MS soit par couplage chromatographie phase liquide/ spectrométrie de masse. Le système utilisé a été un UPLC Waters Acquity équipé de deux pompes, d'un injecteur automatique couplé avec système MS/MS Micromass Quattro Ultima de la société Micromass avec une interface Electrospray et du logiciel de spectrométrie de masse Mass Lynx. La séparation a été faite avec une colonne NUCLEOSIL® 100-3 C18 Ø interne 2 mm de Macherey-Nagel. La phase mobile pour la détermination de la tomatine était constituée d'eau + 0,5 % d'acide formique (solvant A) et d'acétonitrile (solvant B). Le gradient d'élution a été le suivant : 0 min, 10 % de B ; 0-26 min, 60 % de B ; 26-27 min, 10 % de B. Le débit du solvant était de 0,25 ml/min et la température de la colonne de 25 °C pendant toute l'analyse. L'échantillon analysé était de 3 µl avec les paramètres suivants pour le spectromètre de masse (mode ES positive, voltage du capillaire 3,5 kV, température de désolvatation (capillaire de transfert) 230 °C, température source 120 °C, flux de gaz/cône N₂ 80 l/min, gaz de désolvatation N₂ 720 l min, cône 150 V) et pour l'analyseur (LM1 résolution : 15,0 et LM2 résolution : 15,0). Les courbes d'étalonnage ont été établies avec des concentrations de tomatine de 0, 3, 6, 12 et 24 µg/ml. Le standard de tomatine a été obtenu

auprès de Extrasynthèse (Z.I Lyon Nord Impasse Jacquard - CS 30062, 69727 Genay Cedex France).

Analyse par UHPLC/MS Chromatographie liquide à haute performance des sucres acylés des deux cultivars de tomates

Pour la caractérisation des sucres acylés, le protocole suivi a été adapté de Ghosh et al. (0(2014)14). Les analyses UHPLC/ MS ont été effectuées avec les appareils utilisés pour l'analyse de la tomatine mais pour la détection des sucres acylés, la spectrométrie de masse permet, après ionisation de l'analyte, de mesurer le rapport masse sur charge (m/z) de l'ion moléculaire et de ses fragments et d'obtenir ainsi la masse moléculaire du composé. La mesure effectuée à haute résolution donne la masse exacte du composé, grâce à laquelle il est possible d'en déduire la formule brute du composé étudié. Dans le cas des sucres acylés recherchés dans les deux cultivars, les masses spécifiques $[M + \text{formate}]^-$ (m/z) qui ont été utilisées sont données dans le tableau 17.

Tableau 17 : Masses spécifiques des sucres acylés détectés dans les extraits des deux cultivars de tomates. * S3 : Triacylsucrose ; S4 : Tétracylsucrose ; S5 : Pentaacylsucrose

Sucres acyles*	$[M + \text{formate}]^-$
S3 :19	695
S3 :20	723
S3 :22	737
S4 :16	667
S4 :17	681
S4 :19	709
S4 :20	723
S4 :21	737
S4 :22	751
S5 :24	793
S5 :25	807

Pour la séparation des sucres acylés, la phase mobile était constituée d'une solution aqueuse d'ammonium formate 10mM avec un pH = 2,64 (solvant A), et d'eau + 0,5 % d'acide formique

(solvant B). Le gradient d'élution linéaire a été le suivant : 1 min à 99 % de A ; 1-100 min 1 % de A ; 100-101 min 99 % de A. Le débit du solvant était de 0,30 ml/min et la température de la colonne 40 °C pendant toute l'analyse. L'échantillon analysé était de 5 µl.

Analyse par chromatographie en phase gazeuse et détecteur à ionisation à flamme (GC/FID) du 2-tridecanone pour les deux cultivars

Les extraits lipophiles obtenus à partir des feuilles fraîches et des feuilles séchées, ont été analysés par GC/FID en utilisant un chromatographe Agilent 6850 Series GC systems avec détecteur à ionisation à flamme. L'analyse a été effectuée par injection de 1 µl d'extrait en mode « splitless » pendant 0,5 min. La colonne utilisée était une colonne PTE-5 (30 m x 0,25 mm x 0,25 µm) avec le programme de température suivant : 100 °C pendant 1 min ; 10 °C min⁻¹ jusqu'à 250 °C ; 20 °C min⁻¹ jusqu'à 270 °C ; 270 °C pendant 7 min. La température d'injecteur était de 270°C et celle du détecteur de 300 °C. Le gaz vecteur était l'hélium avec un débit de 1ml /min à débit constant.

La courbe d'étalonnage du 2-tridecanone (Sigma Aldrich) a été construite avec des concentrations de 1,5 à 150 µg/ml. Les concentrations ont été déterminées à partir de ces courbes d'étalonnage et des dilutions.

Analyse des terpènes dans les deux cultivars par chromatographie en phase gazeuse « en espace de tête » couplé avec une spectrométrie de masse

L'extraction des terpènes a été réalisée à partir de 100 mg de feuilles séchées, selon le principe de microextraction en phase solide (SPME) développée par la société Supelco (Sigma-Aldrich Chemie GmbH Buchs, Switzerland). Les composés ont été détectés par GC / MS / MS (Varian 450-GC et 300-MS). L'extraction a été effectuée avec une fibre SPME (polymère : Polydimethylsiloxane 100 mm) pendant 3 min et à la température de 80 °C. L'injection (désorption) SPME était de 1 min en mode « splitless ». Le gaz vecteur était l'hélium au débit constant de 1,2 ml /min. La température d'injection était de 240 °C. La colonne était une colonne Agilent DB5 25 m de longueur, 0,25 mm de diamètre et 0,25 µm d'épaisseur de film. L'augmentation des températures entre 60°C et 280°C a été de 7°C /min puis 280 °C pendant 3 min. Concernant le spectromètre de masse, l'énergie de collision était de 70 eV avec un Scan (*m/z*) de 45 à 350. La détermination des composés a été effectuée avec la bibliothèque Wiley (Scientific Instrument Services, Inc.1027 Old York Road, Ringoes, NJ 08551-1054, Etas-Unis).

RÉSUMÉ

ABSTRACT

Optimisation de la lutte biologique contre l'acarien *Tetranychus urticae* en culture de tomate

Afin de limiter l'impact négatif des ravageurs sur les plantes cultivées, des agents de lutte biologique sont souvent introduits sous abris. Or, des interactions peuvent apparaître entre eux, comme la prédation intraguilde, et modifier l'efficacité de la lutte biologique. De plus, les défenses directes des plantes hôtes peuvent perturber l'efficacité des ennemis naturels. La question se pose donc de savoir s'il est possible de limiter les interactions négatives entre ennemis naturels et l'impact de la plante hôte sur leur développement. Pour répondre à cet objectif, afin d'optimiser la lutte biologique contre l'acarien *Tetranychus urticae*, ravageur très problématique, nous avons considéré deux cultivars de tomates caractérisés par des densités en trichomes et des concentrations en composés secondaires contrastées, l'acarien prédateur *Phytoseiulus macropilis* et *Macrolophus pygmaeus*, punaise prédatrice souvent employée pour lutter contre les aleurodes. Au cours d'essais conduits en serre, *P. macropilis* a permis de réguler *T. urticae* sans différence entre les deux cultivars, alors qu'en microcosmes le taux d'oviposition de *P. macropilis* a été supérieur sur le cultivar ayant la densité en trichomes non glandulaires la plus élevée. La consommation d'œufs de *P. macropilis* par *M. pygmaeus* en microcosmes n'a pas été observée en serre. Les interactions entre arthropodes se sont également traduites par une agrégation supérieure des *T. urticae* en présence des deux prédateurs et de *P. macropilis* en présence de *M. pygmaeus*. Avant de proposer *P. macropilis* comme nouvel agent de lutte biologique, d'autres essais devraient prendre en compte la présence d'autres ravageurs sur les interactions entre les deux prédateurs.

Mots clés : Lutte biologique, *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis*, *Macrolophus pygmaeus*, prédation intraguilde, trichomes, défenses directes, tomate

Optimization of biological control of the spider mite *Tetranychus urticae* in tomato greenhouses

To suppress pest populations to such levels that damage to the crop is minimized, multiple biological control agents are often introduced in greenhouses. However, negative interactions among them, such as intraguild predation, might appear that can decrease the efficiency of the plant protection strategy. Furthermore, plant direct (physical or chemical) defenses have a negative impact on the pests but might also have an impact on the natural enemies. Therefore, the question is whether it is possible to limit the negative interactions among biological control agents and the influence of the crop on the behavior and development of the natural enemies. To optimize biological control of *Tetranychus urticae*, a very problematic pest in tomato greenhouses, the efficiency of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* was tested on two cultivars with different trichome densities and concentrations of secondary compounds, in presence or absence of *Macrolophus pygmaeus*, a mirid often used to regulate whitefly populations. During two years, under greenhouse conditions, *P. macropilis* well-controlled the population of *T. urticae*. There was no evidence of intraguild predation between the two predators, but in the presence of *M. pygmaeus*, *P. macropilis* tended to have a more clumped spatial distribution. However, in microcosms, *M. pygmaeus* fed on *P. macropilis* eggs. Moreover, *P. macropilis* laid significantly more eggs on the tomato cultivar with the highest density of non-glandular trichomes, but this result was only observed in microcosms. The different dynamics indicate that the effectiveness of the two predators depends on many parameters, and potentially on the presence of other prey and predators.

Keywords: biological control, *Tetranychus urticae*, *Phytoseiulus macropilis*, *Macrolophus pygmaeus*, intraguild predation, trichomes, natural defenses, tomato



AGROCAMPUS OUEST • Institut supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
65 rue de Saint-Brieuc – CS84215 – F-35042 Rennes Cedex
Tél. : 02 23 48 50 00
www.agrocampus-ouest.fr