



**Le système tritrophique tomate-tétranyques
tisserands-Phytoseiulus longips. Etude de la variabilité
des comportements alimentaires du prédateur et
conséquences pour la lutte biologique**

Maxime Ferrero

► **To cite this version:**

Maxime Ferrero. Le système tritrophique tomate-tétranyques tisserands-Phytoseiulus longips. Etude de la variabilité des comportements alimentaires du prédateur et conséquences pour la lutte biologique. Biologie animale. Institut National d'Etudes Supérieures Agronomiques de Montpellier, 2009. Français. NNT : . tel-02824859

HAL Id: tel-02824859

<https://hal.inrae.fr/tel-02824859>

Submitted on 6 Jun 2020

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.

**MINISTÈRE DE L'ALIMENTATION DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÊCHE
MONTPELLIER SUPAGRO**

THÈSE

présentée à Montpellier SupAgro pour obtenir le diplôme de Doctorat

Formation doctorale : Évolution, Écologie, Ressources génétiques, Paléontologie
École doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociétés, Environnement
Thèse Cifre n°439 / 2006

Laboratoire d'accueil : Unité Mixte de Recherche
Centre de Biologie et de Gestion des Populations 1062
2 Place Pierre Viala, bâtiment n°16
34060 Montpellier cedex 02

Entreprise d'accueil : Koppert BS
Lot. Ind. Puits des Gavottes
147 Avenue des Banquets
84300 Cavaillon

**LE SYSTEME TRITROPHIQUE TOMATE-TETRANYQUES
TISSERANDS-PHYTOSEIULUS LONGIPES**

**ETUDE DE LA VARIABILITE DES COMPORTEMENTS
ALIMENTAIRES DU PREDATEUR ET CONSEQUENCES POUR LA
LUTTE BIOLOGIQUE**

Présentée et soutenue publiquement par

Maxime FERRERO

Soutenue le 14 Décembre 2009

JURY

Anne-Marie CORTESERO
Francisco FERRAGUT
Markus KNAPP
Serge KREITER
Isabelle OLIVIERI
Marie-Stéphane TIXIER
Éric WAJNBERG

Université de Rennes I
Universitat Politècnica de Valencia, Espagne
Koppert BS, Hollande
Montpellier SupAgro
Université de Montpellier II
Montpellier SupAgro
INRA-Antibes

Examinatrice
Rapporteur
Invité
Directeur de thèse
Examinatrice
Co-directrice de thèse
Rapporteur

RÉSUMÉ

Les tétranyques tisserands *Tetranychus evansi* et *T. urticae* sont des acariens ravageurs difficiles à contrôler en culture de tomate en serres. Leur capacité à développer rapidement des résistances aux acaricides les plus couramment utilisés, mais également l'exsudation de composés toxiques pour les prédateurs par des solanacées pileuses comme la tomate, et enfin les faibles humidités relatives régulièrement observées en serres de tomate sont autant de paramètres qui affectent l'efficacité des méthodes de lutte utilisées jusqu'à aujourd'hui. Un acarien prédateur de la famille des Phytoseiidae, *Phytoseiulus longipes*, est un candidat potentiel pour contrôler les pullulations de *T. evansi* et *T. urticae*. Des quatre populations connues de ce prédateur, deux (une argentine et une brésilienne) sont capables de se développer et de se reproduire lorsqu'elles sont nourries avec *T. evansi* sur tomate, alors que les deux autres (chilienne et sud africaine) ne le peuvent pas. Après avoir montré que toutes ces populations appartenaient à la même espèce, des travaux concernant les traits d'histoire de vie et l'attraction de plusieurs de ces populations pour des combinaisons d'espèces de proie et de substrats végétaux ont permis de caractériser des interrelations au sein du système tritrophique tomate – tétranyques tisserands – *P. longipes* et de confirmer qu'il existe bien deux comportements alimentaires distincts chez *P. longipes*. Ces différences pourraient être la conséquence d'une spécialisation du prédateur pour *T. evansi*, induite par une coévolution entre *P. longipes* et le complexe tomate – *T. urticae* et/ ou tomate – *T. evansi*. L'étude de la réponse physiologique de *P. longipes* aux faibles humidités relatives a montré que celui-ci fait partie des quatre Phytoseiidae connus les plus tolérants à la sécheresse. De plus, l'analyse des risques non intentionnels d'une introduction de *P. longipes*, ainsi que la confirmation, par des études en conditions semi-réelles de culture, que celui-ci peut contrôler les populations de *T. evansi* et *T. urticae* en serres de tomate, font de ce prédateur un excellent candidat en tant qu'agent de lutte biologique pour lutter contre les tétranyques tisserands en cultures protégées de tomate en Europe.

MOTS CLEFS : contrôle biologique, *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, tomate, *Phytoseiulus longipes*, traits d'histoire de vie, attraction, sécheresse, coévolution

ABSTRACT

The tomato spider mites pests *Tetranychus evansi* and *T. urticae* are difficult to control in tomato greenhouses. Their abilities to quickly develop resistances to acaricides, along with the exudation of toxic compounds from hairy solanaceous plants such as tomato and the drought occurring in tomato greenhouses, are important factors that hinder the control of tetranychids in tomato. A predaceous mite of the family Phytoseiidae, *Phytoseiulus longipes*, is a potential candidate for controlling spider mites outbreaks in these crops. Among the four known populations of this predator, two (from Argentina and Brazil) are able to develop and reproduce well fed on *T. evansi* on tomato, while the two others (from Chile and South Africa) cannot. After having shown that all those populations actually belong to the same species, studies about the life history and attractiveness of several of those populations depending on prey species/ plant supports allowed to characterize the relationships in the tritrophic system tomato – spider mites – *P. longipes* and to confirm that there are two distinct feeding behaviours in this predatory mite species. This phenomena is probably due to a host-plant mediated specialisation for the prey, itself coming from a coevolution between the predator and the complex tomato - *T. urticae* and/ or tomato - *T. evansi*. Study about the egg hatching response to humidity of *P. longipes* showed that this predator is among the four most drought tolerant species studied to date. Furthermore, an analysis of the indirect ecological effects of a possible introduction of *P. longipes*, along with the confirmation from semi-field trials that this predator is able to control spider mite pests in tomato greenhouses, lead to the conclusion that *P. longipes* is an excellent candidate for the biological control of *T. evansi* and *T. urticae* in tomato protected crops in Europe.

KEY WORDS: biological control, *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, tomato, *Phytoseiulus longipes*, life history traits, attractiveness, drought, coevolution.

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier chaleureusement les personnes qui m'ont permis de faire cette thèse, qui ont participé à ma formation, m'ont aidé et soutenu dans la création et le suivi de ce projet: **Marie-Stéphane Tixier**, **Serge Kreiter** et **Karel Bolckmans**.

Merci à ceux qui ont participé à la création de ce projet et qui m'ont aidé à me former : **Markus Knapp**, **Gilberto José de Moraes**, **Francisco Ferragut**, et encore merci mille fois à **Marie-Stéphane** et **Serge** qui m'ont continuellement poussé et soutenu depuis plusieurs années sans jamais arrêter de croire que j'y arriverai.

Je remercie sincèrement **Eric Wajnberg** et **Francisco Ferragut** d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse et j'espère que la lecture ne sera pas trop difficile. Un merci particulier à Paco pour sa gentillesse, pour s'être déplacé de loin lors de tous mes comités de thèse et pour avoir toujours été là lorsque j'avais besoin d'informations quelconques.

Merci à **Isabelle Olivieri** d'avoir accepté de faire partie de mon jury, et de m'avoir aidé à poursuivre mes réflexions sur la spécialisation. Merci également à **Anne-Marie Cortesero** d'avoir accepté de juger mon travail.

Je remercie **Michel Allene**, **Yvette Foray** et les personnes travaillant à **Koppert Cavaillon** grâce à qui j'ai pu travailler dans de bonnes conditions. Je remercie également toutes les personnes de **Koppert Águilas** grâce à qui j'ai pu passé d'excellents moments professionnels et personnel, en particulier **José Eduardo Belda** pour son enthousiasme et son soutien, et bien évidemment **Javier Calvo**, compagnon de collecte sur les routes d'Argentine, chez **Super Pancho Siete** et en Murcie, qui a subi les désagréments d'un changement brutal d'alimentation avec philosophie et sans qui beaucoup de ce qui figure dans cette thèse n'aurait pas été pareil. Merci également à toutes les personnes de **Koppert Berkel en Rodenrijs**, et en particulier **Marion Munneke** qui m'a fait découvrir Rotterdam et qui m'a énormément aidé, **Yvonne van Houten** pour ses conseils et son aide, encore une fois **Markus Knapp**, **Julietta Rothe**, **Clarice Teunissen** pour sa bonne humeur, son organisation et pour m'avoir conseillé quand je me débattais avec les lois Hollandaises sur les excès de vitesse, et enfin **Christophe Gigot** et **Damien Morel**, mes compagnons Franco-Hollandais de travail et de colocation.

Je remercie du fond du cœur toutes les personnes du **bâtiment 16** (dont je suis le dernier thésard il me semble), qui m'ont tous aidé de multiples façons pendant ces trois années, et en particulier **Sabine Guichou** qui s'est donné à fond dans la dernière ligne droite pour qu'il y ait le moins possible de bêtises et de coquilles, **Philippe Auger** pour son sens de l'humour inimitable, son soutien et ses conseils (parfois bons), **Brigitte Cheval** pour sa bonne humeur et son aide précieuse et constante, **Martial Douin** pour sa connaissance sans faille des affres de la mise en page sous Word, son calme et son aide. Merci également à **Mireille Okassa**

pour son aide dans mes recherches et pour nos discussions rafraîchissantes, et à **Mohammad Kanouh** d'avoir été là comme compagnon de thèse et voisin de bureau tout ce temps.

Un grand merci à **Mubashir Saeed** et **Timeri Atuahiva**, qui m'ont aidé dans mon apprentissage de maître de stage, Mubashir pour sa détermination sans faille et sa gentillesse, Timéri pour avoir tout donné sous les serres pendant des dizaines d'heures lorsqu'il fallait compter des acariens à la loupe et pour m'avoir accompagné en Espagne.

Merci à **Adrien Liénard** pour sa disponibilité et pour avoir réalisé l'illustration de la couverture de cette thèse en un temps record la veille de l'impression.

Merci à **Christophe Abraham** et à **Rachid Senoussi** pour leurs conseils en statistiques, et également à **Adeline Fayolle** et **Grégoire Talbot** qui m'ont appris les premiers rudiments de R et grâce à qui je commence à prendre goût aux statistiques, et à **André Bouchier** qui m'a sorti de situations critiques quand je croyais que je commençais à m'en sortir avec mes analyses mais que je ne comprenais rien à la programmation.

Un énorme merci à tous les colosxxxx qui m'ont supporté, soutenu, et pas jeté dehors : **Cécile** pour ses mauvaises blagues et son écoute précieuse, **Greg** pour les pauses Mario Kart et Guitar Hero, **Lucie** pour son soutien et ses conseils avisés, **Julien** pour sa bonne humeur communicative et sa capacité à faire oublier la réalité, **Lisa** pour avoir supporté mes plaintes tous les midis quand c'était dur, **Pablo Gumiberchen** d'avoir été là pour ne pas que je m'atrophie, et qui m'a accompagné le long de ma recherche de calme sur le GR20, **Bethsabé** pour ses sandwiches opportuns, **Amélie** pour sa mauvaise humeur et son aide précieuse lors de la vérification des références bibliographiques.

Merci aux amis qui m'ont soutenu, en particulier **Alex** qui m'a appelé tous les trois jours tout le temps de la rédaction pour me faire avancer, et ceux qui ont été là depuis le début, **Tatie fiole**, **Amandine Drakkar**, **Massoud**, **Bouchon** et **Mat**, **Milou**, **Tom** et **Az**, **Aude**, **Fabrichou**, **Ju** et **Elise** pour ses massages salvateurs, et aux compagnons de vie des colocs de la gare, de Lodève et de Marceau.

Un grand merci à l'équipe des PPE05 qui m'ont appris les mimes et à rigoler quoi qu'il arrive, **Louis**, **Antoine**, **la doll**, **élé**, **auréM**, **Laure** et **Béné**.

Merci à **Clairette** d'avoir été là et de m'avoir soutenu même quand j'étais imbuvable, c'est à dire souvent...

Et enfin un merci éternel à ma petite sœur, mes parents (tous...) et à toute ma famille, pour m'avoir permis d'être là, pour avoir été là pour moi, et avoir cru en moi quoi qu'il arrive.

PUBLICATIONS INCLUSES DANS LA THÈSE

A1 – Tixier MS, **Ferrero M**, Okassa M, Guichou S & Kreiter S (2010) On the specific identity of *Phytoseiulus longipes* Evans (Mesostigmata: Phytoseiidae) showing different feeding behaviours: morphological and molecular analyses. *Bulletin of Entomological Research* (Accepté le 15 Octobre 2009).

A2 – **Ferrero M**, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier MS & Knapp M (2007) Life tables of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental And Applied Acarology*, **41**, 45-53.

A3 – **Ferrero M**, Tixier MS, & Kreiter S (2010) Different feeding behaviours observed in a species of predatory mite. I. Comparative life histories of three populations of *Phytoseiulus longipes* Evans depending on prey species and plant supports [Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae]. *Ecological Entomology* (soumis).

A4 – **Ferrero M**, Tixier MS, Saeed M & Kreiter S (2010) Different feeding behaviours observed in a species of predatory mite. II. Attractiveness of two populations of *Phytoseiulus longipes* Evans for different prey species, prey stages and plant supports [Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae]. *Ecological Entomology* (soumis).

A5 – **Ferrero M**, Gigot C, Tixier MS, Van Houten Y & Kreiter S (2010) Egg hatching response to a range of relative humidities for six species of predatory mites [Acari: Phytoseiidae]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (Accepté le 23 Septembre 2009).

A6 – **Ferrero M**, Tixier MS & Kreiter S (2010) Response of phytoseiid mites to relative humidity: on the possibility to predict location of tolerant species to low humidities. *Journal of Applied Ecology* (soumis).

A7 – **Ferrero M**, Calvo FJ, Atuahiva T, Tixier MS & Kreiter M (2010) Biological control of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard and *T. urticae* Koch by *Phytoseiulus longipes* Evans, in tomato greenhouses in Spain [Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae]. *Biological Control* (soumis)

ACTES DE CONGRÈS

AC1 – **Ferrero M**, Tixier MS, Bolckmans K & Kreiter S (2007) *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard control in European solanaceous greenhouses: facts and perspectives. Integrated Control of Plant Feeding Mites, 12-14th March 2007, Jerusalem (Israel). *IOBC/ wprs bulletin* **30** (5): 3 (Annexe 2).

AC2 – **Ferrero M**, Kreiter S & Tixier MS (2007) A Chilean strain of *Phytoseiulus longipes* Evans for the biological control of *Tetranychus urticae* Koch in European tomato greenhouses (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). 4th African Acarology Symposium, 22-26th October 2007, Hammamet (Tunisia) (résumé en Annexe 4).

AC3 – Ferrero M, Kreiter S & Tixier MS (2008) Ability of *Phytoseiulus longipes* to control spider mite pests on tomato in European greenhouses. *Integrative Acarology*. Proceedings of the 6th EURAAC, 21-25th July 2008, Montpellier (France), pp 461-468 (résumé en Annexe 4).

AC4 – Ferrero M, Atuahiva T, Saeed M, Tixier MS & Kreiter S (2008) Efficacité d'un acarien prédateur, *Phytoseiulus longipes* Evans, pour le contrôle biologique en serres de l'acarien rouge de la tomate, *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. AFPP – 8^{ème} Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, 22-23 Octobre, Montpellier (France) (résumé en Annexe 4).

COMMUNICATIONS AFFICHÉES

C1 – Ferrero M (2005) Demographic parameters of *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* [Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae] at four temperatures. 7^{ème} Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, 24-27 Octobre, Montpellier (France) (Annexe 1).

C2 – Saeed M, Ferrero M, Tixier MS & Kreiter S (2008) Feeding preference of two strains of a predatory mite, *Phytoseiulus longipes* Evans (Acari: Phytoseiidae). AFPP – 8^{ème} Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, 22-23 Octobre, Montpellier (France) (Annexe 1).

C3 – Atuahiva T, Ferrero M, Tixier MS & Kreiter S (2008) Contrôle biologique de l'acarien rouge de la tomate, *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard, et de l'acarien jaune commun *T. urticae* Koch, en serre de tomate grâce à *Phytoseiulus longipes* Evans. AFPP – 8^{ème} Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, 22-23 Octobre, Montpellier (France) (Annexe 1).

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 – Communications affichées lors de Congrès (C1, C2 et C3)

Annexe 2 – Acte de congrès (AC1) dont le résumé a été publié dans *IOBC/ wprs bulletin* 30 (5): 3

Annexe 3 – Compte rendu de collecte (en Anglais)

Annexe 4 – Résumés d’actes de congrès (AC2, AC3 et AC4)

LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

Tableau 1. Position taxonomique du genre <i>Tetranychus</i>	14
Figure 1. Morphologie générale (vue dorso-ventrale) de <i>Tetranychus urticae</i> (Modifié d'après Gutierrez, 1985).	15
Figure 2. Différences morphologiques entre <i>Tetranychus evansi</i> et <i>T. urticae</i> [Photos (microscope optique à contraste de phase, $\times 1600$) et dessins : Auger P., INRA].	16
Figure 3. Cycle de développement des Tetranychidae. Les stades indiqués en italique sont les stades de mues immobiles et inactifs. a : œuf ; b : larve ; c : <i>protochrysalide</i> ; d : deutonymphe ; e : <i>deutochrysalide</i> ; f : deutonymphe ; g : <i>téléiochrysalide</i> ; h : femelle adulte ; i : male adulte.	17
Figure 4. Phénomène de ballooning observé dans des colonies de <i>Tetranychus evansi</i> sur tomate en Espagne (Photo : Ferrero M.).	18
Figure 5. Colonie de <i>Tetranychus evansi</i> enserrant les organes floraux et foliaires d'un plant de tomate (Photo : Ferrero M.).	18
Figure 6. Mâle (à gauche) et femelle (à droite) de <i>Tetranychus evansi</i> (Photo : Ferrero M.).	20
Figure 7. Exemple de dégâts sur fruits (tomate) provoqués par <i>Tetranychus evansi</i> (Photo : Ferrero M.).	20
Tableau 2. Position taxonomique de <i>Phytoseiulus longipes</i>	26
Figure 8. Vue dorsale d'une femelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> [Photo réalisée au microscope optique à contraste de phase ($\times 10$), Ferrero M.].	27
Figure 9. Femelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> en train de se nourrir d'un œuf de <i>Tetranychus urticae</i> (Photo : Ferrero M.).	28
Figure 10. Cycle de développement des Phytoseiidae (modifié d'après Kreiter S., 1992).	29
Figure 11. A. Vue dorsale d'une femelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> ($\times 200$). B. Vue ventrale d'une femelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> ($\times 200$). C. Vue d'ensemble d'une femelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> ($\times 100$). D. Spermathèque d'une femelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> ($\times 400$). Les noms des soies sont placés à l'insertion de chacune d'entre elles (Photos réalisées au microscope optique à contraste de phase, Ferrero M.).	42
Figure 12. Cladogramme basé sur les distances génétiques (Jukes & Cantor) entre des spécimens de <i>Phytoseiulus longipes</i> collectés en Argentine, au Brésil, au Chili et en Afrique du Sud et des spécimens de <i>Phytoseiulus persimilis</i> collectés sur haricot à Montpellier (France), obtenus avec un fragment de CytB mtDNA. Les nombres aux intersections correspondent aux valeurs de <i>bootstrap</i>	62
Figure 13. Cladogramme basé sur les distances génétiques (Jukes & Cantor) entre des spécimens de <i>Phytoseiulus longipes</i> collectés en Argentine, au Brésil, au Chili et en Afrique du Sud et des spécimens de <i>Phytoseiulus fragariae</i> collectés en Argentine, obtenus avec un fragment d'ITS rDNA. Les nombres aux intersections correspondent aux valeurs de <i>bootstrap</i>	63
Tableau 3. Modalités de croisements et rétro-croisements entre 3 populations de <i>Phytoseiulus longipes</i> [(A) : Argentine ; (B) : Brésil ; (C) : Chili].	64
Figure 14. Unité d'expérimentation utilisée pour évaluer les paramètres démographiques de <i>Phytoseiulus longipes</i>	70
Figure 15. Dispositif expérimental utilisé dans des expériences visant à étudier l'attraction de <i>Phytoseiulus longipes</i> pour certaines plantes hôtes, espèces de proies et stades de proies.	103
Figure 16. Exemple de dispositif utilisé pour évaluer la réponse à différentes humidités relatives chez les Phytoseiidae (Photo : Gigot C., Montpellier SupAgro).	127
Table 5. Pourcentage de femelles étant entrées en état de diapause pour deux populations de <i>Phytoseiulus longipes</i> [(A) et (C)] à $18 \pm 1,5$ °C et 75 ± 5 % HR, pour des jours courts (10: 14 L: D) et longs (16: 8 L: D).	175

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	I
ABSTRACT	I
REMERCIEMENTS	II
PUBLICATIONS INCLUSES DANS LA THÈSE	IV
ACTES DE CONGRÈS	IV
COMMUNICATIONS AFFICHÉES	V
LISTE DES ANNEXES	VI
LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES	VII

TABLE DES MATIÈRES	1
INTRODUCTION	5
REFERENCES	9

CHAPITRE I - LA CULTURE DE LA TOMATE EN EUROPE : PROBLÈMES PHYTOSANITAIRES DUS AUX ACARIENS TÉTRANYQUES TISSERANDS, SOLUTIONS DISPONIBLES ET PERSPECTIVES	12
--	-----------

1. LA CULTURE DE LA TOMATE EN EUROPE	12
1.1. LA TOMATE EN SERRES EN EUROPE	12
1.2. LES PROBLEMES PHYTOSANITAIRES ASSOCIES A LA CULTURE DE LA TOMATE EN SERRES EN EUROPE	13
1.3. LA LUTTE BIOLOGIQUE EN PLEINE EXPANSION	13
2. LES TÉTRANYQUES TISSERANDS RAVAGEURS DE LA TOMATE	14
2.1. CARACTERISTIQUES COMMUNES AUX TETRANYQUES TISSERANDS	14
2.1.1. Morphologie	15
2.1.2. Cycle de développement	16
2.1.3. Mode de reproduction	17
2.1.4. Tissage et mode de dispersion	17
2.1.5. Dégâts occasionnés	18
2.2. <i>TETRANYCHUS URTICAE</i> KOCH	19
2.2.1. Aire de répartition	19
2.2.2. Traits d'histoire de vie	19
2.2.3. Plantes hôtes	19
2.3. <i>TETRANYCHUS EVANSI</i> BAKER & PRITCHARD, L'ACARIEN ROUGE DE LA TOMATE	20
2.3.1. Aire de répartition	21
2.3.2. Traits d'histoire de vie	21
2.3.3. Plantes hôtes	22
3. LA LUTTE CONTRE LES TETRANYQUES TISSERANDS RAVAGEURS DE LA TOMATE	22
3.1. LA LUTTE CHIMIQUE	23
3.2. LES VARIETES RESISTANTES	23
3.3. LES INSECTES PREDATEURS	24
3.4. LES MALADIES : BACTERIES ET CHAMPIGNONS ENTOMOPATHOGENES	24
3.5. LES ACARIENS PREDATEURS	25

4. LE CANDIDAT POUR LA LUTTE CONTRE LES TETRANYQUES RAVAGEURS DE LA TOMATE:	26
<i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i> EVANS	26
4.1. MORPHOLOGIE	27
4.2. CYCLE DE DEVELOPPEMENT	28
4.3. MODE DE REPRODUCTION	29
4.4. AIRE DE REPARTITION	29
4.5. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE	30
4.6. PLANTES HOTES	31
4.7. CONCLUSION	31
REFERENCES	32

CHAPITRE II - QUATRE POPULATIONS, DEUX MODÈLES BIOLOGIQUES, UNE SEULE ESPÈCE ?

1. LA SYNONYMIE CHEZ LES PHYTOSEIIDAE	41
1.1. DEFINITION	41
1.2. METHODOLOGIES DISPONIBLES	44
2. DEUX MODELES BIOLOGIQUES, UNE SEULE ESPECE ?	45
1.1. INTRODUCTION	45
ARTICLE A1	46
1.2. CONCLUSIONS	62
REFERENCES	65

CHAPITRE III - EFFETS DE LA PROIE ET DU SUBSTRAT VÉGÉTAL SUR LES DIFFÉRENTES POPULATIONS DE *PHYTOSEIULUS LONGIPES* - IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES ET POUR LA LUTTE BIOLOGIQUE

1. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE	69
1.1. METHODES D'EVALUATION	69
1.2. LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE DE <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i> : ETAT DE L'ART	73
1.2.1. <i>Phytoseiulus longipes</i> (SA)	73
1.2.2. <i>Phytoseiulus longipes</i> (B)	73
ARTICLE A2	75
1.2.3. Conclusions	85
1.3. EFFET DE LA PROIE ET DU SUBSTRAT VEGETAL SUR 3 POPULATIONS DE <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i>	85
ARTICLE A3	86
1.4. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE DE <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i> - CONCLUSIONS	100
2. ATTRACTION	101
2.1. METHODES D'EVALUATION	102
2.2. ATTRACTION DE <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i> EN FONCTION DE L'ESPECE DE PROIE, DU TYPE DE PROIE ET DU SUBSTRAT VEGETAL	103
ARTICLE A4	105
2.3. ATTRACTION DE <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i> POUR DIFFERENTES COMBINAISONS DE PLANTES HOTES, ESPECES DE PROIES ET STADES DE PROIES – CONCLUSIONS	118
3. LES COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES DE <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i> - SYNTHÈSE	119
3.1. SYNTHÈSE ET DISCUSSION	119
3.2. CONCLUSIONS	121
REFERENCES	122

CHAPITRE IV - IMPACT DES FAIBLES HUMIDITÉS RELATIVES SUR CERTAINES ESPÈCES DE PHYTOSEIIDAE - CONSÉQUENCES POUR L'UTILISATION DE PHYTOSEIULUS LONGIPES COMME AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE ET RÉFLEXIONS GÉNÉRALES SUR LA DÉCOUVERTE D'ESPÈCES TOLÉRANTES AUX CONDITIONS ARIDES **125**

1. PHYTOSEIULUS LONGIPES TOLERE-T-IL MIEUX LES BASSES HUMIDITES RELATIVES QUE D'AUTRES PREDATEURS ?	126
1.1. METHODE D'EVALUATION	126
1.2. COMPARAISON DE LA TOLERANCE AUX FAIBLES HUMIDITES RELATIVES DE DEUX POPULATIONS DE PHYTOSEIULUS LONGIPES AVEC CELLE D'AUTRES ESPECES DE PHYTOSEIIDAE - CONSEQUENCES POUR LA LUTTE BIOLOGIQUE.	127
ARTICLE A5	129
1.3. CONCLUSIONS	143
2. QUELS FACTEURS INFLUENCENT LA TOLERANCE A LA SECHERESSE DE CERTAINES ESPECES DE PHYTOSEIIDAE ? QUELLES CONSEQUENCES POUR LA RECHERCHE DE NOUVELLES ESPECES TOLERANTES ?	144
2.1. ETAT DES LIEUX DES CONNAISSANCES ET ANALYSES	144
ARTICLE A6	145
2.2. CONCLUSIONS	164
3. CONCLUSION	164
REFERENCES	166

CHAPITRE V - EST-IL POSSIBLE D'ENVISAGER UNE UTILISATION COMMERCIALE DE PHYTOSEIULUS LONGIPES COMME AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE POUR LUTTER CONTRE TETRANYCHUS EVANSI ET T. URTICAE EN SERRES DE TOMATE EN EUROPE? - RISQUES POTENTIELS ET EFFICACITÉ RÉELLE **169**

1. LES RISQUES DE LACHERS D'UNE ESPECE DE PHYTOSEIIDAE EXOTIQUE EN LUTTE BIOLOGIQUE CLASSIQUE	170
1.1. CHANGEMENTS DE L'ABONDANCE D'ESPECES DE PROIES NON CIBLES	170
1.2. DIMINUTION DE L'ABONDANCE DE PREDATEURS LOCAUX	170
1.3. DIMINUTION DE DIVERSITE GENETIQUE ET EFFETS INDIRECTS	171
1.5. METHODES D'EVALUATION	171
1.5.1. Capacités de dispersion	171
1.5.2. Implantation de l'espèce	172
1.5.3. Plantes hôtes associées à l'espèce de prédateur	172
2. EXISTE-T-IL UN ETAT DE DIAPAUSE CHEZ PHYTOSEIULUS LONGIPES ?	173
2.1. MATERIEL ET METHODES	174
2.2. RESULTATS	174
2.3. DISCUSSION ET CONCLUSION	175
2. EFFICACITE DE PHYTOSEIULUS LONGIPES EN CONDITIONS SEMI-REELLES DE CULTURE POUR LUTTER CONTRE TETRANYCHUS EVANSI ET T. URTICAE EN SERRES DE TOMATE EN EUROPE	175
2.1. METHODE D'EVALUATION	176
2.2. EFFICACITE DE PHYTOSEIULUS LONGIPES EN CONDITIONS SEMI-REELLES DE CULTURE POUR LUTTER CONTRE TETRANYCHUS EVANSI ET T. URTICAE EN SERRES DE TOMATE	177
ARTICLE A7	178
2.3. CONCLUSIONS	195
3. CONCLUSIONS	196
RÉFÉRENCES	198

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	201
1. BREF RAPPEL DES OBJECTIFS ET DES MOYENS MIS EN OEUVRE	201
2. PRINCIPAUX RESULTATS OBTENUS ET CONCLUSIONS DES TRAVAUX	201
2.1. ÉTUDE DU SYSTEME TRITROPHIQUE TOMATE - TETRANYQUES TISSERANDS - <i>PHYTOSEIULUS LONGIPES</i>	202
2.1.1. Identité spécifique	202
2.1.2. Traits d'histoire de vie en fonction de l'espèce de proie et du support végétal	203
2.2. ÉFFICACITE D'UN PREDATEUR POUR LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES TETRANYQUES TISSERANDS EN SERRES DE TOMATE EN EUROPE	205
2.2.1. Effet des faibles humidités relatives sur <i>Phytoseiulus longipes</i>	205
2.2.2. Est-il possible de prédire la localisation de Phytoseiidae tolérants aux faibles humidités relatives ?	205
2.2.3. Risques non intentionnels d'introductions de <i>Phytoseiulus longipes</i>	206
2.2.4. Efficacité réelle de <i>Phytoseiulus longipes</i> pour contrôler les tétranyques tisserands en culture de tomate en serres	206
3. CONCLUSION	207
REFERENCES	208
 ANNEXE 1	 209
ANNEXE 2	212
ANNEXE 3	219
ANNEXE 4	226

INTRODUCTION

La tomate, *Lycopersicon esculentum* Miller, est cultivée sous presque toutes les latitudes, sur une superficie d'environ 3 millions d'hectares, soit environ un tiers des surfaces mondiales cultivées consacrées aux légumes (Laterrot & Philouze, 2003). C'est aujourd'hui le légume d'intérêt commercial le plus important, représentant 24 % de la production légumière totale de l'Europe des 27 en 2007, avec 15,3 millions de tonnes produites (Eurostat, 2008). En France, 5^{ème} producteur européen de tomates devant les Pays-Bas (Eurostat, 2008), 4122 ha de tomates ont été cultivés en 2008, dont près de la moitié (1959 ha) en serres (Agreste, 2009). En Espagne, premier producteur européen de tomates en frais, plus de 20 000 ha ont été produits en serres en 2006, soit environ 44 % de la production totale de tomates de ce pays (Ministerio de Medio Ambiente Rural y Marino, 2008). Les serres présentent des avantages non négligeables par rapport aux cultures de plein champ. Elles permettent en premier lieu de pallier les difficultés liées aux fluctuations de température, de lumière et des conditions d'humidité de plein champ, ce qui a pour avantage d'étendre considérablement la période de production (près de 11 mois de cycle). D'autres avantages moins significatifs sont l'exclusion (dans une certaine mesure) des ravageurs hors de la zone contrôlée et la plus grande proximité entre les producteurs et les lieux de commercialisation (Pilkington *et al.*, 2009). A cela s'opposent le coût élevé de ces cultures, ainsi que les difficultés à contrôler les ravageurs lorsque ceux-ci s'y introduisent (van Lenteren, 2000). La tomate est une culture particulièrement sujette aux attaques de ravageurs et de maladies (Kennedy, 2003). Les aleurodes, pucerons, mineuses, acariens, thrips, noctuelles et punaises constituent ses principaux ravageurs en serres (Trottin-Caudal *et al.*, 1995).

Les Tetranychidae, qui étaient considérés comme des ravageurs secondaires jusqu'à la deuxième guerre mondiale, sont apparus globalement, dans de nombreuses cultures, comme des ravageurs de première importance avec l'utilisation intensive de la lutte chimique. (Gerson & Weintraub, 2007). Ainsi, *Tetranychus urticae* Koch, l'acarien jaune commun (ou *Two Spotted Spider Mite* : TSSM) a rapidement développé des résistances aux produits phytosanitaires classiques (van Leeuwen *et al.*, 2008), devenant ainsi un ravageur de premier plan dans de nombreuses cultures, dont la tomate, notamment en serres (Gerson *et al.*, 2003 ; Zhang, 2003). Ces dernières années, plusieurs ravageurs introduits en Europe ont provoqué des dégâts importants en serres de tomate, dont le tétranyque tisserand invasif *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (ou *Tomato Red Spider Mite* : TRSM) (Ferragut & Escudero, 1999 ; Migeon, 2007).

La lutte contre le TSSM et le TRSM en culture de tomate en serres s'avère complexe (Kennedy, 2003 ; Zhang, 2003). Bien que la lutte chimique soit encore le moyen de lutte le plus utilisé aujourd'hui pour combattre *T. evansi* et *T. urticae*, ces derniers développent rapidement des résistances aux différentes familles de molécules acaricides les plus

employées (Blair, 1989 ; Mabeya *et al.*, 2003 ; van Leeuwen *et al.*, 2008 ; Khajehali *et al.*, 2009), et les moyens de lutte biologique envisagés jusqu'à maintenant (variétés résistantes, champignons entomopathogènes, insectes et acariens prédateurs) n'ont conduit à aucune application efficace (Moraes & Lima, 1983; Moraes & McMurtry, 1985a, b; Moraes et McMurtry, 1986 ; Drukker *et al.*, 1997 ; Sarmento *et al.*, 2004 ; Oliveira *et al.*, 2005; Simmons & Gurr, 2005 ; Fiaboe *et al.*, 2007a ; Sarmento *et al.*, 2007 ; Aksoy *et al.*, 2008 ; Maniania *et al.*, 2008 ; Biddinger *et al.*, 2009 ; Britto *et al.*, 2009). Les échecs d'utilisation d'auxiliaires pour lutter contre les tétranyques tisserands sont essentiellement imputables à certaines caractéristiques intrinsèques de la tomate. En effet, cette plante possède sur les feuilles et les tiges des trichomes glandulaires exsudant des substances de défenses nocives vis-à-vis d'un grand nombre de prédateurs et de parasitoïdes (Kennedy, 2003 ; Simmons & Gurr, 2005). De plus, dans les cultures de tomate en serres, les humidités relatives sont souvent basses, conditions généralement défavorables au développement des prédateurs, mais favorables à celui des ravageurs (Zhang, 2003). Enfin, *T. evansi* semble présenter des caractéristiques répulsives, ou toxiques, pour les prédateurs sur Solanaceae (Moraes & McMurtry, 1985a).

De nombreuses prospections ont été réalisées ces dernières années pour découvrir des prédateurs naturels de *T. evansi* dans la zone supposée d'origine de ce ravageur (Argentine, Brésil), qui pourraient également servir pour lutter contre *T. urticae* en culture de tomate (Rosa *et al.*, 2005; Fiaboe *et al.*, 2006 ; Furtado *et al.*, 2006 ; Fiaboe *et al.*, 2007b ; Furtado *et al.*, 2007a). Elles ont abouti à la découverte d'un acarien prédateur de la famille des Phytoseiidae, *Phytoseiulus longipes* Evans, dans des colonies de *T. evansi* sur tomate, sur *Salpichroa organifolia* L. et sur *Solanum americanum* Miller (Furtado *et al.*, 2006). À partir d'études préliminaires concernant le potentiel de ce prédateur, pour contrôler non seulement *T. evansi* mais également *T. urticae* sur tomate, Furtado *et al.* (2007b) ont abouti à la conclusion que des connaissances plus complètes concernant la biologie et l'écologie de ce prédateur étaient absolument nécessaires.

Les Phytoseiidae sont des prédateurs très mobiles, qui vivent sur les plantes et dans les couches supérieures de la litière du sol. La majorité des espèces de cette famille peut se nourrir de tétranyques, mais également de petits insectes (thrips), de nématodes, de champignons, de pollen, d'exsudats floraux et même de tissus végétaux (McMurtry & Croft, 1997 ; Gerson *et al.*, 2003). Cependant, les acariens du genre *Phytoseiulus*, auquel *P. longipes* appartient, sont des prédateurs de Type I (McMurtry & Croft, 1997). Les représentants de ce genre (quatre espèces) ont la particularité de s'alimenter exclusivement aux dépens de proies appartenant au genre *Tetranychus*.

Quatre populations de *P. longipes* ont été découvertes à ce jour. Cette espèce a été décrite en 1958 à partir de spécimens collectés sur plante ornementale (*Digitalis purpurea* L.) en Afrique du Sud. *Phytoseiulus longipes* a alors été remarqué à cette occasion comme un

prédateur d'acariens phytophages de la famille des Tetranychidae, et sa biologie fut brièvement étudiée (van der Merwe, 1968). Il a été découvert plus tard que cette population ne pouvait pas se reproduire lorsqu'elle était nourrie avec *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1985b). Cette population sud-africaine était la seule connue pendant plus de trois décennies, jusqu'à la découverte au Brésil d'une population dans des colonies de *T. evansi* en 2004 (Furtado *et al.*, 2007a). Le potentiel de cette population brésilienne pour lutter contre les tétranyques tisserands en culture de tomate a alors été démontré. Enfin, deux autres populations ont été plus récemment découvertes, l'une en Argentine dans des colonies de *T. evansi* sur solanacées sauvages (Ferrero et Calvo, 2008, données non publiées), et la deuxième au Chili dans des colonies de *T. urticae* (Ragusa, 2007, comm. pers.).

Les données bibliographiques disponibles ainsi que des travaux préliminaires concernant la biologie de ces populations ont conduits à une observation surprenante concernant les comportements alimentaires de ce prédateur : alors que les populations sud-africaine et chilienne se développent mal et ne se reproduisent pas lorsqu'elles sont nourries avec *T. evansi* sur tomate (Moraes & McMurtry, 1985b), les populations brésiennes et argentines montrent d'excellentes performances dans les mêmes conditions (Furtado *et al.*, 2007b ; Ferrero, obs. pers.). Ces observations, ainsi que la nécessité de sélectionner le plus rapidement possible un prédateur commercialisable pour lutter contre les tétranyques tisserands en serres de tomate, ont été à la base du travail de thèse présenté dans ce document et réalisé entre janvier 2007 et novembre 2009.

L'objectif de cette thèse est premièrement d'étudier le système tritrophique tomate - tétranyques tisserands - *P. longipes*, en caractérisant précisément les deux comportements alimentaires observés entre les différentes populations de *P. longipes*. Ceci permettra de discuter des origines de ces différences et des mécanismes physiologiques et écologiques qui les sous-tendent. Ces résultats permettront également de mieux comprendre la part des effets des substances exsudées par la tomate dans l'inefficacité des prédateurs testés jusqu'à aujourd'hui, ainsi que l'effet répulsif ou toxique de *T. evansi* décrit dans la bibliographie. Ensuite, les effets de faibles humidités relatives, autre facteur connu pour diminuer l'efficacité des acariens prédateurs, seront évalués sur l'éclosion des œufs de *P. longipes*. Enfin, une discussion concernant les effets non intentionnels de lâchers potentiels de ce prédateur, ainsi que des tests en conditions semi-réelles de culture en serres, seront présentés pour conclure sur l'efficacité réelle et les possibilités de commercialisation de *P. longipes* en tant qu'agent de lutte pour le contrôle biologique de *T. evansi* et *T. urticae* en serres de tomate en Europe.

Ce document, dont les objectifs viennent d'être décrits ci-dessus, s'articulera autour de cinq chapitres, tous constitués (à l'exception du Chapitre I) d'une partie de rappels bibliographiques et méthodologiques suivie de travaux synthétisés sous forme d'articles scientifiques (7 articles scientifiques, 4 actes de congrès, 3 communications affichées figurent dans ce document), de conclusions et de perspectives issues de ces travaux.

Le premier chapitre est une synthèse bibliographique générale, reprenant et détaillant les points importants cités en introduction et qui servira à mieux comprendre les objectifs des travaux réalisés au cours de la thèse.

Dans le deuxième chapitre sera présentée une analyse morphologique et moléculaire des quatre populations de *P. longipes* disponibles, pour confirmer ou non l'appartenance de ces populations présentant des comportements alimentaires différents à une seule et même espèce.

L'étude du système tritrophique tomate - tétranyques tisserands - *Phytoseiulus longipes* fera l'objet du troisième chapitre. Elle consistera à caractériser les différences de performances des populations argentine, brésilienne et chilienne en fonction de l'espèce de proie (*T. evansi* et *T. urticae*) et du substrat végétal (tomate ou haricot). L'attraction de deux populations (argentine et chilienne) pour différentes combinaisons d'espèces de proie et de substrats végétaux sera également étudiée. Les résultats de ces travaux permettront d'émettre des hypothèses concernant l'origine et les mécanismes physiologiques et écologiques qui sous-tendent les différences observées chez ces populations de *P. longipes*.

Le quatrième chapitre traitera de l'effet des humidités relatives basses sur le taux d'éclosion des œufs des populations argentine et chilienne de *P. longipes*, ainsi que de 5 autres espèces commercialisées ou potentiellement commercialisables. Cette étude sera suivie d'une synthèse bibliographique de la réponse des Phytoseiidae aux humidités relatives, qui permettra à la fois de situer la réponse de *P. longipes* au sein des Phytoseiidae, mais également de discuter des possibilités de prévoir la localisation de prédateurs tolérants aux faibles humidités relatives.

Enfin, le cinquième et dernier chapitre, qui précède la discussion et les conclusions générales, fera l'objet dans un premier temps d'une discussion concernant les effets non intentionnels de lâchers de *P. longipes* en serres en Europe, illustrée par une étude concernant l'absence d'un état de diapause chez deux populations (argentine et chilienne) de cette espèce. Les résultats de lâchers de *P. longipes* (population argentine), réalisés en Espagne en serre confinée dans des conditions semi-réelles de culture pour lutter contre *T. evansi* et *T. urticae*, permettront dans un deuxième temps de conclure sur l'efficacité réelle de ce prédateur comme agent de lutte biologique contre ces ravageurs en cultures protégées de tomate en Europe.

Références

- Agreste, 2009. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/> (consulté en Septembre 2009)
- Aksoy HM, Ozman-Sullivan SK, Ocal H, Celik N & Sullivan GT, 2008. The effect of *Pseudomonas putida* biotype B on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 46: 223-230.
- Biddinger DJ, Weber DC & Hull LA, 2009. Coccinellidae as predators of mites: Stethorini in biological control. *Biological Control* (Online first). doi:[10.1016/j.biocontrol.2009.05.014](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.014).
- Blair BW, 1989. Laboratory screening of acaricides against *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. *Crop Protection* 8: 212-216.
- Britto EPJ, Gondim Jr MGC, Torres JB, Fiaboe KKM, Moraes GJ, Knapp M, 2009. Predation and reproductive output of the ladybird beetle *Stethorus tridens* preying on tomato red spider mite *Tetranychus evansi*. *BioControl* 24: 363-368.
- Drukker B, Janssen A, Ravensberg W & Sabelis M, 1997. Improved control capacity of the mite predator *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato. *Experimental and Applied Acarology* 21: 507-518.
- Eurostat, 2008. *Agricultural Statistics - Main results - 2006-2007*. European Commission, Luxembourg.
- Ferragut F & Escudero LA, 1999. *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari : Tetranychidae), una nueva araña roja en los cultivos hortícolas españoles. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas* 25(2): 157-164.
- Fiaboe KKM, Fonseca RL, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2006. Identification of priority area in South America for exploration of natural enemies for classical biological control of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Africa. *Biological Control* 38: 373-379.
- Fiaboe KKM, Gondim Jr MGC, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2007a. Bionomics of the acarophagous ladybird beetle *Stethorus tridens* fed *Tetranychus evansi*. *Journal of Applied Entomology* 131(5): 355-361.
- Fiaboe KKM, Gondim Jr MGC, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2007b. Surveys for natural enemies of the tomato red spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northeastern and southeastern Brazil. *Zootaxa* 1395: 33-58.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2006. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 40: 157-174.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier MS & Knapp M, 2007b. Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control* 42(2): 139-147.
- Furtado IP, Toledo S, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2007a. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northwest Argentina. *Experimental and Applied Acarology* 43: 121-127.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa T, 2003. *Mites (Acari) for pest control*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.

- Gerson U & Weintraub PG, 2007. Review Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest management Science* 63: 658-676.
- Kennedy GG, 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the geis *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology* 48: 51-72.
- Khajehali J, van Leeuwen T, Tirry L, 2009. Susceptibility of an organophosphate resistant strain of the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) to mixtures of bifenazate with organophosphate and carbamate insecticides. *Experimental and Applied Acarology* (Online First). doi: [10.1007/s10493-009-9261-3](https://doi.org/10.1007/s10493-009-9261-3)
- Laterrot H & Philouze J, 2003. Tomates. In *Histoire de légumes des origines à l'orée du XXI siècle*, INRA editions, Paris, France : 266-276.
- Mabeya J, Knapp M, Nderitu JH & Olubayo F, 2003. Comparaison de l'efficacité de Oberon (Spiromefisen) avec celle d'autres acaricides dans la lutte contre les acariens rouges (*Tetranychus evansi* Baker & Pritchard) sur la tomate. 15th Biennial Congress of the African Association of Insect Scientists (AAIS). 13th June 2003, Nairobi, Kenya.
- Maniania NK, Bugeme DM, Wekesa VW & Delalibera Jr I, 2008. Role of entomopathogenic fungi in the control of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), pests of horticultural crops. *Experimental and Applied Acarology* 46: 259-274.
- McMurtry JA & Croft BA, 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- Migeon A, 2007. Acarien rouge de la tomate : nouvelles observations et perspectives. *PHM - Revue Horticole* 488 : 20-24.
- Ministerio de Medio Ambiente Rural y Marino, 2008. Anuario de Estadística Agroalimentaria 2007, Espagne.
- Moraes GJ de & Lima HC, 1983. Biology of *Euseius concordis* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae) a predator of the tomato russet mite. *Acarologia* 24(3): 251-255.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1985a. Chemically mediated arrestment of the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis* by extracts of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology* 1: 127-138.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1985b. Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of Phytoseiid mites. *Entomophaga* 30(4): 393-397.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1986. Suitability of the spider mite *Tetranychus evansi* as prey for *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 40: 109-115.
- Oliveira EE, Oliveira CL, Sarmiento RA, Fadini MAM, Moreira LP, 2005. Biological aspects of the predator *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763) (Coleoptera: Coccinellidae) fed with *Tetranychus evansi* (Baker & Pritchard, 1960) (Acari: Tetranychidae) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1878) (Homoptera: Aphididae). *Bioscience Journal*, Uberlândia 21(2): 33-39.
- Pilkington LJ, Messelink G, van Lenteren JC & Le Motee C, 2009. "Protected biological control". Biological pest management in the greenhouse industry. *Biological Control* (Online First). doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.05.022](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.022).

- Rosa AA, Gondim Jr MGC, Fiaboe KKM, Moraes GJ de & Knapp M, 2005. Predatory mites associated with *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) on native solanaceous plants of coastal Pernambuco State, Brazil. *Neotropical Entomology* 34(4): 689-692.
- Sarmiento RA, Oliveira HG de, Holtz AM, Silva SM da, Serrão JE & Pallini A, 2004. Fat body morphology of *Eriopis connexa* (Coleoptera, Coccinellidae) in function of two alimentary sources. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47(3): 407-411.
- Sarmiento RA, Venzon M, Pallini A, Oliveira EE & Janssen A, 2007. Use of odours by *Cycloneda sanguinea* to assess patch quality. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124: 313-318.
- Simmons AT & Gurr GM, 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 265-276.
- Trottin-Caudal Y, Grassely D & Millot P, 1995. Maîtrise de la protection sanitaire – Tomate sous serre et abris. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes, France.
- van der Merwe GG, 1968. A taxonomic study of the family Phytoseiidae (Acari) in South Africa with contributions to the biology of two species. *Entomology Memoirs, South Africa Department of Agricultural Technical Services*, 18: 1-198.
- van Lenteren JC, 2000. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy ? *Crop Protection* 19: 375-384.
- van Leeuwen T, Vanholme B, van Pottelberge S, van Nieuwenhuyse P, Nauen R, Tirry L & Denholm I, 2008. Mitochondrial heteroplasmy and the evolution of insecticide resistance: non-mendelian inheritance in action. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(16): 5980-5985.
- Zhang ZQ, 2003. *Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI, London.

CHAPITRE I

LA CULTURE DE LA TOMATE EN EUROPE : PROBLEMES PHYTOSANITAIRES DUS AUX ACARIENS TETRANYQUES TISSERANDS, SOLUTIONS DISPONIBLES ET PERSPECTIVES

1. La culture de la tomate en Europe

La tomate, *Lycopersicon esculentum* Miller, est une plante annuelle de la famille des solanacées. Elle est cultivée sous presque toutes les latitudes, sur une superficie d'environ 3 millions d'hectares, soit environ un tiers des surfaces mondiales consacrées aux légumes (Laterrot & Philouze, 2003). Plus de 3200 variétés sont inscrites au catalogue européen, dont 450 dans le catalogue français (GNIS, 2009). La tomate est consommée en Europe depuis le XVIII^{ème} siècle (Laterrot & Philouze, 2003), où elle est aujourd'hui le légume d'intérêt commercial le plus important. Dans cette première partie seront exposés : l'importance de la culture de la tomate en serres en Europe, les problèmes phytosanitaires qui lui sont associés et la part que représente le contrôle biologique dans la lutte contre les ravageurs et maladies de la tomate.

1.1. La tomate en serres en Europe

La dénomination « culture en serres », comme dans la majorité des publications récentes (Zhang, 2003), prendra en compte dans la suite du document à la fois les cultures sous « abri plastique et verre », dont la hauteur permet de laisser passer un homme debout. Ce mode de culture représente aujourd'hui 2 400 000 ha toutes cultures confondues dans le monde, dont 45 000 ha sous « abri verre » (Pilkington *et al.*, 2009). Les serres présentent des avantages non négligeables par rapport aux cultures de plein champ. Premièrement, elles permettent de pallier les difficultés liées à la température, la lumière et les conditions d'humidité, ce qui a pour avantage d'étendre considérablement la période de production. D'autres avantages moins significatifs sont l'exclusion (dans une certaine mesure) des ravageurs hors de la zone contrôlée et la plus grande proximité entre les producteurs et les lieux de commercialisation (Pilkington *et al.*, 2009). A cela s'oppose le coût élevé de ces cultures ainsi que la difficulté à contrôler les ravageurs lorsque ceux-ci s'y introduisent (Van Lenteren, 2000). En France, 5^{ème} producteur européen de tomates devant les Pays-Bas (Eurostat, 2008), il s'est cultivé en 2008 4122 ha de tomates, dont près de la moitié (1959 ha) en serres (Agreste, 2009). En Espagne, premier producteur européen de tomates en frais, plus de 20 000 ha ont été produits en serre en 2006, contre 36 024 ha en plein champ, ce qui représente environ 44 % de la production totale de ce pays (Ministerio de Medio Ambiente

Rural y Marino, 2008). Le niveau de technologie dans les serres européennes est très variable, allant d'une culture automatisée en hors sol chauffée sous abri verre à une culture en sol sous abri froid. Cependant, aucun chiffre n'est disponible s'agissant de la part de chacun de ces modes de culture dans la production totale européenne.

1.2. Les problèmes phytosanitaires associés à la culture de la tomate en serres en Europe

La tomate est une culture particulièrement sujette aux attaques de ravageurs et de maladies (Kennedy, 2003). Les aleurodes, pucerons, mineuses, acariens, thrips, noctuelles et punaises constituent ses principaux ravageurs en serres (Trottin-Caudal *et al.*, 1995). Ces dernières années, plusieurs ravageurs introduits en Europe ont provoqué des dégâts importants en serres de tomate, dont *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Ferragut & Escudero, 1999 ; Migeon, 2007), dont il sera sujet dans ce document, mais également la mineuse *Tuta absoluta* Povolny, ravageur de quarantaine apparu en 2008 en Europe, qui a déjà envahi de nombreux pays européens et qui peut provoquer 100 % de pertes dans les serres touchées (Ferragut, comm. pers. ; Lacordaire, comm. pers.). Les principales maladies rencontrées en culture de tomate sont : la maladie des tâches noires, la pourriture grise, l'oïdium, la fusariose et certaines viroses, dont le TYLC (Tomato Yellow Leaf Curk virus), transmis par des aleurodes (Trottin-Caudal *et al.*, 1995). Le nombre important de ravageurs et maladies associés à la tomate, ainsi que le risque constant de voir apparaître de nouveaux ravageurs, conduit à un intérêt certain de la part des producteurs pour le développement des moyens de lutte, qu'ils soient de nature chimique ou biologique.

1.3. La lutte biologique en pleine expansion

Les cultures en serres sont majoritairement conduites en PBI (Protection Biologique Intégrée), incluant une large part de lutte biologique (Zhang, 2003) et cela pour plusieurs raisons. Premièrement, le développement de résistances des bio-agresseurs aux produits phytosanitaires est plus rapide dans les milieux confinés que sont les serres, ce qui a conduit les producteurs à raisonner leurs applications de produits phytosanitaires (Pilkington *et al.*, 2009). Par ailleurs, le confinement constitue une barrière pour les ennemis naturels qui se trouvent à l'extérieur. Enfin, l'évolution des mentalités (sensibilisation aux problèmes de santé et aux pollutions environnementales, notamment) et de la réglementation nationale et européenne (directive 91/ 414/ CEE, 1991 ; grenelle de l'environnement, 2007 ; Plan Ecophyto, 2018 ; Terre, 2020 ; Agrimonde, 2050) a conduit de nombreux pays à se diriger vers une agriculture moins consommatrice de produits phytosanitaires (van Lenteren, 2000). En Europe, où le *Sixth Environmental Action Programme* a été une action pionnière dans ce sens, la demande d'agents de lutte biologique ne cesse d'augmenter depuis quelques années (Pilkington *et al.*, 2009). Malgré les nombreux plans de retraits ou de diminution de l'usage des substances actives, il est possible aujourd'hui de cultiver la plupart du temps en utilisant

le contrôle biologique sous serre en Europe (van Lenteren, 2000). Avec le développement d'une industrie de production des auxiliaires plus performante, 150 espèces d'agents de lutte biologique sont aujourd'hui disponibles sur le marché (van Lenteren, 2007). Ils sont utilisés sur au moins 32 000 ha de cultures sous serre dans le monde (van Lenteren, 2006) et ce chiffre ne cesse d'augmenter. Cette augmentation est particulièrement visible en Espagne par exemple, où lors de la campagne 2007/ 2008, 75 % des 8000 ha de poivrons sous serre cultivés dans la région d'Almeria ont été cultivés en utilisant la lutte biologique, principalement grâce à la commercialisation par Koppert BS d'un nouveau prédateur généraliste de la famille des Phytoseiidae, *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) (van der Blom *et al.*, 2008). Pour les productions de tomate sous serres, des solutions biologiques existent pour lutter contre la plupart des ravageurs. Cependant, des problèmes persistent, notamment pour le contrôle des acariens ravageurs tisserands.

2. Les tétranyques tisserands ravageurs de la tomate

Les espèces d'acariens appelées communément tétranyques tisserands, et plus particulièrement celles du genre *Tetranychus* Dufour dont il sera question dans ce document, sont des arthropodes dont la position taxonomique est présentée dans le Tableau 1. Nous nous intéresserons dans ce document à deux espèces de tétranyques tisserands pour lesquelles le contrôle biologique en culture de tomate s'avère inefficace : *Tetranychus urticae* Koch et *T. evansi* Baker & Pritchard. Dans un premier temps, la morphologie, le développement, les modes de reproduction et de dispersion, ainsi que le type de dégâts occasionnés, communs aux deux espèces étudiées, seront présentés. Puis, pour chacune de ces deux espèces, des aspects concernant leur aire de répartition et leurs caractéristiques écologiques (traits d'histoire de vie et plantes hôtes) propres seront développés.

Tableau 1. Position taxonomique du genre *Tetranychus*

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

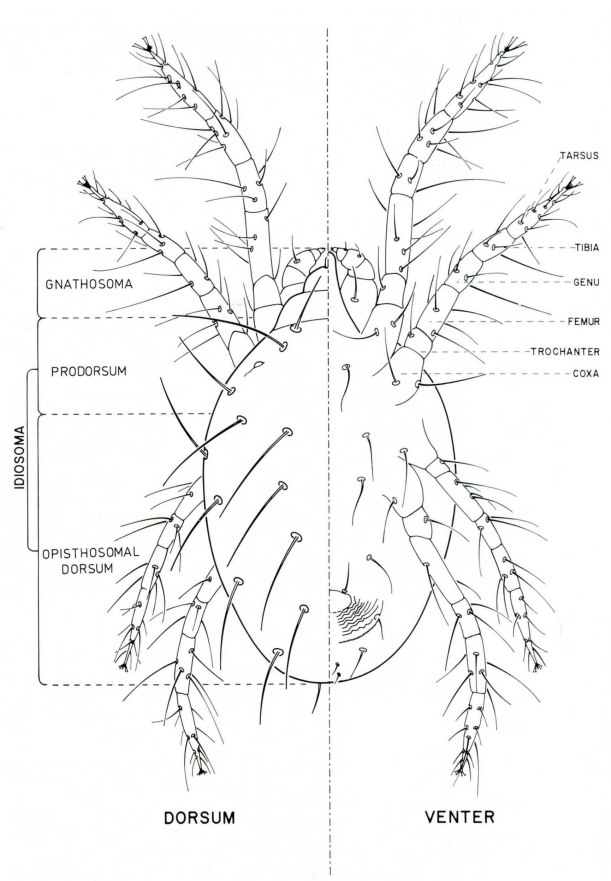
2.1. Caractéristiques communes aux tétranyques tisserands

Les tétranyques tisserands de la sous-famille des Tetranychinae présentent des similarités et des différences morphologiques, biologiques et écologiques qu'il convient de présenter afin de mieux appréhender les deux espèces de ravageurs.

2.1.1. Morphologie

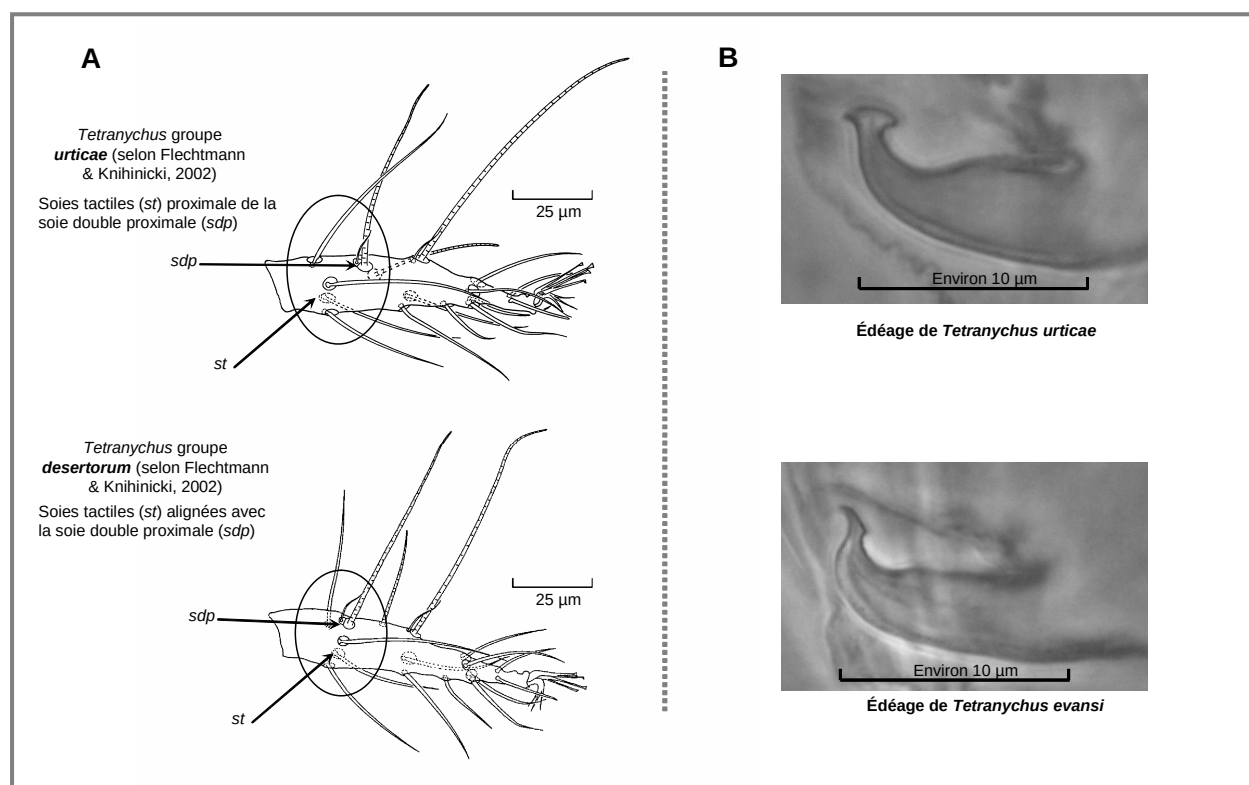
Les tétranyques tisserands sont des arthropodes de petite taille (environ 400 μm), avec un corps couleur blanc-verdâtre à rouge foncé. Leur corps est divisé en deux régions principales : le gnathosoma (ou partie antérieure portant les pièces buccales) et l'idiosoma (ou partie postérieure du corps portant les quatre paires de pattes) (Figure 1) (Tsagkarakou, 1997). Le gnathosoma comporte des palpes sensoriels, et des chélicères s'étant soudées pour former un stylophore, rétractable et extrudable, au sein duquel sont insérés les stylets, et qui sert aux tétranyques à percer les cellules des plantes et à en extraire le contenu par succion (Lindquist, 1985). Les mâles se différencient des femelles par leur taille et leur forme : ils possèdent un abdomen étroit et sont plus petits que les femelles qui présentent un abdomen arrondi (Crooker, 1985).

Figure 1. Morphologie générale (vue dorso-ventrale) de *Tetranychus urticae* (Modifié d'après Gutierrez, 1985).



Le diagnostic spécifique est notamment basé sur la chaetotaxie des tarsi des femelles et la forme de l'édéage (organe génital) des mâles dans le genre *Tetranychus*. Afin de l'illustrer, la Figure 2 présente les caractéristiques qui permettent de différencier *T. urticae* de *T. evansi*.

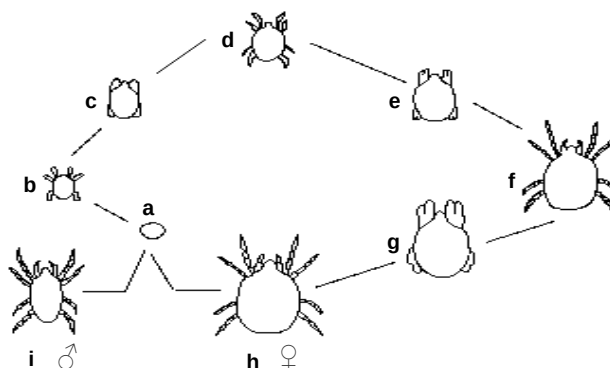
Figure 2. Différences morphologiques entre *Tetranychus evansi* et *T. urticae* [Photos (microscope optique à contraste de phase, $\times 1600$) et dessins : Auger P., INRA].



2.1.2. Cycle de développement

Pour les acariens appartenant à la super-famille des Tetranychoidea, le cycle de développement comprend trois stades immatures mobiles (larve et nymphes) entrecoupés de trois stades de mue (chrysalides) immobiles et inactifs (Figure 3). L'œuf donne naissance à une larve hexapode, qui se nourrit activement avant de rentrer dans une première phase de mue ou protochrysalide. Le stade actif suivant est un stade immature octopode ou protonymphe, suivi d'un autre stade de mue (deutochrysalide), puis d'un troisième et dernier stade immature octopode (deutonymphe). Après une dernière phase de mue appelée téléio- ou tritochrysalide, les individus adultes apparaissent.

Figure 3. Cycle de développement des Tetranychidae. Les stades indiqués en italique sont les stades de mues immobiles et inactifs. a : œuf ; b : larve ; c : *protochrysalide* ; d : deutonymphe ; e : *deutochrysalide* ; f : deutonymphe ; g : *teliochrysalide* ; h : femelle adulte ; i : male adulte.



Source : modifié d'après : <http://www.inra.fr/Internet/Produits/HYPPZ/DESSINS/8032048.gif> (consulté en Septembre 2009)

2.1.3. Mode de reproduction

Les acariens du genre *Tetranychus* ont une reproduction de type parthénogenèse arrhénotoque stricte : les mâles sont issus d'un oeuf haploïde non fécondé et les femelles d'un oeuf diploïde, donc fécondé (Helle & Pijnacker, 1985). Les femelles sont en général fécondées plusieurs fois au cours de leur vie sexuelle. La *sex ratio* est très variable suivant les conditions extérieures (de température, d'humidité, de durée d'éclairement, ainsi que du type de plante hôte ou encore de la présence de prédateur), mais est en général de un mâle pour trois femelles (Helle & Pijnacker, 1985 ; Wrensch, 1993).

2.1.4. Tissage et mode de dispersion

Les Tetranychidae ont la capacité d'excréter des fils de soies et de tisser des toiles (Gerson, 1985). Outre leur effet protecteur vis à vis des agressions extérieures telles que la pluie, le vent, les prédateurs, les compétiteurs ou encore les acaricides, certaines formes de toile aident à la dispersion de ces espèces. Lorsque les densités sont importantes, de l'ordre de plusieurs milliers d'individus sur un même support végétal, ces individus se mettent à tisser une toile commune, le plus souvent de forme sphérique. Ce phénomène, appelé *ballooning*, permet de concentrer une grande quantité d'individus afin de favoriser la dispersion de l'espèce. Cette toile sphérique se retrouve en effet attachée par des fils de soies à la plante, en suspension dans les airs, en attendant que des phénomènes naturels extérieurs (pluie, vent) favorisent son transport vers un nouveau support de colonisation (Figure 4).

Figure 4. Phénomène de *ballooning* observé dans des colonies de *Tetranychus evansi* sur tomate en Espagne (Photo : Ferrero M.).



2.1.5. Dégâts occasionnés

Les dommages causés par les Tetranychidae sont essentiellement foliaires. Les premières attaques passent souvent inaperçues, car matérialisées uniquement par quelques taches blanches, provoquées par des piqûres nutritionnelles qui détruisent les cellules du parenchyme foliaire. Lors d'attaques sévères, ces piqûres provoquent la chute des feuilles et consécutivement une réduction de la productivité (Flechtmann & Knihinicki, 2002). L'accumulation de tels dégâts peut conduire au dépérissement voire à la mort des plantes sur lesquelles ces acariens se développent. Par ailleurs, les toiles peuvent enserrer les organes de la plante et entraver son développement lorsque les densités sont importantes (Figure 5).

Figure 5. Colonie de *Tetranychus evansi* enserrant les organes floraux et foliaires d'un plant de tomate (Photo : Ferrero M.).



2.2. *Tetranychus urticae* Koch

Tetranychus urticae, ou acarien jaune commun, est un ravageur redouté de nombreuses cultures sous serres (van de Vrie *et al.*, 1972 ; Zhang, 2003) et de plein champ (Gerson *et al.*, 2003). Bien que des solutions de contrôle existent dans la plupart des cas, notamment en utilisant la lutte biologique, il reste mal contrôlé dans certaines cultures comme la tomate (Zhang, 2003).

2.2.1. Aire de répartition

Son origine, suggérée comme méditerranéenne par Navajas *et al.* (1998), demeure cependant incertaine. C'est une espèce ubiquiste, extrêmement répandue dans les zones tempérées du globe et également, bien que dans une moindre mesure, en régions tropicales et sub-tropicales (Gerson & Weintraub, 2007). Une liste détaillée des pays où cette espèce est signalée figure dans la base de données *Spider Mites Web* (<http://www.ensam.inra.fr/CBGP/spmweb/>; Migeon & Dorkeld, 2007)

2.2.2. Traits d'histoire de vie

Tetranychus urticae peut se développer à des températures comprises entre 12 et 40 °C. Son développement optimal (durée inférieure à une semaine) se situe entre 30 et 32 °C (Zhang, 2003). Une diapause peut être induite par des jours courts, des températures basses et une diminution des ressources nutritives. Ce ravageur est caractérisé par une croissance démographique particulièrement rapide, qui peut conduire à un doublement de la population en un peu plus de deux jours (van Impe, 1985) à 24 °C. Une femelle peut, au cours de sa vie, pondre plus de 100 œufs, à raison d'une dizaine d'œufs par jour à 25 °C. Son taux intrinsèque d'accroissement potentiel (r_m), qui correspond au nombre de femelles pondues par femelle et par jour dans le cadre de l'hypothèse que la population s'accroît de façon exponentielle, est de 0,28 femelle/ femelle/ jour sur haricot (van Impe, 1985) et de 0,17 femelle/ femelle/ jour sur tomate (Castagnoli *et al.*, 2003) à 25 °C. Ces caractéristiques expliquent en grande partie l'augmentation rapide des densités de ce ravageur observée dans de nombreuses cultures.

2.2.3. Plantes hôtes

L'acarien jaune commun est extrêmement polyphage. Il a été observé sur plus de 1200 plantes hôtes (Migeon & Dorkeld, 2007) appartenant à 70 genres différents. Il s'attaque à plus de 150 espèces d'intérêt économique (Zhang, 2003) incluant : des plantes légumières (*L. esculentum*, *Solanum melongena* L., *Cucumis sativus* L.), florales (*Rosa* sp., *Geranium* sp.) ou encore des espèce fruitières (*Fragaria* sp.). Il est particulièrement redouté sur la vigne (*Vitis vinifera* L.), haricot (*Phaseolus vulgaris* L.), concombre, houblon (*Humulus lupulus* L.),

cotonnier (*Gossypium* sp.), trèfle (*Trifolium* sp.), tournesol (*Helianthus annuus* L.) et arbres fruitiers (Migeon & Dorkeld, 2007).

2.3. *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard, l'acarien rouge de la tomate

L'acarien rouge de la tomate, *T. evansi*, est un ravageur invasif probablement originaire d'Amérique du Sud (Migeon *et al.*, 2009) (Figure 6). Cette espèce, qui a été présente sur la liste d'alerte de l'EPPO à partir de 2004 (European and mediterranean Plant Protection Organization ; EPPO, 2004) est inféodée à la famille des Solanaceae. C'est d'ailleurs sur cette famille qu'il provoque le plus de dégâts, notamment au Brésil (Silva, 1954), aux États-Unis (Oatman *et al.*, 1967), en Afrique (Blair, 1989 ; Saunyama & Knapp 2003), en Espagne (Ferragut & Escudero, 1999) et en France (Migeon *et al.*, 2008). C'est en Afrique australe que les problèmes dus à *T. evansi* sont les plus aigus, avec des pertes de rendement qui peuvent atteindre 90 % sur tomate au Zimbabwe (Saunyama & Knapp, 2003). *Tetranychus evansi* peut non seulement s'alimenter sur les feuilles mais aussi sur les fleurs et les fruits, réduisant ainsi leur valeur esthétique (Ferragut & Escudero, 1999) (Figure 7).

Figure 6. Mâle (à gauche) et femelle (à droite) de *Tetranychus evansi* (Photo : Ferrero M.).



Figure 7. Exemple de dégâts sur fruits (tomate) provoqués par *Tetranychus evansi* (Photo : Ferrero M.).



2.3.1. Aire de répartition

Tetranychus evansi a été confondu avec *T. marianae* McGregor jusqu'au début des années 1960 (Denmark, 1973). Ces deux espèces sont donc considérées comme synonymes. Il a été observé pour la première fois au Brésil en 1952 sur *L. esculentum* (Silva, 1954), puis aux Antilles et dans le sud des États-Unis où il semble avoir été introduit (Oatman *et al.*, 1967) sous le nom de *T. evansi*. Il fut également signalé de l'île Maurice (Moutia, 1958) toujours sur tomate. Au cours des années 1970, il s'étend au sud de l'Océan Indien et atteint l'Afrique (Zimbabwe) en 1979 (Migeon, 2007). Les premières observations dans la zone méditerranéenne datent de 1988 au Maroc (El-Jaouani, 1988). En 1995, il est observé au Portugal (Bolland & Vala, 2000), puis en Espagne en 1997 (Ferragut & Escudero, 1999), en 2004 en France (Migeon, 2005), en 2005 en Italie (Castagnoli *et al.*, 2006), en 2006 en Israël (EPPO, 2006) et en Crète (Tsagkarakou *et al.*, 2007). En France métropolitaine, deux foyers ont à ce jour été localisés : dans la plaine du Roussillon (entre le Boulou et Rivesaltes) en 2004 puis sur la Côte d'Azur de Menton à Nice (vallée du Var) en 2006 (Migeon, 2007). Des simulations d'aire de distribution montrent que son aire maximale de répartition dans le bassin méditerranéen se semblerait pas encore atteinte (Migeon *et al.*, 2009). Cette espèce a également été détectée dans le Pacifique depuis une dizaine d'année (Hawaii, Taïwan, côte orientale de la Chine méridionale (Migeon, 2007). Plusieurs signalements au Japon de *Tetranychus takafujii* Ehara & Ohashi, considéré depuis peu comme un synonyme de *T. evansi* (Gotoh *et al.*, 2009), viennent s'ajouter à cette liste.

2.3.2. Traits d'histoire de vie

Tetranychus evansi, qui est d'origine tropicale, ne semble pas présenter de diapause hivernale contrairement à *T. urticae*. De ce fait, on peut trouver tous les stades de développement de *T. evansi* toute l'année, même sous nos latitudes (Migeon, 2005 ; Ferrero, obs. pers.). Les paramètres démographiques de *T. evansi* ont été étudiés par Moraes & McMurtry (1987) et Bonato (1999) sur tomate. Il se développe dans une gamme de température comprise entre 10 et 38 °C. Bonato (1999) a noté que la croissance de la population de *T. evansi* est plus élevée que celle de *T. urticae* et de *Tetranychus mcdanieli* McGregor, principalement grâce à son taux intrinsèque d'accroissement potentiel (r_m) évalué à 0.432 femelle/ femelle/ jour à 35 °C. Le taux de fécondité de *T. evansi* est relativement élevé : une femelle peut pondre de 100 à 150 oeufs au cours de sa vie (Migeon, 2005). Cependant, il est à noter que les traits d'histoire de vie de *T. evansi* ne sont pas aussi bien documentés que ceux de *T. urticae*, et donc que sa biologie est moins bien connue en fonction des conditions (climatiques ou de plante hôte par exemple).

2.3.3. Plantes hôtes

Tetranychus evansi est une espèce signalée sur 94 plantes hôtes appartenant à 30 familles différentes (Migeon & Dorkeld, 2007). Elle semble cependant présenter une préférence pour la famille des solanacées et notamment pour la tomate. C'est un ravageur potentiel d'autres cultures de cette famille, sur lesquelles il a déjà été signalé : aubergine (*S. melongena*), tabac (*Nicotiana* sp.), pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) et poivron (*Capsicum annuum* L.). *Tetranychus evansi* est plus rarement trouvé sur les espèces à feuilles glabres telles que le piment (*Capsicum* sp.). La morelle noire (*Solanum nigrum* L.) est la principale espèce non cultivée colonisée en France (Migeon, 2007). Découvert récemment sur d'autres familles de plantes en Espagne (Ferragut, comm. pers.) et en Afrique (Knapp, comm. pers.), il est suspecté d'avoir élargi son spectre de plantes hôtes au cours de son invasion, et des travaux sont en cours afin d'étudier cette hypothèse (Garzón-Luque *et al.*, 2008).

3. La lutte contre les tétranyques tisserands ravageurs de la tomate

Bien que des solutions existent, des problèmes se posent en culture de tomate sous serre quant à la lutte contre les acariens tisserands. Premièrement, *T. urticae* et *T. evansi* développent des résistances à certains acaricides couramment utilisés (Blair, 1989 ; Mabeya *et al.*, 2003). La lutte chimique est donc peu efficace à long terme. Ensuite, certaines caractéristiques de la tomate entravent l'efficacité de la majorité des auxiliaires. En effet, la tomate possède sur les feuilles et les tiges des trichomes, qui sont des poils parfois glandulaires, sécrétant des substances de défenses (acylglycérols, sesquiterpènes) nocives vis-à-vis d'un grand nombre de prédateurs et parasitoïdes (Kennedy, 2003). De plus, dans les cultures de tomate, les humidités relatives sont souvent basses, conditions généralement défavorables au développement des prédateurs, mais favorables à celui des ravageurs (Zhang, 2003). Enfin, *T. evansi* semble présenter des caractéristiques répulsives, voire toxiques, pour les prédateurs (Moraes & McMurtry, 1985a).

Les différentes méthodes de lutte disponibles contre les tétranyques ravageurs de la tomate, ainsi que les perspectives qui leur sont associées, sont exposées ci-après. Une présentation résumant ces méthodes jusqu'en 2007 a été donnée lors du premier meeting du groupe d'étude de l'OILB/ SROP (Organisation International de Lutte Biologique et Intégrée contre les Animaux et les Plantes Nuisibles/ Section Régionale Ouest Paléarctique) intitulé *Lutte intégrée contre les acariens phytophages* (12-14 mars 2007, Jérusalem, Israël). Le résumé tiré de l'article (Annexe 2) a été publié dans le Bulletin OILB/ SROP (Ferrero *et al.*, 2007).

3.1. La lutte chimique

Le moyen le plus efficace aujourd'hui pour contrôler les acariens tisserands en serres de tomate est l'utilisation d'acaricides. Cependant, cette technique reste coûteuse et est souvent incriminée pour ses conséquences néfastes pour l'environnement et la santé humaine (van Lenteren, 2000). De plus, les molécules utilisées se révèlent dans certains cas peu efficaces car les tétranyques développent rapidement des résistances (van Leuween *et al.*, 2008). En France, cinq substances actives sont autorisées en culture de tomate (abamectine, bifénazate, hezzythiazox, fénazaquin et acrinathrine) (E-phy, 2009). Aujourd'hui, suite aux problèmes d'efficacité et de résistances régulièrement rencontrés, les usages s'orientent vers des mélanges de ces molécules avec des insecticides (Khajehali *et al.*, 2009), solutions temporaires qui ne font que ralentir le développement des résistances. Concernant *T. evansi*, Blair (1989) a testé 53 acaricides et a montré que cette espèce pouvait développer des résistances aux thiophosphates et aux non-thio organophosphates. Des acaricides plus récents, tels que le spiromefisen (interdit en France), peuvent diminuer mais pas éradiquer complètement les populations de *T. evansi* des cultures (Mabeya *et al.*, 2003). Le retrait réglementaire progressif des substances actives, allié à l'augmentation de la PBI, font que la lutte chimique ne reste qu'une solution à moyen terme pour lutter contre les tétranyques tisserands.

3.2. Les variétés résistantes

Une particularité des solanacées, et plus spécifiquement des plantes du genre *Lycopersicon*, est de sécréter des substances répulsives ou toxiques pour la plupart des prédateurs, mais également pour les ravageurs (Kennedy, 2003). C'est la raison pour laquelle des travaux sont conduits depuis plusieurs années pour développer des variétés de tomates résistantes aux tétranyques. Resende *et al.* (2002, 2008) ont montré le pouvoir répulsif des acylglycérols vis-à-vis de *T. evansi*. Plusieurs travaux ont également révélé que l'excrétion de la zingibérène (sesquiterpène) par certains types de trichomes glandulaires de plants de tomates sélectionnées (Maluf *et al.*, 2001 ; Gonçalves *et al.*, 2006) ont un effet répulsif sur *T. evansi*. Certaines études plus anciennes ont également démontré des effets répulsifs, voire des phénomènes d'antixénose (non-préférence alimentaire), sur de nombreux ravageurs des cultures dont *T. urticae* (dans Simmons & Gurr, 2005). Alors que tous les auteurs s'accordent à dire que ces propriétés inhérentes au genre *Lycopersicon* seront difficiles à mettre en application - il est en effet long et coûteux de développer des variétés résistantes avec des propriétés commerciales satisfaisantes - ils mettent également en exergue la disparition à moyen terme des substances actives utilisées en lutte chimique pour justifier la poursuite de ces travaux. Des inconnues subsistent cependant, qui moduleront l'efficacité et la faisabilité de ces techniques. En effet, l'effet de ces molécules est aussi souvent répulsif pour les prédateurs et parasitoïdes présents dans les serres conduites en PBI (Kennedy, 2003). De plus,

il serait également possible de voir apparaître des résistances des ravageurs à ces variétés (Simmons & Gurr, 2005).

3.3. Les insectes prédateurs

L'efficacité de nombreux insectes prédateurs, appartenant notamment à la famille des Coccinellidae, a été étudiée vis-à-vis des acariens ravageurs (Biddinger *et al.*, 2009). Sur tomate, des problèmes de répulsion liés aux trichomes (dont il a été question dans le paragraphe précédent) sont régulièrement avancés. Aujourd'hui, aucun insecte n'est commercialisé pour lutter contre les acariens tétranyques en serre de tomate. Avec l'intérêt grandissant concernant la lutte contre *T. evansi*, des études ont été réalisées sur des prédateurs découverts récemment dans des colonies de ce ravageur en Amérique du Sud. Les conclusions obtenues concernant le potentiel d'*Eriopis connexa* (Germar) (Sarmiento *et al.*, 2004), de *Cycloneda sanguinea* (L.) (Oliveira *et al.*, 2005; Sarmiento *et al.*, 2007), et de *Stethorus tridens* Gordon (Fiaboe *et al.*, 2007a ; Britto *et al.*, 2009) restent pour l'instant mitigées. De ces trois espèces de Coccinellidae, seule *S. tridens* semble pouvoir contrôler les pullulations de *T. evansi*, mais les travaux réalisés en laboratoire, et sur plante glabre (*Solanum americanum* Miller), ne permettent pas de conclure totalement sur l'efficacité réelle de ce prédateur. De plus, l'utilisation de prédateurs généralistes en serre pouvant affecter l'efficacité d'autres agents de contrôle (par compétition ou prédation directe), les espèces spécialistes leur sont souvent préférées (Sabelis *et al.*, 2008).

3.4. Les maladies : bactéries et champignons entomopathogènes

Les toxines libérées par la bactérie *Bacillus thuringiensis* Berliner sont incontestablement le moyen de lutte le plus étudié (van der Geest *et al.*, 2000). Malgré la découverte récente d'une autre espèce de bactérie, *Pseudomonas putida* Trevisan, dans des serres en Turquie (Aksoy *et al.*, 2008), aucune réelle application de bactérie *sensu stricto* n'est commercialisée pour la lutte biologique contre *T. urticae* ou *T. evansi*. En revanche, les recherches sur les champignons entomopathogènes s'avèrent plus encourageantes. Une synthèse concernant les champignons entomopathogènes s'attaquant à *T. evansi* et *T. urticae* a été publiée en 2008 (Maniania *et al.*, 2008). L'un des différents travaux cités retient plus particulièrement notre attention. Il s'agit d'une étude concernant une souche de *Neozygites floridana* Weiser & Muma découverte au Brésil, qui semble affecter le développement des populations de *T. evansi* et *T. urticae* en culture protégée de tomates au Brésil (Duarte *et al.*, 2009). De plus, cette espèce pathogène semble ne pas affecter *Phytoseiulus longipes* Evans, l'acarien prédateur qui est le sujet de l'essentiel de cette thèse (Wekesa *et al.*, 2007). Néanmoins, son efficacité en conditions réelles de production en Europe reste à confirmer.

3.5. Les acariens prédateurs

Le meilleur moyen de contrôle des acariens tétranyques reste l'utilisation d'acariens prédateurs en lâchers inondatifs, de part leur efficacité et leur facilité d'utilisation (Zhang, 2003). Un grand nombre d'études portant sur le contrôle de *T. evansi* mais surtout de *T. urticae* par des acariens prédateurs (Mesostigmata: Phytoseiidae) a été publié. Concernant *T. urticae*, l'efficacité de *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, l'espèce de Phytoseiidae la plus commercialisée au monde dans de nombreuses cultures, n'est plus à démontrer (Gerson *et al.*, 2003). En culture de tomate, cependant, *P. persimilis* est, comme les autres prédateurs, gêné par les molécules libérées par les trichomes glandulaires, et son efficacité dans cette culture n'est pas satisfaisante (Kennedy, 2003). Un programme de recherche basé sur l'adaptation d'une population de *P. persimilis* à la tomate, par sélections successives d'une souche tolérante (*P. persimilis* Tomato strain), a conduit à la commercialisation de cette souche (Drukker *et al.*, 1997 ; Zhang, 2003). Malheureusement, des problèmes subsistent concernant la transmission de cette tolérance à la descendance, et aucun prédateur n'est aujourd'hui considéré comme satisfaisant pour contrôler *T. urticae* sur tomate.

Concernant *T. evansi*, de nombreuses études visant à tester l'efficacité de diverses espèces de Phytoseiidae vis-à-vis de ce ravageur ont été conduites dans les années 1980 (Moraes & Lima, 1983; Moraes & McMurtry, 1985a; Moraes & McMurtry, 1985b; Moraes *et al.*, 1986). Toutes les espèces étudiées se sont avérées inefficaces pour contrôler *T. evansi*. Avec les dégâts importants causés en Afrique (Saunyama & Knapp, 2003), et l'invasion de ce ravageur dans la zone méditerranéenne (Migeon *et al.*, 2009), de nouvelles recherches ont été entreprises dans les années 2000. Des expérimentations n'ayant donné aucun résultat satisfaisant avec des prédateurs « classiques » tels que *P. persimilis*, *Neoseiulus californicus* (McGregor) ou *Neoseiulus idaeus* Denmark & Muma (Escudero & Ferragut, 2005a, b), des prospections au Brésil et en Argentine (zone supposée d'origine de *T. evansi*) ont été entreprises afin de découvrir un prédateur naturel (Rosa *et al.*, 2005; Fiaboe *et al.*, 2006 ; Furtado *et al.*, 2006, Fiaboe *et al.*, 2007b ; Furtado *et al.*, 2007a). Ces recherches intensives ont abouti à la découverte d'une espèce de prédateur, *P. longipes*, appartenant à la famille des Phytoseiidae, dans des colonies de *T. evansi* sur *L. esculentum*, *Salpichroa organifolia* L. et *S. americanum*. À partir d'études préliminaires concernant le potentiel de ce prédateur pour contrôler non seulement *T. evansi* mais également *T. urticae* sur tomates, Furtado *et al.* (2007b) ont conclu que des connaissances plus complètes concernant la biologie et l'écologie de ce prédateur sont nécessaires.

La lutte contre les tétranyques tisserands ravageurs de la tomate a mobilisé et mobilise encore aujourd'hui de nombreuses équipes de recherche. L'intérêt économique de cette culture et les problèmes associés à *T. evansi* et *T. urticae* sur cette plante rendent les recherches motivantes. De toutes les méthodes de lutte disponibles, la plus encourageante et pratique reste la découverte d'un acarien prédateur, *P. longipes*, qu'il convient d'étudier de

façon plus approfondie afin de déterminer si oui ou non cette espèce de Phytoseiidae peut constituer une solution aux problèmes de tétranyques en culture de tomate en serres en Europe.

4. Le candidat pour la lutte contre les tétranyques ravageurs de la tomate : *Phytoseiulus longipes* Evans

Phytoseiulus longipes est un acarien prédateur de la famille des Phytoseiidae, famille qui contient près de 2000 espèces au sein de plus de 80 genres (Chant & McMurtry, 2007). Sa position taxonomique est décrite dans le Tableau 2. Les Phytoseiidae sont des prédateurs très mobiles qui vivent sur les plantes et dans les couches supérieure de la litière du sol. La majorité des espèces de cette famille se nourrit de tétranyques, d'autres acariens (ériophyides, ténuipalpides) mais également de petits insectes (thrips) ou de larves (pucerons), de nématodes, de champignons, de pollen, d'exsudats floraux et même de tissus végétaux (McMurtry & Croft, 1997 ; Gerson *et al.*, 2003). Cependant, les acariens du genre *Phytoseiulus*, dont *P. longipes*, sont des prédateurs de Type I (McMurtry & Croft, 1997), spécialistes du genre *Tetranychus*. Les autres Phytoseiidae peuvent être : sélectifs des tétranyques (Type II), généralistes (Type III) et spécialistes de pollens/ généralistes (Type IV).

Décrit en 1958 à partir de spécimens collectés sur plante ornementale (*Digitalis purpurea* L.) en Afrique du Sud, *P. longipes* a été remarqué à cette occasion comme un prédateur d'acariens phytophages de la famille des Tetranychidae et sa biologie fut brièvement étudiée (van der Merwe, 1968). Dans la littérature, *P. longipes* a également été nommé *Amblyseius longipes* ou encore *Mesoseiulus longipes* (Moraes *et al.*, 2004).

Tableau 2. Position taxonomique de *Phytoseiulus longipes*

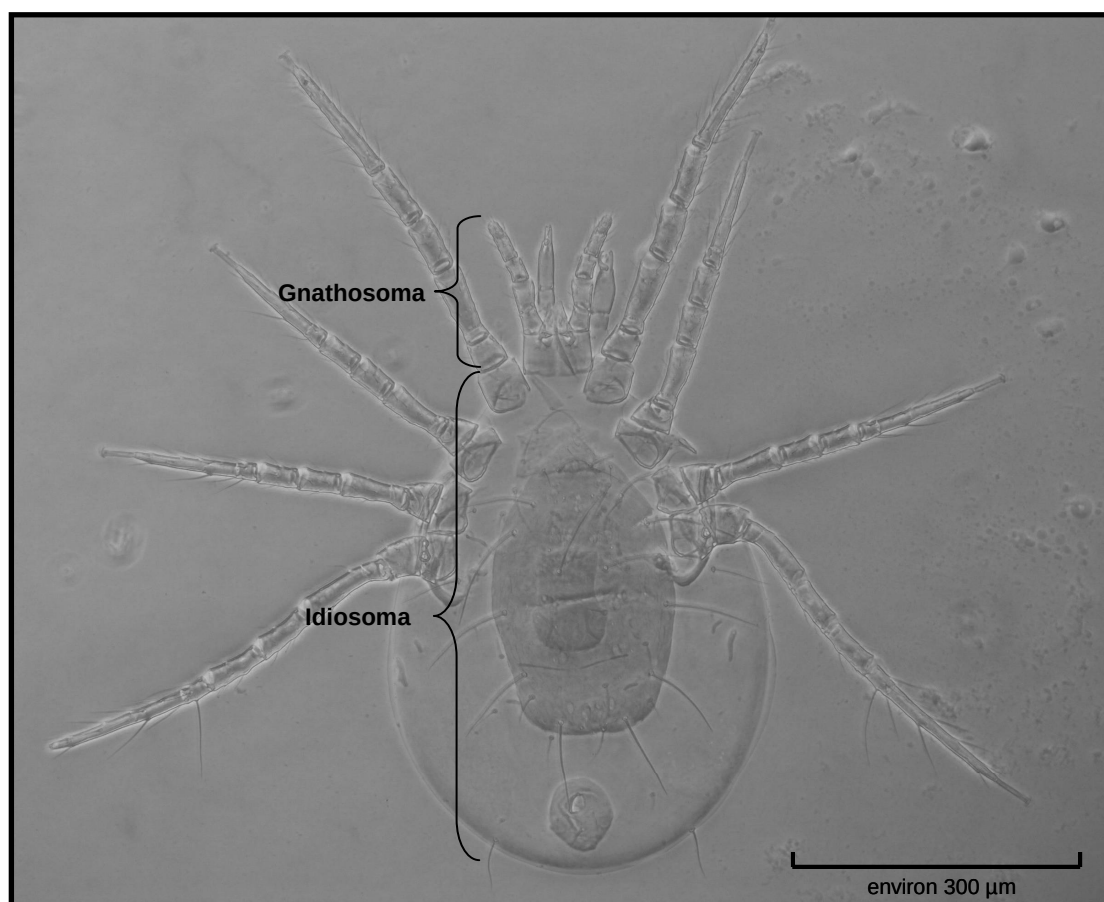
Phylum	Arthropoda
Classe	Arachnida
Sous-classe	Acari
Super-Ordre	Anactinotrichida
Ordre	Mesostigmata
Famille	Phytoseiidae
Sous-famille	Amblyseiinae
Tribu	<i>Phytoseiulini</i>
Genre	<i>Phytoseiulus</i>
Espèce	<i>Phytoseiulus longipes</i> Evans

Après un état des lieux des connaissances concernant cette espèce, les questions qui ont soutenu les travaux réalisés entre 2007 et 2009 dans le cadre de cette thèse seront posées.

4.1. Morphologie

Les Phytoséiides sont des arthropodes de petite taille (200 à 500 μm de long) qui présentent un corps fortement sclérotinisé et piriforme, de couleur blanchâtre à marron foncé (Kreiter, 1991). Ils sont caractérisés par l'absence de structure oculaire. Leur corps, comme celui des tétranyques, est divisé en deux régions principales, le gnathosoma et l'idiosoma (Figure 8).

Figure 8. Vue dorsale d'une femelle de *Phytoseiulus longipes* [Photo réalisée au microscope optique à contraste de phase ($\times 10$), Ferrero M.].

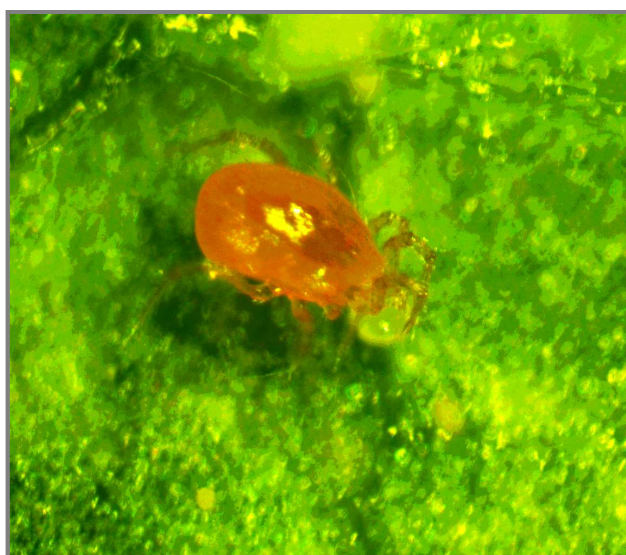


Le gnathosoma (ou partie antérieure portant les pièces buccales) comporte des palpes sensoriels, des chélicères et un stylophore. Alors que les palpes permettent la détection de proies, les chélicères permettent de percer les téguments des proies ainsi que les parois des grains de pollen. Le stylophore, également utile pour percer, sert avant tout à extraire le contenu liquide des proies. Chez les mâle, les chélicères portent un spermatodactyle qui assure le transfert des spermatophores depuis l'orifice génital mâle jusqu'au pore d'induction spermatique de la femelle (Chant, 1985 ; Kreiter & De La Bourdonnaye, 1993). La forme de cet organe peut être utilisé en systématique pour différencier les espèces.

L'idiosoma (ou partie postérieure du corps portant les pattes) comporte quatre paires de pattes (la patte I a un rôle à la fois locomoteur et sensoriel). Le tégument est protégé par un bouclier dorsal et plusieurs boucliers ventraux (épaississements chitineux). L'ornementation, la chætotaxie et la forme de la plaque ventrianale et du dorsum sont des éléments utilisés pour le diagnostic spécifique (Chant & McMurtry, 2007).

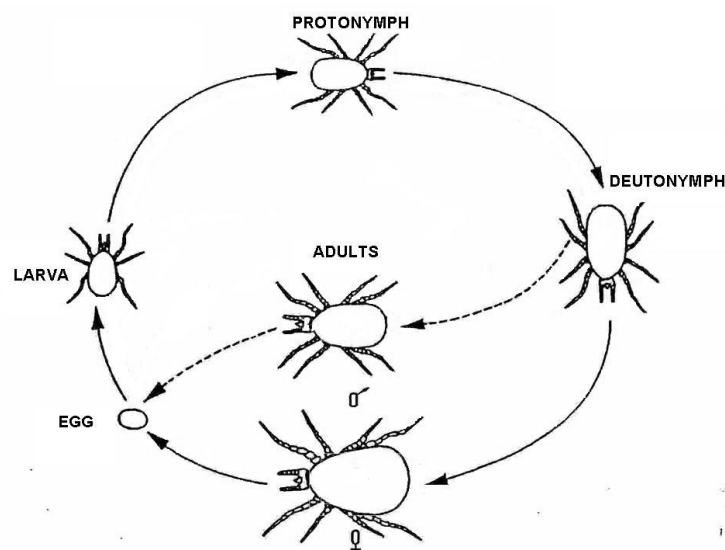
Chez le genre *Phytoseiulus*, la plaque dorsale présente des soies longues en position médiane (j4, j6 et Z2), et en positions latérales (s-S série et Z1) (McMurtry & Croft, 1997). Ces longues soies sont supposées aider au déplacement dans les toiles des tétranyques (Sabelis & Bakker, 1992). La forme plus arrondie et la taille plus grande de la femelle permettent de la différencier du mâle. Les mâles sont en revanche plus difficiles à distinguer des deutonymphes pour un œil non habitué. Les individus adultes de *P. longipes* sont oranges à rouges suivant leur alimentation (obs. pers.) (Figure 9).

Figure 9. Femelle de *Phytoseiulus longipes* en train de se nourrir d'un œuf de *Tetranychus urticae* (Photo : Ferrero M.).



4.2. Cycle de développement

Le développement de *P. longipes*, comme celui des autres espèces de Phytoseiidae, comporte quatre stades, dont 3 immatures mobiles et le stade adulte (Figure 10). L'œuf éclôt au bout de quelques jours après la ponte. La larve hexapode ne s'alimente pas (Badii *et al.*, 1999 ; Furtado *et al.*, 2007b) chez les espèces du genre *Phytoseiulus*, cette caractéristique n'étant toutefois pas commune à l'ensemble des espèces de Phytoseiidae (Takahashi & Chant, 1992). Les stades suivants (protonymphe et deutonymphe) sont des nymphes octopodes que l'on peut distinguer par la taille et la coloration du tégument (la deutonymphe étant généralement plus colorée). La larve et les nymphes changent de stade après une mue très rapide et généralement non mentionnée dans les cycles de développement car rarement observable.

Figure 10. Cycle de développement des Phytoseiidae (modifié d'après Kreiter S., 1991).

4.3. Mode de reproduction

Chez les Phytoseiidae, la reproduction se fait selon une pseudo-arrhénotoquie, par opposition à la parthénogenèse arrhénotoque stricte des tétranyques (Helle & Pijnacker, 1985). La reproduction, obligatoire, est réalisée entre des femelles diploïdes et des mâles haploïdes, comme chez les tétranyques. Cependant, tous les œufs sont fécondés chez les Phytoseiidae et, chez une partie d'entre eux, les chromosomes paternels sont inactivés (selon un processus mal connu), donnant des mâles haploïdes (Schulten, 1985).

4.4. Aire de répartition

Découvert et décrit d'Afrique du Sud (Evans, 1958), *P. longipes* a également été rencontré dans des colonies de tétranyques en Argentine, dans les régions de Río Negro (Müther, 1998 in Guanilo *et al.*, 2008) et de Tucumán (Herrero *et al.*, 1990; Lemme *et al.*, 1996). Il est également signalé du Chili (Gonzalez & Schuster, 1962, Ragusa, comm. pers.) dans des colonies de *T. urticae*. Les récentes prospections ont permis la découverte d'une population associée à *T. evansi* dans le sud-ouest du Brésil (Furtado *et al.*, 2006 ; Silva *et al.*, 2008) à partir de laquelle ont été fondés des espoirs concernant l'utilisation de *P. longipes* pour le contrôle biologique des tétranyques tisserands sur Solanaceae. En février 2008, une collecte (Ferrero & Calvo, non publié) a été entreprise dans le nord-ouest de l'Argentine, où une nouvelle population a été découverte dans des colonies de *T. evansi*. Les résultats de cette collecte sont présentés en Annexe 3. Dans la suite du document, ainsi que dans les articles inclus, les dénominations suivantes seront utilisées pour les différentes populations de *P. longipes* en fonction de leur origine : Argentine (A), Brésil (B), Chili (C) et Afrique du Sud (SA).

4.5. Traits d'histoire de vie

Les premières études concernant les tables de vie de *P. longipes* portent sur la population Sud Africaine après qu'elle ait été élevée en masse (Biotactics® 25139 Briggs Road, Romoland Ca 92585, États Unis) (Badii & McMurtry, 1983, 1984 ; Moraes *et al.*, 1985b). Compte tenu de la variabilité intra-spécifique existant au sein des Phytoseiidae concernant leurs paramètres démographiques (Sabelis & Janssen, 1994), et de l'existence de différences d'élevage et de préférences alimentaires décrits précédemment, les performances de chaque population seront exposées séparément.

***Phytoseiulus longipes* (SA)** a été la première population étudiée de manière approfondie pour son rôle en tant qu'agent de contrôle biologique vis-à-vis de plusieurs espèces de Tetranychidae (Badii & McMurtry, 1983, 1984 ; Moraes & McMurtry, 1985b). Pour des expérimentations réalisées sur la proie *Tetranychus pacificus* (McGregor), Badii & McMurtry (1984) ont obtenu le plus grand taux d'accroissement potentiel (r_m) jamais mentionné pour une espèce de Phytoseiidae (0,549 femelle/ femelle/ jour), et un temps de développement de moins de quatre jours à 25 °C. Cependant, lorsque *P. longipes* (SA) a été mis en présence de *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1985b), après 11 jours, seulement 8.3 % des individus étaient encore en vie contre 90 % en présence de *T. urticae*. De plus, les femelles n'avaient pondu que 0,1 contre 2,7 œufs/ jour lorsque le prédateur était en présence de *T. urticae*. Cette population a été par la suite commercialisée aux États Unis par la société Biotactics pour lutter notamment contre *T. urticae*.

***Phytoseiulus longipes* (B)** a été étudié en conditions de laboratoire sur *S. americanum* (solanacée glabre) vis-à-vis de *T. evansi* et *T. urticae* (Furtado *et al.*, 2007b). Le taux moyen journalier d'oviposition de cette population du prédateur était identique lorsqu'elle était nourrie avec *T. evansi* ou *T. urticae* (3,4 et 3,5 œufs/ jour, respectivement). Une légère préférence du prédateur pour *T. evansi* a cependant été observée. En effet, la survie des différents stades immatures était de 94 % lorsque le prédateur était nourri avec *T. evansi* et de 80 % lorsqu'il était nourri avec *T. urticae*. Le taux intrinsèque d'accroissement potentiel (r_m) de *P. longipes* (C) était de 0,363 et 0,320 femelle/ femelle/ jour, nourri respectivement avec *T. evansi* et *T. urticae*.

Les deux autres populations connues, ***P. longipes* (C)** et ***P. longipes* (A)**, n'ont pour l'instant pas été étudiées. Une partie de ce travail de thèse sera donc consacrée à l'étude de ces deux populations et de leurs comportements de prédation vis-à-vis des deux espèces de proies : *T. evansi* et *T. urticae*.

4.6. Plantes hôtes

Bien que certains Phytoseiidae généralistes soient connus pour être associés à des plantes particulières, telles que des espèces du genre *Neoseiulus* (Beard & Walter, 2001) ou *Kampimodromus* (Kreiter *et al.*, 2002) par exemple, la spécificité supposée pour certaines familles de plantes du genre *Phytoseiulus* est mal connue. En revanche, les caractéristiques foliaires (poils, domaties, veines) (Tixier & Kreiter, 2009), ainsi que l'architecture de la plante (Palevsky *et al.*, 2008) influencent le développement et le comportement des Phytoseiidae, et de ce fait sont supposées favoriser la spéciation dans cette famille (McMurtry & Croft, 1997 ; Kreiter *et al.*, 2002 ; Tixier & Kreiter, 2009) sans que ce processus n'ait jamais été démontré.

Phytoseiulus longipes (SA) a été observée sur des plantes des genre *Beta*, *Digitalis*, *Gossypium*, *Hydrangea*, *Pharbitis*, *Phaseolus* et *Rosa* associé à *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) (espèce supposée synonyme de *T. urticae*) et *T. urticae* (van der Merwe, 1968). Au Chili, *P. longipes* (C) a été observé sur *Marrubium vulgare* L. et *Medicago* sp. dans des colonies de *Tetranychus desertorum* Banks et *T. telarius* (L.), espèce synonyme de *T. urticae* (Migeon & Dorkeld, 2007), dans les années 60. La population Chilienne étudiée dans le cadre de cette thèse a été prélevée dans des colonies de *T. urticae* sur une plante non identifiée en 2006 (Ragusa, comm. pers.). *Phytoseiulus longipes* (B) a été observé sur trois espèces de solanacées, *L. esculentum*, *S. americanum* et *S. organifolia*, en association avec *T. evansi* (Furtado *et al.*, 2006). La population Argentine a également été prélevée dans des colonies de *T. evansi* sur *L. esculentum* et *S. americanum* (Annexe 3).

4.7. Conclusion

Les éléments de bibliographie présentés dans cette première partie conduisent tout d'abord au constat qu'il est nécessaire de trouver un moyen de contrôler les populations de *T. urticae* et de *T. evansi* en culture de tomate en serres en Europe. Parmi les quatre populations connues d'un prédateur potentiel de ces ravageurs, *P. longipes*, il semble qu'il y ait au moins deux types de comportements alimentaires : certaines populations [(A) et (B)] pourraient se développer et se reproduire lorsqu'elles sont nourries avec *T. evansi* sur tomate, alors que les deux autres [(C) et (SA)] ne le pourraient pas.

La validation de ce constat doit être précédée de travaux concernant l'appartenance des quatre populations connues de *P. longipes* à une seule et même espèce. C'est l'objet d'une étude présentée dans le Chapitre II ci-après.

Références

- Agreste, 2009. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/> (consulté en Septembre 2009).
- Aksoy HM, Ozman-Sullivan SK, Ocal H, Celik N & Sullivan GT, 2008. The effect of *Pseudomonas putida* biotype B on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 46: 223-230.
- Badii MH & McMurtry JA, 1983. Effect of different foods on development, reproduction and survival of *Phytoseiulus longipes* (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga* 28(2): 161-166.
- Badii MH & McMurtry JA, 1984. Life history of and life table parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* 25 (2): 111-123.
- Badii MH, McMurtry JA & Flores AE, 1999. Rates of development, survival and predation of immature stages of *Phytoseiulus longipes* (Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 23: 611-621.
- Biddinger DJ, Weber DC & Hull LA, 2009. Coccinellidae as predators of mites: Stethorini in biological control. *Biological Control* (Online first). doi:[10.1016/j.biocontrol.2009.05.014](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.014).
- Blair BW, 1989. Laboratory screening of acaricides against *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. *Crop Protection* 8: 212-216.
- Bolland HR & Vala F, 2000: First record of the spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) from Portugal. *Entomologische Berichten* 60 (9): 180.
- Bonato O, 1999. The effect of temperature on life history parameters of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 23: 11-19.
- Britto EPJ, Gondim Jr MGC, Torres JB, Fiaboe KKM, Moraes GJ, Knapp M, 2009. Predation and reproductive output of the ladybird beetle *Stethorus tridentatus* preying on tomato red spider mite *Tetranychus evansi*. *BioControl* 24: 363-368.
- Castagnoli M, Caccia R, Liguori M, Simoni S & Soressi GP, 2003. Tomato transgenic lines and *Tetranychus urticae*: changes in plant suitability and susceptibility. *Experimental and Applied Acarology* 31: 177-189.
- Castagnoli M, Nannelli R & Simoni S, 2006. Un nuovo temibile fitofago per la fauna italiana: *Tetranychus evansi* (Baker e Pritchard) (Acari Tetranychidae). *Informatore Fitopatologico* 5: 50-52.
- Chant DA, 1985. External anatomy *In* Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, Pays Bas : 5-9.
- Chant DA & McMurtry JA, 2007. Illustrated keys and diagnoses for the genera and subgenera of the Phytoseiidae of the World (Acari: Mesostigmata). Indira Publishing House, West Bloomfield, MI, États Unis.
- Crooker A, 1985. Embryonic and juvenile development. *In* Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol 1A. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, Pays Bas : 149-163.
- Denmark HA, 1973. *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard in Florida [Acarina: Tetranychidae]. *Entomology Circular* 134: 1-2.

- Drukker B, Janssen A, Ravensberg W & Sabelis M, 1997. Improved control capacity of the mite predator *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato. *Experimental and Applied Acarology* 21: 507-518.
- Duarte VS, Silva RA, Wekesa VW, Rizzato FB, Dias CTS & Delalibera Jr I, 2009. Impact of natural epizootics of the fungal pathogen *Neozygites floridana* (Zygomycetes: Entomophthorales) on population dynamics of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in tomato and nightshade. *Biological Control* 51: 81-90.
- El-Jaouani N, 1988. Contribution à la connaissance des acariens phytophages au Maroc et étude bio-écologique de *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acarina : Tetranychidae). Thèse de doctorat, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc.
- E-phy, 2009. <http://e-phy.agriculture.gouv.fr/> (consulté en Septembre 2009)
- EPPO, 2004. EPPO Reporting Service 2004 5: 12-13.
- EPPO, 2006. EPPO Reporting Service 2006 1: 4.
- Escudero LA & Ferragut F, 2005a. Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 32: 378-384.
- Escudero LA & Ferragut F, 2005b. Eficacia de los fitoseidos como depredadores de las arañas rojas de cultivos hortícolas *Tetranychus urticae*, *T. Turkestani*, *T. Ludeni* y *T. Evansi* (Acari: Tetranychidae). *Bol. de Sanidad Vegetal. Plagas* 31: 377-383.
- Eurostat, 2008. Agricultural Statistics - Main results - 2006-2007. European Commission, Luxembourg.
- Evans GO, 1958. A new mite of the genus *Phytoseiulus* Evans (Acarina: Phytoseiidae) from southern Rhodesia. *Journal of the Entomological Society of South Africa* 21: 306-308.
- Ferrero M, Tixier MS, Bolckmans K & Kreiter S, 2007. *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard control in European solanaceous greenhouses: facts and perspectives. *IOBC/WPRS Bulletin* 30(5): 3.
- Ferragut F & Escudero LA, 1999. *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari : Tetranychidae), una nueva araña roja en los cultivos hortícolas españoles. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas* 25 (2): 157-164.
- Fiaboe KKM, Fonseca RL, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2006. Identification of priority area in South America for exploration of natural enemies for classical biological control of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Africa. *Biological Control* 38: 373-379.
- Fiaboe KKM, Gondim Jr MGC, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2007a. Bionomics of the acarophagous ladybird beetle *Stethorus tridens* fed *Tetranychus evansi*. *Journal of Applied Entomology* 131(5): 355-361.
- Fiaboe KKM, Gondim Jr MGC, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2007b. Surveys for natural enemies of the tomato red spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northeastern and southeastern Brazil. *Zootaxa* 1395: 33-58.
- Flechtmann CHW & Knihinicki DK, 2002. New species and new records of *Tetranychus* Dufour from Australia, with a key to the major groups in this genus based on females (Acari: Prostigmata: Tetranychidae). *Australian Journal of Entomology* 41: 118-127.

- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2006. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 40: 157-174.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier MS & Knapp M, 2007b. Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae)
- Furtado IP, Toledo S, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2007a. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northwest Argentina. *Experimental and Applied Acarology* 43: 121-127.
- Garzón-Luque E, Pascual A, Ragusa E & Ferragut F, 2008. Host plant range of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in the Mediterranean. Field and laboratory evidences. *Integrative Acarology. Proceedings of the 6th EURAAC, 21-25th July, Montpellier, France (résumé).*
- Gerson U, 1985. Webbing. *In Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1 A. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 223-232.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa T, 2003. Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Gerson U & Weintraub PG, 2007. Review Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest management Science* 63: 658-676.
- GNIS, 2009. www.gnis.fr (consulté en Septembre 2009).
- Gonzalez RH & Schuster RO, 1962. Especies de la familia Phytoseiidae en Chile I. (Acarina: Mesostigmata). *Boletim Tecnico de la Estacion Experimental Agronomica* 16: 1-35.
- Gonçalves LD, Maluf, WR, Cardoso MDG, Resende JTV de, Castro EV de, Santos NM, Nascimento IR do & Faria MV. Relação entre zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 41(2): 267-273.
- Gotoh T, Araki R, Boubou A, Migeon A & Navajas M, 2009. Evidence of co-specificity between *Tetranychus evansi* and *T. takafujii* (Acari: Prostigmata, Tetranychidae) suggested by molecular, morphological and compatibility data: comments on taxonomical and agricultural aspects. *International Journal of Acarology* (accepted).
- Guanilo AD, Moraes GJ de, Toledo S & Knapp M, 2008. Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) from Argentina, with description of a new species. *Zootaxa* 1884: 1-35.
- Gutierrez J, 1985. Systematics. *In Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1A. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 75-90.
- Helle W & Pijnacker LP, 1985. Parthenogenesis, chromosomes and sex. *In Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1A. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, Pays Bas : 129-139.
- Herrero AJ, Fernandez RV & Escudero LA, 1990. *Mesoseiulus longipes* (Evans) (Acari-Phytoseiidae) un nuevo ácaro benéfico en el agroecosistema cítrico de Tucumán. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino* 25: 49-60.
- Kennedy GG, 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the geis *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology* 48: 51-72.

- Khajehali J, van Leeuwen T, Tirry L, 2009. Susceptibility of an organophosphate resistant strain of the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) to mixtures of bifenazate with organophosphate and carbamate insecticides. *Experimental and Applied Acarology* (Online First). doi: [10.1007/s10493-009-9261-3](https://doi.org/10.1007/s10493-009-9261-3)
- Kreiter S, 1991. Les caractéristiques biologiques des acariens prédateurs d'acariens et leur utilisation en lutte biologique. *Le Progrès Agricole et Viticole* 108(11) : 247-262.
- Kreiter S & De La Bourdonnaye X, 1993. Les typhlodromes acariens prédateurs : clef simplifiée d'identification des principales espèces des cultures de plein champs en France. *In* : Comptes rendus du Colloque sur les acariens des cultures. AFPP : 405-410.
- Kreiter S, Tixier M-S, Croft BA, Auger P & Barret D, 2002. Plants and leaf characteristics influencing the predaceous mite, *Kampimodromus aberrans* (Oudemans) in habitats surrounding vineyards (Acari : Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 31: 648-660.
- Laterrot H & Philouze J, 2003. Tomates. *In* Histoire de légumes des origines à l'orée du XXI siècle, INRA editions, Paris, France : 266-276.
- Lemme MC, Herrero AJ, Kirshbaum DS & Nasca AJ, 1996. Artrópodos asociados al cultivo de la frutilla (*Fragaria ananassa*) en Tucumán, Argentina: *Vedalia* 3: 51-52.
- Lindquist, 1985. External anatomy. *In* Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol 1A. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 3-28.
- Mabeya J, Knapp M, Nderitu JH & Olubayo F, 2003. Comparaison de l'efficacité de Oberon (Spiromefisen) avec celle d'autres acaricides dans la lutte contre les acariens rouges (*Tetranychus evansi* Baker & Pritchard) sur la tomate. 15th Biennial Congress of the African Association of Insect Scientists (AAIS). 13th June 2003, Nairobi, Kenya.
- Maluf WR, Campos GA & Cardoso MDG, 2001. Relationships between trichome types and spider mite (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. *Euphytica* 121: 73-80.
- Maniania NK, Bugeme DM, Wekesa VW & Delalibera Jr I, 2008. Role of entomopathogenic fungi in the control of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), pests of horticultural crops. *Experimental and Applied Acarology* 46: 259-274.
- McMurtry JA & Croft BA, 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- Migeon A, 2005. Un nouvel acarien ravageur en France : *Tetranychus evansi* Baker et Pritchard. *Phytoma – La défense des végétaux* 579: 38-43.
- Migeon A, 2007. Acarien rouge de la tomate : nouvelles observations et perspectives. *PHM - Revue Horticole* 488 : 20-24.
- Migeon A & Dorkeld F, 2007. Spider Mites Web: a comprehensive database for the Tetranychidae. www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb (consulté en Septembre 2009).
- Migeon A, Ferragut F, Escudero-Colomar LA, Fiaboe KKM, Knapp M, Moraes GJ de, Ueckermann E & Navajas M, 2009. Modelling the spatial distribution of the invasive tomato red spider mite, *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 48: 199-212.
- Migeon A, Ferragut F, Knapp M, Escudero-Colomar LA, Fiaboe KKM, Moraes GJ de, Ueckermann E & Navajas M, 2008. Potential distribution of the invasive mite *Tetranychus evansi*

- (Tetranychidae) in the mediterranean region. Integrative acarology. Proceedings of the 6th EURAAC, 21-25th July , Montpellier, France: 155-162.
- Ministerio de Medio Ambiente Rural y Marino, 2008. Anuario de Estadística Agroalimentaria 2007, Espagne.
- Moraes GJ de & Lima HC, 1983. Biology of *Euseius concordis* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae) a predator of the tomato russet mite. *Acarologia* 24(3): 251-255.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1985a. Chemically mediated arrestment of the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis* by extracts of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology* 1: 127-138.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1985b. Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of Phytoseiid mites. *Entomophaga* 30(4): 393-397.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1986. Suitability of the spider mite *Tetranychus evansi* as prey for *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 40: 109-115.
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1987. Effect of temperature and sperm supply on the reproductive potential of *Tetranychus evansi*. *Experimental and Applied Acarology* 3: 95-107.
- Moraes GJ de, McMurtry JA, Denmark HA & Campos CB, 2004. A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa*, 434: 1-494.
- Moutia LA, 1958. Contribution to the study of some phytophagous Acarina and their predators in Mauritius. *Bulletin of Entomological research* 49: 59-75.
- Navajas M, Lagnel J, Gutierrez J & Boursot P, 1998. Species-wide homogeneity of nuclear ribosomal ITS2 sequences in the spider mite *Tetranychus urticae* contrasts with extensive mitochondrial COI polymorphism. *Heredity* 80: 742-752.
- Oatman ER, Fleschner CA & McMurtry JA, 1967. New highly destructive spider mite present in Southern California. *Journal of Economic Entomology* 60: 477-480.
- Oliveira EE, Oliveira CL, Sarmento RA, Fadini MAM, Moreira LP, 2005. Biological aspects of the predator *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763) (Coleoptera: Coccinellidae) fed with *Tetranychus evansi* (Baker & Pritchard, 1960) (Acari: Tetranychidae) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1878) (Homoptera: Aphididae). *Bioscience Journal*, Uberlândia 21(2): 33-39.
- Palevsky E, Walzer A, Gal S & Schausberger P, 2008. Evaluation of dry-adapted strains of the predatory mite *Neoseiulus californicus* for spider mite control on cucumber, strawberry and pepper. *Experimental and Applied Acarology* 45: 15-17.
- Pilkington LJ, Messelink G, van Lenteren JC & Le Motee C, 2009. "Protected biological control". Biological pest management in the greenhouse industry. *Biological Control* (Online First). doi:[10.1016/j.biocontrol.2009.05.022](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.022).
- Resende JTD de, Maluf WR, Cardoso MG, Faria MV, Gonçalves LD & Nascimento IR do, 2008. Resistance of tomato genotypes with high level of acylsugars to *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. *Scientia Agricola* 65(1): 31-35.
- Resende JTV, Maluf WR, Cardoso MG & Nelson DL 2002. Inheritance of acylsugar contents in tomatoes derived from an interspecific cross with the wild tomato *Lycopersicon pennellii* and their effect on spider mite repellence. *Genetic and Molecular Research* 1: 106-116.

- Rosa AA, Gondim Jr MGC, Fiaboe KKM, Moraes GJ de & Knapp M, 2005. Predatory mites associated with *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) on native solanaceous plants of coastal Pernambuco State, Brazil. *Neotropical Entomology* 34(4): 689-692.
- Sabelis MW & Bakker FM, 1992. How predatory mites cope with the web of their tetranychid prey: a functional view on dorsal chaetotaxy in the Phytoseiidae. *Experimental and Applied Acarology* 16: 203-25.
- Sabelis MW & Janssen A, 1994. Evolution of life-history patterns in the Phytoseiidae. In *Mites - Ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Marilyn A. Houck. Chapman et Hall, Londres, Grande Bretagne, pp 70-98.
- Sabelis MW, Janssen A, Lesna I, Aratchige NS, Nomikou M & van Rijn PCJ, 2008. Developments in the use of predatory mites for biological pest control. *Integrated control in protected crops, temperate climate*. IOBC/ WPRS Bulletin 32: 187-199.
- Sarmiento RA, Oliveira HG de, Holtz AM, Silva SM da, Serrão JE & Pallini A, 2004. Fat body morphology of *Eriopis connexa* (Coleoptera, Coccinellidae) in function of two alimentary sources. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47(3): 407-411.
- Sarmiento RA, Venzon M, Pallini A, Oliveira EE & Janssen A, 2007. Use of odours by *Cycloneda sanguinea* to assess patch quality. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124: 313-318.
- Saunyama IGM & Knapp M, 2003. Effect of pruning and trellising of tomatoes on red spider mite incidence and crop yield in Zimbabwe. *African Crop Science Journal* 11 (4): 269-7.
- Schulten GGM, 1985. Pseudo-Arrhenotoky. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 67-71.
- Silva FR da, Moraes GJ de, Knapp M, 2008. Distribution of *Tetranychus evansi* and its predator *Phytoseiulus longipes* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in southern Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 45: 137-145.
- Silva P, 1954. A new noxious mite on tomato in Bahia. *Boletim do Instituto Biologico de Bahia* 1: 1-20.
- Simmons AT & Gurr GM, 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 265-276.
- Takahashi F & Chant DA, 1992. Adaptive strategies in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari:Phytoseiidae) I. Developmental times. *International Journal of Acarology* 18(3): 171-176.
- Tixier M-S & Kreiter S, 2009. Arthropods in biodiversity hotspots: the case of the Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata). *Biodiversity and Conservation* 18: 507-527.
- Trottin-Caudal Y, Grassely D & Millot P, 1995. Maîtrise de la protection sanitaire – Tomate sous serre et abris. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes, France.
- Tsagkarakou A, 1997. Structure génétique et mécanismes de la résistance aux insecticides organophosphorés chez *Tetranychus urticae* Koch (Acari : Tetranychidae). Thèse de doctorat.
- Tsagkarakou A, Cros-Arteil S & Navajas M, 2007. First record of the invasive mite *Tetranychus evansi* in Greece. *Phytoparasitica* 35 (5): 519-522.

- van der Blom, J., Robledo, A., Torres, S., Sánchez, J.A., Contreras, M., 2008. Control biológico de plagas en almería: Revolución verde después de dos décadas. *Phytoma* 198, 42–48.
- van der Geest LPS, Elliot SL, Breeuwer JAJ & Beerling EAM, 2000. Diseases of mites. *Experimental and Applied Acarology* 24: 497-560.
- van der Merwe GG, 1968. A taxonomic study of the family Phytoseiidae (Acari) in South Africa with contributions to the biology of two species. *Entomology Memoirs, South Africa Department of Agricultural Technical Services*, 18: 1-198.
- van de Vrie M, McMurtry JA & Huffaker CB, 1972. Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: a review. III. Biology, ecology and pest status, and host plant relations of tetranychids. *Hilgardia* 41: 343-432.
- van Impe G, 1985. Contribution à la conception de stratégies de contrôle de l'Acarien tisserand commun, *Tetranychus urticae* Koch (Acari : Tetranychidae) Thèse de doctorat. Université Catholique de Louvain, Belgique.
- van Leeuwen T, Vanholme B, van Pottelberge S, van Nieuwenhuyse P, Nauen R, Tirry L & Denholm I, 2008. Mitochondrial heteroplasmy and the evolution of insecticide resistance: non-mendelian inheritance in action. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(16): 5980-5985.
- van Lenteren JC, 2000. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy ? *Crop Protection* 19: 375-384.
- van Lenteren JC, 2006. The area under biological control and IPM in greenhouses is much larger than we thought. *Sting* 29: 7.
- van Lenteren JC, 2007. Internet Book of Biological Control. Disponible à : www.IOBC-Global.org. Wageningen, Pays-Bas.
- Wekesa VW, Moraes GJ de, Knapp M & Delalibera Jr I, 2007. Interactions of two natural enemies of *Tetranychus evansi*, the fungal pathogen *Neozygites floridana* (Zygomycetes: Entomophthorales) and the predatory mite, *Phytoseiulus longipes* (Acari: Phytoseiidae). *Biological Control* 41: 408-414.
- Wrensch DL, 1993. Evolutionary flexibility through haploid males or how chance favors the prepared genome. In Wrensch D.L. & Ebbert M.A. (Eds). *Evolution and sex ration in insects and mites*. Chapman and Hall, New york, pp 118-150.
- Zhang ZQ, 2003. *Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI, London.

CHAPITRE II

QUATRE POPULATIONS, DEUX MODELES BIOLOGIQUES, UNE SEULE ESPECE ?

La définition d'une espèce est complexe et évolue avec le temps et les connaissances. Le concept d'espèce a été expliqué consécutivement par des approches morphologiques, biologiques et évolutives. Essentiellement basée sur les caractères morphologiques jusqu'au XX^{ème} siècle, la valeur de ce concept est limitée par celle des critères utilisés (Matile *et al.*, 1987). Ce que l'on appelle la variabilité intraspécifique aujourd'hui n'était considérée à l'époque de Linné que comme des erreurs d'application de la « nature » d'une espèce (Le Guyader, 2002). Bien que les critères morphologiques fonctionnent dans la plupart des cas pour identifier une espèce, les cas particuliers rencontrés au cours du temps ont fait évoluer ce concept.

Mayr (1969) a ainsi proposé un concept d'espèce biologique, définit par un groupe de populations naturellement interfécondes, isolées reproductivement des autres groupes ainsi définis. Cependant, le critère d'interfécondité n'a pas une valeur absolue car des incompatibilités de reproduction peuvent exister au sein d'une même espèce, entre des populations isolées par exemple. De plus, pour d'autres groupes, la reproduction sexuée n'existe pas. Il est enfin parfois difficile, voire impossible, de tester ce concept de façon expérimentale, du fait des difficultés liées à l'élevage des espèces étudiées.

Les outils génétiques et phylogénétiques développés ces dernières années ont permis de faire surgir un concept évolutif de l'espèce en ajoutant une dimension temporelle aux précédentes définitions (Le Guyader, 2002). Selon ce concept, l'espèce se définit comme une lignée unique de populations formée d'une suite d'ancêtres et de descendants, qui maintient son identité à l'égard des autres lignées, et qui présente ses propres tendances évolutives et son propre destin historique (Wiley, 1978).

Malgré toutes les avancées conceptuelles et technologiques qui ont amené ces définitions de l'espèce, il est encore aujourd'hui très compliqué de former des catégories au sein d'un taxon. Actuellement, la systématique prend en compte les différents concepts cités ci-dessus ainsi que d'autres informations complémentaires fournies par des disciplines telles que l'écologie et la génétique (Matile *et al.*, 1987).

Chez les Phytoseiidae, la synonymie est relativement peu répandue par rapport aux autres groupes d'arthropodes étudiés (Moraes *et al.*, 2004 ; Chant & McMurtry, 2007), avec seulement 10 % de synonymies avérées. Les difficultés d'identification chez les Phytoseiidae sont liées à divers aspects :

- la description originale de certaines espèces est basée sur très peu de caractères morphologiques (notamment pour les descriptions très anciennes),
- leur taille microscopique (200 à 500 μm de long) rend leur identification particulièrement difficile du fait d'un faible nombre de caractères visibles et donc utilisables,
- des espèces sont ainsi considérées comme différentes simplement parce que certaines soies ont des longueurs différentes, ou encore parce que le nombre de dents sur les chélicères est différent. Il est par exemple parfois difficile d'attribuer un nom exact à un spécimen lorsque celui-ci présente des formes et des tailles intermédiaires entre ce qui est considéré dans la littérature comme deux espèces distinctes. L'absence de connaissance sur la valeur diagnostique de certaines différences morphologiques par rapport à d'autres, ainsi que le poids taxonomique d'un caractère morphologique variant en fonction des auteurs ajoutent des difficultés pour attribuer un nom exact à un spécimen donné,
- les mauvaises préparations microscopiques et la vétusté des préparations-types ne permettent parfois pas une observation adéquate,
- pour la majorité des genres, il n'existe pas de clefs des espèces au niveau mondial, notamment pour ceux comprenant un nombre important d'espèces comme les genres *Euseius*, *Neoseiulus*, *Amblyseius* et *Typhlodromus* (*Anthoseius*). De plus, si ces clefs existent parfois (au niveau régional), elles sont souvent obsolètes (ne regroupant pas l'ensemble des espèces connues à l'heure actuelle).

Les différences observées entre les quatre populations de *P. longipes* découvertes à ce jour, concernant leur capacité à se nourrir et à se reproduire en présence de *T. evansi*, sont inédites dans cette famille. Il semble donc essentiel, avant de conduire une réflexion sur l'utilité de cette espèce en lutte biologique, de vérifier l'identité spécifique de ce prédateur. Nous verrons dans ce chapitre comment la synonymie se définit et se vérifie de nos jours chez les phytoséiides et, ensuite, si les deux populations de *P. longipes* se nourrissant de *T. evansi* [*P. longipes* (A) et (B)] et celles qui ne le peuvent pas [*P. longipes* (C) et (SA)] appartiennent à la même espèce.

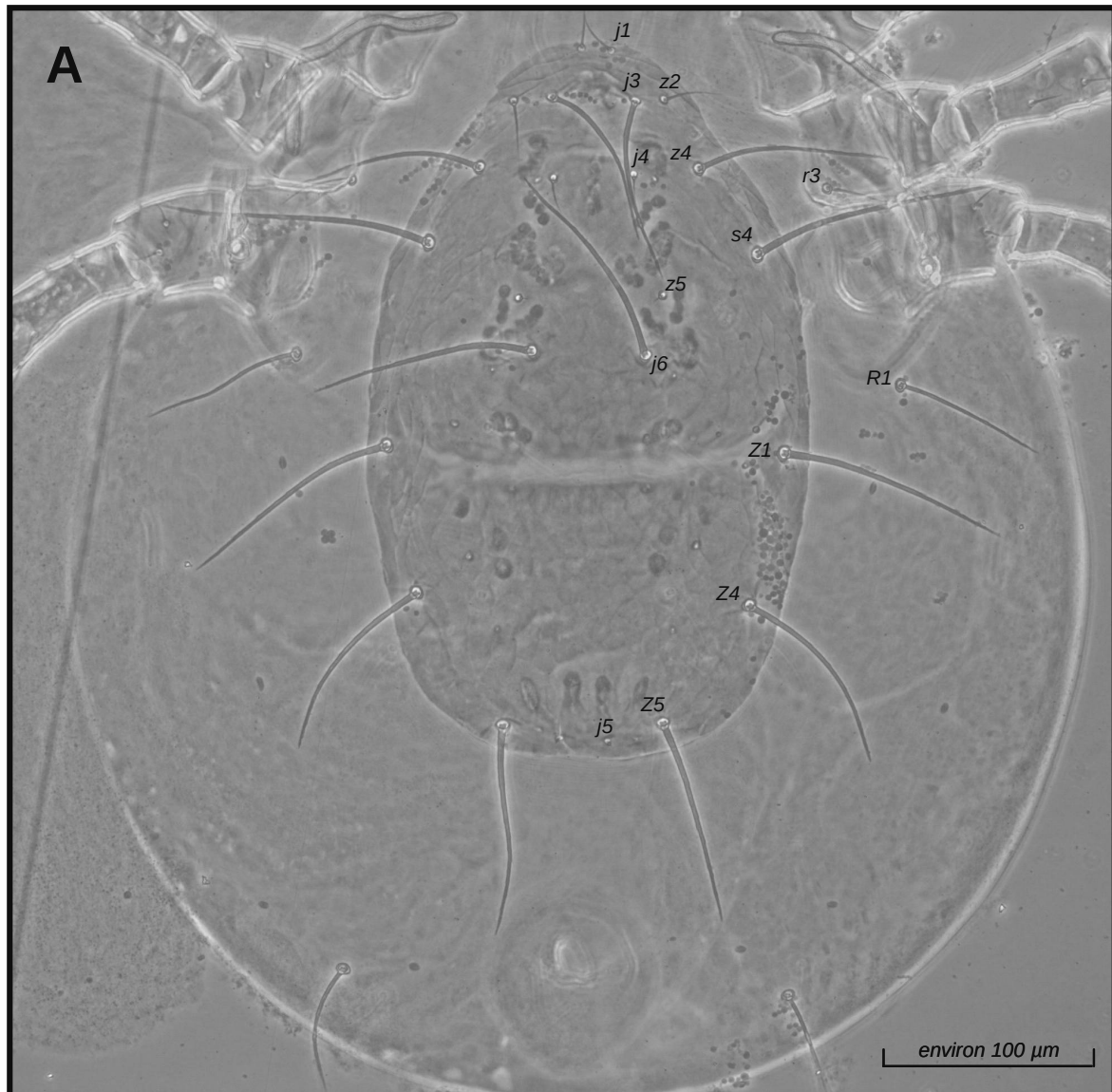
1. La synonymie chez les Phytoseiidae

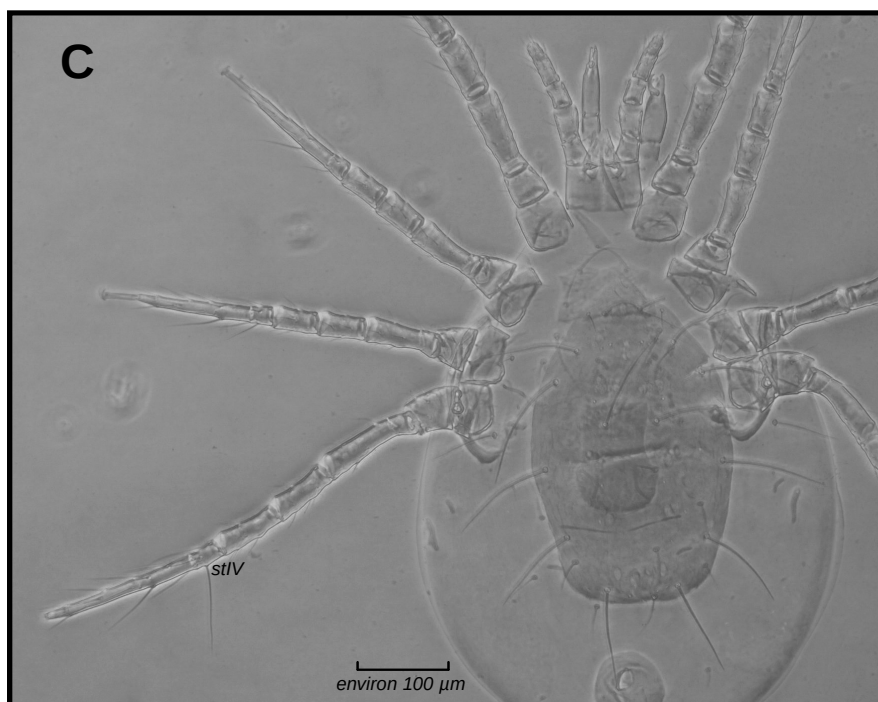
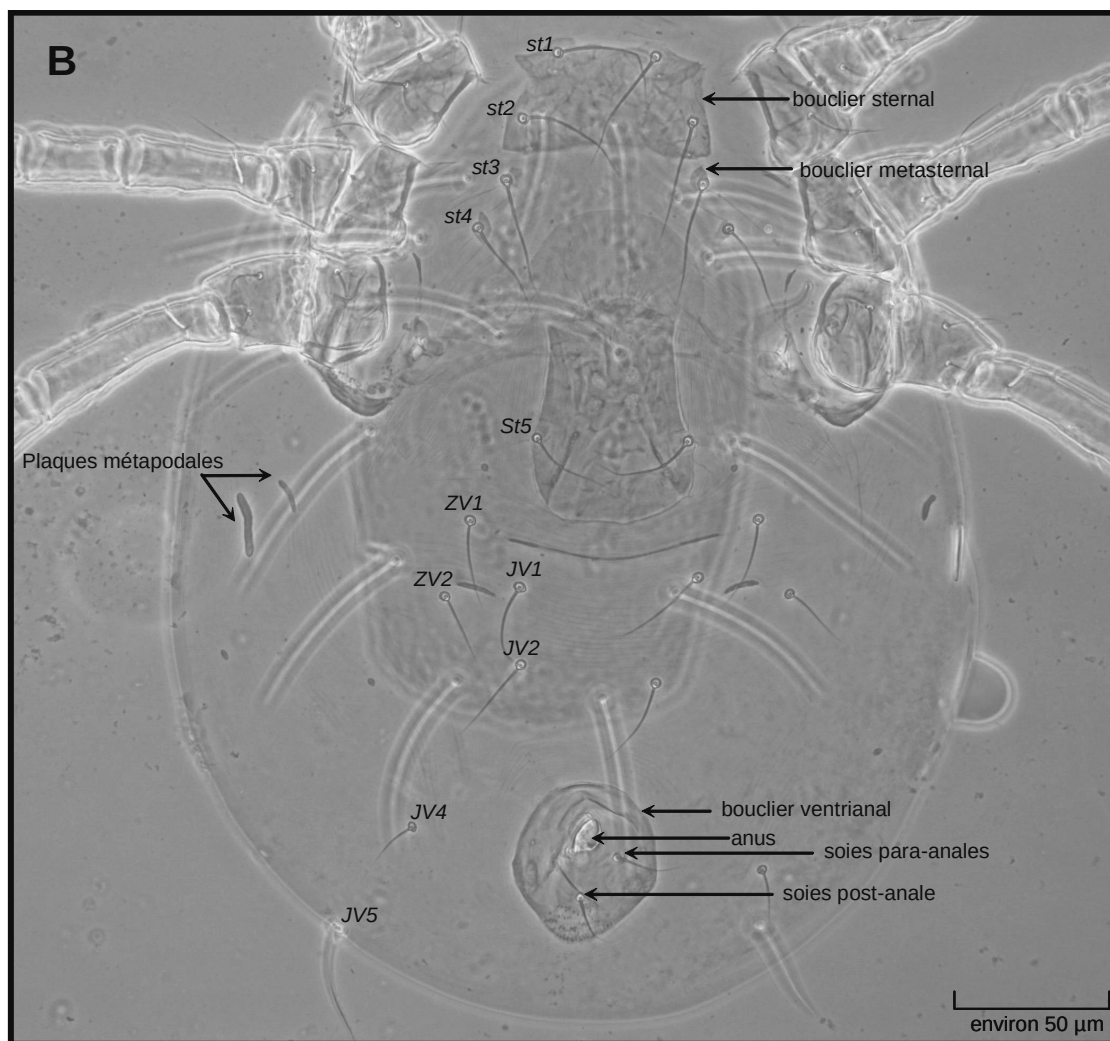
1.1. Définition

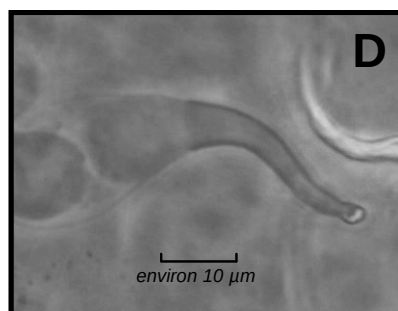
Le diagnostic spécifique chez les Phytoseiidae est essentiellement basé sur la longueur des soies, la chætotaxie des pattes, la forme de la spermathèque et du bouclier ventrianal et la dentition des chélicères (Chant & McMurtry, 2003a, b; Chant & McMurtry, 2004a, b; Moraes *et al.*, 2004; Chant & McMurtry, 2005a, b, c; Chant & McMurtry, 2006a, b; Chant & McMurtry, 2007) (Figure 11), auxquels se rajoutent la longueur et la forme du spermatodactyle, la forme de la plaque ventrianale et le nombre de soies pré-anales sur ce bouclier chez le mâle. Cependant, les différences concernant ces caractères sont parfois difficiles à appréhender, notamment en ce qui concerne la longueur des soies (Tixier *et al.*, 2003, 2006a, 2008a; Okassa *et al.*, 2008, 2009). Chez de nombreuses espèces, il est fréquent que la longueur d'une soie double d'un spécimen à l'autre, rendant difficile le diagnostic lorsque une espèce proche est différenciée d'une autre par la longueur de cette soie (Tixier *et al.*, 2003, 2006b, 2008a, b). La variabilité intra-spécifique peut ainsi varier en fonction du lieu, de la période de collecte et de la plante hôte sur laquelle une espèce est prélevée (Tixier *et al.*, 2008b; Okassa *et al.*, 2009). De ce fait, de nombreuses interrogations subsistent aujourd'hui concernant certains genre de la famille des Phytoseiidae qui comprennent de nombreuses espèces, tel que les genres *Euseius* (157 espèces) et *Neoseiulus* (335 espèces) (Moraes *et al.*, 2004; Chant & McMurtry, 2007). On voit donc bien ici les problèmes liés aux identifications spécifiques fondées uniquement sur des aspects morphologiques.

Depuis peu, les marqueurs moléculaires sont utilisés en routine pour fiabiliser le diagnostic pour de nombreuses espèces, mais également pour accélérer et simplifier les processus d'identification. Ainsi a été développé le *barcoding of life* (Hebert *et al.*, 2003, Hogg & Hebert, 2004; Vogler et Monaghan, 2007; Waugh, 2007). Il consiste à assigner une courte séquence d'ADN, habituellement la séquence partielle du COI (Cytochrome Oxydase subunit I) à un taxon spécifique, sur la base des connaissances des variations intra- et interspécifiques (Monaghan *et al.*, 2005). Cette approche permettrait parallèlement d'identifier les individus, quel que soit leur stade de développement (alors que pour les Phytoseiidae par exemple, l'identification ne peut se faire qu'au stade femelle adulte) (Hebert *et al.*, 2003; Hogg & Hebert, 2004; Moritz et Cicero, 2004). Jusqu'à présent, le fragment COI a été le plus utilisé mais l'identification moléculaire peut être basée sur d'autres fragments, à la condition que leur variation permettent une différenciation fiable des entités spécifiques. Ces approches ont été utilisées pour lever certaines ambiguïtés entre différentes espèces de Phytoseiidae (Tixier *et al.*, 2003, 2006a; Okassa *et al.*, 2008, 2009) et un travail de thèse est entrepris sur l'application de cette méthode chez les Phytoseiidae dans l'UMR (Mireille Okassa, sous la direction de M.-S. Tixier et S. Kreiter).

Figure 11. **A.** Vue dorsale d'une femelle de *Phytoseiulus longipes* ($\times 200$). **B.** Vue ventrale d'une femelle de *Phytoseiulus longipes* ($\times 200$). **C.** Vue d'ensemble d'une femelle de *Phytoseiulus longipes* ($\times 100$). **D.** Spermathèque d'une femelle de *Phytoseiulus longipes* ($\times 400$). Les noms des soies sont placés à l'insertion de chacune d'entre elles (Photos réalisées au microscope optique à contraste de phase, Ferrero M.).







Enfin, des croisements entre deux populations supposées appartenir à une même espèce peuvent être réalisés. Cependant, les études sont relativement rares car de nombreuses espèces sont difficiles voire impossible à élever. De plus, la présence récurrente chez ces organismes de bactéries du genre *Wolbachia* peut induire des incompatibilités cytoplasmiques de reproduction agissant sur la fécondation (Johanowicz & Hoy, 1998), provoquant des biais dans l'interprétation des résultats de croisements.

1.2. Méthologies disponibles

Les caractères morphologiques. Le diagnostic spécifique se fait toujours dans un premier temps par l'observation des caractères morphologiques des femelles et plus rarement des mâles (moins nombreux et donc souvent absents dans les échantillons). Les individus (face dorsale vers le haut) sont montés entre lame et lamelle, dans une goutte de milieu de Hoyer (Krantz, 1978). Après séchage dans une étuve à 30 °C durant 7 à 10 jours, les individus sont observés à l'aide d'un microscope optique à contraste de phase (grossissement $\times 100$ à $\times 1600$) et les caractères morphologiques, observés et mesurés.

Les marqueurs moléculaires. Il a été montré ces dernières années que des marqueurs moléculaires pouvaient compléter ce diagnostic morphologique (Jeyaprakash & Hoy, 2002 ; Hebert *et al.*, 2003). Des marqueurs mitochondriaux (mtADN) : COI et 12S (gène mitochondrial 12S) ; ou de gènes ribosomiques nucléaires ITS (*Internal Transcribed Spacers*) ont été développés chez les Phytoseiidae et utilisés pour identifier ou tester des synonymies chez des espèces des genres *Phytoseiulus*, *Typhlodromus*, *Euseius*, *Kampimodromus* et *Neoseiulus* (Navajas *et al.*, 1999 ; Jeyaprakash & Hoy, 2002 ; Tixier *et al.*, 2003, 2006a, b ; Jeyaprakash & Hoy, 2007 ; Okassa *et al.*, 2008 ; Tixier *et al.*, 2008a, b ; Okassa *et al.*, 2009). La méthode consiste à extraire l'ADN d'un ou de plusieurs individus, puis à amplifier des fragments d'ADN par PCR à l'aide d'amorces spécifiques (parfois re-dessinées au préalable pour être adaptées aux Phytoseiidae), et enfin à séquencer les fragments d'ADN obtenus. Ces séquences sont ensuite comparées entre individus supposés appartenir à une même espèce mais également à des séquences d'individus d'espèces proches afin de déterminer des degrés de similitudes intra- et interspécifiques. Par exemple, pour le fragment 12S, les différences généralement obtenues sont de 0 à 5 % à l'intérieur d'une espèce et de 8 à 23 % entre des espèces différentes appartenant à un même genre (Okassa *et al.*, 2008). Les séquences sont

ensuite déposées dans la base de données *Genbank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>), qui contenait, en Septembre 2009, 230 séquences de Phytoseiidae.

Les croisements. La reproduction des Phytoseiidae est mal comprise et sujette à controverse, dû notamment à la variabilité de comportements entre les espèces notamment (Schulten, 1985). De plus, des incompatibilités cytoplasmiques partielles de reproduction induites par des bactéries du genre *Wolbachia* rendent les résultats souvent ininterprétable (Johanowicz & Hoy, 1998). Enfin, la difficulté d'élevage de nombreuses espèces rend cette méthode compliquée, sans aucune garantie de résultats. Cependant, lorsque ces points ne posent pas de problème particulier, des croisements entre populations supposées d'une même espèce peuvent confirmer le diagnostic spécifique (Tixier *et al.*, 2006b).

2. Deux modèles biologiques, une seule espèce ?

1.1. Introduction

Les quatre populations de *P. longipes* découvertes à ce jour présentent des comportements alimentaires différents. Les populations d'Argentine et du Brésil ont été collectées dans des colonies de *T. evansi* sur des solanacées, alors que les deux autres (Chili et Afrique du Sud) dans des colonies de tétranyques qui n'étaient pas *T. evansi*, et jamais sur solanacées (van der Merwe, 1968 ; Ragusa, comm. pers. ; Annexe 3). Avant de caractériser plus finement les différences concernant les comportements alimentaires entre ces populations, il était indispensable de vérifier que ces deux groupes de populations appartenaient effectivement à la même espèce.

Dans ce but, les caractères morphologiques de femelles des quatre populations ont tout d'abord été comparés. Les femelles ont été montées entre lame et lamelle, puis toutes les soies du dorsum, les dimensions des boucliers sternal et ventrianal et celles des spermathèques ont été mesurées. Un total de 32 caractères a ainsi été pris en compte (listés dans l'article A1 et représentés sur la Figure 11). Des analyses statistiques (ANOVA, analyses discriminantes et analyses multivariées en composante principale) ont été réalisées afin de déterminer l'existence de différences morphologiques entre ces quatre populations. Dans un deuxième temps, et pour chaque population, des séquences obtenues à l'aide du marqueur 12S ont été comparées entre les individus des différentes populations de *P. longipes*, ainsi qu'avec des séquences de *P. persimilis* (utilisées comme *outgroup*). Les résultats de ces travaux figurent dans l'article A1 qui fait suite à cette partie.

ARTICLE A1

Accepté dans *Bulletin of Entomological Research* le 15 Octobre 2009

On the specific identity of specimens of *Phytoseiulus longipes* Evans (Mesostigmata: Phytoseiidae) showing different feeding behaviours: morphological and molecular analyses

TIXIER MARIE-STÉPHANE¹, FERRERO MAXIME, OKASSA MIREILLE, GUICHOU SABINE, KREITER SERGE

¹ Montpellier SupAgro, Unité Mixte de Recherche n°1062 Centre de Biologie et de Gestion des Populations, bâtiment 16, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 01, France

Tel. 00 33 4 99 61 23 74

Fax. 00 33 4 99 61 23 93

E-mail : tixier@supagro.inra.fr

Abstract

This paper focuses on the differentiation of specimens, identified as *Phytoseiulus longipes*, collected in four countries: Argentina, Brazil, Chile and South Africa. Two of these populations are known to feed and develop on *Tetranychus evansi*, whereas the two others do not. As morphologically similar specimens can sometimes belong to different species, and because differences in predatory behaviours exist among the four populations considered, we tested for the presence of cryptic species. Morphological and molecular experiments (12S rDNA) were carried out. The four studied populations of *P. longipes* could be morphologically differentiated thanks to a combination of characters. However, these morphological differences are very small. The two populations that feed and develop on *T. evansi* (from Argentina and Brazil) are morphologically closer to each other than to the two other populations. Genetic distances among the four populations of *P. longipes* were very low, suggesting that despite their different feeding habits, all specimens belong to the same species. However, the populations associated with *T. evansi* showed some genetic differentiation from those that do not use this pest. This is the first time that this type of differentiation has been reported for the family Phytoseiidae. These results are of primary importance to ensure the success of biological control programs and to develop strains adapted to both crops and prey species.

Key words., 12S DNA, taxonomy, specialization

Introduction

Several species in the family Phytoseiidae are important natural enemies used to control mite pest outbreaks in many crops (McMurtry & Croft, 1997). Specific diagnostic is thus of primary importance for the success of biological control programs. This family is widespread all over the world and includes three sub-families and more than 2,000 valid species (Chant & McMurtry, 2003a, b; Chant & McMurtry, 2004a, b; Moraes *et al.*, 2004; Chant & McMurtry, 2005a, b; Chant & McMurtry, 2006a, b, c; Kreiter & Tixier, 2006; Chant & McMurtry, 2007). Species of the genus *Phytoseiulus* Evans (Sub-family Amblyseiinae) are the most frequently used for the biological control of mite pests, especially *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, a species that has been widely released in greenhouses all over the world. This paper focuses on specimens morphologically assigned to the species *Phytoseiulus longipes* Evans. In recent surveys carried out in Brazil to look for efficient enemies for controlling *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard, an invasive pest in Africa and Europe, a strain of *P. longipes* was collected on Solanaceous plants infested by the mite pest. Further laboratory experiments showed the efficiency of this strain to eat and develop on both *T. evansi* and *T. urticae* (Ferrero *et al.* 2007; Furtado *et al.*, 2007). This result was quite surprising as a previous study, carried out on specimens of *P. longipes* initially collected from South Africa and mass-reared in the laboratory, showed that this species was not able to develop and reproduce when fed on *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1985). Until 2008, *P. longipes* was thus not considered as an efficient predator of *T. evansi*. Since then, other surveys have been performed and two other populations of *P. longipes* have been found, in Chile and Argentina. In laboratory experiments, Ferrero *et al.* (2008) have shown the ability of the Argentinean population to feed, develop and reproduce on *T. evansi* and *T. urticae*. However, the same tests conducted on the Chilean population of *P. longipes* showed the opposite results (Ferrero, unpublished data). Despite the different feeding habits, all the specimens have been morphologically assigned to the same species, *P. longipes*. However, several studies have already shown that morphologically similar specimens can belong to different species (Mahr & McMurtry, 1979; McMurtry *et al.*, 1976, 1985; McMurtry & Badii, 1989; Tixier *et al.*, 2003, 2004, 2006, 2008). Furthermore, no study so far has reported since now such intra-specific variation in the feeding habits of Phytoseiidae mites. As molecular markers can be of great help to differentiate cryptic species (Hebert *et al.*, 2003), the aim of this study was to determine, using combined morphological and molecular analyses, whether the specimens identified as *P. longipes* and collected in South Africa, Brazil, Argentina and Chile actually belong to the same species.

Material and methods

Origin of specimens examined

The origin of the specimens of *P. longipes* considered, the number of females measured and the number of the DNA sequences analysed are outlined in Table 1. Once collected, the specimens were maintained in laboratory colonies and reared on *T. urticae* until morphological and molecular analyses (for 15 days for all populations, except those from

South Africa). The South African population has been mass-reared for several decades in the USA (Biotactics® 25139 Briggs Road, Romoland Ca 92585, USA) and is the same population that was used in the study by Moraes and McMurtry (1985) (Moraes, pers. comm. 2009). Although it would have been interesting to also consider a freshly collected field population from South Africa, several recent attempts to retrieve this population have been unsuccessful.

Table 1. Characteristics of collection localities of the different populations of *Phytoseiulus longipes* studied

Populations of <i>P. longipes</i>	Locality	Host plant	Prey species associated	Date of collection	Number of females measured	Number of sequences obtained 12S (accession numbers)
Argentina	Paso de Los Libres, Corrientes	<i>Solanum americanum</i> and <i>Lycopersicum esculentum</i>	<i>T. evansi</i>	17/02/2008	17	5 (FJ952530, FJ952531, FJ952532, FJ952533, FJ952538)
Brazil	Uruguaiana, Rio Grande do Sul	<i>L. esculentum</i> , <i>S. Americanum</i> and <i>S. organifolia</i>	<i>T. evansi</i>	25/10/2004	14	7 (FJ952516, FJ952517, FJ952518, FJ952519, FJ952520, FJ952521, FJ952522)
Chile	Nogal, Los Andes, Valparaíso	Unknown host plant	<i>T. urticae</i>	2006	20	9 (FJ952525, FJ952526, FJ952527, FJ952528, FJ952529, FJ952534, FJ952535, FJ952536, FJ952537)
South Africa	Citrusdal, Cape Province	Unknown host plant (mass-reared)	Unknown prey	1975	19	3 (FJ952523, FJ952524, FJ952539)

Morphological analysis

At least 14 females per strain were mounted on slides in Hoyer's medium and measured with a phase and differential interference contrast microscope (Leica DMLB, Leica Microsystems SAS, Rueil-Malmaison, France) (40x magnification) (Table 1). Terminology for setal notation used in this paper follows that of Lindquist & Evans (1965) as adapted by Rowell *et al.* (1978) for the Phytoseiidae. A total of 32 characters were taken into account. As dorsal seta lengths are usually considered in phytoseiid mites' taxonomy, the 14 dorsal idiosomal setae of the collected females were measured: j1, j3, j4, j6, J5, z2, z4, z5, Z1, Z4, Z5, s4, r3 and R1. Other morphological characters such as macroseta length of the basitarsus IV, dimensions (length and width) of the dorsal shield, of the sternal shield (distances between seta insertions), of the ventrianal shield, and of the spermatheca were also taken into account. All measurement values are given in micrometers.

Molecular analysis

DNA was individually extracted from several females per strain, according to the DNA extraction protocol described by Tixier *et al.* (2006). The DNA fragment used is the 12S rRNA gene, which seems to be useful for species diagnostic (Murrel *et al.*, 2001; Jeyaprakash & Hoy, 2002; Okassa *et al.*, 2009). Ten specimens of *P. persimilis*, collected in Montpellier on *Phaseolus vulgaris* L., were also analysed as a control in order to assess interspecific

genetic distances (accession number in Genbank FJ952540, FJ952541, FJ952542, FJ985106, FJ985107, FJ985108, FJ985109, FJ985110, FJ985111, FJ985112). An out-group species was selected from the sub-family Amblyseinae and the genus *Neoseiulus* Hughes: *Neoseiulus californicus* (McGregor). The number of specimens analysed in each population of *P. longipes* is shown on Table 1 along with their Genbank accession numbers.

The primers used to amplify the 12S rDNA were those proposed by Jeyaprakash & Hoy (2002) for the Phytoseiidae: 5'-3' TACTATGTTACGACTTAT and 3'-5' AAAGTAGGATTAGATACCC. The PCR was performed in a total volume of 25 µl containing 2 µl of mite DNA, 1 µl of DNTP (2.5 Mm for each nucleotide), 2.5 µl of Taq buffer, 1µl of each primer (100 µM), 0.5 µl of Taq(Qiagen, 5 U/ µl) and 18.9 µl of water. Thermal cycling conditions were as follows: 95 °C for 1 min., followed by 35 cycles of 94 °C for 30 s, 40 °C for 30 s and 72 °C for 1 min., and an additionnal 5 min. at 72 °C. Electrophoresis was carried out on a 1.5 % agarose gel in 0.5 X TBE buffer during 30 min. at 100 volts. PCR products were sequenced using the dynamic ET terminator cycle sequencing kit. The sequencer used was the Megabase 1,000 apparatus. All DNA fragments were sequenced along both strands. Sequences were aligned and analysed with Mega 4.1. (Tamura *et al.*, 2007).

Statistical analysis

Morphological data. ANOVA and Tukey HSD mean comparison tests were performed (R Development Core Team, 2009) to determine differences in measurements among the different populations studied. A multifactorial analysis and a discriminant analysis (Statsoft, 2005) were performed in order to determine if the combination of morphological characters would enable us to differentiate among the four populations.

Molecular data. Sequences were analysed using Mega 4.1 (Tamura *et al.*, 2007). The distance matrix was constructed using the Jukes & Kantor model, as the transition/ transversion rate is 1. A Neighbour Joining (NJ) tree was constructed. Support was determined using 1,000 bootstrap replicates. Even if the NJ algorithm is relatively fast and performs well when the divergence between sequences is low, a potentially serious weakness is that the observed distances are not accurate reflections of their evolutionary distances; multiple substitutions at the same site (i.e., homoplasy) can obscure the true distance and make sequences seem artificially close to each other (Holder & Lewis, 2003). For this reason, a Bayesian analysis was also performed (Jordal & Hewitt, 2004; Nylander *et al.*, 2004). The best-fit substitution model was determined by Modeltest 3.06 (Posada & Crandall, 1998) through hierarchical likelihood-ratio tests (LRTs). The GTR model of evolution was selected by the LRTs with a proportion of invariable sites and a gamma distribution. The GTR model was implemented in MrBayes 3.1 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). The number of categories used to approximate the gamma distribution was set at 4, and four Markov chains were run for 1,000,000 generations. Stabilization of model parameters (burn-in) occurred at around 250.000 generations. The results are presented in the form of a 50 % majority-rule consensus tree (in which trees corresponding to the burn-in period are discarded) and the support for the nodes of this tree is given by posterior probability estimates for each clade.

Results and discussion

Morphological analysis

Significant differences among specimens from the four localities were observed for 17 of the 32 characters considered (Table 2). These differences were very small and standard errors within strains are low. This was confirmed by the results of the discriminant analysis (Table 3); all individuals were well classified in their original population (except one), suggesting a greater morphological homogeneity within populations than between populations.

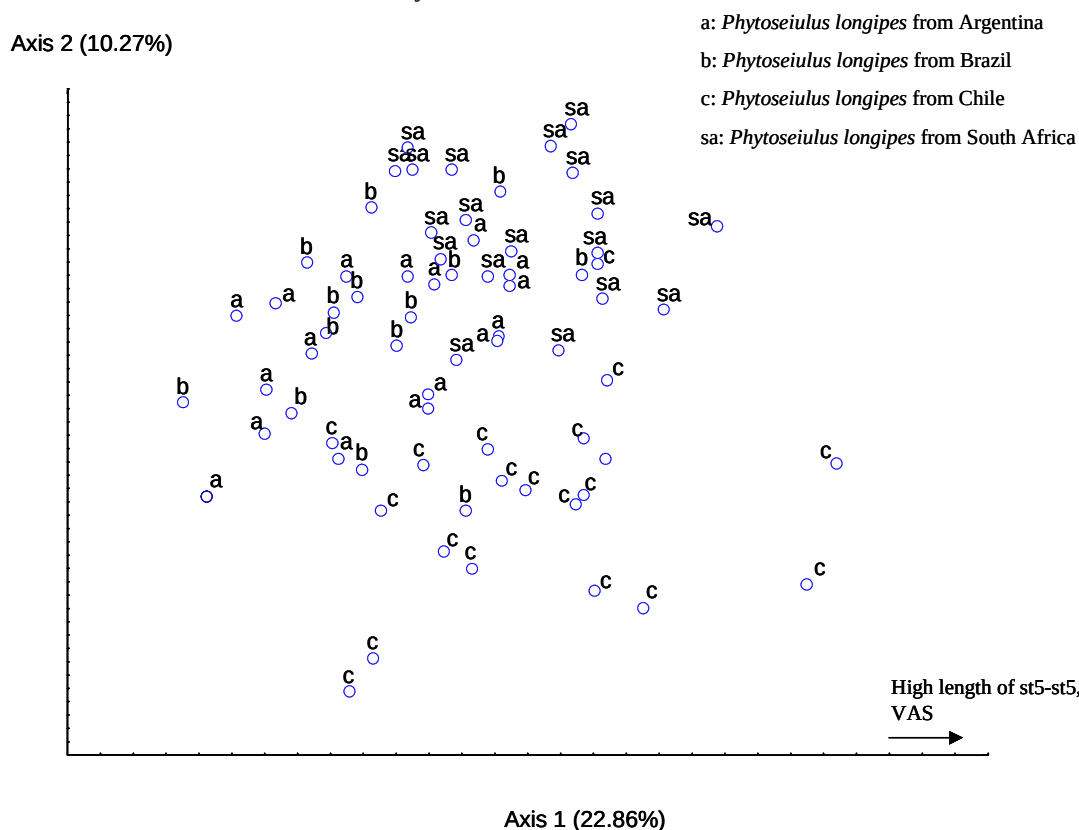
Table 2. Means (Standard Error) of morphological measurements for the four strains of *Phytoseiulus longipes* considered, and results of the ANOVA. The letters show the differences from the Tukey HSD test (DSL: Dorsal Shield Length; DSW: Dorsal Shield Width, VAS: Ventrianal Shield, StIV: length of the macroseta on the basitarsus IV). Mean, min, max, standart Error (SE) and variation coefficient (VC % = $SD \cdot 100 / \text{mean}$) for the 70 specimens of *P. longipes* considered

	<i>P. longipes</i> Argentina	<i>P. longipes</i> Brazil	<i>P. longipes</i> Chile	<i>P. longipes</i> South Africa	$F_{(ddl1, ddl2)}$	<i>P</i>	Total measurements of <i>P. longipes</i>				
							mean	min	max	SE	VC %
DSL	330.9 (6.2) b	332.6 (6.2) ab	338.6 (9.1) a	332.8 (8.7) ab	$F_{(3,66)} = 3.42$	0.022	334	315	353	8.21	2.5
DSW	203.8 (8.1) ab	200.6 (4.2) ab	207.1 (9.9) a	198.8 (9.4) b	$F_{(3,66)} = 3.52$	0.020	203	181	227	8.92	4.4
j1	17.2 (2.0)	17.9 (2.3)	16.2 (2.6)	15.8 (3.6)	$F_{(3,66)} = 1.97$	0.127	17	8	23	2.79	16.8
j3	85.4 (5.7)	83.0 (4.6)	82.8 (4.7)	82.9 (4.7)	$F_{(3,66)} = 1.07$	0.368	84	72	95	4.95	5.9
j4	12.1 (3.9)	11.2 (4.1)	10.8 (2.5)	13.3 (1.9)	$F_{(3,66)} = 2.34$	0.081	12	4	19	3.23	27.2
j6	99.2 (4.2) a	100.4 (4.8) a	91.5 (7.6) b	96.5 (3.3) a	$F_{(3,65)} = 9.71$	< 0.001	96	80	108	6.29	6.5
J5	3.3 (0.6)	3.1 (0.8)	2.9 (0.6)	3.3 (0.6)	$F_{(3,66)} = 1.52$	0.218	3	2	5	0.64	20.5
z2	25.2 (4.6) a	19.9 (4.9) b	24.2 (5.3) ab	24.2 (6.2) ab	$F_{(3,66)} = 2.96$	0.038	24	10	37	5.55	23.6
z4	92.7 (5.8)	88.3 (5.5)	88.1 (6.4)	90.3 (5.1)	$F_{(3,66)} = 2.41$	0.074	90	77	109	5.9	6.6
z5	4.1 (1.0)	3.9 (1.0)	4.3 (1.3)	4.4 (1.0)	$F_{(3,66)} = 0.79$	0.503	4	2	7	1.10	26.1
Z1	108.3 (5.3)	108.6 (5.2)	108.1 (5.2)	111.2 (4.1)	$F_{(3,66)} = 1.58$	0.203	109	93	120	5.02	4.6
Z4	97.1 (5.1) bc	94.6 (5.2) c	100.4 (4.4) ab	103.2 (4.6) a	$F_{(3,66)} = 9.26$	< 0.001	99	85	115	5.84	5.9
Z5	98.2 (4.3) ab	94.9 (4.9) b	99.4 (4.8) a	102.3 (4.6) a	$F_{(3,66)} = 6.93$	< 0.001	99	85	111	5.21	5.3
s4	124.3 (10.4)	123.6 (6.5)	125.3 (6.0)	124.5 (8.1)	$F_{(3,66)} = 0.13$	0.944	124	96	139	7.77	6.2
r3	31.8 (5.4)	29.9 (4.0)	31.3 (4.4)	32.9 (3.3)	$F_{(3,63)} = 1.39$	0.254	32	21	49	4.32	13.7
R1	69.8 (5.2)	69.6 (4.2)	72.0 (3.6)	72.8 (5.9)	$F_{(3,66)} = 1.85$	0.146	71	57	81	4.93	6.9
st1-st1	49.7 (2.0) b	49.6 (2.5) b	52.7 (2.7) a	49.6 (2.9) b	$F_{(3,66)} = 6.83$	< 0.001	59	44	57	2.86	5.7
st2-st2	83.5 (2.3) b	81.5 (2.6) b	87.8 (2.8) a	83.3 (2.8) b	$F_{(3,66)} = 17.81$	< 0.001	84	77	94	3.51	4.3
st3-st3	96.1 (3.8) b	96.6 (5.2) b	104.6 (5.6) a	100.1 (3.8) b	$F_{(3,66)} = 12.65$	< 0.001	100	89	116	5.74	5.8
st1-st3	68.1 (2.5)	68.8 (2.5)	70.1 (2.4)	70.1 (2.5)	$F_{(3,66)} = 2.88$	0.042	69	62	75	2.59	3.7
st2-st3	31.4 (2.6)	31.6 (2.0)	32.9 (2.7)	32.4 (1.8)	$F_{(3,66)} = 1.60$	0.198	32	26	37	3.56	7.4
st4-st4	127.4 (8.4)	130.1 (11.7)	131.6 (11.3)	134.6 (8.1)	$F_{(3,65)} = 1.57$	0.205	131	111	166	10.09	7.7
st5-st5	74.1 (3.2) c	76.7 (2.8) bc	79.6 (4.0) b	80.3 (3.4) a	$F_{(3,66)} = 12.14$	< 0.001	78	69	85	4.17	5.4
VAS lenght	78.2 (2.3) b	78.9 (6.4) ab	83.2 (4.5) a	73.0 (6.6) c	$F_{(3,66)} = 12.49$	< 0.001	78	60	89	6.38	8.1
VAS width	66.9 (2.6) c	67.9 (3.3) bc	72.8 (4.2) a	70.6 (3.6) ab	$F_{(3,66)} = 10.09$	< 0.001	70	62	83	4.16	6.0
StIV	98.5 (8.4) ab	103.8 (4.6) ab	98.4 (12.8) b	106.2 (5.0) a	$F_{(3,66)} = 3.67$	0.017	102	63	123	9.16	9.0
Spermatheque lenght	23.6 (3.1)	23.3 (2.0)	26.1 (6.5)	24.7 (1.7)	$F_{(3,66)} = 1.78$	0.159	24	13	50	4.04	16.6
Spermatheque width	6.5 (1.7)	7.3 (1.1)	8.0 (2.4)	7.1 (1.3)	$F_{(3,66)} = 2.30$	0.085	7	3	14	1.78	24.7
Metapodal plate 1 length	31.7 (1.6) a	28.7 (1.6) b	33.1 (2.6) a	26.8 (2.9) b	$F_{(3,66)} = 28.38$	< 0.001	30	21	37	3.39	11.2
Metapodal plate 1 width	4.3 (0.8) b	4.6 (0.8) ab	4.9 (0.7) ab	5.1 (1.8) a	$F_{(3,66)} = 3.70$	0.016	5	3	7	0.83	17.5
Metapodal plate 2 length	12.5 (2.2) b	12.1 (2.0) b	16.4 (1.6) a	11.2 (1.3) b	$F_{(3,66)} = 32.39$	< 0.001	13	8	20	2.69	20.4
Metapodal plate 2 width	2.8 (0.7) c	3.4 (0.8) abc	3.6 (0.6) bc	3.7 (0.9) a	$F_{(3,66)} = 4.32$	0.008	3	2	6	0.82	24.3
<i>n</i>	17	14	20	19			70				

Table 3. Classification given by the discriminant analysis with 32 characters on four populations of *Phytoseiulus longipes*. The percentage of well-classified individuals in their original population is represented in %.

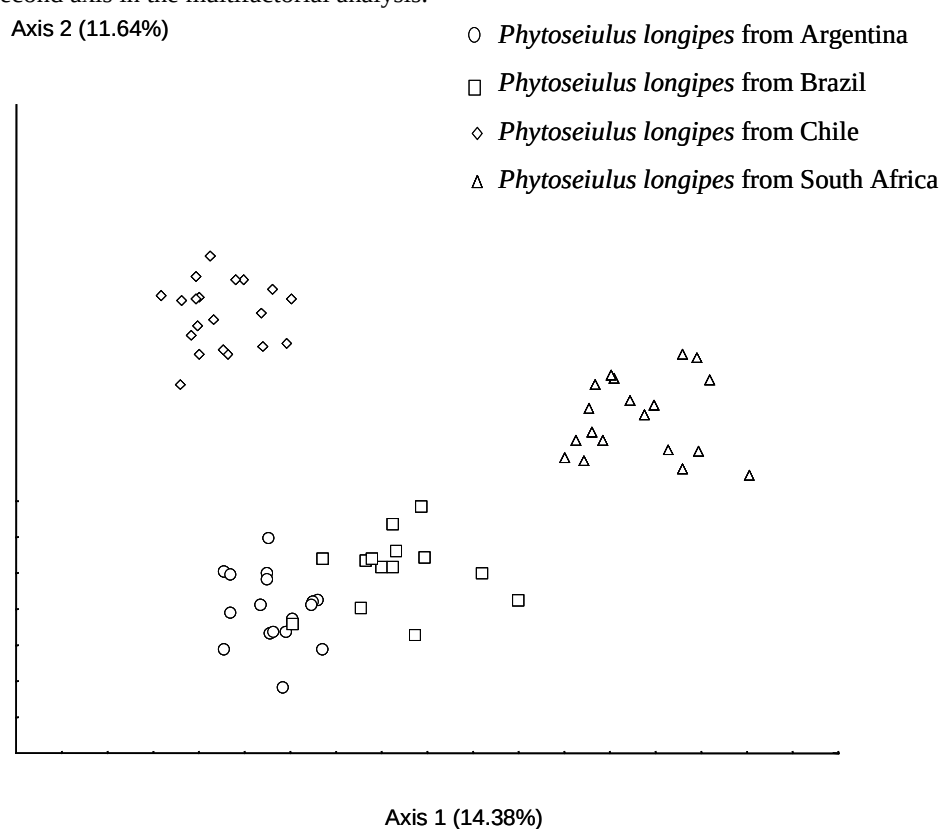
	% Correct	Argentina	Brazil	Chile	South Africa
Argentina	100	17	0	1	0
Brazil	100	0	14	0	0
Chile	100	0	0	20	0
South Africa	100	0	0	0	19
Total	100	17	14	20	19

The Chilean population differs from the others because of its lower j6 length, longer st1-st1, st2-st2, st3-st3 distances and higher metapodal plate 2 length. Furthermore, the mean lengths of the setae Z4 and Z5 are longer for the populations from Chile and South Africa than for the populations from Brazil and Argentina. On the two axes of the multifactorial analysis (Fig. 1) showing 33.13 % of the total variation, the Chilean and South African populations are the most distant. The two populations collected in Brazil and Argentina are grouped together and have an intermediate position between the populations from South Africa and Chile. The same observation can be seen in the canonical analysis (Fig. 2).

Figure 1. Scatter plots of the first two multifactorial axes for 32 morphological characters of the four strains of *Phytoseiulus longipes* considered. Percentages in axis refer to the amount of variation accounted for by the first and second axis in the multifactorial analysis.

The four populations of *P. longipes* studied show different mean measurements and could be morphologically differentiated thanks to a combination of characters. Even if those differences are very small, several studies have already shown that some morphologically similar specimens can belong to different species (McMurtry *et al.*, 1976; Mahr & McMurtry, 1979; McMurtry *et al.*, 1985; McMurtry & Badii, 1989; Tixier *et al.*, 2003, 2004, 2006, 2008). Furthermore, the two populations that are able to feed on *T. evansi* (from Argentina and Brazil) are morphologically closer to one another than to the two populations that do not feed on *T. evansi*. However, these latter populations (from Chile and South Africa) are not morphologically similar.

Figure 2. Scatter plots of the first two canonical analysis axes for 32 morphological characters of the four strains of *Phytoseiulus longipes* considered. Percentages in axis refer to the amount of variation accounted for by the first and second axis in the multifactorial analysis.



Molecular analysis

A fragment of 388 bp was amplified for the 12S rDNA gene. DNA analysis showed quite similar and constant rates of nucleotide substitutions for all the populations and species studied. Among the amplified 388 bp, 380 were aligned. A Blast search of the Genbank database showed that the sequences blasted with other 12S rDNA sequences of Phytoseiidae. The best query coverage (100 %) was obtained with *P. persimilis*, *Iphiseius degenerans* (Berlese), *Neoseiulus fallacis* (Garman) and *Neoseiulus californicus*.

Table 4. Mean distances of Jukes and Cantor for the rDNA 12S gene for the four populations of *Phytoseiulus longipes* and one population of *Phytoseiulus persimilis*.

	<i>P. longipes</i> Brazil	<i>P. longipes</i> South Africa	<i>P. longipes</i> Chile	<i>P. longipes</i> Argentina	<i>P. persimilis</i>
<i>P. longipes</i> Brazil	0.004	0.006	0.006	0.002	0.118
<i>P. longipes</i> South Africa		0.002	0.001	0.004	0.118
<i>P. longipes</i> Chile			0.002	0.004	0.118
<i>P. longipes</i> Argentina				0	0.118
<i>P. persimilis</i>					0

The NJ tree and the bayesian analysis show a clear separation between the specimens of *P. longipes* and those of *P. persimilis* (Figs. 3, 4). The mean genetic distance among the specimens of *P. persimilis* was 0 whereas this mean distance was 11.8 % between *P. persimilis* and *P. longipes* (Table 4). Nucleotide divergence among *P. longipes* specimens was low (mean: 0.4 %; min = 0; max = 1 %) (Table 4). In another study also using the 12S rDNA fragment, Okassa *et al.* (2009) observed genetic distances ranging from 14 to 22 % between species of the same genus (*Euseius* Wainstein) and ranging from 0 to 3 % between populations of a same species. Jeyaprakash and Hoy (2002) obtained an interspecific distance of 9 % between two morphological similar species of the genus *Neoseiulus* (*N. californicus* and *Neoseiulus fallacis*) using this same DNA fragment. The weak genetic distances observed between the four populations of *P. longipes* considered here thus suggest that all specimens belong to the same species, despite their different feeding habits on *T. evansi*. This result is in accordance with the morphological data. However, differentiation between the specimens collected in Brazil/Argentina and Chile/South Africa is observable in the NJ analysis. This difference is also found to a lesser extend in the Bayesian analysis, but here only the specimens from Chile and South Africa are included in a same sub-clade.

Figure 3. Neighbour Joining tree based on genetic distances (Jukes and Cantor) between the specimens of *Phytoseiulus longipes* collected in Argentina, Brazil, Chile and South Africa and specimens of *P. persimilis* collected on bean at Montpellier (France) with the 12S rDNA fragment. Numbers at nodes correspond to bootstrap values.

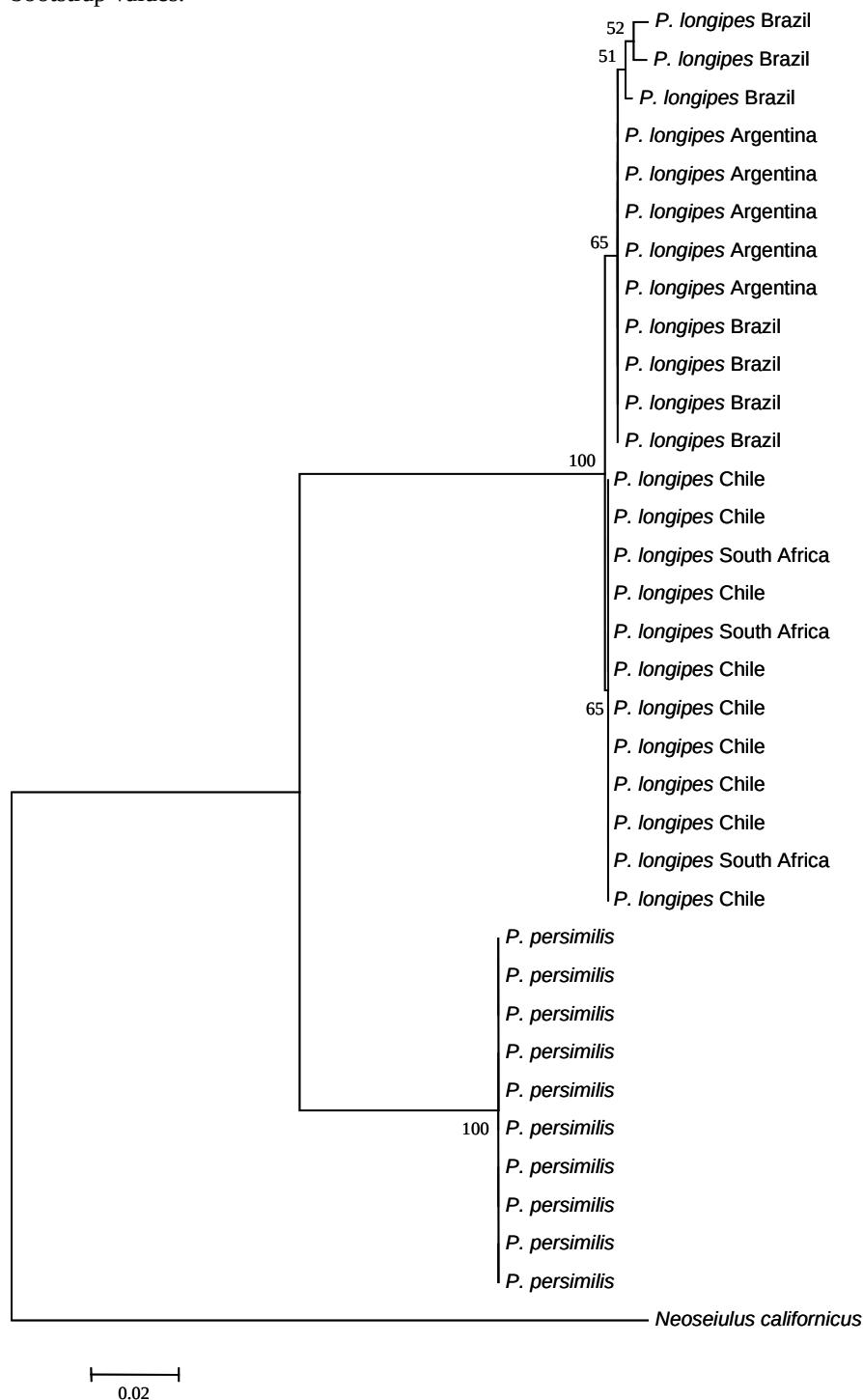
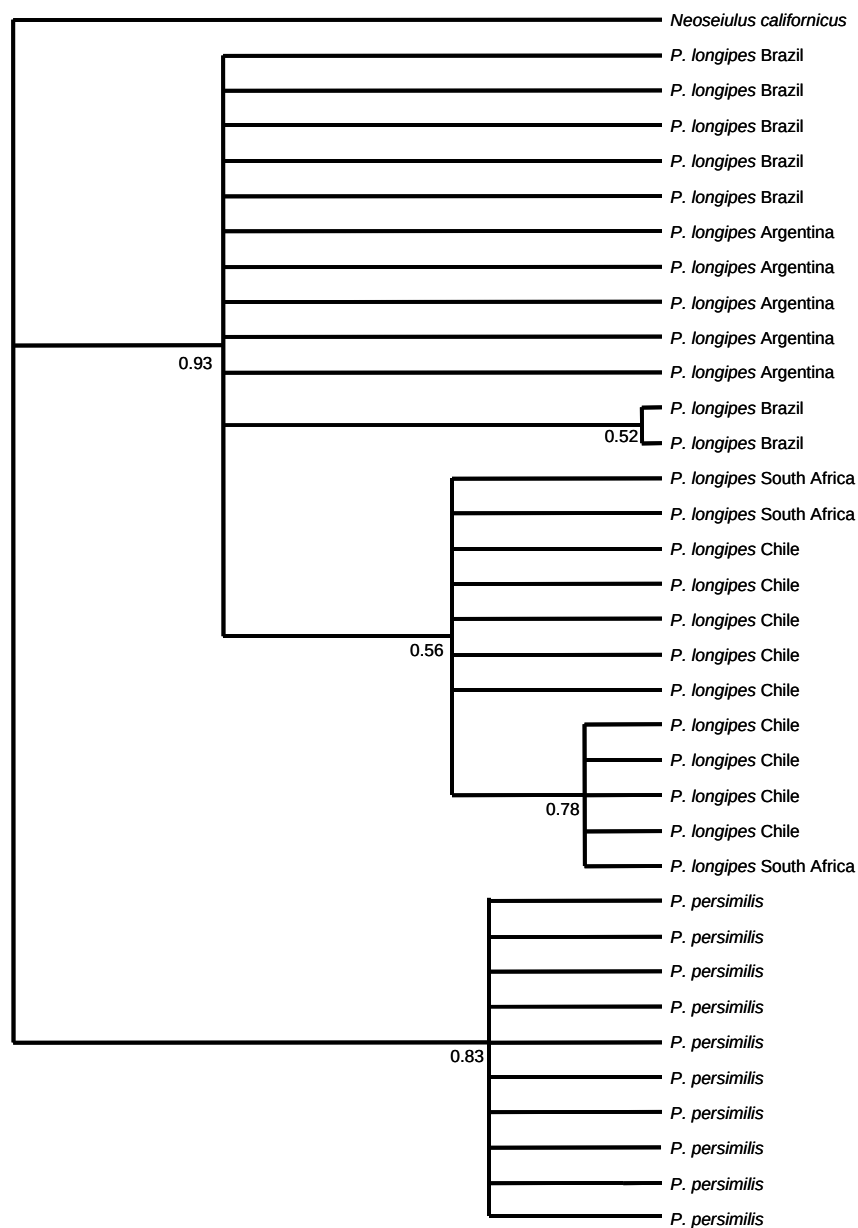


Figure 4. Bayesian analysis tree (GTR) calculated for “no gap” data set with 12S rDNA data on the specimens of *Phytoseiulus longipes* collected in Argentina, Brazil, Chile and South Africa and specimens of *P. persimilis* collected on bean at Montpellier (France). Values below branches indicate posterior probabilities.



Conclusion

The main conclusion of this study is that the four populations of *P. longipes* discovered so far belong to the same species. Even if morphological differences exist, they are small, and the low genetic distances between these different populations clearly correspond to intraspecific variation. Intraspecific variation of numerous morphological characters from a great number of specimens for the four known populations of *P. longipes* has also been assessed for the first time. The present paper therefore provides an exhaustive redescription of the species that should be helpful for avoiding misidentifications. Indeed, as already mentioned for other species of Phytoseiidae mites, this study emphasizes high intraspecific variation of setae

lengths, a character regularly used to distinguish between species (i.e. Tixier *et al.*, 2003, 2004, 2006, 2008).

The existence of different feeding habits among populations of a same species of Phytoseiidae is quite new for this family. In the present study, weak morphological and molecular differentiation was found between specimens able to develop, feed and reproduce on *T. evansi* and those which are not. Further experiments such as cross breeding tests would be interesting to carry out in order to determine if partial mating isolation exists between populations feeding on different prey species. Furthermore, because the differences we found are small, the use of more discriminant molecular markers (such as microsatellites or the sequencing of more variable DNA fragments such as cytb mtDNA) is required to confirm these preliminary results. The weak differences between these populations could be linked to different factors, such as prey and host plant and/or geographic isolation. Indeed, in the present study, the two populations (from Brazil and Argentina) feeding on *T. evansi* are geographically very close (less than 50 kilometers between the two collection sites). However, the two populations that are not able to feed and develop on *T. evansi* are geographically distant (South Africa and Chile). Local geographic differentiation could explain differences found in the two localities in Brazil and Argentina. Another possibility is that the host plant where the phytoseiids occur play a role in their genetic differentiation. Indeed, the populations from Brazil and from Argentina occur on the same host plant and they are genetically closer to each other than to the other two populations. Host plants are known to play an important role in Phytoseiid behavioural and life history traits, both in terms of their chemical composition and because of their physical structures (trichomes, domatia) (Walter, 1992; Walter & O'Dowd, 1992; Karban *et al.*, 1995; Walter, 1996; Sabelis *et al.*, 1999; Seelmann *et al.*, 2007; Ferreira *et al.*, 2008). In addition solanaceous plants are known to be unfavourable plant supports for many arthropod species (Jarosik, 1990; Skirvin & Fenlon 2001; Kennedy, 2003; Koller *et al.*, 2007) and only a low number of Phytoseiid mite species are naturally encountered on these plants (Moraes *et al.*, 1986). The two populations found on Solanaceous plants were able to develop on those plants (Ferrero *et al.*, 2007; unpubl. data). However, laboratory experiments showed that the Chilean population could also develop on tomato when fed with *T. urticae* (Ferrero *et al.*, 2008), whereas these specimens died on tomato when fed on *T. evansi*. The South African population also developed well when fed *T. urticae* on *Solanum douglasii* Dunal, but incurred high mortality when fed *T. evansi* on the same plant support (Moraes & McMurtry, 1985). Thus, it seems that the plant support is not a limiting factor and can not account for the differentiation we found among the four populations considered. It is possible that the prey regime accounts for genetic differences among populations, much is the same way as differences in host plants can account for genetic differences among herbivore species including phytophagous mites (Agrawal *et al.*, 2002; Tajima *et al.*, 2007; Kant *et al.*, 2008). Possibly, within the species *P. longipes*, populations are further specialized in a subset of the species' diet. Eubanks *et al.* (2003) provided ecological evidence that two subpopulations of a predatory beetle associated with different host races of an insect herbivore are themselves host races. This study is one of the first study that demonstrate that other animals than herbivorous

ones, whose life histories are closely associated with a single resource may also diversify in response to a shift in resource use.. The present results do not allow us to accurately characterize the factors affecting inter-populational differentiation. To do so, more populations combining different characteristics would be required. However, up to now only the four populations we studied are known. Similarly, to determine the relative influence of the different factors, especially the effect of the plant support and prey species on biological parameters of development, laboratory experimental studies are currently being planned. These studies will be of primary importance to ensure the success of biological control programs and to develop strains adapted both to crops and prey species.

Acknowledgements

We are very grateful to Salvatore Ragusa (University of Palermo, Italy), Eddie Ueckermann (Plant Protection Research Institute, South Africa), Markus Knapp (ICIPE, Kenya), Gilberto de Moraes (ESALQ, Brazil) for sending mites and to Isabelle Olivieri (University of Montpellier, France) for useful discussions. We also thank Karen McCoy (CNRS, Montpellier, France) for her very useful comments and English improvements.

References

- Agrawal, A.A., Vala, F. & Sabelis, M. W. (2002). Induction of preference and performance after acclimation to novel hosts in a phytophagous spider mite: adaptive plasticity. *American Naturalist* **159** (5), 553-565.
- Badii, M.H. & McMurtry, J.A. (1984) Life history of and life table parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* **25**, 111-123.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2003a) A review of the subfamilies Amblyseiinae (Acari: Phytoseiidae): Part II. Neoseiulini new tribe. *International Journal of Acarology* **29**, 3-46.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2003b) A review of the subfamilies Amblyseiinae (Acari: Phytoseiidae): Part II. The tribe Kampimodromini. *International Journal of Acarology* **29**, 179-224.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2004a) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part III. The tribe Amblyseiini Wainstein, subtribe Amblyseiina N. subtribe. *International Journal of Acarology* **30**, 171-228.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2004b) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part IV. The tribe Amblyseiini Wainstein, subtribe Arrenoseiina Chant and McMurtry. *International Journal of Acarology* **30**, 291-312.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2005a) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part V. Tribe Amblyseiini, subtribe Proprioseiopsina Chant and McMurtry. *International Journal of Acarology* **31**, 3-22.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2005b) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part VI. The tribe Euseiini N. tribe, subtribes Typhlodromalina, N. subtribe,

- Euseiina N. subtribe and Ricoseiina N. subtribe. *International Journal of Acarology* **31**, 187-224.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2005c) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part VII. Typhlodromipsini n. tribe. *International Journal of Acarology* **31**, 315-340.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2006a) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part VIII. The tribes Macroseiini Chant, Denmark and Baker, Phytoseiulini n. tribe, Africoseiulini n. tribe and Indoseiulini Ehara and Amano. *International Journal of Acarology* **32**, 13-25.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2006b) A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part IX. An overview. *International Journal of Acarology* **32**, 125-152.
- Chant, D.A. & McMurtry, J.A. (2007) Illustrated keys and diagnoses for the genera and subgenera of the Phytoseiidae of the world (Acari: Mesostigmata). Indira Publishing House West Bloomfield, Michigan, USA, 220 pp.
- Eubanks, M.D., C.P. Blair & Abrahamson W.G. (2003) One host shift leads to another? evidence of host-race formation in a predaceous gall-boring beetle. *Evolution* **57**, 168-172.
- Ferreira, J., Eshuis, B. & Janssen, A. (2008) Domatia reduce larval cannibalism in predatory mites. *Ecological Entomology* **33**, 374-379.
- Ferrero, M., Kreiter, S. & Tixier, M.-S. (2008) Ability of *Phytoseiulus longipes* to control spider mite pests on tomato in European greenhouses. Integrative Acarology, Proceedings of the 6th EURAAC, Montpellier, 21-25th July 2008, 461-468.
- Ferrero, M., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. (2007) Life tables of *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* **41**, 45-53.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. (2007) Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control* **42**(2), 139-147.
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & deWaard, J. R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* **270**, 313-321.
- Holder, M. & Lewis, P.O. (2003) Phylogeny estimation: traditional and bayesian approaches. *Nature reviews genetics* **4**, 275-284.
- Jarosik, V. (1990) *Phytoseiulus persimilis* and its prey *Tetranychus urticae* on glasshouse cucumber and peppers: key factors related to biocontrol efficiency. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **87**, 414-430.
- Jeyaprakash, A. & Hoy, M.A (2002) Mitochondrial 12S rRNA sequences used to design a molecular ladder assay to identify six commercially available phytoseiids (Acari: Phytoseiidae). *Biological Control* **25**(2), 136-142.
- Jordal, B.H. & Hewitt, G.M. (2004) The origin and radiation of macaronesian beetles breeding in *Euphorbia*: The relative importance of multiple data partitions and population sampling. *Systematic Biology* **53**, 711-734.

- Kant, M.R., Sabelis, M.W., Haring, M.A. & Schuurin, R.C. (2008) Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **275** (1633), 443-452.
- Karban, R., Loeb, G.E., Walker, M.A. & Thaler, J. (1995) Abundance of phytoseiid mites on *Vitis* species: effects of leaf hairs, domatia, prey abundance plant phylogeny. *Experimental and Applied Acarology* **19**, 189-197.
- Kennedy, G.G. (2003) Tomato, pest, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology* **48**, 51-72.
- Koller, M., Knapp, M. & Schausberger, P. (2007) Direct and indirect adverse effects of tomato on the predatory mite *Neoseiulus californicus* feeding on the spider mite *Tetranychus evansi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **125**, 297-305.
- Kreiter, S. & Tixier, M.-S. (2006) A new genus and a new species of Phytoseiid mites (Acari: Mesostigmata) from Southern Tunisia with analysis and discussion on its phylogenetic position. *Zootaxa* **1237**, 1-18.
- Lindquist, E.E. & Evans, G.W. (1985) Taxonomic concepts in the Ascidae, with a modified setal nomenclature for the idiosoma of the Gamasina (Acarina: Mesostigmata). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **47**, 1-64.
- Mahr, D.L. & McMurtry, J.A. (1979) Cross-breeding studies involving populations of *Typhlodromus citri* Garman and McGregor, *T. arboreus* Chant, and a sibling species of each (Mesostigmata: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* **5**, 155-161.
- McMurtry, J.A., Badii, M.H. & Congdon, B.D. (1985) Studies on a *Euseius* species complex on avocado in Mexico and Central America, with a description of a new species (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* **26**, 107-116.
- McMurtry, J.A. & Badii, M.H. (1989) Reproductive compatibility in widely separated populations of three species of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae). *Pan-Pacific Entomologist* **65**(4), 397-402.
- McMurtry, J.A. & Croft, B.A. (1997) Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* **42**, 291-321.
- McMurtry, J.A., Mahr, D.L. & Johnson, H.G. (1976) Geographic races in the predaceous mite, *Amblyseius potentillae* (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* **2**, 23-28.
- Moraes, G.J. & McMurtry, J.A. (1985) Comparison of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) as prey for eight species of phytoseiid mites. *Entomophaga* **30**(4): 393-397.
- Moraes, G.J. de, McMurtry, J.A. & Denmark, H.A. (1986) A catalog of the mite family Phytoseiidae. References to taxonomy, synonymy, distribution and habitat. EMBRAPA - DDT, Brasilia, Brazil, 353 pp.
- Moraes, G.J., McMurtry, J.A., Denmark, H.A. & Campos, C.B. (2004) A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa* **434**, 1-494.
- Murrell, A., Campbell, N.H. & Barker, S.C. (2001) A total evidence phylogeny of ticks provides insights into the evolution of life cycles and biogeography. *Molecular Phylogenetic Evolution* **21**(2), 244-258.

- Nylander, J.A.A., Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. & Nieves-Aldrey, J.L. (2004) Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* **53**, 47-67.
- Okassa, M., Tixier, M.-S., Cheval, B. & Kreiter, S. (2009) Molecular and morphological evidence for new species status within the genus *Euseius* (Acari: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* In Press.
- Posada, D. & Crandall, K.A. (1998) Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* **14**, 817-818.
- R Development Core Team (2009) R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org> [accessed March 2009].
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* (Oxford) **19**, 1572-1574.
- Rowell, H.J., Chant, D.A. & Hansell, R.I.C. (1978) The determination of setal homologies and setal patterns on the dorsal shield in the family Phytoseiidae (Acarina: Mesostigmata). *The Canadian Entomologist* **110**, 859-876.
- Sabelis, M.W. (1999) Evolution of plant-predator mutualisms: an introduction to the symposium. In: Needham G. R., Mitchell R., Horn D. J., Welbourn W. C., 1999, Acarology IX Symposia Ohio Biological Survey, Ohio, 205-213.
- Seelmann, L., Auer, A., Hoffmann, D. & Schausberger, P. (2007) Leaf pubescence mediates intraguild predation between predatory mites. *Oikos* **116**, 807-817.
- Skirvin, D.J. & Fenlon, J.S. (2001) Plant species modifies the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): implications for biological control. *Bulletin of Entomological Research* **91**, 61-67.
- StatSoft France (2005) STATISTICA (logiciel d'analyse de données), version 7.1. Available from <http://www.statsoft.fr> [accessed March 2009].
- Tajima, R., Ohashi, K. & Takafuji, A. (2007) Specific adaptation of sumpatric populations of the Kanzawa spider mite *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) to three host plants. *Journal of the Acarological Society of Japan* **16** (1), 21-27.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S. (2007) MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics 20 Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* **24**, 1596-1599.
- Tixier, M.-S., Guichou, S. & Kreiter, S. (2008) Morphological variation of the species *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae): importance for diagnostic reliability and synonymies. *Invertebrate Systematics* **22**, 453-469.
- Tixier, M.-S., Kreiter, S., Barbar, Z., Ragusa, S. & Cheval, B. (2006) The status of two cryptic species: *Typhlodromus exhilaratus* Ragusa and *Typhlodromus phialatus* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae): consequences for taxonomy. *Zoologica scripta* **35**, 115-122.
- Tixier, M.-S., Kreiter, S., Cheval, B. & Auger, P. (2003) Morphometric variation between populations of *Kampimodromus aberrans* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae). Implications for the taxonomy of the genus. *Invertebrate Systematics* **17**(2), 349-358.

- Tixier, M.-S., Kreiter, S., Croft, B.A. & Cheval, B. (2004) Morphological and molecular differences in the genus *Kampimodromus* Nesbitt. Implications for taxonomy. *Phytophaga* **14**, 361-375.
- Walter, D.E. (1992) Leaf surface structure and the distribution of *Phytoseius* mites (Acarina: Phytoseiidae) in South-eastern Australian forests. *Australian Journal of Zoology* **40**, 593-603.
- Walter, D.E. (1996) Living on leaves: mites, tomenta, and leaf domatia. *Annual Review of Entomology* **41**, 101-114.
- Walter, D.E. & O'Dowd, D.J. (1992) Leaf morphology and predators: effect of leaf domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* **21**(3), 478-484.

1.2. Conclusions

L'article A1 ci-dessus, qui décrit les résultats d'analyses morphologiques et moléculaires réalisées sur les quatre populations de *P. longipes* connues à ce jour dans le but de vérifier leur identité spécifique, confirme leur appartenance à un même taxon. Ces résultats ont été confirmés par ceux obtenus avec d'autres marqueurs (ITS rDNA et CytB mtDNA), bien que le nombre de répétition n'ait pas permis la publication de ces résultats (Figures 12 et 13). Cependant, certaines différentiations moléculaires sont observées entre les individus se nourrissant et ne se nourrissant pas de *T. evansi*.

Figure 12. Cladogramme basé sur les distances génétiques (Jukes & Cantor) entre des spécimens de *Phytoseiulus longipes* collectés en Argentine, au Brésil, au Chili et en Afrique du Sud et des spécimens de *Phytoseiulus persimilis* collectés sur haricot à Montpellier (France), obtenus avec un fragment de CytB mtDNA. Les nombres aux intersections correspondent aux valeurs de *bootstrap*.

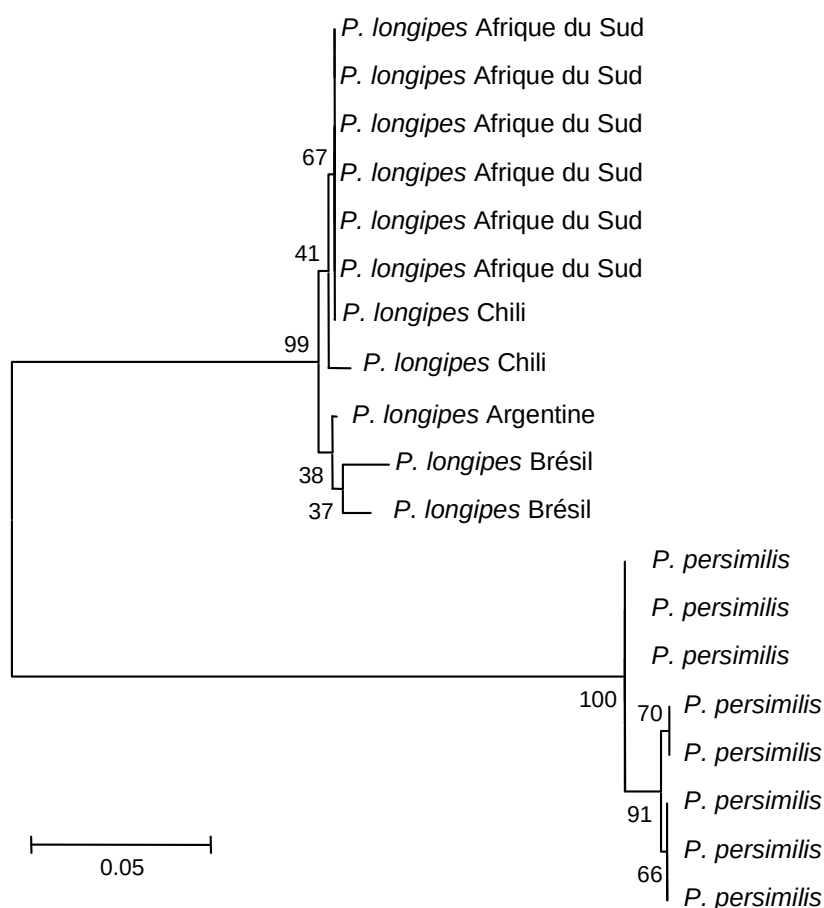
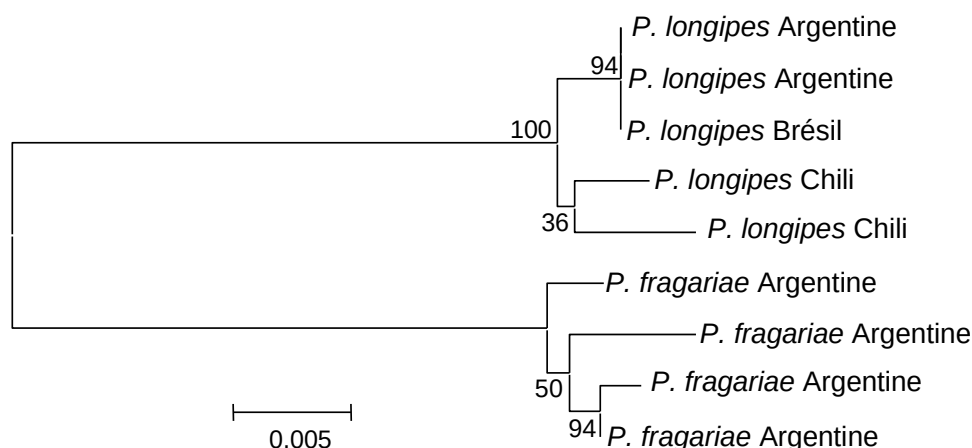


Figure 13. Cladogramme basé sur les distances génétiques (Jukes & Cantor) entre des spécimens de *Phytoseiulus longipes* collectés en Argentine, au Brésil, au Chili et en Afrique du Sud et des spécimens de *Phytoseiulus fragariae* collectés en Argentine, obtenus avec un fragment d'ITS rDNA. Les nombres aux intersections correspondent aux valeurs de *bootstrap*.



Afin de compléter ce travail, des croisements ont été réalisés entre des individus de toutes les populations disponibles. Cette expérimentation ne figure pas dans l'article A1 et est donc présentée ici.

Dans des boîtes de Petri (9 cm de diamètre, 1 cm de hauteur), dans lesquelles avaient été préalablement disposé du coton imbibé d'eau, une feuille de haricot (*Phaseolus vulgaris* cv. Contender) infestée avec *T. urticae* a été déposée. Des deutonymphes ont été isolées de chaque population, et conservées 24 heures jusqu'à atteindre l'âge adulte. Elles ont été ensuite déposées individuellement avec un mâle chacune dans une nouvelle boîte de Petri, suivant les modalités présentées dans le Tableau 3. Quotidiennement, les œufs pondus par chaque femelle ont été comptés, prélevés, déplacés dans de nouvelles unités d'expérimentation et élevés jusqu'à l'âge adulte, afin de déterminer la *sex ratio* secondaire, et de réaliser des rétro-croisements avec les femelles obtenues. Toutes les manipulations auraient dû être réalisées à 25 ± 2 °C, 75 ± 10 % HR et 16: 10 (L: D). Malheureusement, un dysfonctionnement de la programmation de la durée d'éclairement s'est produit au cours de l'expérimentation, entraînant des perturbations. Les résultats obtenus se sont avérés ininterprétables. Cependant, il est important de noter que tous les croisements ont engendré des descendance.

Tableau 3 Modalités de croisements et rétro-croisements entre 3 populations de *Phytoseiulus longipes* [(A) : Argentine ; (B) : Brésil ; (C) : Chili].

Croisements et rétro-croisements		Modalité
Femelle	Mâle	
(A)	(A)	1
(A × A)	(A)	
(A)	(B)	2
(A × (B)	(A)	
(A)	(C)	3
(A × (C)	(A)	
(B)	(B)	4
(B × (B)	(B)	
(B)	(A)	5
(B × (A)	(B)	
(B)	(C)	6
(B × (C)	(B)	
(C)	(C)	7
(C × (C)	(C)	
(C)	(A)	8
(C × (A)	(C)	
(C)	(B)	9
(C × (B)	(C)	

Cette étude a également permis de fournir une re-description exhaustive de *P. longipes* qui pourra servir de base de comparaison lors de futures identifications. Cependant, des différences (bien que minimales) aux niveaux morphologique et moléculaire ont été mises en lumière en fonction de l'origine géographique de ces populations : les populations (C) et (SA) sont différentes entre elles mais également avec le groupe incluant les populations (A) et (B). Ces dernières ont été collectées à moins de 50 kilomètres l'une de l'autre, ce qui peut expliquer leurs similarités.

Cette étude a confirmé l'identité spécifique des quatre populations connues de *P. longipes*. Pour la première fois chez les Phytoseiidae, des différences de comportement alimentaires entre des populations d'une même espèce, éloignées géographiquement, sont évoquées.

Ces différences se doivent dans un premier temps d'être caractérisées et décrites de manière rigoureuse et exhaustive, puis leurs causes définies et testées, avec des conséquences à la fois fondamentales et pour la lutte biologique. Cela fera l'objet du chapitre suivant.

Références

- Chant DA & McMurtry JA, 2003a. A review of the subfamilies Amblyseiinae (Acari: Phytoseiidae): Part II. Neoseiulini new tribe. *International Journal of Acarology* 29: 3-46.
- Chant DA & McMurtry JA, 2003b. A review of the subfamilies Amblyseiinae (Acari: Phytoseiidae): Part II. The tribe Kampimodromini. *International Journal of Acarology* 29: 179-224.
- Chant DA & McMurtry JA, 2004a. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part III. The tribe Amblyseiini Wainstein, subtribe Amblyseiina N. subtribe. *International Journal of Acarology* 30: 171-228.
- Chant DA & McMurtry JA, 2004b. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part IV. The tribe Amblyseiini Wainstein, subtribe Arrenoseiina Chant and McMurtry. *International Journal of Acarology* 30: 291-312.
- Chant DA & McMurtry JA, 2005a. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part V. Tribe Amblyseiini, subtribe Proprioseiopsina Chant and McMurtry. *International Journal of Acarology* 31: 3-22.
- Chant DA & McMurtry JA, 2005b. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part VI. The tribe Euseiini N. tribe, subtribes Typhlodromalina, N. subtribe, Euseiina N. subtribe and Ricoseiina N. subtribe. *International Journal of Acarology* 31: 187-224.
- Chant DA & McMurtry JA, 2005c. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part VII. Typhlodromipsini n. tribe. *International Journal of Acarology* 31: 315-340.
- Chant DA & McMurtry JA, 2006a. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part VIII. The tribes Macroseiini Chant, Denmark and Baker, Phytoseiulini n. tribe, Africoseiulini n. tribe and Indoseiulini Ehara and Amano. *International Journal of Acarology* 32: 13-25.
- Chant DA & McMurtry JA, 2006b. A review of the subfamily Amblyseiinae Muma (Acari: Phytoseiidae) Part IX. An overview. *International Journal of Acarology* 32: 125-152.
- Chant DA & McMurtry JA, 2007. Illustrated keys and diagnoses for the genera and subgenera of the Phytoseiidae of the world (Acari: Mesostigmata). Indira Publishing House West Bloomfield, Michigan, USA, 220 pp.
- Genbank, 2009. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/> (consulté en Septembre 2009)
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL & deWaard JR, 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 270: 313-321.
- Helle W & Pijnacker LP, 1985. Parthenogenesis, chromosomes and sex. *In Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1A. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 129-139.
- Hogg ID & Hebert PDN, 2004. Biological identification of springtails (Hexapoda: Collembola) from the Canadian Arctic, using mitochondrial DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology* 82: 749-754.

- Jeyaprakash A & Hoy MA, 2002. Mitochondrial 12SrRNA sequences used to design a molecular ladder assay to identify six commercially available phytoseiids (Acari: Phytoseiidae). *Biological Control* 25: 136-142.
- Jeyaprakash A & Hoy MA, 2007. The mitochondrial genome of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Arthropoda: Chelicerata: Phytoseiidae) is unexpectedly large and contains several novel features. *Gene* 391: 264-274.
- Johanowicz DL & Hoy MA, 1998. The manipulation of arthropod reproduction by *Wolbachia* endosymbionts. *Florida Entomologist* 81(3): 310-317.
- Krantz GW, 1978. A manual of Acarology, second edition. Oregon State University Book Stores, INC. Oregon State University, Corvallis, Oregon, États-Unis.
- Le Guyader H, 2002. Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA* 46.
- Matile L, Tassy P & Goujet D, 1987. *Biosystema 1 : Introduction à la systématique zoologique (Concepts, Principes, Méthodes)*. Société Française de Systématique, Paris, France.
- Mayr E, 1969. *Principles of systematic zoology*. New York, McGraw-Hill, États-Unis.
- Monaghan MT, Balke M, Gregory TR & Vogler AP, 2005. DNA-based species delineation in tropical beetles using mitochondrial and nuclear markers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 360: 1925-1933.
- Moraes GJ de, McMurtry JA, Denmark HA & Campos CB, 2004. A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa* 434: 1-494.
- Moritz C & Cicero C, 2004. DNA barcoding: promise and pitfalls. *PLoS Biology* 2: 1529–1531.
- Navajas M, Lagnel J, Fauvel G & Moraes GJ de, 1999. Sequence variation of ribosomal Internal Transcribed Spacers (ITS) in commercially important Phytoseiidae mites. *Experimental and Applied Acarology* 23: 851-859.
- Schulten GGM, 1985. Pseudo-Arrhenotoky. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 67-71.
- Tixier M-S, Kreiter S, Cheval B & Auger P, 2003. Morphometric variation between populations of *Kampimodromus aberrans* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae): implications for the taxonomy of the genus. *Invertebrate systematics* 17: 349-358.
- Tixier M-S, Guichou S & Kreiter S, 2008b. Morphological variation in the biological control agent *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae): consequences for diagnostic reliability and synonymies. *Invertebrate Systematics* 22: 453-469.
- Tixier M-S, Kreiter S, Barbar Z, Ragusa S & Cheval B, 2006a. Status of two cryptic species, *Typhlodromus exhilaratus* Ragusa and *Typhlodromus phialatus* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae): consequences for taxonomy. *Zoologica Scripta* 35: 115-122.
- Tixier M-S, Kreiter S, Croft BA & Cheval B, 2008a. *Kampimodromus aberrans* (Acari: Phytoseiidae) from the USA: morphological and molecular assessment of its density. *Bulletin of Entomological Research* 98: 125-134.

- Tixier M-S, Kreiter S, Ferragut F & Cheval B, 2006b. The suspected synonymy of *Kampimodromus hminai* and *Kampimodromus adrianae* (Acari: Phytoseiidae): morphological and molecular investigations. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1216-1222.
- Okassa M, Tixier M-S, Cheval B & Kreiter S, 2009. Molecular and morphological evidence for a new species status within the genus *Euseius* (Acari: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* 87: 689-698.
- Okassa M, Tixier M-S, Kreiter S, 2008. Des marqueurs moléculaires pour fiabiliser l'identification au sein d'une famille d'acariens prédateurs: les Phytoseiidae. AFPP – 8^{ème} Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture (CIRA), 22-23 Octobre 2008, Montpellier, France.
- van der Merwe GG, 1968. A taxonomic study of the family Phytoseiidae (Acari) in South Africa with contributions to the biology of two species. *Entomology Memoirs, South Africa Department of Agricultural Technical Services*, 18: 1-198.
- Vogler AP & Monaghan MT, 2007. Recent advances in DNA taxonomy. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45: 1-10.
- Waugh J, 2007. DNA barcoding in animal species: progress, potential and pitfalls. *BioEssays* 29: 188-197.
- Wiley EO, 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17-26.

CHAPITRE III

EFFETS DE LA PROIE ET DU SUBSTRAT VÉGÉTAL SUR LES DIFFÉRENTES POPULATIONS DE *PHYTOSEIULUS* *LONGIPES* - IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES ET POUR LA LUTTE BIOLOGIQUE

Des études portant sur la performance des Phytoseiidae ont souvent été la base de la détermination de leur potentiel en tant qu'agents de lutte biologique (Sabelis & Janssen, 1994). La définition de la performance d'un phytoséiide a été classiquement liée à ses capacités de développement, de fécondité et à l'évolution de sa *sex ratio* dans des conditions particulières, étudiées le plus souvent en laboratoire (van Lenteren *et al.*, 2006) (les éléments concernant le développement et la reproduction des Phytoseiidae ont été exposés dans le Chapitre I § 4.). L'étude de ces caractéristiques permet de calculer des paramètres démographiques, ou traits d'histoire de vie (Sabelis & Janssen, 1994), qui seront développés plus loin dans ce chapitre.

Les Phytoseiidae se développent et se reproduisent différemment en fonction de facteurs abiotiques (valeurs de température, humidité, photopériode) et biotiques (espèce de proie, plante hôte) (Zhang, 2003). Des quatre types de prédateurs chez les Phytoseiidae, dont la différenciation est basée sur leurs comportements alimentaires et leurs liens plus ou moins importants vis-à-vis des proies, les prédateurs les plus spécialisés sont les prédateurs de type I, spécialistes du genre *Tetranychus*, représentés uniquement par les 4 espèces que comprend le genre *Phytoseiulus* (McMurtry et Croft, 1997). Au sein de ce genre, l'espèce *P. persimilis*, compte tenu de son importance en lutte biologique, a été particulièrement bien étudiée (Sabelis & Janssen, 1994 ; Gerson *et al.*, 2003) et la majorité des études auxquelles il sera fait référence dans la suite de ce chapitre portera donc sur cette espèce.

Les prédateurs du genre *Phytoseiulus* peuvent se nourrir, se développer et se reproduire lorsqu'ils sont nourris avec la plupart des espèces du genre *Tetranychus*, bien que des différences de performance soient observées d'un prédateur à l'autre et d'une proie à l'autre (Gerson *et al.*, 2003). Au niveau intra-spécifique, certaines populations d'un même prédateur peuvent également présenter des performances différentes bien que placées dans les mêmes conditions et nourries avec la même proie (Sabelis & Janssen, 1994). En revanche, des différences telles que celles observées et décrites précédemment concernant *P. longipes*, à savoir que deux populations [(A) et (B)] se développent et se reproduisent lorsqu'elles sont nourries avec *T. evansi* et que deux autres [(SA) et (C)] ne le peuvent pas, n'ont jamais été signalées chez les Phytoseiidae.

Ce chapitre sera consacré dans un premier temps à décrire la façon dont les paramètres démographiques d'un acarien Phytoseiidae sont classiquement évalués et interprétés. Puis, une synthèse des données disponibles concernant ces paramètres pour *P. longipes* sera fournie. Une deuxième partie présentera une étude ayant pour but de caractériser les différences de performance entre les populations de *P. longipes* disponibles [(A), (B) et (C)] en fonction de la plante hôte et de la proie, ainsi que l'attraction de plusieurs combinaisons d'espèce de proie/ plante hôte pour *P. longipes* (A) et (C). Ce travail permettra de caractériser les différents comportements alimentaires observés chez cette espèce et de discuter de l'origine de ces différences.

1. Traits d'histoire de vie

1.1. Méthodes d'évaluation

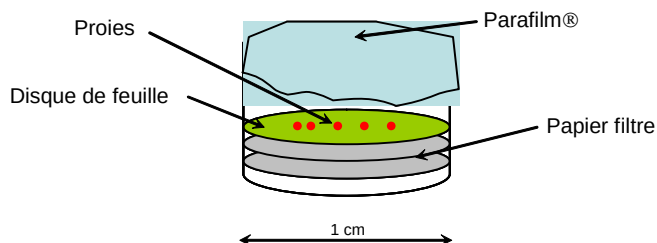
Les traits d'histoire de vie d'une espèce, aussi appelées tables de vie, peuvent être divisés en trois éléments : le développement, la fécondité et la *sex ratio*.

Pour l'étude du développement des Phytoseiidae (Figure 10, Chapitre I § 4.2.), la durée de chaque stade (œuf, larve, protonympe, deutonympe) est évaluée. Ces durées peuvent varier de quelques jours à quelques mois, suivant l'espèce et les conditions dans lesquelles sont réalisées les expérimentations (Gerson *et al.*, 2003). Pour l'espèce *Phytoseiulus persimilis*, la durée de la phase immature d'un individu peut varier de 3 à 7 jours à 25 °C (Sabelis & Janssen, 1994 ; Gerson *et al.*, 2003 ; Zhang, 2003). Le Tableau 4 présente une synthèse des résultats d'étude portant sur les 4 espèces du genre *Phytoseiulus*. Cette durée varie en fonction de la température, de l'humidité, de la photopériode, du support végétal et de l'espèce de proie fournie au prédateur, ainsi que de l'association support végétal – espèce de proie. De plus, ces données doivent être complétées par celles concernant les taux de mortalité (Sabelis, 1985a).

La méthode la plus classique consiste à récupérer des œufs issus de femelles du même âge, puis d'isoler individuellement ces œufs dans des unités expérimentales ou cellules. Ces cellules peuvent être de différentes natures et seules celles utilisées dans les études qui suivront seront présentées. Celles-ci consistent en une boîte de Petri (1 cm de diamètre, 1 cm de haut) dans laquelle est déposé un disque de papier filtre humidifié, sur lequel est disposé un disque de feuille de l'espèce végétale appropriée. Un nombre fixe de proies est ensuite déposé sur ce disque (Figure 14). Les œufs des prédateurs sont déposés dans ces cellules à l'aide d'un pinceau fin et les cellules sont ensuite fermées par du Parafilm®. Régulièrement, de l'eau et des proies sont ajoutées lorsque c'est nécessaire et le support végétal est remplacé

par un nouveau, avant que la feuille en survie ne meure. Les durées des stades étant en général très courtes, des observations sont faites au moins deux fois par jour.

Figure 14. Unité d'expérimentation utilisée pour évaluer les paramètres démographiques de *Phytoseiulus longipes*.



Lorsque la phase de développement est terminée, les femelles obtenues sont isolées individuellement. Un mâle est ajouté dans chaque unité et remplacé s'il meurt. Cette étape correspond à l'étude de la fécondité. Les œufs pondus sont comptés quotidiennement jusqu'à la mort de chaque femelle. Ils sont déposés dans une autre unité expérimentale dans laquelle ils seront eux-mêmes élevés jusqu'à l'âge adulte afin de déterminer la *sex ratio*.

Les femelles de *P. persimilis* peuvent pondre jusqu'à 5 œufs par jour, avec une moyenne de 2,8 œufs/ jour (Zhang, 2003). Dans certaines conditions, les femelles peuvent pondre jusqu'à 30 à 40 œufs en 20 à 30 jours (Zhang, 2003). Le taux de fécondité est, tout comme le développement, dépendant de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques, mais est également dépendant du nombre de proies offertes (Sabelis, 1985b). La *réponse fonctionnelle** des espèces du genre *Phytoseiulus* est de type II selon Holling (1959a, b) : le nombre de proies consommées augmente avec le nombre de proies offertes jusqu'à un certain plateau (Sabelis, 1985b ; Badii *et al.*, 1999).

La *sex ratio* est variable en fonction de différents paramètres biotiques et abiotiques (plante hôte, espèce de proie, nombre de proies, conditions climatiques). Il semble cependant que plus les conditions sont favorables et notamment plus le nombre de proies consommées par femelle est élevé, plus le nombre d'œufs conduisant à des femelles sera important (Chapitre I § 4.3.) (Sabelis, 1985c). C'est habituellement la *sex ratio* secondaire qui est calculée dans les études de traits d'histoire de vie, c'est à dire le nombre de femelles issues de la reproduction des femelles dont on a étudié le développement et la reproduction.

Tous les traits d'histoire de vie décrits ci-dessus sont utilisés pour calculer les paramètres démographiques d'une espèce ou d'une population de phytoséiide : le taux net de reproduction (R_0), la durée moyenne d'une génération (T), le taux intrinsèque d'accroissement potentiel (r_m), le temps de doublement d'une population (D_t) et le taux fini

* « La réponse fonctionnelle d'un prédateur aux variations de la densité de la population de sa proie se mesure par les variations du nombre moyen de proies (ou d'hôtes) consommées (ou parasitées) par individu et par jour. » (Barbault, 1997)

d'accroissement (λ). Ils sont calculés selon la méthode de Birch (1948), qui sera détaillée dans les articles qui suivent cette introduction. Le paramètre le plus utilisé dans la sélection de prédateurs pour la lutte biologique est incontestablement le taux intrinsèque d'accroissement potentiel ou r_m , exprimé en nombre de femelles pondues par femelle et par jour. Il provient d'un calcul prenant en compte le taux de reproduction, la longévité et la *sex ratio*. Quelques exemples de r_m obtenus pour des espèces du genre *Phytoseiulus* nourries avec *T. urticae* ou *T. evansi* sur plusieurs substrats et dans des conditions climatiques similaires figurent dans le Tableau 4.

Tableau 4. Comparaison des durées de développement, de la longévité et des taux intrinsèques d'accroissement potentiel (r_m) des espèces du genre *Phytoseiulus*, en fonction de l'espèce de proie, de la plante hôte et des conditions climatiques.

Espèce/ population	Espèce de proie	Plante hôte	Conditions climatiques	Durée de développement (jours)	Longévité (jours)	Taux intrinsèque d'accroissement potentiel r_m (femelle/ femelle/ jour)	Référence
<i>Phytoseiulus longipes</i> (B)	<i>T. urticae</i>	<i>Canavalia ensiformis</i>	25 ± 1 °C, 83 ± 12 % RH, 12: 12 L: D	4.8	29.7	0.320	Furtado <i>et al.</i> , 2007
	<i>T. evansi</i>			4.7	31.1	0.363	Furtado <i>et al.</i> , 2007
<i>P. longipes</i> (SA)	<i>T. pacificus</i>	<i>Phaseolus lunatus</i>	25 ± 1 °C, 80 ± 7 % RH, 14: 10 L: D	5.23	34.12	0.366	Badii & McMurtry, 1984
<i>P. macropilis</i>	<i>T. urticae</i>	<i>C. ensiformis</i>	26 °C, 60 ± 5 % RH, 12: 12 L: D	4.8	44.0	0.193	Silva <i>et al.</i> , 2005
<i>P. persimilis</i>	<i>T. evansi</i>	<i>P. vulgaris</i>	25 ± 1 °C, 70-80 % RH, 12: 12 L: D	6.91	NA	0.116	Escudero & Ferragut, 2005
	<i>T. urticae</i>			4.16	NA	0.373	
<i>P. fragariae</i>	<i>T. urticae</i>	<i>Solanum americanum</i>	25 ± 0.8°C, 12: 12 L: D	5.5	23.3	0.273	Vasconcelos <i>et al.</i> , 2008

Tetranychus pacificus McGregor fait partie du même groupe d'espèces que *T. urticae* et *T. evansi* (Migeon et Dorkeld, 2007)

1.2. Les traits d’histoire de vie de *Phytoseiulus longipes* : état de l’art

Afin de déterminer si les populations de *P. longipes* découvertes à ce jour seraient susceptibles de contrôler les tétranyques tisserands en serre de tomate, mais également afin de caractériser les différences de comportements alimentaires observées entre ces populations, un état des lieux des connaissances concernant les traits d’histoire de vie de *P. longipes*, ainsi que deux études visant à compléter ces données sont présentées dans cette partie. Les études rencontrées dans la littérature ne concernent que deux populations sur les quatre découvertes : celles collectées en Afrique du Sud et au Brésil.

1.2.1. *Phytoseiulus longipes* (SA)

Cette population, collectée en Afrique du Sud (van der Merwe, 1968), puis élevée en masse (Biotactics® 25139 Briggs Road, Romoland Ca 92585, États Unis), a été étudiée dans plusieurs conditions. Badii & McMurtry (1983, 1984) et Badii *et al.* (1999) ont décrit les traits d’histoire de vie de cette population, ainsi que sa réponse fonctionnelle lorsque la proie fournie était *T. pacificus* sur des feuilles de haricot (*Phaseolus lunatus* L.) en survie, à 25 ± 1 °C, 80 ± 7 % HR et 14: 10 (L: D). Les informations relatives à cette population sont résumées dans le Chapitre I § 4.5. ainsi que dans le Tableau 4. Le résultat majeur qu’ont obtenu Badii & McMurtry (1983) pour cette population est la plus grande valeur de r_m jamais obtenue pour une espèce de Phytoseiidae (0,549 femelle/ femelle/ jour). Par la suite, Moraes & McMurtry (1985) ont étudié les taux d’oviposition et le taux de survie de huit espèces de Phytoseiidae, dont *P. longipes* (SA), nourries avec *T. evansi* et *T. urticae* sur *S. americanum*, à 25 °C, 40 ± 10 % HR et 12: 12 (L: D). Au bout de quatre jours, 91,7 % des femelles de *P. longipes* nourries avec *T. evansi* étaient mortes et leur taux d’oviposition était de 0,1 œuf/ jour/ femelle. Dans les mêmes conditions, mais nourries avec *T. urticae*, ces femelles présentaient un taux d’oviposition de 2,7 œufs/ jour/ femelle sur une période de 11 jours et 90 % des femelles avaient survécu après cette période. Dans la même étude, Moraes & McMurtry (1985) ont montré que des femelles de *P. persimilis* nourries avec *T. urticae* pondaient 4,3 œufs/ jour/ femelle. *Phytoseiulus longipes* (SA) a donc été considéré à la suite de ces travaux comme moins intéressant que *P. persimilis* en tant qu’agent de lutte biologique et aucune étude (excepté Badii *et al.*, 1999 portant sur la réponse fonctionnelle de *P. longipes* sur *T. pacificus*) n’a été publiée depuis s’agissant de cette population.

1.2.2. *Phytoseiulus longipes* (B)

Cette population, collectée dans des colonies de *T. evansi* sur tomate et d’autres solanacées sauvages par Furtado en 2004 (Furtado *et al.*, 2006), a été étudiée immédiatement après sa découverte (Furtado *et al.*, 2007). Il est alors apparu que *P. longipes* (B) est non seulement tout à fait capable de se développer et de se reproduire sur *T. evansi*, mais également qu’il présente de meilleures performances sur *T. evansi* ($r_m = 0,363$) que sur *T.*

urticae ($r_m = 0,320$) à $25 \pm 0,5$ °C, 77 ± 12 % HR et 12: 12 (L: D) sur haricot [*Canavalia ensiformis* (L.) DC.]. De plus, des tests de choix ont montré que *P. longipes* (B) était plus attiré par des feuilles de tomates infestées avec *T. evansi* qu'avec *T. urticae*. Ces résultats constituent le point de départ d'études plus approfondies sur cette population. Tout d'abord, comme ces précédents travaux ont été réalisés sur haricot, d'autres études sur solanacées ont été conduites. L'Article A2, ci-après, présente les traits d'histoire de vie de *P. longipes* (B) à différentes températures et nourri avec *T. evansi* sur une solanacée glabre sauvage couramment rencontrée dans la zone d'origine de *P. longipes*, *S. americanum*.

ARTICLE A2

Publié dans *Experimental and Applied Acarology* 41: 45-53 (2007)

doi [10.1007/s10493-007-9053-6](https://doi.org/10.1007/s10493-007-9053-6)

Article original disponible sur www.springerlink.com

LIFE TABLES OF THE PREDATORY MITE *PHYTOSEIULUS LONGIPES* FEEDING ON *TETRANYCHUS EVANSI* AT FOUR TEMPERATURES (ACARI: PHYTOSEIIDAE, TETRANYCHIDAE)

FERRERO Maxime⁽¹⁾, MORAES Gilberto J. de⁽²⁾, KREITER Serge⁽¹⁾, TIXIER Marie-Stéphane⁽¹⁾, KNAPP Markus⁽³⁾

⁽¹⁾ Ecole Nationale Supérieure Agronomique / Institut de la Recherche Agronomique (ENSAM / INRA), Unité d'Ecologie Animale et de Zoologie Agricole, Laboratoire d'Acarologie, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 01, France. E-mail: maxime.ferrero@gmail.com, kreiter@ensam.inra.fr, garcin@ensam.inra.fr

⁽²⁾ Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola, ESALQ-USP 13418-900 Piracicaba-SP, Brazil. E-mail: gjmoraes@carpa.ciagri.usp.br

⁽³⁾ ICIPE, PO Box 30772, 00100 Nairobi, Kenya. E-mail: mknapp@ICIPE.org

ABSTRACT: The tomato red spider mite, *Tetranychus evansi*, is reported as a severe pest of tomato and other solanaceous crops from Africa, from Atlantic and Mediterranean Islands, and more recently from the south of Europe (Portugal, Spain and France). A population of the predaceous mite *Phytoseiulus longipes* has been recently found in Brazil in association with *T. evansi*. The objective of this paper was to assess the development and reproduction abilities of this strain on *T. evansi* under laboratory conditions at four temperatures: 15, 20, 25 and 30 °C. The duration of the immature phase ranged from 3.1 to 15.4 days, at 30 and 15 °C, respectively. Global immature lower thermal threshold was 12.0 °C. Immature survival was high at all temperatures tested (minimum of 88 % at 30 °C). The intrinsic rate of increase (r_m) of *P. longipes* ranged from 0.091 to 0.416 female / female / day, at 15 and 30 °C, respectively. *P. longipes* would be able to develop at a wide range of temperatures feeding on *T. evansi* and has the potential to control *T. evansi* populations.

Key words: *Tetranychus evansi*, *Phytoseiulus longipes*, biological control, life tables, temperatures.

INTRODUCTION

The phytophagous mite *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard is found mainly on solanaceous plants such as tomato, eggplant and tobacco (Bolland *et al.*, 1998). It is reported as a severe pest in tomato crop in Africa (Saunyama & Knapp, 2003). It has been more recently found in Southern Europe (Ferragut & Escudero, 1999; Bolland & Vala, 2000; Aucejo *et al.*, 2003; Migeon, 2005; Castagnoli, 2006; Palevski, pers. comm.). Resistance to various acaricides has been reported (Blair, 1989), and predators commonly used against other spider mite pests, especially *Tetranychus urticae* Koch, are inefficient to control this species (Moraes & McMurtry, 1985, 1986; Escudero & Ferragut, 2005). Surveys for biological control agents in the suspected area of origin of *T. evansi* (Argentina and Brazil) have been conducted (Furtado *et al.*, 2006b, in press), and a phytoseiid mite species, *Phytoseiulus longipes* Evans, has been found in association with *T. evansi* (Furtado, 2006). Previous predation tests suggested the ineffectiveness of a South African population of *P. longipes* in controlling *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1985) but tests conducted with the Brazilian strain suggested it to be very promising (Furtado, 2006). In order to optimize the use of this species in biological control, data concerning its development at different temperatures are needed. The aim of the present study was to determine life tables of *P. longipes* feeding on *T. evansi* at four temperatures (15, 20, 25 and 30 °C). The temperature range selected is common in greenhouses (Zhang, 2003), and is known to be favourable to the development of *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1987; Bonato, 1999).

MATERIAL AND METHODS

Experimental conditions

The specimens of *P. longipes* used in this study were obtained from a colony initiated with specimens collected in March 2004 in Uruguaiana (29° 32' 69" S, 56° 32' 06" W), State of Rio Grande do Sul (Brazil) (Furtado, 2006). The colony was fed with a mixture of *T. urticae*, offered on leaves of *Canavalia ensiformis* (L.) DC., placed on a plastic sheet (PAVIFLEX®) laid on a piece of foam mat in a plastic tray (25 × 17 × 9 cm). The margins of the plastic plate were covered with a 1-cm-wide band of cotton wool, to prevent mite escape. Plastic trays were kept in incubators at 25 °C, 80 ± 10 % RH and 12:12 [L:D] photoperiod.

The *T. evansi* stock colony was initiated with specimens collected from a tomato field at Piracicaba (22° 41' 72" S, 47° 38' 48" W), State of São Paulo (Brazil), and reared on *Solanum americanum* Miller and *Lycopersicon esculentum* Miller in screen cages.

The *T. urticae* stock colony initiated with specimens collected in Piracicaba (22° 41' 72" S, 47° 38' 48" W), State of São Paulo (Brazil), was reared on *C. ensiformis* in screen cages.

Immature development

The following steps were performed at 15, 20, 25 or 30 °C, at 80 ± 10 % RH and with a 12:12 [L:D] photoperiod. Groups of five to eight *T. evansi* females were placed in experimental

units, consisting of a leaf disk of *S. americanum* (2 cm in diameter) placed underside up onto a moist disk of filter paper inside a Petri dish (2 cm in diameter, 1 cm high) using a thin paintbrush. Two days later, when 20 to 30 eggs of *T. evansi* had been laid, an egg of *P. longipes* (between 0 and 6 hours old) was taken from the intermediate stock colony (consisting in 30 to 50 females reared on a leaf of *C. ensiformis* placed in a plastic tray as described above) and transferred to each experimental unit every 6 hours. Each unit was then closed with a transparent plastic film. To maintain humidity, distilled water was added on the filter paper every day. Periodically (from 2-3 days at 30 °C to 7 days at 15 °C) *P. longipes* individuals were transferred to new leaves infested with *T. evansi* as previously reported.

Observations have been carried out every 8 hours to determine the duration and the survivorship for each stage.

Lower thermal threshold (TD) was calculated as a / b , where a and b are determined by the following linear regression: $DR = a + bT$, where DR is the development rate per day, T the temperature in °C and a and b the regression coefficients (Bonato, 1999).

Reproduction

Recently emerged adult *P. longipes* females obtained were transferred to new experimental units. A male taken from the stock colony was then added to each unit containing one female. At least 30 couples were observed at each temperature. Daily observations were conducted to determine female fecundity and survivorship. The eggs laid were placed together daily in a single unit and reared to adulthood to determine the secondary sex ratio (female percentage of the studied female cohort offspring).

Life Table

The life table was constructed considering the females of the cohort studied. The net reproductive rate (R_o), the mean generation time (T), the intrinsic rate of increase (r_m), the doubling time (Dt), and the finite rate of increase (λ) were calculated using the method recommended by Birch (1948):

- $R_o = \sum (l_x \times m_x)$
- $T = \sum (x \times l_x \times m_x) / \sum (l_x \times m_x)$
- $r_m = \ln (R_o) / T$
- $Dt = \ln (2) / r_m$
- $\lambda = \exp (r_m)$

Here x is age (with 0.5 for the day when eggs had been laid), l_x , the cumulative female survivorship, and m_x , the number of female descendants per female at x .

Calculation of a corrected r_m value was performed by iteration. The method, aiming to find r_m for which $(1 - \sum \exp (-r_m \times x) \times l_x \times m_x)$ is minimal, was given by Maia *et al.* (2000).

Analysis of variance (ANOVA) and related Tukey HSD mean comparison tests were performed to determine differences between duration of the immature phases and adult stages at the four temperatures tested (R project, 2006).

RESULTS

Immature development

Increasing temperatures significantly decreased the duration of all stages. The egg stage was the longest for each temperature tested, decreasing from 5.9 days at 15 °C to 1.1 days at 30 °C. The larval stage was the shortest, varying from 1.5 day at 15 °C to 0.4 day at 30 °C. The durations of the protonymphal and deutonymphal stages were about the same, within each temperature tested. Duration of the whole immature phase (egg to adult emergence) decreased from 15.4 days at 15 °C to 3.1 days at 30 °C (Table 1).

At 15 and 20 °C, 96 and 95 % of the immatures survived, respectively. The lowest mortality occurred at egg stage. At 25 °C, all mites reached the adult stage. The lowest immature survival rate was observed at 30 °C (88 %) and concerned all immature stages. Lower thermal thresholds (TD) were calculated for each immature stage and for the whole immature phase (Table 2). TD ranged from 10.2 °C for the larval stage to 12.6 °C for the egg stage.

Table 1. Mean duration ($\pm$ Standard Error) in days of the immature instars of a Brazilian strain of *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four constant temperatures, number of replicates (n) and immature survival

Stage	Temperature (in °C)				$P < F_{(df1, df2)} (\alpha = 0.01)$
	15	20	25	30	
Egg	5.9 (0.6) a	3.1 (0.2) b	2.0 (0.2) c	1.1 (0.1) d	$P < F_{(3, 186)} = 1706.30$
Larva	1.5 (0.2) a	0.8 (0.2) b	0.5 (0.2) c	0.4 (0.2) d	$P < F_{(3, 186)} = 370.70$
Protonymph	3.8 (0.9) a	2.1 (0.5) b	1.0 (0.2) c	0.7 (0.3) d	$P < F_{(3, 186)} = 328.29$
Deutonymph	4.3 (0.7) a	2.2 (0.5) b	1.3 (0.4) c	0.9 (0.3) d	$P < F_{(3, 186)} = 468.33$
Egg to adult	15.4 (1.5) a	8.2 (0.8) b	4.9 (0.4) c	3.1 (0.3) d	$P < F_{(3, 186)} = 1988.60$
N	39	40	56	54	
Immature survival (%)	96	95	100	88	

$P < F$ (ANOVA, $df1 = 3$, $df2 = 119$, $\alpha = 0.01$) means that there are significant differences between means for a stage. Means followed by the same letter for a stage are not significantly different (Tukey HSD test, $\alpha = 0.01$)

Table 2. Lower thermal thresholds (TD) for development for all immature stages and "egg to adult" development of a Brazilian strain of *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi*, linear regression coefficient (R^2), number of replicates (n)

Stage	Regression equation	R^2	TD (°C)
Egg	$y = 0.2384x - 0.1226$	0.9335	12.6
Larva	$y = 0.6613x - 0.0279$	0.9981	10.2
Protonymph	$y = 0.3905x - 0.1972$	0.9768	12.5
Deutonymph	$y = 0.2932x - 0.0843$	0.9949	11.4
Egg to adult	$y = 0.0856x - 0.0348$	0.9777	12.0
$n = 189$			

Reproduction

As previously observed for immature development, the longevity of adults was highest at 15 °C and decreased as the temperature increased (Table 3). The pre-oviposition period ranged from 3.1 to 0.5 days (maximum was 3.3 at 20 °C), oviposition from 17.0 to 6.8 days, post-oviposition from 6.2 to 1.3 days and longevity from 43.8 to 13.1 days, at 15 and 30 °C, respectively.

A reverse tendency was observed for daily oviposition and fecundity rates, which ranged from 0.3 to 1.7 and 14.9 to 26.4 eggs per female at 15 and 30 °C, respectively.

The secondary sex ratio was 0.85, 0.83, 0.78 and 0.82 at 15, 20, 25 and 30 °C, respectively.

Table 3. Mean durations ($\pm$ Standard Error) of adult phases, longevity and ovipositional rates of the Brazilian strain of *Phytoseiulus longipes*, number of replicates (*n*)

Stage	Temperature (in °C)				$P < F_{(df1, df2)} (\alpha = 0.01)$
	15	20	25	30	
Pre-oviposition in days	3.1 (1.1) a	3.3 (1.9) a	2.3 (1.9) a	0.5 (1.4) b	$P < F_{(3, 119)} = 20.95$
Oviposition in days	17.0 (12.3) a	11.0 (7.6) ab	11.1 (6.0) ab	6.8 (5.3) b	$P < F_{(3, 119)} = 7.99$
Post-oviposition in days	6.2 (9.1) a	2.0 (1.6) b	2.0 (1.9) b	1.3 (1.2) b	$P < F_{(3, 119)} = 6.99$
Longevity in days	43.8 (17.9) a	27.2 (9.0) b	20.8 (5.8) bc	13.1 (5.5) c	$P < F_{(3, 119)} = 45.68$
Eggs per female per day	0.3 (0.3)	0.5 (0.5)	0.9 (0.5)	1.7 (0.8)	
Total eggs per female	14.9 (10.6)	17.9 (12.4)	22.7 (14.1)	26.4 (21.4)	
<i>N</i>	30	30	30	31	

$P < F$ (ANOVA, $df1 = 3$, $df2 = 119$, $\alpha = 0.01$) means that there are significant differences between means for a stage. Means followed by the same letter for a stage are not significantly different (Tukey HSD test, $\alpha = 0.01$)

Table 4. Demographic parameters of *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures: net reproductive rate (R_0), mean generation time (T), intrinsic rate of increase (r_m), doubling time (D_t), and finite rate of increase (λ)

Temperature (in °C)	Demographic parameter				
	R_0	T	Λ	D_t	r_m
15	9.74	26.44	1.09	8.05	0.091
20	10.01	18.65	1.13	5.61	0.123
25	13.88	12.92	1.23	3.40	0.293
30	13.84	8.17	1.38	2.15	0.416

Life table

Calculated life table parameters are given in Table 4. Concurrently with the tendency observed for duration of immature and adult stages, a trend towards lower values of mean generation time and doubling time was observed from the lowest to the highest temperatures. Congruently with those trends and with the observed higher rates of oviposition at higher temperatures, intrinsic rates of increase (iterative method) and finite rates of increase raised from 0.091 to 0.416 female / female / day and from 1.09 to 1.53, from 15 to 30 °C,

respectively. The net reproductive rate increased progressively from 15 to 25 °C, and remained about the same at 25 °C and 30 °C.

DISCUSSION

Up to 2005, data on the biology of *P. longipes* concerned a strain from South Africa (Badii, 1981; Badii & McMurtry, 1983; Takahashi & Chant, 1992, 1994), reported as not effective to control *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1985). Furtado *et al.* (2006a, submitted) reported for the first time data on the biology of the strain from Brazil.

The present study confirms previous observations about the ability of the Brazilian strain of *P. longipes* to develop feeding on *T. evansi* (Furtado, 2006). The larvae did not feed, thus no food was required to reach the protonymphal stage, as it is the case in many Type I phytoseiids as defined by McMurtry & Croft (1997), especially species of the genus *Phytoseiulus*. It has been observed, as previously by Furtado *et al.* (2006b, in press), that other stages of this species are neither hampered by *T. evansi* webbing nor by tomato trichomes. These observations could make *P. longipes* a preferential biocontrol agent against *T. evansi* populations.

Generally, demographic parameters from different studies are difficult to compare, as differences could be due to strains as well as to experimental methodology variations, for instance size and type of arenas, food provided, relative humidity, photoperiod and differences in calculations method.

The duration of the immature stages of *P. longipes* feeding on *Tetranychus pacificus* (McGregor), *Olygonychus punicae* (Hirst) and *Panonychus citri* (McGregor) were lower at 20, 25 and 30 °C for the South African strain than for the Brazilian (Badii, 1981; Badii & McMurtry, 1983; Takahashi & Chant, 1992). The latter seems to have a greater development ability than the South African populations at these temperatures, feeding on *T. evansi*. Development durations mentioned by Furtado *et al.* (2006a, submitted) were very close to those reported in this paper, for all immature stages.

The egg stage was the most sensitive to low temperatures, as it has the highest TD value (12.6 °C). Lower thermal threshold values are similar to those of other phytoseiids. For instance, Gotoh *et al.* (2004) reported a TD of 10.3 °C from egg to oviposition for *Neoseiulus californicus* (McGregor), while in the present work TD for immature development was 12 °C. *Phytoseiulus longipes* has been reported from various regions of the world where low temperatures are very common during the winter, such as North Argentina, North Chile, South Africa, Zimbabwe (Moraes *et al.*, 2004) and now Southern Brazil (Furtado, 2006). The rapid development of the Brazilian strain of *P. longipes* feeding on *T. evansi* and its ability to develop during cold periods suggest that it would perhaps survive in temperate climates in Africa and Europe.

As for immatures, important differences were also found between previous data and the present results concerning the duration of the adult phases of *P. longipes*. At 25°C, Badii (1981) reported for the South African population an oviposition phase of 20.8 days feeding on

T. pacificus versus 11.1 days in the present study. Takahashi and Chant (1992) reported an oviposition phase of 10.9 at 26 °C feeding also with *T. pacificus* as prey.

Values of r_m obtained by Badii (1981) and Takahashi & Chant (1994) for the South African strain of *P. longipes* were higher than in the present study, with 0.366 at 25 °C and 0.465 at 26 °C, respectively. Along with the origin of the *P. longipes* strains tested, the methodology and the food provided, the calculation of the secondary sex ratio could explain those differences. Badii (1981) and Takahashi & Chant (1994) based their estimation of the sex ratio on the generation considered in their studies for immature development, while in the present study calculations were made from the offspring of the generation considered for immature development. This difference leads to an underestimation of the r_m in the present paper compared to the others cited above.

Similar values of r_m as obtained in this paper are reported in the literature for other phytoseiid species (Sabelis, 1985), for instance for *Amblyseius longispinosus* (Evans) (Kolodochka 1983, in Sabelis, 1985), for *Amblyseius deleoni* Muma & Denmark (Saito & Mori 1981, in Sabelis, 1985) and for *N. californicus* (Ma & Laing, 1973). On the other hand, they are very low compared to other Type I species as defined by McMurtry & Croft (1997). At 26 °C, for *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, *Phytoseiulus macropilis* (Banks) and *Phytoseiulus fragariae* Denmark & Schicha, Takahashi & Chant (1994) reported r_m -values of 0.4282, 0.3862 and 0.3263, respectively. Despite these differences, the values obtained are relatively high and could be considered as sufficient to control *T. evansi* populations efficiently (Gerson *et al.*, 2003), even if more information about the specific predator / prey relation between *P. longipes* and *T. evansi* are needed to prove *P. longipes* effectiveness at a field scale (Janssen & Sabelis, 1992).

The temperature for optimum development and reproduction of *T. evansi* was estimated to be 34 °C ($r_m \approx 0.4$) (Bonato, 1999). The optimum for *P. longipes* could not be determined in this study, but seems to occur at more than 30 °C. It could thus be stressed that *P. longipes* would reproduce well at a wide range of temperatures in presence of *T. evansi*. It seems to perform better in warm environments, at temperatures at which *T. evansi* also develops better.

Furtado *et al.* (2006a, submitted) worked for the first time on the Brazilian *P. longipes* strain biology. Three major differences can be found between their study and the results reported here. Firstly, the adult phases are always longer in their work than in the present. Then, the secondary sex ratio is also higher, 0.90 versus 0.78 between Furtado *et al.* (2006a, submitted) and the present values, respectively. Finally, all the reproductive parameters are greater, due to a major difference in the daily oviposition rates obtained in this previous study. Those differences could be explained mainly by two reasons. In Furtado *et al.* (2006a, submitted), the *P. longipes* stock colony was reared on tomato and fed on *T. evansi*. In the present paper, it was reared on *C. ensiformis* and fed *T. urticae* for many generations before the tests. The second point is that biology tests were performed in this paper on *S. americanum* instead of *L. esculentum* in the other work. Despite these differences, both papers reported that the life table parameters values would support the effectiveness of the Brazilian strain of *P. longipes* for *T. evansi* biocontrol. These promising results should lead to further work, for instance to

compare variations of life table parameters, and especially oviposition, depending on the food provided and the vegetal support on which experiments are conducted.

Phytoseiulus longipes has excellent potential as a biocontrol agent for *T. evansi*, in European tomato greenhouses as well as in small-scale tomato production in Africa. The temperatures at which it develops and reproduces well lead to promising perspectives for its use in solanaceous greenhouses. Further experiments on its effectiveness and uses in biocontrol will be conducted in order to set the right conditions in which *P. longipes* would be the most efficient.

ACKNOWLEDGEMENTS

This collaborative research between the Red Spider Mite Project at ICIPE, ESALQ/USP and ENSAM/INRA was funded by a grant of the German Federal Ministry for Economic Cooperation and Development (BMZ) to ICIPE.

REFERENCES

- Aucejo S., Foo M., Gimeno E., Gomez A., Monfort R., Obiol F., Prades E., Ramis M., Ripolles J. L. & Tirado V. (2003). Management of *Tetranychus urticae* in citrus in Spain: acarofauna associated to weeds. IOBC / WPRS Bull. 26, 213-220.
- Badii M.H. (1981). Experiments on the dynamics of predation of *Phytoseiulus longipes* on the prey *Tetranychus pacificus* (Acarina: Phytoseiidae, Tetranychidae). University of California, Riverside. PhD Thesis. 153 p.
- Badii M.H. & McMurtry J.A. (1983). Effect of different foods on development, reproduction and survival of *Phytoseiulus longipes* (Acarina: Phytoseiidae. Entomophaga 28(2): 161-166.
- Birch L.C. (1948). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 17: 15-26.
- Blair B.W. (1989). Laboratory screening of acaricides against *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. Crop Prot. 8: 212-216.
- Bolland H.R., Gutierrez J. & Flechtman C.H.W. (1998). World catalogue of the spider mite family (Acari: Tetranychidae). Brill, Leiden, 392 p.
- Bolland H.R. & Vala F. (2000). First record of the spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) from Portugal. Entomol. Berichten 60(9): 180.
- Bonato O. (1999). The effect of temperature on life history parameters of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). Exp. Appl. Acarol. 23: 11-19.
- Castagnoli M., Nannelli R. and Simoni S. (2006). Un nuovo temibile fitofago per la fauna italiana: *Tetranychus evansi* (Baker e Pritchard) (Acari: Tetranychidae). Inf. Fitopatol. 5: 50-52 (in Italian).
- Escudero L.A. & Ferragut F. (2005). Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). Biol. Control 32: 378-384.

- Ferragut F. & Escudero L.A. (1999). *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae), una nueva araña roja en los cultivos hortícolas españoles. Bol. San. Veg. Plagas 25(2): 157-164 (in Spanish).
- Furtado I.P. (2006). Sélection d'ennemis naturels pour la lutte biologique contre *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) en Afrique. Agro-Montpellier, France. PhD thesis, 135 p (in French).
- Furtado I.P., Moraes G.J. de, Kreiter S., Knapp M. (2006b). Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard in south and southeast Brazil. Exp. Appl. Acarol. (in press).
- Furtado I.P., Moraes G.J. de, Kreiter S., Tixier M.-S., Knapp M. (2006a). Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). Biol. Control, submitted.
- Gerson U., Smiley R.L. & Ochoa R. (2003). Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford (UK), 539 p.
- Gotoh T., Yamaguchi K. & Mori K. (2004). Effect on life history of the predatory mite *Amblyseius* (*Neoseiulus*) *californicus* (Acari: Phytoseiidae). Exp. Appl. Acarol. 32(1-2): 15-30.
- Janssen A. & Sabelis M.W. (1992) Phytoseiid life histories, local predator-prey dynamics, and strategies for control of tetranychid mites. Exp Appl Acarol 14:233-250
- Ma W.-L., Laing J.E. (1973). Biology, potential for increase and prey consumption of *Amblyseius Chilenensis* (Dosse) (Acarina: Phytoseiidae). Entomophaga 18(1):47-60.
- Maia A., Luiz A.J.B. & Campanhola C. (2000). Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jakknife technique: computational aspects. J. Econ. Entomol. 93(2): 511-518.
- McMurtry J.A. & Croft B.A. (1997). Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. Ann. Rev. Entomol. 42: 291-321.
- Migeon A. (2005). Un nouvel acarien ravageur en France: *Tetranychus evansi* Baker et Pritchard. Phytoma 579: 38-43 (in French).
- Moraes G.J. de & McMurtry J.A., (1985). Comparison of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) as prey for eight species of phytoseiid mites. Entomophaga 30(4): 393-397.
- Moraes G.J. de & McMurtry J.A. (1986). Suitability of the spider mite *Tetranychus evansi* as prey for *Phytoseiulus persimilis*. Entomol. Exp. Appl. 40: 109-115.
- Moraes G.J. de & McMurtry J.A. (1987). Effect of temperature and sperm supply on the reproductive potential of *Tetranychus evansi*. Exp. Appl. Acarol. 3: 95-107.
- Moraes G.J. de, Mcmurtry J.A, Denmark H.A. & Campos C.B. (2004). A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. Zootaxa 434. Magnolia Press. Auckland, New Zealand, 494 p.
- R project (2006). The R manuals. Edited by the R Development Core Team. Current Version: 2.4.0 (October 2006). <http://www.r-project.org>.
- Sabelis M.W. (1985). Capacity for population increase. In: Spider mites, Their Biology, Natural Enemies and Control Vol 1B: 35-41. Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam.
- Saunyama G.M. & Knapp M. (2003). Effect of pruning and trellising of tomatoes on red spider mite incidence and crop yield in Zimbabwe. Afr. Crop Sci. J. 11(4): 269-277.

- Takahashi & Chant D.A. (1992). Adaptative strategies in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari: Phytoseiidae). I. Developmental times. Int. J. Acarol. 18(3): 171-176.
- Takahashi & Chant D.A. (1994). Adaptative strategies in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari: Phytoseiidae). II. Survivorship and reproduction. Int. J. Acarol. 20(2): 87-97.
- Zhang Z.-Q. (2003). Mites of greenhouses, Identification, Biology and Control. CABI, London, 244 p.

1.2.3. Conclusions

L'article A2 complète les données déjà existantes concernant *P. longipes* (B). Premièrement, les données obtenues confirment que cette population, contrairement à *P. longipes* (SA), est capable de se développer et se reproduire sur une solanacée lorsque *T. evansi* est la proie offerte, ici sur une solanacée glabre, *S. americanum*. Sa température minimale de développement a été déterminée à 12 °C. Les paramètres démographiques obtenus ($r_m = 0,293$ à 25 °C) sont encourageants pour tester plus finement l'efficacité potentielle de cette population pour contrôler les populations de *T. evansi* en serre de tomate.

Les différences observées entre *P. longipes* (SA) et *P. longipes* (B) lors d'études préliminaires ont été confirmées. Cependant, afin de comparer ces différences de comportement alimentaire et d'essayer de trouver une explication à ces différences, les populations disponibles de *P. longipes* [(A), (B) et (C)] doivent être étudiées simultanément et dans les mêmes conditions. Ceci fera l'objet de la partie suivante.

1.3. Effet de la proie et du substrat végétal sur 3 populations de *Phytoseiulus longipes*

Afin de caractériser les deux types de comportements alimentaires décrits plus haut, observés chez différentes populations de *P. longipes*, une série d'expérimentations a été conduite, dont la méthodologie est similaire à celle décrite au début de ce chapitre ainsi que dans l'article A2. Elle a pour but de compléter les données concernant les traits d'histoire de vie de *P. longipes*, en testant toutes les populations disponibles [(A), (B) et (C)] dans les mêmes conditions biotiques et abiotiques, mais également de quantifier la part des effets de la proie et de la plante hôte sur le développement et les paramètres démographiques de ce prédateur. Les résultats issus de cette étude figurent dans l'article A3 ci-après.

ARTICLE A3

Soumis dans *Ecological Entomology*

DIFFERENT FEEDING BEHAVIOURS OBSERVED IN A SPECIES OF PREDATORY MITE. I. COMPARATIVE LIFE HISTORIES OF THREE POPULATIONS OF *PHYTOSEIULUS LONGIPES* EVANS [ACARI, MESOSTIGMATA, PHYTOSEIIDAE] DEPENDING ON PREY SPECIES AND PLANT SUPPORTS

M. FERRERO, M.-S. TIXIER, S. KREITER

Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bât 16, laboratoire d'Acarologie, 2 Place Pierre Viala 34060 Montpellier cedex 02, France. maxime.ferrero@gmail.com

Abstract

The spider mites *Tetranychus evansi* and *T. urticae* are key pest of tomato crops, for which no practical solution is available yet. A brazilian (B) and an argentinean (A) populations of a predatory mite species, *Phytoseiulus longipes*, are able to develop and reproduce on *T. evansi* on tomato, while a chilean (C) population cannot. In order to characterize the different feeding behaviours observed in this species, life history traits were assessed depending on the prey species offered and the plant support. No effect from the prey offered nor the plant support has been shown on the egg to adult development durations of the three populations, unless intraspecific variability is observed. Immature mortality was always low for the argentinean and the brazilian population, while 89 % of *P. longipes* (C) died before reaching adulthood while fed on *T. evansi* on tomato. Congruently with the immature phase, no effect of the factors assessed has been detected on the female longevity for the three populations. However, all population's demographic parameters were lowered by tomato. It seems that two additive effects, a direct and an indirect, are lowering *P. longipes* (C) life history traits on *T. evansi* on tomato, while what seems to be a specialisation for *T. evansi* makes *P. longipes* (A) and (B) perform well in the same conditions. Hypotheses are given to explain this phenomena.

Key words: *Phytoseiulus longipes*, *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, *Lycopersicon esculentum*, tritrophic interactions, life table, host-plant mediated specialisation

Introduction

Among the large number of pests affecting tomato crops, spider mites (Acari: Tetranychidae), and especially *Tetranychus urticae* Koch (Two Spotted Spider Mite: TSSM) and *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Tomato Red Spider Mite: TRSM), are considered as key pests of this crop (Gerson *et al.*, 2003; Kennedy, 2003; Migeon *et al.*, 2009). The TSSM is a world wide spread and a polyphagous pest well controlled in many crops but in tomato (Zhang, 2003). The TRSM is an oligophagous pest feeding on solanaceous plants. It is an invasive pest probably originating from South America that has recently spread in the Mediterranean basin (Migeon *et al.*, 2009), and for which no efficient control has been developed yet. Chemical control of spider mite pests is difficult because of the rapid resistance development to many acaricides (Blair, 1989; Mabeya *et al.*, 2003; van Leeuwen *et al.*, 2008). Furthermore, pesticide applications are often reported to lead to environmental pollutions. An alternative solution would thus be to find a biological way to control those pests (Ferrero *et al.*, 2007). Even if biological control of *T. urticae* is largely used on tomatoes, the glandular trichomes beared by this plant leaves hinder predator's development by exuding noxious or repellent substances (Kennedy, 2003; Simmons & Gurr, 2005). *Tetranychus evansi* is supposed to be itself anti-feedant for predators (Moraes & McMurtry, 1985a) and all the experiments carried out to search for natural enemies of the TRSM were unsuccessful until 2006 (Moraes & McMurtry, 1985b; Escudero & Ferragut, 2005). In 2004, a predatory mite species, *Phytoseiulus longipes* Evans (Acari: Phytoseiidae), was actually found in association with *T. evansi* on wild solanaceous plants and tomato in southwest Brazil (Furtado *et al.*, 2006). Further laboratory studies showed that this population of *P. longipes* could develop and reproduce fed on TSSM or TRSM (Ferrero *et al.*, 2007; Furtado *et al.*, 2007). These results were quite surprising as experiments conducted on a population originating from South Africa and then mass-reared showed that *P. longipes* was unefficient to control *T. evansi* (Moraes et McMurtry, 1985b). More recently, two other populations of *P. longipes* were discovered, one in association with *T. evansi* on wild solanaceous plants and tomato in northeast Argentina (Ferrero et Calvo, unpubl. data), and the second in association with *T. urticae* on an unidentified herbaceous plant in Chile (Ragusa, comm. pers.). Preliminary observations showed two feeding behaviour patterns: the Brazilian [*P. longipes* (B)] and Argentinean [*P. longipes* (A)] populations develop and reproduce feeding on *T. evansi* and *T. urticae* on solanaceous plants (Ferrero *et al.*, 2007; Furtado *et al.*, 2007, Ferrero, pers. obs.), whereas the Chilean population [*P. longipes* (C)] develop and reproduce only when fed on *T. urticae* (Ferrero *et al.*, 2008). Even if slight morphological and molecular differences were emphasized between those populations, they are now considered as belonging to the same species (Tixier *et al.*, 2009).

The aim of the present study is to determine how these three populations develop on a combination of plant supports (tomato or bean) and preys (*T. urticae* or *T. evansi*) in order to characterize the factors that could explain the differences previously mentioned. The consequences of such different patterns in a species of predatory mite will be discussed in regards to biological control applications and mite feeding behaviour patterns and adaptation.

Material and methods

Origin of the species and rearing methods

Details on population's origins are listed in Table 1. Stock colonies of the three populations of *P. longipes* were fed with all stages of *T. urticae*, offered on leaves of *Phaseolus vulgaris* L. cv. Contender, placed underside up in rearing units constituted of plastic trays (10 × 15 cm) bordered with water-saturated cotton to avoid mite escapes. Rearing units were placed in climatic chambers at 25 ± 2 °C, 75 ± 10 % RH and 16: 8 (L: D).

The *T. evansi* stock colony was initiated with specimens collected on tomato at Saint-Jeannet (Alpes-Maritimes, 06, France) in October 2007. *Tetranychus evansi* was then reared on *Lycopersicon esculentum* Miller cv. Cheers in a rearing chamber at 25 ± 2 °C, 75 ± 10 % RH and 16: 8 (L: D). The *T. urticae* stock colony initiated with specimens collected in Montpellier, France, was reared on *P. vulgaris* cv. Contender in a greenhouse.

Table 1. Characteristics of the different populations of *Phytoseiulus longipes* studied.

Country	Locality	Host plant	Prey species associated	Date of collection
Argentina	Paso de Los Libres, Corrientes	<i>Solanum americanum</i> and <i>Lycopersicum esculentum</i>	<i>Tetranychus evansi</i>	17/02/2008
Brazil	Urugaiana, Rio Grande do Sul	<i>L. esculentum</i> , <i>S. americanum</i> and <i>S. organifolia</i>	<i>T. evansi</i>	25/10/2004
Chile	Nogal, Los Andes, Valparaiso	Unknown host plant	<i>T. urticae</i>	2006

Immature development

Trials were performed at 25 ± 2 °C, 80 ± 10 % RH and 16: 8 (L: D). Three items, combining a prey species supply (*T. evansi* or *T. urticae*) and a plant support (tomato or bean), were studied: *T. evansi* / tomato, *T. urticae* / bean and *T. urticae* / tomato. The item *T. evansi* / bean was not considered because as already observed previously (Ferragut, pers. comm.), all the specimens of *T. evansi* died in two weeks when placed on bean leaves.

Five prey females were placed using a thin paintbrush in an experimental unit, consisting of a leaf disk of the plant support (2 cm in diameter) placed underside up onto a moist disk of filter paper, inside a Petri dish (2 cm in diameter, 1 cm high). One day later, one egg of *P. longipes* (between 0 and 6 hours old) obtained from the intermediate stock colony (consisting in 30 to 50 females reared with *T. urticae* on a leaf of *P. vulgaris* cv. Contender placed in a plastic tray as described above) was transferred to each experimental unit closed with a transparent plastic film. Sixty replicates per item were performed. To maintain humidity, distilled water was daily added on the filter paper. Once a week on tomato and twice a week on bean, *P. longipes* individuals were transferred to new leaves infested with

preys (in sufficient amount), in order to avoid an effect of leaf ripening. Observations were carried out every 12 hours to determine the duration and the survivorship of each stage.

Reproduction

Recently emerged *P. longipes* females obtained were transferred to new experimental units containing leaf disks previously infested by preys. A male taken from the stock colony was then added to each unit containing one female. When a male died or escaped, a new one was added. 24 to 36 couples were observed for each item. Daily observations were performed to determine female fecundity and survivorship. The eggs laid were daily placed in a single unit and reared to adulthood to determine the secondary sex ratio (*i.e.* sex ratio of the progeny).

Life Table and statistical analyses

All the calculations and statistical analyses were computed with R (R Development Core Team, 2009). The life table was constructed considering the females of the cohort studied. The net reproductive rate (R_0), the mean generation time (T), the intrinsic rate of increase (r_m), the doubling generation time (Dt), and the finite rate of increase (λ) were calculated using the method recommended by Birch (1948):

- $R_0 = \sum (l_x \times m_x)$
- $T = \sum (x \times l_x \times m_x) / \sum (l_x \times m_x)$
- $r_m = \ln(R_0) / T$
- $Dt = \ln(2) / r_m$
- $\lambda = \exp(r_m)$

where, x is the age (with 0.5 for the day when eggs had been laid), l_x , the cumulative female survivorship, and m_x , the number of female descendants per female at x . Calculation of a corrected r_m value was performed by iteration. The method, aiming to find r_m for which $(1 - \sum \exp(-r_m \times x) \times l_x \times m_x)$ is minimal, was given by Maia *et al.* (2000).

Analysis of variance (ANOVA) and related TukeyHSD mean comparison tests were performed to compare the durations of the immature and adult phases between the different items. GLM (Generalized Linear Model) was carried out to assess the comparative effects of prey species, predator population and plant support on the immature development duration (family: gaussian), immature mortality (family: binomial), longevity (family: gaussian) and fecundity rate (family: Poisson).

Results

Immature development durations

The durations of each immature developmental stage of the three *P. longipes* populations tested for different prey species/ plant support conditions are given in Table 2. Whatever the populations and the item considered, the larval stage was the shortest, ranging from 0.35 ($\pm$ 0.23) to 0.55 ($\pm$ 0.22) day; the egg stage was the longest, ranging from 1.71 ($\pm$

0.06) to 1.96 ($\pm$ 0.20) days and the protonymphal and deutonymphal stage durations had intermediate values, ranging from 0.70 ($\pm$ 0.36) to 1.05 ($\pm$ 0.37) days and 0.66 ($\pm$ 0.57) to 1.01 ($\pm$ 0.29) days, respectively.

The effect of plant support can only be compared when *T. urticae* is the prey offered. Actually, when *T. evansi* is offered as prey, only tomato was tested as a support. For the populations of *P. longipes* (A) and (B), plant support does not significantly affect stage durations when the prey offered was *T. urticae*. For *P. longipes* (C), no significant effect of the plant support was observed on the protonymphal, deutonymphal and adult stage durations. However, on bean, the durations of larvae and egg stages are significantly higher than on tomato. Nevertheless, no global significant effect of plant support on stage duration was observed (Table 3).

The effect of prey species supply can only be compared on tomato. No significant differences in life stage duration was observed when *T. evansi* or *T. urticae* was offered as prey, whatever the population considered. Only one difference was observed for the egg duration of *P. longipes* (B) that was significantly higher when fed on *T. evansi* than when fed on *T. urticae*. Nevertheless, no global significant effect of prey species on stage duration was observed (Table 3).

If we consider the effect of the different items on each population, the durations of all the stages were similar for *P. longipes* (A) whatever the prey species/ plant support considered. For *P. longipes* (B), the durations of all the stages, but of the eggs, were also similar whatever the items considered. For the item *T. evansi* / tomato, the egg duration is significantly higher than for the item *T. urticae* / tomato. At last, for *P. longipes* (C), the association prey species / plant substrate does not affect immature stage durations except for the egg and larval stages. Despite these slight differences, no global significant effect of prey species on stage duration was observed (Table 3).

In regard to stage duration, differences between the different populations of *P. longipes* considered, no significant differences are observed.

Immature mortality

For each population of *P. longipes* considered, the immature mortality was lower when fed on *T. urticae* (from 2 to 23 %) than on *T. evansi* (from 30 to 89 %), whatever the plant support (Table 2). *Phytoseiulus longipes* (A) and (B) showed similar mortality trends, a higher mortality being observed for the item *T. evansi* / tomato than for the two others. For *Phytoseiulus longipes* (C), the mortality rates are very low when offered *T. urticae* on bean (2 %) or tomato (9 %), and also lower than the mortalities observed for population (A) and (B), whereas very high (89 %) when *T. evansi* was offered as prey on tomato. The GLM analysis (Table 3) confirms those differences, showing a Predator $\times$ Prey species effect on immature mortality.

Table 2. Mean duration ($\pm$ SE) in days for each developmental stage and adult phase for three populations of *Phytoseiulus longipes* for several prey/ plant support conditions, *n* (number of individual tested), immature mortality (%) and fecundity rates. Different letters for a same stage indicate significant differences between the mean durations [ANOVAs followed by Tukey HSD tests ($\alpha = 0.05$)].

	<i>Phytoseiulus longipes</i> A			<i>P. longipes</i> B			<i>P. longipes</i> C			$F_{(df1, df2)}$	P^a
	<i>Tetranychus urticae</i>		<i>T. evansi</i>	<i>T. urticae</i>	<i>T. evansi</i>		<i>T. urticae</i>	<i>T. evansi</i>			
	Bean	Tomato	Tomato	Bean	Tomato	Tomato	Bean	Tomato	Tomato		
Egg	1.71 (0.06)a	1.75 (0.00)ab	1.75 (0.18)ab	1.79 (0.00)abc	1.76 (0.12)ab	1.87 (0.09)cde	1.96 (0.20)e	1.83 (0.00)bcd	1.79 (0.21)abc	$F_{(8, 277)} = 11.906$	< 0.001
Larva	0.48 (0.10)abc	0.50 (0.00)bc	0.43 (0.17)abc	0.50 (0.00)bc	0.37 (0.22)ab	0.48 (0.09)bc	0.55 (0.22)c	0.35 (0.23)a	0.43 (0.17)abc	$F_{(8, 273)} = 5.438$	< 0.001
Protonymph	0.98 (0.36)ab	0.90 (0.42)ab	0.70 (0.36)a	0.78 (0.25)ab	1.03 (0.43)b	0.87 (0.50)ab	0.85 (0.26)ab	1.01 (0.26)b	1.05 (0.37)ab	$F_{(8, 256)} = 3.100$	0.002
Deutonymph	0.81 (0.45)abc	0.87 (0.54)abc	0.67 (0.51)ab	0.73 (0.49)abc	0.68 (0.44)ab	0.66 (0.57)a	0.99 (0.18)bc	1.01 (0.29)c	1.00 (0.00)abc	$F_{(8, 248)} = 3.377$	0.001
Egg to Adult	3.98 (0.45)ab	3.45 (1.77)a	3.56 (0.68)a	3.81 (0.48)ab	3.84 (0.69)ab	3.88 (0.76)ab	4.36 (0.27)b	4.21 (0.35)b	4.10 (0.00)ab	$F_{(8, 248)} = 4.665$	< 0.001
Immature Mortality (%)	15	19	30	17	23	32	2	9	89		
Pre-oviposition	4.19 (2.05)e	3.75 (1.01)cde	2.93 (0.93)abcd	3.10 (0.80)bcd	2.92 (0.27)ac	3.10 (0.30)bcd	2.22 (0.93)ab	1.95 (0.69)a	-	$F_{(7, 194)} = 10.876$	< 0.001
Oviposition	2.72 (1.26)ab	2.04 (0.74)a	3.30 (1.85)abc	2.48 (0.93)ab	2.36 (1.32)ab	4.35 (2.24)c	3.74 (1.85)bc	2.63 (2.41)ab	-	$F_{(7, 194)} = 5.046$	< 0.001
Post-oviposition	0.41 (0.49)a	1.33 (0.90)bc	2.00 (1.79)c	0.45 (0.50)ab	1.84 (1.29)c	0.45 (0.81)ab	0.30 (0.46)a	1.21 (1.64)abc	-	$F_{(7, 194)} = 10.188$	< 0.001
Female longevity	10.14 (2.81)	9.82 (1.64)	11.03 (2.56)	9.69 (1.19)	10.01 (1.72)	10.68 (2.83)	9.99 (2.17)	9.99 (2.62)	-	$F_{(7, 244)} = 1.308$	0.247
Eggs per female per day	0.7 (0.6)	0.4 (0.4)	0.7 (0.8)	1.3 (1.1)	0.4 (0.5)	0.9 (0.8)	1.3 (0.9)	0.6 (0.5)			
Total eggs per female	5.1 (3.6)ab	2.5 (2.0)a	5.3 (3.4)ab	6.4 (4.3)b	2.6 (2.5)a	5.7 (5.1)b	6.8 (5.8)b	3.3 (2.8)ab		$F_{(7, 244)} = 5.323$	< 0.001
<i>n</i>	36	30	36	32	35	30	30	24	30		

^a values in bold indicates a significant effect

Table 3. Results of GLM procedure resumming effects of Predator population, Prey and Substrate on the mean durations for the egg to adult developmental phase of *Phytoseiulus longipes* (distribution: gaussian), the associated immature mortality (distribution: binomial), the female longevity (distribution: gaussian) and the mean oviposition per female (family: Poisson).

Dependant variable	Egg to Adult development duration			Immature mortality			Female longevity			Mean oviposition per female		
	Parameter estimate	Standard Error	P^a	Parameter estimate	Standard Error	P	Parameter estimate	Standard Error	P	Parameter estimate	Standard Error	P
Constant	2.349	0.744	0.002	-0.963	2.402	0.689	8.849	1.475	< 0.001	1.543	0.274	< 0.001
Predator	0.610	0.343	0.077	1.830	1.136	0.107	0.178	0.800	0.824	0.147	0.146	0.315
Prey	0.183	0.352	0.604	1.866	0.991	0.060	1.624	1.089	0.137	0.879	0.242	< 0.001
Substrate	0.548	0.309	0.077	-0.118	1.093	0.914	-0.357	0.885	0.687	-0.855	0.209	< 0.001
Predator $\times$ Prey	-0.072	0.190	0.704	-1.747	0.466	< 0.001	-0.446	0.649	0.493	-0.089	0.134	0.501
Predator $\times$ Substrate	-0.162	0.134	0.230	0.342	0.544	0.530	0.181	0.424	0.671	0.051	0.097	0.598

^a values in bold indicate a significant effect**Table 4.** Demographic parameters of three populations of *Phytoseiulus longipes* fed on several prey / plant support conditions at 25 °C, 80 $\pm$ 10 % RH and 16: 8 (L: D): net reproductive rate (Ro), mean generation time (T), finite rate of increase (λ), doubling time (Dt) and intrinsic rate of increase (r_m), n (number of individuals tested) and secondary sex ratio (proportion of females).

	<i>Phytoseiulus longipes</i> A			<i>P. longipes</i> B			<i>P. longipes</i> C		
	<i>Tetranychus urticae</i>		<i>T. evansi</i>	<i>T. urticae</i>		<i>T. evansi</i>	<i>T. urticae</i>		<i>T. evansi</i>
	Bean	Tomato	Tomato	Bean	Tomato	Tomato	Bean	Tomato	Tomato
Ro	3.963	1.563	3.460	4.764	1.807	4.058	3.916	2.172	-
T	5.219	4.140	4.632	4.388	4.174	5.243	4.040	2.909	-
λ	1.302	1.114	1.307	1.427	1.152	1.306	1.402	1.305	-
Dt	2.627	6.430	2.586	1.949	4.889	2.595	2.051	2.600	-
r_m	0.283	0.110	0.280	0.372	0.144	0.284	0.368	0.283	-
n	36	30	36	32	35	30	30	24	-
sex ratio	0.77	0.63	0.66	0.74	0.69	0.71	0.88	0.82	-

Reproduction

No *P. longipes* (C) female laid eggs while fed on *T. evansi*, thus no duration is mentioned for this item in the table 2. Whatever the predator population and the item tested, the post-oviposition phase was the shortest, ranging from 0.30 ($\pm$ 0.46) to 2.00 (1.79) days. The pre-oviposition and oviposition phase ranged from 1.95 ($\pm$ 0.69) to 4.19 ($\pm$ 2.05) and from 2.04 ($\pm$ 0.74) to 4.35 ($\pm$ 2.24) days, respectively. Significant differences were observed between items for each adult phase durations.

If we consider the plant support effect, only comparable when *T. urticae* is the prey provided, no significant differences were observed for the pre-oviposition and oviposition phases between bean and tomato whatever the populations considered. On the opposite, the post-oviposition period was significantly longer on tomato than on bean for the three populations. However, no global significant effect of plant support on adult stage durations was observed (Table 3). Finally, no significant difference between the items and the populations was observed concerning female longevity (Tables 2 & 3).

If we consider the prey species effect, only comparable when tomato is the plant support, a negative effect of *T. evansi* on *P. longipes* (C) is observed, as no eggs were laid. For *P. longipes* (A), no significant differences in pre-oviposition, oviposition and post-oviposition durations were observed when *T. urticae* or *T. evansi* were offered on tomato. For *P. longipes* (B), the oviposition period was longer and post-oviposition period shorter when fed on *T. evansi* than on *T. urticae* on tomato.

The daily oviposition and fecundity rates (i.e. mean oviposition/ female) (Table 2) ranged from 0.4 (0.4) to 1.3 (0.9) eggs per day per female and from 2.5 (2.0) to 6.8 (5.8) eggs per female, respectively.

Regarding plant support effect, fecundity was lower on tomato than on bean when *T. urticae* was the prey provided, whatever the population considered. GLM results indicate that plant support affects the oviposition rate (Table 3).

If we consider the prey species effect, when *T. evansi* was offered as prey on tomato, *P. longipes* (A) and (B) showed the same oviposition rate, while *P. longipes* (C) did not oviposit at all. Furthermore, significant higher fecundity rates were observed on tomato when *T. evansi* was provided than when *T. urticae* was. GLM results confirm that prey species affect oviposition rate (Table 3).

Life table parameters

Calculated and iterated life table parameters are given in Table 4. As observed for the oviposition rates, the net reproductive rate (R_0), mean generation time (T), finite rate of increase (λ), and intrinsic rate of increase (r_m) were greater for the three populations of *P. longipes* considered on bean than on tomato when the prey offered was *T. urticae*. The plant support thus affect life parameters of any of the three populations of *P. longipes*, when *T. urticae* is the prey offered. *Phytoseiulus longipes* (A) and (B) showed better reproductive parameters on *T. evansi* than on *T. urticae* on tomato, while no eggs were laid by *P. longipes*

(C) on tomato when fed on *T. evansi*. On tomato, thus, the prey species affect negatively life parameters of *P. longipes* (C) and positively life parameters of *P. longipes* (A) and (B).

The r_m has different values for the three populations within a same item. On bean, when fed on *T. urticae*, *P. longipes* (B) and (C) perform better than *P. longipes* (A). On tomato, when fed with *T. urticae*, *P. longipes* (C) performs better than *P. longipes* (A) and (B). At last, on tomato *P. longipes* (A) and (B) equally perform when fed on *T. evansi*.

Discussion

General trends in *Phytoseiulus longipes* development and fecundity

Developmental durations and life table parameters are known to be difficult to compare between studies (Ferrero *et al.*, 2007), because of differences in populations/ strains studied, prey species/ strains offered and variations in experimental methodology (*i.e.* size of arenas, temperature, relative humidity, photoperiod and calculations method). The whole immature development duration for *P. longipes* in the literature ranges from 3.967 to 5.41 days at 25-26 °C for different food, plant and photoperiod conditions (Badii & McMurtry, 1983; Takahashi & Chant, 1992; Ferrero *et al.*, 2007; Furtado *et al.*, 2007). Most of the values presently obtained for the different stage durations are lower than those results. The factors previously mentioned certainly explain these differences. The immature mortalities observed in the present experiment for *P. longipes* (A) and (B) are higher than in previous studies (Ferrero *et al.*, 2007; Furtado *et al.*, 2007). Congruently, adult phase durations presently observed are 50 % lower than those reported in Ferrero *et al.* (2007) for *P. longipes* (B) at 25 °C, which were already lower than those reported in Furtado *et al.* (2007) for the same population and temperature. These differences could be explained by different photoperiod conditions [12: 12 (L: D) in Furtado *et al.* (2007) and Ferrero *et al.* (2007) and 16: 8 (L: D) in the present study] associated to the fact that in the subtropics, where the populations of *P. longipes* tested originated from, the photoperiod is closer to a 12 hours than to a 16 hours photophase.

Regarding fecundity, the daily oviposition rates observed for *P. longipes* (A) and (B) on *T. evansi* are similar to what was obtained in Ferrero *et al.* (2007) for *P. longipes* (B) fed on *T. evansi*, and lower than what was obtained by Furtado *et al.* (2007) in the same conditions or by Badii & McMurtry (1983) for a South African population fed on *Tetranychus pacificus* McGregor on bean leaves. Intrinsic rates of increase found for *P. longipes* (A) and (B) on *T. evansi* on tomato are similar to those obtained by Ferrero *et al.* (2007) ($r_m = 0.293$ female/ female/ day) and lower than those reported in Furtado *et al.* (2007) ($r_m = 0.363$ female/ female/ day).

Because of all these differences, the accurate comparison of different populations of a same species has to be performed in same experimental conditions, what was done in the present study for the three populations of *P. longipes* considered.

Differences between the three populations of *Phytoseiulus longipes* considered

Differences in development of the three populations of *P. longipes* considered have been noted in regards to plant support and prey species supply. However, these factors do not affect all biological parameters. The present study shows that plant support and/ or prey species do not affect the whole immature durations, as well as the female longevity of the three populations of *P. longipes* considered.

Furthermore, immature mortality was not affected by plant support when *T. urticae* was the prey offered, whatever the population considered. However, higher immature mortalities were observed when *T. evansi* was offered as prey on tomato than when *T. urticae* was. Even if this general trend was observed for the three populations, the difference is particularly evident for the Chilean population, with 89 % of immature mortality for the item *T. evansi*/ tomato against 9 % for the item *T. urticae* / tomato. The present results are slightly different to those from Furtado *et al.* (2007) obtained for the Brazilian population, who show no difference in immature mortality between *T. evansi* and *T. urticae* on tomato. Differences in experimental conditions, especially photoperiod, could explain such differences for *P. longipes* (A) and (B), while both prey and plant seem to affect immature survival of *P. longipes* (C).

A higher oviposition rate was observed on bean than on tomato when *P. longipes* was fed on *T. urticae*. This trend was observed for all the populations of the predator considered. This thus seems to confirm the negative impact of plants of the genus *Lycopersicon* bearing glandular trichomes on their leaves and stems for predatory mites, as already stated by several authors (Kennedy, 2003; Simmons & Gurr, 2005). Furthermore, only the populations from Argentina and Brazil developed in the item *T. evansi* / tomato, whereas high immature mortality rate and nil female fecundity was observed for the Chilean population on tomato when fed on *T. evansi*.. These results confirm what was observed by Furtado *et al.* (2007) for the Brazilian population.

Hypotheses for explaining feeding behaviour differences in *Phytoseiulus longipes* populations

This is the first time that such feeding behaviour differences are demonstrated in a same species belonging to the family Phytoseiidae. These differences seems to be a consequence of interactions between the plant support and the prey. The three populations of *P. longipes* tested developed on tomato when *T. urticae* was the prey offered; however tomato lowers immature survival and oviposition rates compared to bean substrate. While assessing the ability of another predatory mite, *Neoseiulus californicus* (McGregor), to control the TRSM populations, Koller *et al.* (2007) demonstrated that tomato hindered the performances of this predator by both a direct and an indirect prey-mediated effect. The direct effect (trichomes) leads to a lower fecundity rate of *N. californicus* on tomato than on bean leaves (Koller *et al.*, 2007). This effect is also well-known for other species of Phytoseiidae on solanaceous plants, especially for *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Kennedy, 2003). The indirect prey-mediated effect has been less studied. It would consist in a sequestration of

plant toxins by the phytophagous mites that would affect the predator development when fed on it (Koller *et al.*, 2007). Plant toxin sequestration, typically of solanaceous plants, is a well described process especially for oligophagous herbivores, such as *T. evansi*, that coevolve with their host plants (Kant *et al.*, 2004). In the present case, it could thus be assumed that *T. urticae* sequesters tomato's toxins, that therefore affect the development of the three populations of *P. longipes*. Both direct and indirect prey-mediated effect could thus be assumed to affect the predator development in the item tomato / *T. evansi*.

P. longipes (C) could not develop properly if *T. evansi* was offered on tomato, whereas the two other populations could. Tomato produces secondary metabolism compounds, known for their toxicity for arthropods (Kennedy, 2003; Simmons & Gurr, 2005). Thus, *T. evansi* only found on solanaceous plants has certainly a chemical arsenal to cope with these toxins. Consequently, it could be assumed that *P. longipes* (A) and (B) developed specific mechanisms (detoxification, elimination, sequestration) to cope with the sub-products or with the sequestered toxins in their preys. Furthermore, it seems that feeding *T. evansi* (in comparison to *T. urticae*) on tomato positively affects *P. longipes* (A) and (B) life parameters. The performance of the predators are similar in the item tomato / *T. evansi* and in the item bean / *T. urticae*. It seems thus that *P. longipes* (A) and (B), accepting the indirect prey mediated interactions previously mentioned, would specifically better detoxify the toxins when they are in the body of *T. evansi* than when they are in the body of *T. urticae*. This suggests that *T. urticae* differently cope with secondary metabolic compounds than *T. evansi* does, leading to different assimilations, sequestration mechanisms that affect the predator. Kant *et al.* (2008) showed that three distinct lines of *T. urticae* that differentially induced jasmonate (JA)-related defence genes and metabolites while feeding on tomato plants. We can thus guess that two distinct species will also differently cope with toxins and metabolites assimilation. A specialisation of *P. longipes* (A) and (B) on *T. evansi* on solanaceous plants would support these elements.

Intra-specific specialisation resulting in different feeding behaviours often lead to host race formations for phytophagous mites (Magalhães *et al.*, 2007). However, little is known on predator specialisation for a particular prey species at intraspecific level. This could however occur for other organisms which life histories are closely associated with a single resource. For example, this scenario has been proposed to explain the diversification of specialist natural enemies such as parasitoid wasps and flies (references in Eubanks *et al.*, 2003). Eubanks *et al.* (2003) also demonstrated that a host shift and subsequent host-race formation by a herbivorous insect (the gall-inducing fly *Eurosta solidaginis* Fitch) may have resulted in subsequent diversification by one of its predator (the tumbling flower beetle *Mordellistena convicta* LeConte). The genus *Phytoseiulus* to which belongs *P. longipes* is a very special genus within the family Phytoseiidae, because of the high specificity of the 4 species of this genus for their prey species of the genus *Tetranychus* (McMurtry & Croft, 1997). This scenario could thus also explain why two populations among the three considered specialised in feeding on *T. evansi*. These two populations [(A) and (B)] are less than 50 kms distant one from each other, in a geographically isolated urban complex that would be particularly

favourable for local adaptation (Silva *et al.*, 2008). Furthermore, they have been found only on *T. evansi* colonies on solanaceous plants. At last, scarce genetic differences between these populations and those that could not develop feeding on *T. evansi* were observed (Tixier *et al.*, 2009). After having spread or been introduced in northwestern Argentina – southeastern Brazil, *P. longipes*, influenced by factors cited by McMurtry & Croft (1997) known to affect Phytoseiidae evolution (mainly feeding specialisation, but also competition, cannibalism, predation by macro-predators and avoidance behaviour), may have specialized in feeding *T. evansi* on Solanaceae.

To better understand the complex tri-trophic interactions discussed in the present paper, and determine how plant and prey could participate to predator's attraction, as this is well documented for another species of the genus *Phytoseiulus*, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Takabayashi *et al.*, 2000; Kant *et al.*, 2004; van Wijk *et al.*, 2008), choice tests have been carried out. Such study will be the focus of the following paper.

Acknowledgements

The authors thanks Alain Migeon for providing *T. evansi*, Pr Salvatore Ragusa for providing *P. longipes* (C) and Pr Gilberto José de Moraes for providing *P. longipes* (B). Funds for this study were provided by Koppert BS (Berkel en Rodenrijs, The Netherlands). A PhD fellowship for the senior author is provided half from Koppert BV and half from the ANRT (Association Nationale de la Recherche Technique, Paris, France).

References

- Badii, M.H. & McMurtry, J.A. (1983) Effect of different foods on development, reproduction and survival of *Phytoseiulus longipes* (Acarina: Phytoseiidae) *Entomophaga*, **28**, 161-166.
- Birch, L.C. (1948) The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology*, **17**, 15-26.
- Blair, B.W. (1989) Laboratory screening of acaricides against *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard. *Crop Protection*, **8**, 212-216.
- Escudero, L.A. & Ferragut, F. (2005) Life history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control*, **32**, 378-384.
- Eubanks, M.D., Blair, C.P. & Abrahamson, W.G. (2003) One host shift leads to another ? Evidence of host-race formation in a predaceous gall-boring beetle. *Evolution*, **57**, 168-172.
- Ferrero, M., Atuahiva, T., Calvo, F.J., Tixier, M.-S. & Kreiter, S. (2010) Biological control of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard and *T. urticae* Koch by *Phytoseiulus longipes* Evans, in tomato greenhouses in Spain [Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae]. *Biological Control* (submitted).

- Ferrero, M., Kreiter, S. & Tixier, M.-S. (2008) Ability of *Phytoseiulus longipes* to control spider mite pests on tomato in European greenhouses. *Integrative Acarology*, Proceedings of the 6th EURAAC, Montpellier, 21-25th July 2008, 461-468.
- Ferrero, M., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S., Knapp, M. (2007) Life tables of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*, **41**, 45-53.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S. & Knapp, M. (2006) Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, **40**, 157-174.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. (2007) Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control*, **42**, 139-147.
- Gerson, U., Smiley, R.L. & Ochoa, T. (2003) Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Kant, M.R., Ament, K., Sabelis, M.W., Haring, M.A. & Schuurink, R.C. (2004) Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology*, **135**, 483-495.
- Kant, M.R., Sabelis, M.W., Haring, M.A. & Schuurink, R.C. (2008) Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **275** (1633), 443-452.
- Kennedy, G.G. (2003) Tomato, pest, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology*, **48**, 51-72.
- Koller, M., Knapp, M. & Schausberger, P. (2007) Direct and indirect adverse effects of tomato on the predatory mite *Neoseiulus californicus* feeding on the spider mite *Tetranychus evansi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **125**, 297-305.
- Mabeya, J., Knapp, M., Nderitu, J.H. & Olubayo, F. (2003) Comparaison de l'efficacité de l'Oberon (Spiromefisen) avec celle d'autres acaricides dans la lutte contre les acariens rouges (*Tetranychus evansi* Baker & Pritchard) sur la tomate. 15th Biennial Congress of the African Association of Insect Scientists (AAIS), Nairobi, Kenya, 13th June 2003.
- Maia, A., Luiz, A.J.B. & Campanhola, C. (2000) Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. *Journal of Economic Entomology*, **93**, 511-518.
- McMurtry, J.A. & Croft, B.A. (1997) Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology*, **42**, 291-321.
- Migeon, A., Ferragut, F., Escudero-Colomar, L.A., Fiaboe, K., Knapp, M., Moraes, G.J.de, Ueckermann, E. & Navajas, M. (2009) Modelling the spatial distribution of the invasive tomato red spider mite, *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*, **48**, 199-212.
- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. (1985a) Chemically mediated arrestment of the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis* by extracts of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, **1**, 127-138.

- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. (1985b) Comparison of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) as prey for eight species of phytoseiid mites. *Entomophaga*, **30**, 393-397.
- R Development Core Team (2009) R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org
- Silva, F.R. da, Moraes, G.J. de & Knapp, M. (2008) Distribution of *Tetranychus evansi* and its predator *Phytoseiulus longipes* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in southern Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, **45**, 137-145.
- Simmons, A.T. & Gurr, G.M. (2005) Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology*, **7**, 265-276.
- Takahashi, F. & Chant, D.A. (1992) Adaptive strategies in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari: Phytoseiidae). I. Developmental times. *International Journal of Acarology*, **18**, 171-176.
- Takahashi, F. & Chant, D.A. (1994) Adaptive strategies in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari: Phytoseiidae). II. Survivorship and Reproduction. *International Journal of Acarology*, **20**, 87-97.
- Tixier, M.S., Ferrero, M., Okassa, M., Guichou, S. & Kreiter, S. (2009) On the specific identity of specimens of *Phytoseiulus longipes* Evans (Mesostigmata: Phytoseiidae) showing different feeding behaviours: morphological and molecular analyses. *Bulletin of Entomological Research* (In Press).
- van Leeuwen, T., Vanholme, B., van Pottelberge, S., van Nieuwenhuyse, P., Nauen, R., Tirry, L. & Denholm; I. (2008) Mitochondrial heteroplasmy and the evolution of insecticide resistance: non-mendelian inheritance in action. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 5980-5985.
- Zhang, Z.Q. (2003) Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control. CABI, London, United Kingdom.

1.4. Traits d'histoire de vie de *Phytoseiulus longipes* - Conclusions

Grâce aux données présentes dans la littérature, ainsi qu'à celles révélées dans les articles A2 et A3, les traits d'histoire de vie de *P. longipes* sont désormais mieux connus.

Comme observé préalablement à toutes les expérimentations présentées dans ces articles, il y a bien deux types de comportement alimentaires chez ce prédateur : 1) Les individus de *P. longipes* (A) et (B) se développent et se reproduisent lorsqu'ils sont nourris avec *T. evansi* sur tomate ; 2) Les individus de *P. longipes* (C) et (SA) se développent mal et ne se reproduisent pas lorsqu'ils sont nourris avec *T. evansi* sur tomate.

Concernant le développement de *P. longipes*, bien qu'une variabilité importante aie été observée pour chaque stade de développement [*P. longipes* (C) se développe significativement plus lentement que *P. longipes* (A) et (B)], aucun effet particulier de l'espèce de proie ou de la plante hôte n'a pu être mis en lumière. En revanche, la température a un effet linéaire sur la durée de la phase de développement, comme chez les autres Phytoseiidae (Sabelis, 1985a).

La mortalité des stades immatures est toujours plus importante sur tomate que sur haricot, quelle que soit la population de *P. longipes*. En revanche, elle est beaucoup plus importante lorsque *P. longipes* (C) est nourri avec *T. evansi* / tomate (89 %) que pour *P. longipes* (A) et (B) dans les mêmes conditions (respectivement 30 et 32 %).

Bien que des différences aient été observées entre les différentes phases de la vie adulte des différentes populations de *P. longipes*, aucun effet de la plante hôte ou de l'espèce de proie n'a pu être mis en lumière concernant la longévité du prédateur.

Concernant les trois points précédents (c.a.d. la durée de la phase immature, la mortalité des immatures et la longévité), il semble important d'observer les données obtenues entre des jours courts (photophase de 12 heures) (testé dans A2 et Furtado *et al.*, 2007) et des jours longs (photophase de 16 heures) (testé dans A3). En jours courts, les temps de développement et la longévité sont plus longs, et la mortalité moins importante qu'en jours longs. Les jours courts semblent donc avantager *P. longipes*, ce qui semble logique, cette espèce étant supposée originaire du sud-ouest du Brésil – nord-est de l'Argentine (Silva *et al.*, 2008), zone dans laquelle la photopériode est plus proche de 12: 12 que de 16: 8 (L: D).

Concernant les performances de *P. longipes*, il semble que deux effets majeurs et apparemment additifs (Koller *et al.*, 2007) agissent sur les paramètres démographiques des différentes populations de *P. longipes*. Premièrement, toutes les populations testées ont vu leur r_m diminuer sur tomate (en comparaison avec le haricot). Cet effet direct, bien connu pour *N. californicus* et *P. persimilis* (Kennedy, 2003 ; Koller *et al.*, 2007), serait induit par les

substances exsudées par les trichomes glandulaires portés par les feuilles et les tiges des plantes du genre *Lycopersicon* (Kennedy, 2003 ; Simmons & Gurr, 2005). Le deuxième effet de la plante, indirect, agit seulement sur *P. longipes* (C) ici, de la même manière que pour *N. californicus* et *P. persimilis* (Escudero & Ferragut, 2005 ; Koller *et al.*, 2007). Il serait dû, bien que cela ne soit pas prouvé, à la séquestration de toxines produites par *T. evansi*, qui seraient elles-mêmes toxiques pour *P. longipes* (C).

À la lumière de ces résultats, il semble que les populations argentine et brésilienne de *P. longipes* soient capables de détoxiquer ou de séquestrer des substances toxiques pour les autres prédateurs, tels que *P. persimilis* ou *N. californicus*, et même que *P. longipes* (C) et (SA). Bien que des variabilités de performance intra-spécifiques soient courantes chez les Phytoseiidae (Zhang, 2003), c'est la première fois que des réponses physiologiques différentes à un complexe plante – espèce de proie sont observés au sein d'une même espèce de cette famille. L'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer ce phénomène serait que, comme pour d'autres organismes (références dans Eubanks *et al.*, 2003), *P. longipes* (A) et (B) aient coévolué avec le complexe tomate / *T. urticae* ou tomate / *T. evansi*, et qu'ils se soient par la suite spécialisés dans la prédation de *T. evansi*. La coévolution, bien connue chez les acariens phytophages (Magalhães *et al.*, 2007), est inconnue chez les Phytoseiidae. Cependant, ce phénomène est supposé très probable chez les prédateurs de Type I, représenté par les quatre espèces du genre *Phytoseiulus*, déjà spécialistes dans la prédation de tétranyques du genre *Tetranychus* (McMurtry & Croft, 1997). De plus, *P. longipes* (A) et (B) ont été collectés à moins de 50 kilomètres l'une de l'autre dans un complexe urbain isolé géographiquement, zone favorable à des adaptations locales (Silva *et al.*, 2008) et ces deux populations n'ont été trouvées que dans des colonies de *T. evansi* sur Solanaceae (Furtado *et al.*, 2006 ; Silva *et al.*, 2008 ; Annexe 3). Enfin, de légères différences génétiques et morphologiques ont été montrées entre ces populations et les autres [(C) et (SA)] (article A1).

Tous ces éléments plaident en faveur d'une spécialisation de *P. longipes* (A) et (B) pour *T. evansi*, bien que cela reste à confirmer, notamment par des études phylogéographiques. Cependant, les interactions tritrophiques qui sous-tendent cette hypothèse sont toujours très mal connues. En particulier, la manière dont la plante et la proie attirent les prédateurs et modifient leur comportement, bien documentée chez *P. persimilis* (Takabayashi *et al.*, 2000; Kant *et al.*, 2004; van Wijk *et al.*, 2008), est presque totalement inconnue chez *P. longipes*. Cela fera l'objet de la deuxième partie de ce chapitre.

2. Attraction

Les Phytoseiidae n'ont pas d'yeux (Chapitre I § 4.1.) mais des organes sensoriels au moyen desquels ils peuvent reconnaître des odeurs (Takabayashi & Dicke, 1992). La totalité

des études portant sur l'attraction des Phytoseiidae a pris comme modèle *P. persimilis* et les études citées ci-après sur les Phytoseiidae traiteront donc de cette espèce. Après avoir mis en évidence que les Phytoseiidae étaient attirés par les composés volatiles libérés par des plantes attaquées par des tétranyques (*Herbivore-Induced Plant Volatile* : HIPV) (Dicke & van Loon, 2000 ; Drukker *et al.*, 2000 ; De Boer et Dicke, 2005 ; De Boer *et al.*, 2005) des études ont visé à isoler les molécules reconnues par les prédateurs comme un signal de la plante (De Boer & Dicke, 2005 ; van Wijk *et al.*, 2008). La réponse de la plante à une attaque par des herbivores induit l'activation du cycle de l'acide jasmonique, une hormone végétale bien connue, qui résulte en la libération de plusieurs molécules, dont le méthylsalicylate (MeSA) et le 4, 8, 12 -triméthyl-1,3(E), 7 (E), 11 tridecatetraene (TMTT) ont été reconnues comme étant les plus susceptibles d'induire une réponse de la part du prédateur (Kant *et al.*, 2008). Mais il a été démontré récemment que c'est plus l'odeur globale de la plante attaquée, associée à la présence de proies, que certaines molécules en particulier qui attireraient les Phytoseiidae (van Wijk *et al.*, 2008). C'est donc une association espèce de proie / plante qui semble induire une attraction de la part des Phytoseiidae plutôt que des plantes, espèces de proies ou molécules particulières.

Furtado *et al.* (2007) ont fourni les seules données d'attraction concernant *P. longipes*. Ils ont montré que *P. longipes* (B) était significativement plus attiré par *T. evansi* / tomate que par *T. urticae* / tomate. Les résultats décrits plus haut dans ce document font se poser la question de savoir comment réagissent les différentes populations de *P. longipes* en fonction de l'espèce de proie et de la plante hôte. Après une brève description des méthodes utilisées pour évaluer l'attraction des Phytoseiidae, une étude visant à compléter les données de biologie de *P. longipes* en soumettant des choix à deux populations [*P. longipes* (A) et (C)] en fonction de la plante hôte, de l'espèce de proie et du stade de la proie sera présentée.

2.1. Méthodes d'évaluation

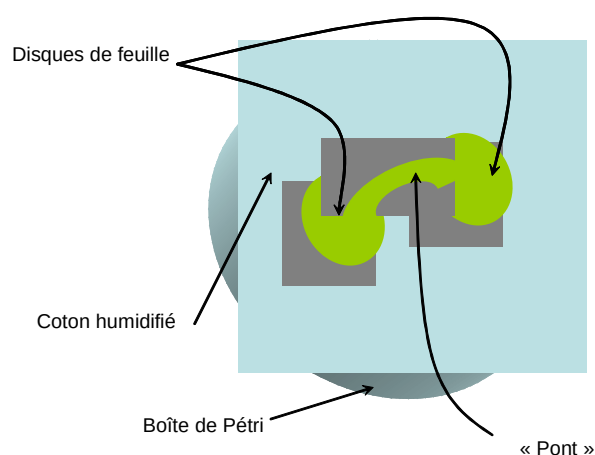
Il existe deux méthodes principales utilisées pour évaluer l'attraction d'un prédateur à une odeur particulière. La plupart des études utilisent un tube olfactométrique en Y (Takabayashi & Dicke, 1992 ; Dicke & van Loon, 2000 ; Drukker *et al.*, 2000 ; De Boer et Dicke, 2005 ; De Boer *et al.*, 2005). Ce système fermé permet de contrôler très précisément les flux d'air, et ainsi d'assurer la fiabilité et la reproductibilité des résultats lorsque l'on donne le choix à un acarien prédateur entre une source d'odeur et une autre. Ce système permet notamment de travailler sur des molécules préalablement isolées.

Une deuxième méthode, moins utilisée, consiste à offrir, dans l'air ambiant, le choix à un prédateur entre deux sources d'odeur, dans une boîte de Petri par exemple. C'est le choix qui a été fait dans l'étude qui suivra. Il est justifié à la fois par la lourdeur de l'utilisation d'un tube en Y (maîtrise difficile des flux d'air, obligation de randomiser les types de choix proposés au cours d'une session d'expérimentation, problème dus à l'électricité statique),

ainsi que par la volonté d'observer des réactions « naturelles » et non d'identifier des molécules induisant certains comportements. De plus, les résultats récents de van Wijk *et al.* (2008) confirment que ce n'est pas une ou plusieurs molécules particulières mais bien l'association de plante et de proies se nourrissant de ces plantes qui attirent les Phytoseiidae, confortant ce choix. Enfin, c'est également la méthode qui a été utilisée par Furtado *et al.* (2007), et qui nous permettra donc de comparer les résultats obtenus.

Le dispositif expérimental consiste en une boîte de Petri (9 cm de diamètre, 1 cm de hauteur) dans lesquelles est tout d'abord placé du coton humidifié. Ensuite, deux disques de feuille (de la plante à tester) sont disposés sur ce coton, à environ deux centimètres l'un de l'autre, puis sont reliés par une bande de feuille de 0,5 cm de large. Cette bande est fonction de la modalité testée, excepté pour la modalité « tomate saine vs haricot sain », pour laquelle une bande de haricot, plante supposée neutre, a été utilisée. En fonction de la modalité testée, des espèces ou stades de proies particuliers sont déposés (ou non dans le cas de modalités mettant en jeu des plantes saines) sur chacun des disques (Figure 15). Lorsque des stades mobiles sont utilisés, un mélange de 15 protonymphes, deutonymphes et adultes a été aléatoirement prélevé. Deux jours avant le début de l'expérimentation, des deutonymphes de la population de *P. longipes* à tester sont isolées, puis, lorsqu'elles atteignent l'âge adulte, sont mises en présence de mâles pendant deux jours. Chacune de ces femelles fécondées est ensuite, à $t = 0$, placée au centre du « pont » reliant les deux disques de feuilles et des observations sont faites à des temps pré-déterminés (5', 30', 1h, 2h, 4h, 8h, 24h et 48 h).

Figure 15. Dispositif expérimental utilisé dans des expériences visant à étudier l'attraction de *Phytoseiulus longipes* pour certaines plantes hôtes, espèces de proies et stades de proies.



2.2. Attraction de *Phytoseiulus longipes* en fonction de l'espèce de proie, du type de proie et du substrat végétal

L'influence de la plante hôte ainsi que celle de la proie sur les populations de *P. longipes* a été montrée sur le développement et les paramètres démographiques de ce

prédateur, mettant en évidence deux comportements alimentaires distincts. Ces résultats ont permis de formuler l'hypothèse que les populations argentine et brésilienne de *P. longipes* s'étaient spécialisées dans la prédation de *T. evansi* sur solanacées. Afin de compléter les données concernant la biologie de ce prédateur, et de mieux comprendre les différences entre les populations de *P. longipes*, des tests de choix ont été conduits, qui ont proposés à *P. longipes* (A) et (C) différentes combinaisons de plantes hôtes (haricot ou tomate), d'espèces de proies (*T. urticae* ou *T. evansi*) et de stades de proies (œufs ou stades mobiles). Les résultats de ces expérimentations sont présentés dans l'Article A4 ci-après.

ARTICLE A4

Soumis dans *Ecological Entomology*

DIFFERENT FEEDING BEHAVIOURS OBSERVED IN A SPECIES OF PREDATORY MITE. II. ATTRACTIVENESS OF TWO POPULATIONS OF *PHYTOSEIULUS LONGIPES* EVANS FOR DIFFERENT PREY SPECIES, PREY STAGES AND PLANT SUPPORTS [ACARI: MESOSTIGMATA: PHYTOSEIIDAE]

M. FERRERO, M.-S. TIXIER, M. SAEED, S. KREITER

Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bâtiment 16, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 02, France. maxime.ferrero@gmail.com

Abstract

Tri-trophic studies involving several populations of a predatory mite, *Phytoseiulus longipes* showing different feeding behaviours, and key pests of tomato crops, *Tetranychus evansi* and *T. urticae*, are willing to empirically assess the multiple interactions existing in the tritrophic system tomato – spider mites – *P. longipes*. Attractiveness of this predator for several prey species, prey stages and plant supports have been assessed for two of those populations. Both populations showed the same behaviour: they preferred to go and stay on tomato than on bean, on *T. urticae* than on *T. evansi* and on mobile stages than on eggs. Previous results on life history traits added to the present ones lead to suggest that *P. longipes* might be a first case of a host-plant mediated specialisation for a prey, *T. evansi*, in the Phytoseiidae family. Details are given on the possible mechanisms that could have induced this phenomena, and further works are strongly needed to understand better those mechanisms.

Key words: *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, *Lycopersicon esculentum*, choice experiment, tritrophic interactions, herbivore-induced plant volatiles (HIPV), host-plant mediated specialisation

Introduction

Two spider mite species, *Tetranychus urticae* Koch (Two-Spotted Spider Mite: TSSM) and *T. evansi* Baker and Pritchard (Tomato Red Spider Mite: TRSM) are two key pests on tomato (Gerson *et al.*, 2003; Migeon *et al.*, 2009). *Tetranychus urticae* provoked damages worldwide on tomato (Zhang, 2003). *Tetranychus evansi* is an invasive pest that originated from South America (Migeon *et al.*, 2009). After having caused crop losses in North (Oatman *et al.*, 1967) and South America (Silva, 1954) and in Africa (Saunyama & Knapp, 2003), this pest threatens now tomato production in the Mediterranean basin and Asia (Migeon *et al.*, 2009).

Biological control of pests in tomato crops is difficult, mainly because this plant is unsuitable for natural enemies development (Kennedy, 2003; Zhang, 2003; Simmons & Gurr, 2005). Glandular trichomes beared by the plant species of the genus *Lycopersicon*, exude anti-feeding or noxious substances (Kennedy, 2003). Negative direct effects on the search pattern and residence time of *Neoseiulus californicus* (McGregor) for instance have been reported from the tomato *L. esculentum* Miller (Cédola *et al.*, 2001; Kennedy, 2003; Simons & Gurr, 2005). Furthermore, an indirect prey-mediated effect from tomato has been recently demonstrated, also on *N. californicus*, probably due to the sequestration of tomato toxic plant compounds by *T. evansi* (Koller *et al.*, 2007).

Phytoseiulus longipes Evans (Acari: Phytoseiidae) is a predator candidate for the biological control of both TRSM and TSSM in tomato crops (Ferrero *et al.*, 2007; Furtado *et al.*, 2007). However, different feeding behaviours among three populations of *P. longipes* in relation to prey species and plant support have been emphasised in the first paper of the present project (Ferrero *et al.*, 2010, this issue). The main results obtained were that two populations found in association with *T. evansi* on solanaceous plants in Argentina [*P. longipes* (A)] and in Brazil [*P. longipes* (B)] were able to develop and reproduce on *T. evansi* on tomato, while a population found in association with *T. urticae* on non solanaceous plants in Chile (*P. longipes* (C)) could not. Direct and indirect effects of tomato have been assumed to affect the feeding behaviour of *P. longipes* on tomato when fed with *T. urticae*, as it had been previously shown for *N. californicus* (Koller *et al.*, 2007). Additionally, a local specialisation process of *P. longipes* (A) and (B) has been hypothesized to explain the ability of these two populations to develop on *T. evansi* on tomato whereas *P. longipes* (C) cannot.

The present study aims at better characterising this specialisation process, focusing on tri-trophic interactions. Tri-trophic studies showed that mites of the family Phytoseiidae are attracted by volatiles compounds, called Herbivore-Induced Plant Volatiles (HIPV), produced by the plant, as a response to herbivore attacks (Takabayashi *et al.*, 2000; Kant *et al.*, 2004; van Wijk *et al.*, 2008; Kant *et al.*, 2008). This has been especially demonstrated for *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, a species belonging to the same genus as *P. longipes* (De Boer & Dicke, 2005; De Boer *et al.*, 2005; van Wijk *et al.*, 2008). Different herbivore species/ populations of a same species can induce different volatile emissions for a same plant (de Boer *et al.*, 2005; Kant *et al.*, 2008), and a single herbivore species can enhance the emission of different volatiles in different plant species (van den Boom *et al.*, 2004). Induced

tomato defences depend on a signalling protein called systemin and on the commonly occurring plant hormone jasmonic acid (Schilmiller & Howe, 2005).

The present paper aims to determine how tomato and/ or *T. evansi* are attractive for the two of the three populations of *P. longipes* previously considered [*P. longipes* (A) and (C)] showing different feeding behaviours. In this regard, choice experiments were carried out considering tomato and bean as plant supports, and *T. evansi* and *T. urticae* as preys.

Material and methods

Origin of the species and rearing methods

The characteristics of the localities where the two populations of *P. longipes* considered [(A) and (C)] have been collected were already presented in the first series (Ferrero *et al.*, 2010, this issue). For both populations, stock colonies were fed with all stages of *T. urticae* on leaves of *Phaseolus vulgaris* L. cv. Contender, placed underside up in rearing units constituted of plastic trays (10 × 15 cm) bordered with water-saturated cotton to avoid mite escapes. Rearing units were placed in climatic chambers at 25 ± 2 °C, 75 ± 10 % RH and 16: 8 (L: D). The *T. evansi* stock colony was initiated with specimens collected from tomato at Saint-Jeannet (Alpes-Maritimes, 06, France) in October 2007 (Migeon, pers. comm.). They were then reared on *Lycopersicon esculentum* Miller cv. Cheers leaflets in trays as described above, and placed in climatic units at 25 ± 2 °C, 75 ± 10 % RH and 16: 8 (L: D). The *T. urticae* stock colony was initiated with specimens collected in Montpellier, France. *Tetranychus urticae* was reared on *P. vulgaris* cv. Contender in a greenhouse.

Choice experiments

The choice tests were carried out on 2-days-old gravid females of the predator. To obtain these females, deutonymphs were isolated from the stock colony and individually disposed on a bean leaf disk infested with *T. urticae* and let for mating with a male during two days.

Three factors (plant support, prey species and prey stages) were tested in a total of 11 choice items per predator population (Table 1). For each item, 30 replications were performed. The experimental setup consisted in Petri dishes (9 cm in diameter, 1 cm high) on which were first placed humidified cotton. Then two disks (1 cm in diameter) of either tomato or bean (depending on the item tested) were disposed on the cotton, and connected by a strip of bean or tomato leaf (2 cm in length, 0.5 cm in width) depending on the plant support used for each item, except for the item 1 (choice between clean bean and clean tomato), for which a strip of bean was used, as this plant is assumed neutral for *P. longipes* compared to tomato. For items 2 and 3, leaves were pre-infested by *T. urticae* one day before the experiment, and then cleaned with a thin paintbrush the day of the experiment. In the items for which eggs of tetranychids were proposed to the predators, 20 eggs of either *T. urticae* or *T. evansi* were taken from the stock colony with a thin paintbrush and deposited on the leaf disks, one day before the experiment. In the items for which mobile stages of tetranychids were proposed, 15

mobile stages (protonymph, deutonymph or adult) taken randomly in the stock colonies were added to the leaf disks one day before the experiment.

Table 1. Items tested for the dual-choice experiment aiming to assess the attractiveness of two populations of *Phytoseiulus longipes* [(A) and (C)] for several plant, prey species and prey stage conditions.

Attractiveness for:	Item	Choice 1		Choice 2
Plant	1	Clean tomato	vs	Clean bean
	2	<i>T. urticae</i> previously infested tomato	vs	Clean tomato
	3	<i>T. urticae</i> previously infested bean	vs	Clean bean
Prey species	4	Eggs of <i>T. evansi</i> on bean	vs	Eggs of <i>T. urticae</i> on bean
	5	Mobile stages of <i>T. evansi</i> on bean	vs	Mobile stages of <i>T. urticae</i> on bean
	6	Eggs of <i>T. evansi</i> on tomato	vs	Eggs of <i>T. urticae</i> on tomato
	7	Mobile stages of <i>T. evansi</i> on tomato	vs	Mobile stages of <i>T. urticae</i> on tomato
Prey stage	8	Eggs of <i>T. evansi</i> on bean	vs	Mobile stages of <i>T. evansi</i> on bean
	9	Eggs of <i>T. urticae</i> on bean	vs	Mobile stages of <i>T. urticae</i> on bean
	10	Eggs of <i>T. evansi</i> on tomato	vs	Mobile stages of <i>T. evansi</i> on tomato
	11	Eggs of <i>T. urticae</i> on tomato	vs	Mobile stages of <i>T. urticae</i> on tomato

The two-days-old gravid females of the predator were singly deposited in the middle of the leaf strip connecting the two leaf disks prepared as described above. Then the Petri dishes, closed with a lid, were placed in a climatic chamber at 25 ± 2 °C and 16: 8 (L: D) photoperiod. Observations were done at 5', 30', 1h, 2h, 4h, 8h, 24h and 48 h. For each observation, the location of the female (on one of the two leaf disks or on the bridge connecting the disks) was noted. The mites that escaped during the experiment were not considered in the analysis. This explains why in the result parts, the sum of the number of females retrieved on one or the other disk are not always equal to 100 %.

Statistical analyses

Statistical analysis were computed with R (R Development Core Team, 2009). Choices, prey species, plant and prey stages were considered as binary variables. (GLM analysis, Generalized Linear Model) was performed on global choices (all the items considered at once) for assessing plant, prey species, prey stages and time effects. Exact binomial tests were performed on global choices and on every item separately, in order to compare the effect of the different factors on each population for the different items considered.

Results

The GLM analysis (Table 2) shows that the choices observed during the experiment were not significantly different over time, on a 48 hours period. For this, all the observations done on the 48 hours of the experiment were grouped in the following results. All the other factors and their interactions significantly affected the predators' choices.

Considering the whole dataset,, the two populations of *P. longipes* showed the same behaviour in regards to the three factors considered. Both populations of the predator

significantly preferred to go and stay on leaves infested by *T. urticae* than by *T. evansi*; on leaves infested by mobile stages than by eggs; and on tomato leaves than on bean leaves (Figure 1).

Table 2. Results of GLM procedure resumming effects of predator population, prey species (P.sp), prey stage (P.st), plant support and time on percentage of each of the two populations tested [(A) and (C)] that chose or avoided different plant substrate/ prey species/ prey stage combinations.

Dependant variable	Parameter estimate	Standard Error	P ^a
Constant	-21.405	4.058	< 0.001
P. sp	8.248	2.746	0.003
Predator	8.887	2.349	< 0.001
Time	0.031	0.530	0.954
Substrate	9.243	2.434	< 0.001
P. st	18.894	2.527	< 0.001
P. sp × Predator	-3.493	1.601	0.029
P. sp × Time	0.142	0.474	0.765
Predator × Time	-0.116	0.287	0.686
P. sp × Substrate	-3.982	1.698	0.019
Predator × Substrate	-4.470	1.435	0.002
Time × Substrate	0.245	0.403	0.543
P. sp × P. st	-8.489	1.646	< 0.001
Predator × P. st	-8.426	1.437	< 0.001
Time × P. st	-0.148	0.290	0.609
Substrate × P. st	-8.408	1.476	< 0.001
P. sp × Predator × Time	-0.473	0.248	0.849
P. sp × Predator × Substrate	1.805	1.002	0.071
P. sp × Time × Substrate	-0.373	0.376	0.321
Predator × Time × Substrate	-0.016	0.026	0.538
P. sp × Predator × P. st	3.786	0.956	< 0.001
P. sp × Time × P. st	-0.011	0.247	0.963
Predator × Time × P. st	0.198	0.165	0.230
P. sp × Substrate × P. st	4.003	1.000	< 0.001
Predator × Substrate × P. st	4.308	0.860	< 0.001
Time × Substrate × P. st	-0.062	0.212	0.769
P. sp × Predator × Time × Substrate	0.193	0.193	0.320
P. sp × Predator × Time × P. st	-0.044	0.132	0.742
P. sp × Predator × Substrate × P. st	-1.964	0.591	< 0.001
P. sp × Time × Substrate × P. st	0.165	0.192	0.393
Predator × Time × Substrate × P. st	-0.011	0.116	0.922
P. sp × Predator × Time × Substrate × P. st	-0.0698	0.100	0.487

^a values in bold indicate a significant effect

If we consider the effect of each factor separately, at first *Phytoseiulus longipes* (A) and (C) were both significantly more attracted by clean tomato leaves than by clean bean leaves (Figure 2). Furthermore, when offered pre-infested leaves (by *T. urticae*) and clean leaves, whatever the plant, both *P. longipes* populations were significantly attracted by pre-infested plants (Figure 2). *Phytoseiulus longipes* (A) and (C) showed the same behaviour patterns concerning the prey species choice (Figure 3). They were both significantly attracted by mobile stages of *T. urticae* than by mobile stages of *T. evansi*, whatever the plant considered. However, no particular preference was observed when the eggs of the two pest species were offered on tomato or on bean (Figure 3). At last, whatever the plant, *P. longipes* (A) and (C) were significantly more attracted by mobile stages than by eggs of both prey species (Figure 4). The only difference observed, unless not significant, is that 22 % of *P. longipes* (C) individuals showed an erratic behaviour (*i.e.*, spent some time in the leaves where were proposed eggs of *T. evansi*) before going to and staying on the leaves where were offered mobile stages of *T. evansi*, while only 2 % of *P. longipes* (A) individuals did.

Figure 1. *Phytoseiulus longipes* (A) and (C) choices (%) for different plant supports, prey species and prey stages on a 48 hours period (11 items considered for each population). $n_{10} = 30$ for each item. Exact binomial test, level of significance: ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

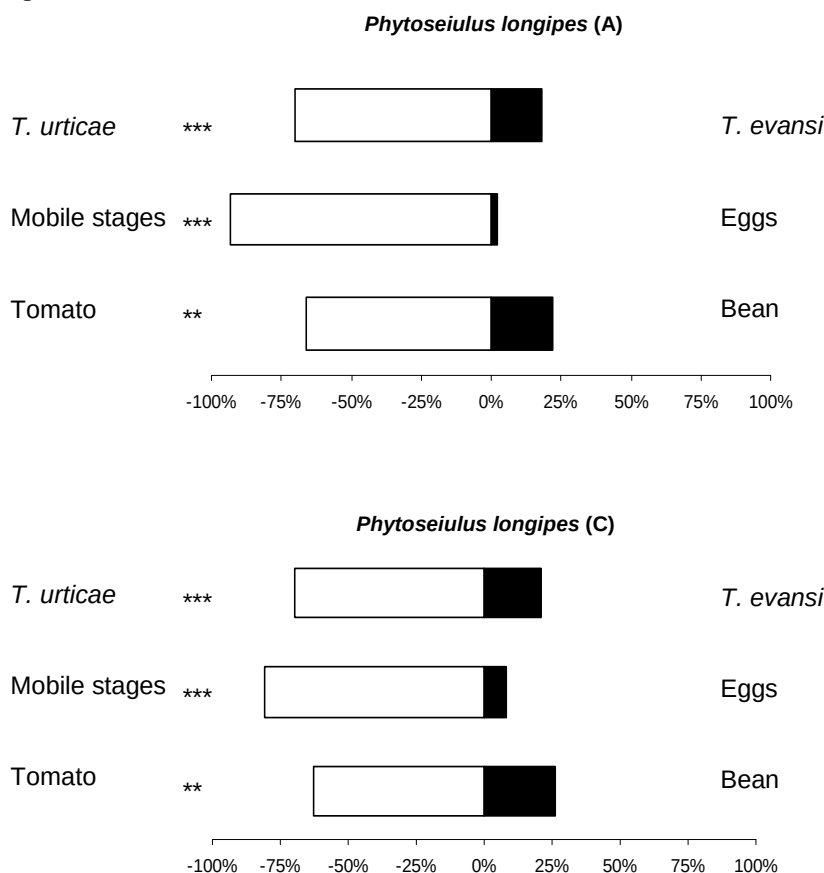


Figure 2. *Phytoseiulus longipes* (A) and (C) attractiveness (%) depending on the plant on a 48 hours period. $n_{10} = 30$ for each item. Exact binomial test, level of significance: ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

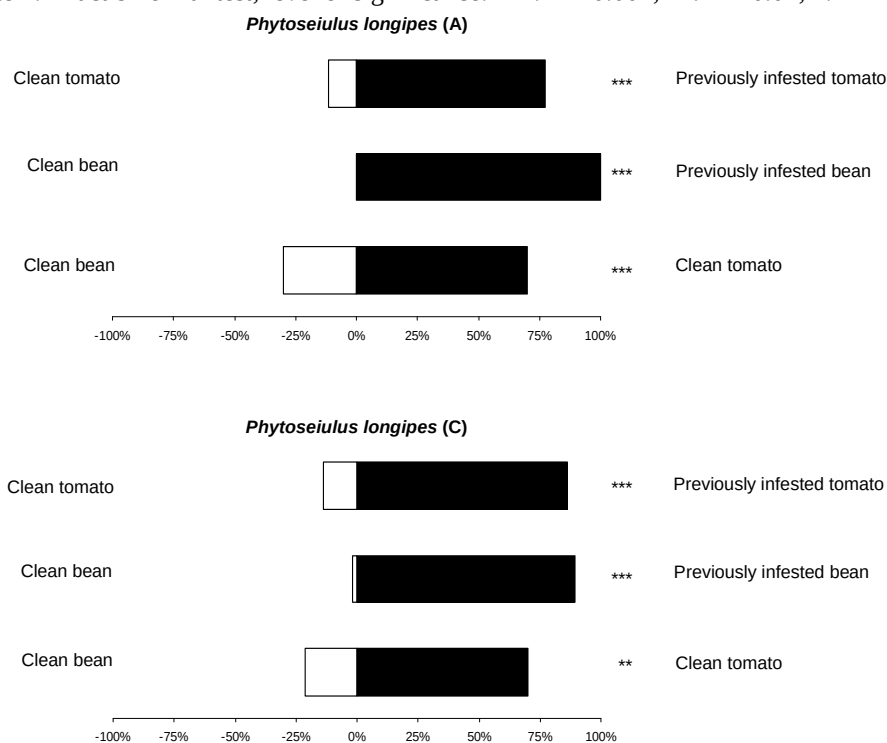


Figure 3. Impact of prey species on *Phytoseiulus longipes* (A) and (C) attractiveness (%) for different plant/ prey stages combinations on a 48 hour period. $n_{t0} = 30$ for each item. Exact binomial test, level of significance: ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$.

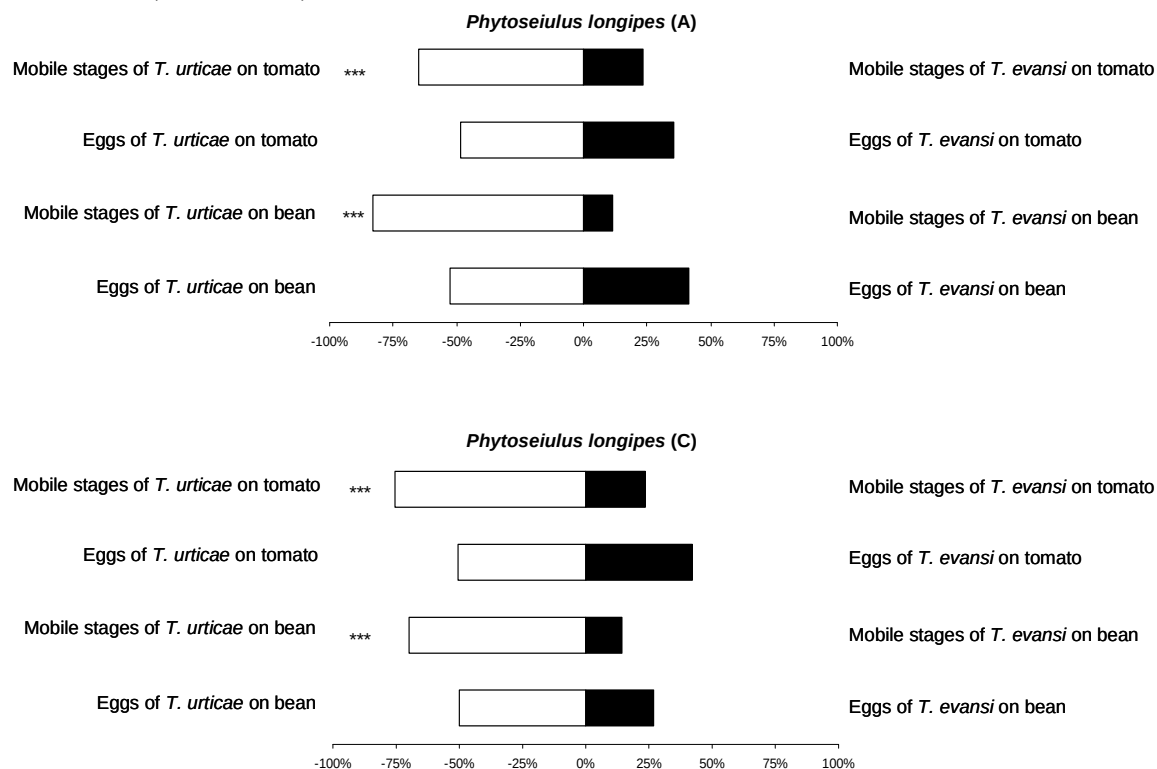
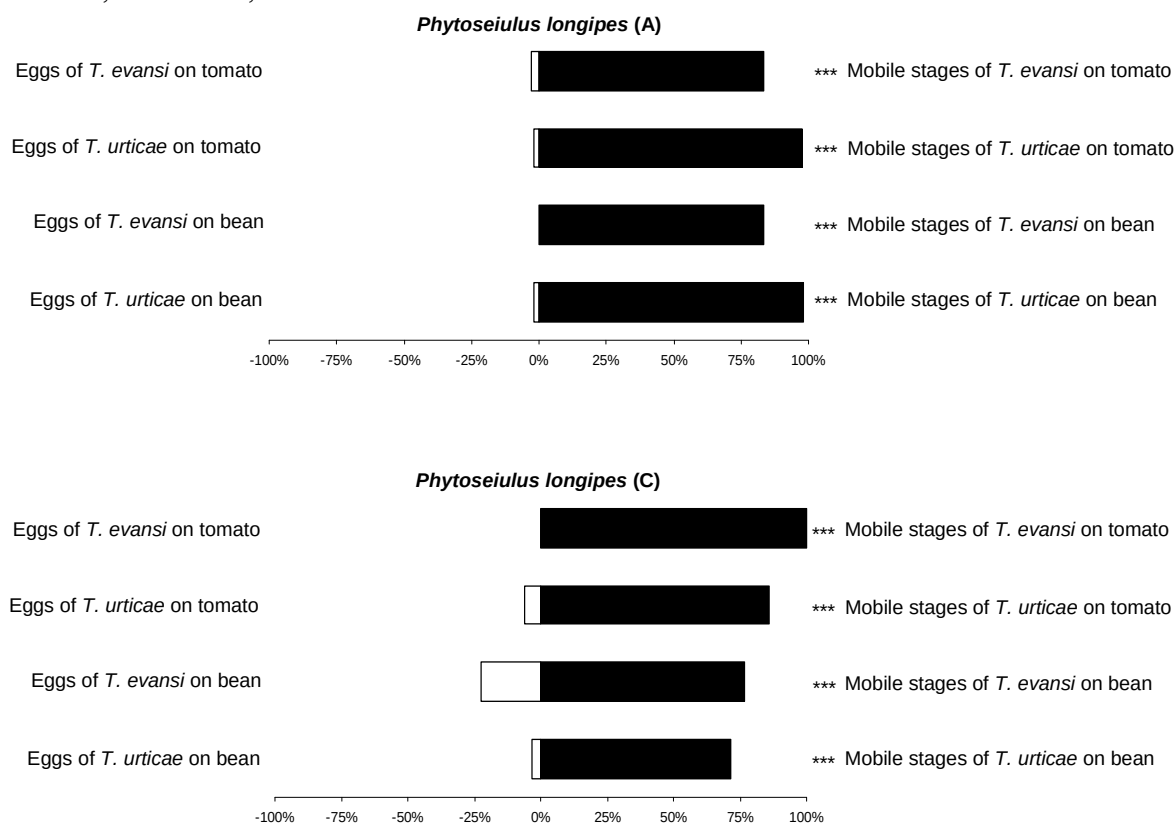


Figure 4. Impact of prey stage on *Phytoseiulus longipes* (A) and (C) attractiveness (%) for different plant/ prey species combinations on a 48 hour period. $n_{t0} = 30$ for each item. Exact binomial test, level of significance: ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$.



Discussion

***Phytoseiulus longipes* attractiveness consistency**

The choice experiments performed in the present study first show consistent results over time. At least on a 48 hours basis, adult gravid females of both populations of *P. longipes* stayed in most cases on the patch they were first attracted by. This result is in accordance with those obtained by Furtado *et al.* (2007) during 24 hours while offering to *P. longipes* either *T. urticae* or *T. evansi* on tomato leaflets.

The present study shows that both *P. longipes* populations, unless the GLM analysis indicates a significant effect of the population of the predator in the global data set analysis, actually showed identical behaviours when the results were analysed separately.

A discussion on the effects of the three factors tested will first be proposed for the two populations of *P. longipes* considered. Then, relations between the absence of differences between these two populations and the results emphasised in the first of the two papers of the present series will be discussed.

***Phytoseiulus longipes* attractiveness behaviour**

Pre-infestation of tomato or bean by *T. urticae* attracted more *P. longipes* than clean plants. *Phytoseiulus longipes*, as other Phytoseiidae species, and especially *P. persimilis*, seem to be attracted by the whole blends emitted by attacked plants, called Herbivore-Induced plant volatiles (HIPV) (Takabayashi *et al.*, 2000; De Moraes *et al.*, 2004; Kant *et al.*, 2004; Kant *et al.*, 2008; van Wijk *et al.*, 2008).

Furthermore, while having the choice between mobile stages and eggs of both preys, *P. longipes* always chooses to forage on leaves with mobile stages, whatever the plant. The attraction of *P. longipes* seems thus to be guided by the compounds emitted by the plants after an herbivory attack.

Tetranychus urticae mobile stages were more attractive for *P. longipes* than *T. evansi* ones, whatever the plant. On the opposite, when offered the choice between the eggs of the two prey species on both tomato or bean, no particular preference could be noticed. The attractivity of *P. longipes* for the prey seems to be lead (1) by compounds emitted after an attack, *i.e.* HIPV; (2) that those HIPV from *T. urticae* or *T. evansi* attacks lead to different attraction behaviours. The spider mites' saliva injected into plant cells during an attack induces the production of volatiles in the plants (Takabayashi *et al.*, 2000). It has already been shown that *T. urticae* and *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) (red form and synonym of *T. urticae*) attacks lead to different volatile emission plant response and consequently to a difference in attractiveness from a predator (Takabayashi *et al.*, 2000). Kant *et al.* (2008) observed that different lines of *T. urticae* also induces the production of different compounds and chemical signals after feeding on tomatoes. Plant physiological, chemical and physical characteristics are supposed to greatly affect the attack of an herbivorous species by a natural enemy. Consequently, the adaptation to those characteristics by herbivorous is suspected to play an important role in its defence towards natural enemy avoidance (De Moraes *et al.*,

2004). In this way, *T. evansi*, an oligophagous species, in opposition to the very polyphagous *T. urticae*, might have coevolved with solanaceous plants. It could thus be assumed that the TRSM attacks may lead to volatile emission from tomato, apparently different and less attractive for *P. longipes* than the volatile emission induced by an attack of *T. urticae*, a more polyphagous herbivore species.

Phytoseiulus longipes was more attracted by clean tomato than by clean bean. However, no more plant effect was observed when preys were disposed on the plant supports. When eggs are provided, *P. longipes* is equally attracted by bean and tomato whatever the prey. *Phytoseiulus longipes* seems to detect the presence of eggs of preys but cannot discriminate between the prey species nor the plant support. Such result has never been reported in literature, as the attractiveness is not lead by an herbivorous attack of the plant. Food presence is certainly linked to chemical compounds emitted by the prey eggs, that do not allow the predator species to recognize the prey identity (species). Furthermore, The presence of egg prey seems to modify the plant attractiveness. More studies are needed to better determine the factors that lead to such behaviour.

The reason why *P. longipes* prefers to forage on clean tomato than on clean bean remains unclear. This species seems to have developed a long-term attractiveness at least for this plant, and maybe for other solanaceous plants, as *P. longipes* (A) and (B) were also found on other wild Solanaceae such as *Solanum americanum* Miller and *Salpichroa organifolia* L. (Furtado *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008, Tixier *et al.*, 2009). Furthermore, even if *P. longipes* (C) was not found on solanaceous plants, results of the previous paper (Ferrero *et al.*, 2010, this issue) showed that this population could also develop and reproduce well on tomato fed on *T. urticae*. *Phytoseiulus longipes* probably originated from South America, unless further studies would have to demonstrate it (Takahashi et Chant, 1993; Tixier *et al.*, 2009). A coevolution between *P. longipes* and the complex tomato-TSSM or TSRM could explain the attractiveness of this predator for tomato. Solanaceous plants actually also originated from South America, and coevolution is highly susceptible to have occurred in the *Tetranychus* specialized genus *Phytoseiulus* (McMurtry & croft, 1997).

Attractiveness and feeding behaviour differences

Phytoseiulus longipes (C), found and then reared on the TSSM, cannot develop nor reproduce on *T. evansi* (Ferrero *et al.*, 2010, this issue). Its attractiveness for *T. urticae*, whatever the plant, could thus be easily explained by the ability of this population to recognize HIPV from plants attacked by the TSSM. However, the Argentinean and Brazilian populations of *P. longipes* could develop and reproduce as well on *T. urticae* as on *T. evansi*, whatever the plant (Ferrero *et al.*, 2010, this issue). Furthermore, on tomato, both have a higher intrinsic rate of increase fed on the TRSM than on the TSSM (Furtado *et al.*, 2007; Ferrero *et al.*, 2010, this issue). One would thus expect a better attractiveness for *T. evansi* than for *T. urticae*, especially on tomato plant support. But this is not the case, as a higher attractiveness was observed for *T. urticae* whatever the plant considered in the present study. At least three hypotheses could explain such a result:

1. *Rearing conditions*. Predatory mites have the ability to learn odours from experience, in less than one day, while reared on a particular species, and to be afterwards more attracted by this species while offered different foods (Takabayashi & Dicke, 1992). Rearing conditions thus could have affected *P. longipes* behaviour. Indeed, Furtado *et al.* (2007) reared the Brazilian population of *P. longipes* fed on *T. evansi* on tomato, and showed that this population was more attracted by tomato leaves infested by *T. evansi* than by *T. urticae*. In the present study, both populations were reared fed on *T. urticae* on bean leaves for a few months [*P. longipes* (A)] or years [*P. longipes* (C)] before the experiment, which could have modified the attractiveness of the Argentinean population for a specific prey.

2. *Tetranychus evansi* / *tomato coevolution*. As previously mentioned, herbivores have the ability to develop response from HIPV emission from a plant they are strongly linked to (De Moraes *et al.*, 2004). *Tetranychus evansi*, being an oligophagous herbivore specialized on solanaceous plants, might have developed a way to induce a less attractive response from the plant than the blends usually induced by spider mites, and especially by *T. urticae*.

3. *Phytoseiulus longipes* *host-race formation*. The third hypothesis is directly linked to conclusions emphasised in the previous paper on host race formation, assuming that *T. urticae* was the original prey of *P. longipes*. Local adaptation would have lead to the formation of *P. longipes* populations also able to feed on *T. evansi*. We can thus assume that such an adaptation have led to the ability to exploit another prey but not to better discriminate this prey from the “ancestral” one after a plant attack. Further experiments have to be performed in order to test those hypotheses, especially phylo-geographical analyses in the species *P. longipes*.

Conclusion

The present paper, together with Ferrero *et al.* (2010, this issue) relates for the first time in the family Phytoseiidae what seems to be a host-plant mediated specialisation for a prey species. Host-plant preference for tomato (or solanaceous plants blends) might have lead *P. longipes* (A) [and probably (B)], collected on solanaceous plants, to develop the ability to feed and reproduce on *T. evansi*, while two other populations [(C) and probably (SA)], found on other countries on other plants, cannot. This statement, together with the results obtained by Ferrero *et al.* (2009, 2010) on the humidity tolerance of this species and its efficiency to control both TRSM and TSSM in semi-field conditions first lead to enthusiastic perspectives for the biological control of tetranychids on tomato crops. Further experiments would be required to better characterise and test the different hypotheses emphasised by these two studies. At first, phylo-geographic analyses, as well as the study of breeding compatibilities between the different populations of *P. longipes*, would help to demonstrate the host-plant mediated specialisation. On the other hand, the mechanism that induces the attractiveness of *P. longipes* for tomato is still unknown, as well as a possible detoxification of toxins sequestered by *T. evansi* feeding on tomato. Projects aiming to understand those mechanisms are thus very important. At last, as Kant *et al.* (2008) recently showed that plant response could be different depending on the populations of *T. urticae* attacking tomatoes, one can

wonder if *P. longipes* populations' behaviours would be similar if different populations of *T. evansi* are tested.

Acknowledgements

The authors thanks Alain Migeon for providing *T. evansi*, Pr Salvatore Ragusa for providing *P. longipes* (C) and Pr Gilberto José de Moraes for providing *P. longipes* (B). Funds for this study were provided by Koppert BS (Berkel en Rodenrijs, The Netherlands). A PhD fellowship for the senior author is provided half from Koppert BV and half from the ANRT (Association Nationale de la Recherche Technique, Paris, France).

References

- Bonato, O. (1999) The effect of temperature on life history parameters of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental & Applied Acarology*, **23**, 11-19.
- De Boer, J.G., Dicke, M. (2005) Information use by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae), a specialised natural enemy of herbivorous spider mites. *Applied Entomology and Zoology*, **40**, 1-12.
- De Boer, J.G., Snoeren, T.A.L. & Dicke, M. (2005) Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and non prey herbivores. *Animal Behaviour*, **69**, 869-879.
- De Moraes, C.M. & Mescher, M.C. (2004) Biochemical crypsis in the avoidance of natural enemies by an insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Science*, **101**, 8993-8997.
- Cédola, C.V., Sánchez, N.E. & Liljesthröm, G.G. (2001). Effect of tomato leaf hairiness on functional and numerical response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiida). *Experimental and Applied Acarology*, **25**, 819-831.
- Eubanks, M.D., Blair, C.P. & Abrahamson, W.G. (2003). One host shift leads to another? Evidence of host race formation in a predaceous gall-boring beetle. *Evolution*, **57**(1): 168-172.
- Ferrero, M., Atuahiva, T., Calvo, F.J., Tixier, M.-S. & Kreiter, S. (2010) Biological control of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard and *T. urticae* Koch by *Phytoseiulus longipes* Evans, in tomato greenhouses in Spain [Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae]. *Biological Control* (Submitted).
- Ferrero, M., Gigot, C., Tixier, M.-S., Van Houten, Y. & Kreiter, S. (2009) Egg hatching response to a range of relative humidities for six species of Phytoseiid mites [Acari: Phytoseiidae]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (Accepted).
- Ferrero, M., Kreiter, S. & Tixier, M.-S. (2008) Ability of *Phytoseiulus longipes* to control spider mite pests on tomato in European greenhouses. *Integrative Acarology*, Proceedings of the 6th EURAAC, Montpellier, 21-25th July 2008, 461-468.
- Ferrero, M., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. (2007) Life tables of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*, **41**, 45-53.

- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S. & Knapp, M. (2006) Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, **40**, 157-174.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. (2007) Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control*, **42**, 139-147.
- Gerson, U., Smiley, R.L. & Ochoa, T. (2003) Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Kant, M.R., Ament, K., Sabelis, M.W., Haring, M.A. & Schuurink, R.C. (2004) Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology*, **135**, 483-495.
- Kant, M.R., Sabelis, M.W., Haring, M.A. & Schuurink, R.C. (2008) Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **275** (1633), 443-452.
- Kennedy, G.G. (2003) Tomato, pest, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology*, **48**, 51-72.
- Koller, M., Knapp, M. & Schausberger, P. (2007) Direct and indirect adverse effects of tomato on the predatory mite *Neoseiulus californicus* feeding on the spider mite *Tetranychus evansi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **125**, 297-305.
- Magalhães, S., Forbes, M.R., Skoracka, A., Osakabe, M., Chevillon, C. & McCoy, K. (2007) Host race formation in the Acari. *Experimental and Applied Acarology*, **42**, 225-238.
- McMurtry, J.A. & Croft, B.A. (1997) Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology*, **42**, 291-321.
- Migeon A & Dorkeld F, 2007. Spider Mites Web: a comprehensive database for the Tetranychidae. www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb (accessed September 2009)
- Migeon, A., Ferragut, F., Escudero-Colomar, L.A., Fiaboe, K., Knapp, M., Moraes, G.J.de, Ueckermann, E. & Navajas, M. (2009) Modelling the spatial distribution of the invasive tomato red spider mite, *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*, **48**, 199-212.
- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. (1985) Comparison of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) as prey for eight species of phytoseiid mites. *Entomophaga*, **30**, 393-397.
- Oatman, E.R., Fleschner, C.A. & McMurtry, J.A. (1967). New highly destructive spider mite present in Southern California. *Journal of Economic Entomology*, **60**, 477-480.
- R Development Core Team (2009) R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org
- Saunyama, I.G.M. & Knapp, M. (2003) Effect of pruning and trellising of tomatoes on red spider mite incidence and crop yield in Zimbabwe. *African Crop Science Journal*, **11**(4), 269-7.
- Schilmiller, A.L. & Howe, G.A. (2005) Systemic signaling in the wound response. *Current Opinion in Plant Biology*, **8**, 369-377.
- Silva, P. (1954). A new noxious mite on tomato in Bahia. *Boletim do Instituto Biologico de Bahia*, **1**, 1-20.

- Silva, F.R. da, Moraes, G.J. de & Knapp, M. (2008) Distribution of *Tetranychus evansi* and its predator *Phytoseiulus longipes* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in southern Brazil.
- Simmons, A.T. & Gurr, G.M. (2005) Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology*, **7**, 265-276.
- Smith, L., Cuellar, M.E. & Melo, E.L. (1996) Evaluating prey preference by several phytoseiid predators for *Mononychellus tanajoa* (Bondar) and *M. caribbeanae* McGregor (Acari: Tetranychidae) in cassava. *Biological Control*, **7**, 179-184.
- Takabayashi, J. & Dicke, M. (1992) Response of predatory mites with different rearing histories to volatiles of uninfested plants. *Entomologia Experimentalis and Applicata*, **64**, 187-193.
- Takabayashi, J., Shimoda, T., Dicke, M., Ashihara, W. & Takafuji, A. (2000) Induced response of tomato plants to injury by green and red strains of *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, **24**, 377-383.
- Takahashi, F. & Chant, D.A. (1993) Phylogenetic relationships in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari:Phytoseiidae) I. Geographic distribution. *International Journal of Acarology*, **19**(1), 15-22.
- Tixier, M.S., Ferrero, M., Okassa, M., Guichou, S. & Kreiter, S. (2009) On the specific identity of specimens of *Phytoseiulus longipes* Evans (Mesostigmata: Phytoseiidae) showing different feeding behaviours: morphological and molecular analyses. *Bulletin of Entomological Research* (In Press).
- van den Boom, C.E.M., van Beek, T.A., Posthumus, M.A., Groot, A. de & Dicke, M. (2004) Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. *Journal of Chemical Ecology*, **30**, 69-89.
- van Wijk, M., Bruijn, P.J.A. de & Sabelis, M.W. (2008) Predatory mite attraction to herbivore-induced plant odours is not a consequence of attraction to individual herbivore-induced plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, **34**, 791-803.
- Zhang, Z.Q. (2003) Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control. CABI, London, United Kingdom.

2.3. Attraction de *Phytoseiulus longipes* pour différentes combinaisons de plantes hôtes, espèces de proies et stades de proies – Conclusions

Les choix de *P. longipes*, quelle que soit la population étudiée, sont restés constants au cours des 48 heures qu'a duré l'expérimentation pour chacune des 11 modalités testées. Ceci est en accord avec les travaux de Furtado *et al.* (2007) qui avaient observé la constance des choix de *P. longipes* (B) sur une durée de 24 heures.

Comme souligné dans des études précédentes (Dicke & van Loon, 2000 ; Drukker *et al.*, 2000 ; De Boer et Dicke, 2005 ; De Boer *et al.*, 2005), les HIPV émis par des plantes pré-infestées ont été plus attractifs que les odeurs des feuilles saines, quelle que soit la plante. La même remarque peut être tirée du fait que *P. longipes* a toujours été significativement plus attiré par des feuilles avec des stades mobiles (qui se nourrissent de la plante) que par des feuilles sur lesquelles avaient été placés des œufs et ce, quelle que soit la plante.

Les deux populations ont également été plus attirées par les stades mobiles de *T. urticae* que par les stades mobiles de *T. evansi*. En revanche, en présence des œufs des deux espèces de proie, aucune différence n'a pu être notée concernant le choix de *P. longipes*. Cela entraîne deux constats : (1) comme il a été vu précédemment, les HIPV émis par la plante en réponse à l'attaque d'herbivores attire le prédateur ; (2) les HIPV émis sont différents en présence de *T. urticae* et de *T. evansi*. Les tétranyques injectent une substance salivaire dans le contenu des cellules lorsqu'ils se nourrissent, substance qui induit la réponse de la plante (Takabayashi *et al.*, 2000). Il a déjà été montré que plusieurs populations de *T. urticae* induisaient des réponses différentes chez la tomate en particulier (Takabayashi *et al.*, 2000 ; Kant *et al.*, 2008). Il semble donc justifié de penser qu'il puisse y avoir une variabilité de réponse d'une plante entre des attaques de deux espèces différentes de tétranyques. De plus, les caractéristiques physiologiques, chimiques et physiques d'une plante sont supposées agir sur l'attaque d'un herbivore par un ennemi naturel. L'adaptation des herbivores à ces caractéristiques est suspectée de jouer un rôle important dans leur défense contre les prédateurs (De Moraes *et al.*, 2004). De cette manière, *T. evansi*, une espèce oligophage (par opposition à *T. urticae*, espèce très polyphage) a pu coévoluer avec les solanacées et donc, voir la réponse des plantes à ses attaques modifiée. Il est clair que *T. evansi* induit des émissions de HIPV par les plantes dont il se nourrit. Cependant, ces HIPV semblent moins attractifs pour *P. longipes* que ceux induits par *T. urticae*.

Les deux populations de *P. longipes* ont été plus attirées par la tomate que par le haricot lorsqu'aucune proie n'était présente. En revanche, le fait qu'aucun choix n'ait été fait par les populations des deux prédateurs, lorsque des œufs des deux espèces étaient proposés, est nouveau pour la littérature. En effet, cela signifie que *P. longipes* détecte la présence de la proie alors que la plante n'a pas été attaquée, mais ne peut pas reconnaître une espèce de l'autre. Des études concernant ce point permettraient certainement de mieux comprendre

encore le comportement des Phytoseiidae. De plus, l'attraction de *P. longipes* pour la tomate, quelle que soit la population, est surprenante. Ce prédateur semble avoir développé une attraction transmissible sur le long terme pour cette plante et probablement pour d'autres solanacées, puisque *P. longipes* (A) et (B) ont également été collectés dans des colonies de *T. evansi* sur d'autres plantes de cette famille comme *S. americanum* et *S. organifolia* (Furtado *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008, Annexe 3). De plus, même si *P. longipes* (C) n'a pas été trouvé sur Solanaceae, les résultats obtenus précédemment (Article A3) ont montré que cette population pouvait se développer et se reproduire aussi bien que les autres sur tomate. *Phytoseiulus longipes* est probablement originaire d'Amérique du Sud, même si cela reste à démontrer, par des études phylo-géographiques notamment (Takahashi et Chant, 1993; Tixier *et al.*, 2009). De ces résultats, comme de ceux issus de l'article A4, on peut en déduire qu'il est probable qu'une coévolution ait eu lieu entre *P. longipes* et le complexe tomate – *T. urticae* et/ ou tomate – *T. evansi*.

3. Les comportements alimentaires de *Phytoseiulus longipes* - Synthèse

3.1. Synthèse et discussion

Deux comportements alimentaires distincts ont été observés chez une même espèce de Phytoseiidae, *P. longipes* :

- (1) une population chilienne, collectée et élevée avec *T. urticae*, ne peut pas se développer ou se reproduire lorsqu'elle est nourrie avec *T. evansi* sur tomate, comme il avait été démontré précédemment pour *P. longipes* (SA) (Moraes & McMurtry, 1985) ;

- (2) des populations argentine et brésilienne, collectées sur *T. evansi* sur tomate, puis élevées sur *T. urticae* sur haricot, ont conservé la capacité de se développer et de se reproduire lorsqu'elles sont nourries avec *T. evansi* sur tomate.

De l'étude des traits d'histoire de vie de ces populations, il est apparu que la tomate avait deux effets, additifs, sur les performances de ce prédateur :

- (1) un effet négatif direct, observé sur toutes les populations de *P. longipes*, induit par l'exsudation de substances toxiques par les trichomes glandulaires portés par les feuilles et les tiges de la tomate ;

- (2) un effet négatif indirect, observé uniquement chez *P. longipes* (C), induit par la séquestration par *T. evansi* de composés toxiques produits par la tomate. Bien que ces effets aient été mis en évidence de manière empirique pour la deuxième fois chez un acarien

prédateur (la première fois par Koller *et al.*, 2007), le fonctionnement exact de ces processus est encore mal connu.

De l'étude de l'attraction de deux populations de *P. longipes* [(A) et (C)] pour des combinaisons de plantes hôtes / espèces de proie / stade de proie, il est ressorti plusieurs conclusions :

- (1) les deux populations de *P. longipes* présentent la même attirance quel que soit le choix proposé ;
- (2) *P. longipes* est plus attiré par la tomate que par le haricot ;
- (3) *P. longipes* est plus attiré par *T. urticae* que par *T. evansi*, quelle que soit la plante ;
- (4) *P. longipes* est plus attiré par les stades mobiles que par les œufs des proies, quelles que soient la plante et l'espèce de proie.

Plusieurs constats résultent de l'ensemble de ces résultats. Premièrement, l'attraction de *P. longipes* (A) et (B) pour *T. evansi* est contradictoire avec ce qu'avait obtenu Furtado *et al.*, 2007. De plus, ces deux populations présentent des performances supérieures lorsqu'elles sont nourries avec *T. evansi* qu'avec *T. urticae* sur tomate. Au moins trois hypothèses peuvent expliquer de tels résultats :

(1) *Méthodes d'élevage*. Il a été montré que les Phytoseiidae peuvent apprendre à reconnaître des odeurs émises suite à l'attaque d'une plante par une certaine espèce, et de reconnaître cette odeur moins de 24 heures après (Takabayashi & Dicke, 1992). Toutes les populations de *P. longipes* ont été élevées avec *T. urticae* sur haricot dans nos expérimentations. De plus, Furtado *et al.* (2007), qui ont montré une attraction de *P. longipes* (B) pour *T. evansi*, ont élevé ce prédateur en le nourrissant avec *T. evansi* sur tomate. Ceci pourrait donc avoir eu un effet sur l'attraction de *P. longipes*.

(2) *Coévolution* *Tetranychus evansi* / *tomate*. Comme il a déjà été dit, les herbivores ont la capacité de développer une réponse à l'émission d'HIPV d'une plante à laquelle ils sont fortement liés. (De Moraes *et al.*, 2004). *Tetranychus evansi*, qui est inféodé aux Solanaceae, pourrait avoir développé un moyen de provoquer une réponse de la plante à ses attaques moins attractive pour les prédateurs que les réponses habituellement induites (par *T. urticae* en particulier).

(3) *Formation de races* de *Phytoseiulus longipes* induite par l'hôte (host-race formation). En supposant que *T. urticae* est la proie ancestrale de *P. longipes*, la spécialisation de *P. longipes* au complexe *T. urticae* – tomate, pourrait avoir conduit ce prédateur à

développer la capacité à se nourrir également de *T. evansi*, tout en gardant une préférence pour *T. urticae*.

3.2. Conclusions

Ce chapitre présente pour la première fois chez les Phytoseiidae ce qui semble être une spécialisation pour une proie (*T. evansi*) induite par la plante hôte. La préférence de *P. longipes* (A) et (B) pour la tomate (ou les Solanaceae) a pu conduire ce prédateur à développer la capacité à se développer et à se reproduire sur *T. evansi*, alors que d'autres populations [(C) et (SA)], découvertes sur d'autres plantes dans d'autres zones géographiques, ne le peuvent pas. Ces conclusions sont très encourageantes pour développer de nouveaux thèmes de travail dans l'étude du comportement et de l'évolution des Phytoseiidae et de nombreuses pistes de recherches ont été suggérées tout au long de ce chapitre : dans un premier temps, des études phylo-géographiques, ainsi que l'étude des croisements entre les différentes populations de *P. longipes*, pourraient confirmer sa spécialisation pour *T. evansi* induite par le biais de la plante hôte. L'attraction sur le long terme de *P. longipes* pour la tomate reste également un mécanisme inexpliqué pour l'instant, tout comme la possible détoxification par *P. longipes* de toxines séquestrées par *T. evansi* lorsque ce dernier se nourrit de tomate.

De plus, ces résultats peuvent avoir des conséquences très positives pour l'amélioration de la lutte biologique contre les tétranyques tisserands ravageurs de la tomate. La connaissance (ou la démonstration) de l'efficacité d'un prédateur en laboratoire n'est cependant pas suffisante et d'autres travaux doivent être conduits dans ce sens, travaux qui seront présentés dans le chapitre suivant.

Références

- Badii MH & McMurtry JA, 1983. Effect of different foods on development, reproduction and survival of *Phytoseiulus longipes* (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga* 28(2): 161-166.
- Badii MH & McMurtry JA, 1984. Life history of and life table parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* 25 (2): 111-123.
- Badii MH, McMurtry JA & Flores AE, 1999. Rates of development, survival and predation of immature stages of *Phytoseiulus longipes* (Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 23: 611-621.
- Barbault R, 1997. Écologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. Masson, Paris, France.
- Birch LC, 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17: 15-26.
- De Boer JG & Dicke M, 2005. Information use by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae), a specialised natural enemy of herbivorous spider mites. *Applied Entomology and Zoology* 40: 1-12.
- De Boer JG, Snoeren TAL & Dicke M, 2005. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and non prey herbivores. *Animal Behaviour* 69: 869-879.
- De Moraes CM & Mescher MC, 2004. Biochemical crypsis in the avoidance of natural enemies by an insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Science* 101: 8993-8997.
- Dicke M & van Loon JJA, 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97: 237-249.
- Drukker B, Bruin J, Jacobs G, Kroon A & Sabelis MW, 2000. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. *Experimental and Applied Acarology* 24: 881-895.
- Eubanks MD, Blair Cp & Abrahamson WG, 2003. One host shift leads to another? Evidence of host race formation in a predaceous gall-boring beetle. *Evolution* 57(1): 168-172.
- Escudero LA & Ferragut F, 2005. Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 32: 378-384.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2006. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 40: 157-174.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier MS & Knapp M, 2007. Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control* 42(2): 139-147.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa T, 2003. Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Holling CS, 1959a. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.

- Holling CS, 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- Kant MR, Ament K, Sabelis MW, Haring MA & Schuurink RC, 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology* 135: 483-495.
- Kant MR, Sabelis MW, Haring MA & Schuurink RC, 2008. Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 275(1633): 443-452.
- Kennedy GG, 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the geis *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology* 48: 51-72.
- Koller M, Knapp M & Schausberger P, 2007. Direct and indirect adverse effects of tomato on the predatory mite *Neoseiulus californicus* feeding on the spider mite *Tetranychus evansi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125: 297-305.
- Magalhães S, Forbes MR, Skoracka A, Osakabe M, Chevillon C & McCoy K, 2007. Host race formation in the Acari. *Experimental and Applied Acarology* 42: 225-238.
- Migeon A & Dorkeld F, 2007. Spider Mites Web: a comprehensive database for the Tetranychidae. www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb (consulté en Septembre 2009).
- Moraes GJ de & McMurtry JA, 1985. Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of Phytoseiid mites. *Entomophaga* 30(4): 393-397.
- McMurtry JA & Croft BA, 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- Sabelis MW, 1985a. Developpement. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 43-53.
- Sabelis MW, 1985b. Reproduction. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 73-82.
- Sabelis MW, 1985c. Sex allocation. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 83-94.
- Sabelis MW & Janssen A, 1994. Evolution of life-history patterns in the Phytoseiidae. In *Mites - Ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Marilyn A. Houck. Chapman et Hall, Londres, Grande Bretagne, pp 70-98.
- Silva FR da, Vasconcelos GJN, Gondim Jr MGC & Oliveira JV, 2005. Exigências térmicas e tabela de vida de fertilidade e *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae). *Neotropical Entomology* 34(2): 291-296.
- Silva FR da, Moraes GJ de & Knapp M, 2008. Distribution of *Tetranychus evansi* and its predator *Phytoseiulus longipes* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in southern Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 45: 137-145.
- Simmons AT & Gurr GM, 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 265-276.
- Takabayashi J & Dicke M, 1992. Response of predatory mites with different rearing histories to volatiles of uninfested plants. *Entomologia Experimentalis and Applicata* 64: 187-193.

- Takabayashi J, Shimoda T, Dicke M, Ashihara W & Takafuji A, 2000. Induced response of tomato plants to injury by green and red strains of *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, 24, 377-383.
- Takahashi F & Chant DA, 1993. Phylogenic relationships in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari:Phytoseiidae) I. Geographic distribution. *International Journal of Acarology* 19(1): 15-22.
- Tixier MS, Ferrero M, Okassa M, Guichou S & Kreiter S, 2009. On the specific identity of specimens of *Phytoseiulus longipes* Evans (Mesostigmata: Phytoseiidae) showing different feeding behaviours: morphological and molecular analyses. *Bulletin of Entomological Research* (In Press).
- van Lenteren JC, Bale J, Bigler F, Hokkanen HMT & Loomans AJM, 2006. Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annual Review of Entomology* 51: 609-634.
- van der Merwe GG, 1968. A taxonomic study of the family Phytoseiidae (Acari) in South Africa with contributions to the biology of two species. *Entomology Memoirs, South Africa Department of Agricultural Technical Services* 18: 1-198.
- van Wijk M, Bruijn PJA de & Sabelis MW, 2008. Predatory mite attraction to herbivore-induced plant odours is not a consequence of attraction to individual herbivore-induced plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 34, 791-803.
- Vasconcelos GJN, Moraes GJ de, Delalibera Jr I & Knapp M, 2008. Life history of the predatory mite *Phytoseiulus fragariae* on *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) at five temperatures. *Experimental and Applied Acarology* 44: 27-36.
- Zhang ZQ, 2003. *Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI, London.

CHAPITRE IV

IMPACT DES FAIBLES HUMIDITES RELATIVES SUR CERTAINES ESPECES DE PHYTOSEIIDAE - CONSEQUENCES POUR L'UTILISATION DE *PHYTOSEIULUS LONGIPES* COMME AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE ET REFLEXIONS GENERALES SUR LA DECOUVERTE D'ESPECES TOLERANTES AUX CONDITIONS ARIDES

Plusieurs facteurs limitent l'efficacité des prédateurs en culture de tomate. Il a déjà été vu précédemment que la toxicité de la tomate due notamment à la présence de trichomes glandulaires sur les feuilles et les tiges des plantes du genre *Lycopersicon* (Kennedy, 2003) ne semblait pas être un facteur limitant pour *P. longipes* (Chapitre III). Les faibles humidités relatives (HR) régnant dans les cultures de tomate sous serres (van Houten *et al.*, 1995 ; Bolckmans & Calvo, comm. pers.) sont connues pour diminuer fortement, voire empêcher, les effectifs de certaines espèces de prédateurs de se développer (Bakker *et al.*, 1993 ; Schausberger, 1998 ; De Courcy Williams *et al.*, 2004 ; Walzer *et al.*, 2007). *Phytoseiulus persimilis*, l'espèce d'acarien prédateur la plus commercialisée au monde, et *a fortiori* en culture de tomate, est ainsi particulièrement sensible à la sécheresse (Stenseth, 1979 ; Pralavorio & Almaguel-Rojas, 1980 ; Perring & Lackey, 1989 ; Gaede, 1992 ; De Courcy Williams *et al.*, 2004). Parallèlement, les pullulations de tétranyques sont d'autant plus fortes que les humidités sont basses (Ferro & Chapman, 1979; Bakker *et al.*, 1993; Walzer *et al.*, 2007). Badii & McMurtry (1984), en étudiant la survie des œufs de *P. longipes* (SA) à plusieurs humidités relatives, ont observés que cette population pouvait être qualifiée de tolérante aux faibles humidités relatives, des éclosions étant observées jusqu'à 30 % HR. Étant donné que seule la tolérance aux faibles HR de *P. longipes* (SA) a été étudiée, et vu les différences observées entre cette population et les autres précédemment étudiées, il paraît donc indispensable de tester la tolérance des autres populations de *P. longipes*, candidates à la lutte biologique contre les tétranyques en culture de tomate. C'est l'un des objectifs de ce chapitre.

L'origine des différences de réponse physiologique à des HR différentes est mal connue chez les Phytoseiidae. Il est régulièrement signalé que ce sont les conditions climatiques des localités d'origine des espèces/ populations testées qui constituent le facteur explicatif essentiel (Kramer & Hain, 1989; Schausberger, 1998; Walzer *et al.*, 2007). Bakker *et al.* (1993) ont même montré que la variabilité de tolérance/ sensibilité de certaines espèces de Phytoseiidae était directement corrélée avec l'humidité relative moyenne relevée sur les lieux de collecte de chacune de ces espèces. Cependant, une analyse rapide de la littérature

permet d'observer qu'il existe des cas particuliers pour lesquels cette corrélation n'est pas possible (Ferrero, obs. pers.). D'autres facteurs, non identifiés jusqu'à présent, doivent donc être impliqués dans la variabilité de réponse des Phytoseiidae aux faibles HR.

Après avoir décrit la méthode d'évaluation la plus couramment utilisée pour caractériser la tolérance des Phytoseiidae aux humidités basses, la réponse à la sécheresse de deux populations de *Phytoseiulus longipes* sera comparée à celle d'autres prédateurs déjà commercialisés ou susceptibles de l'être. Dans une deuxième partie, une synthèse bibliographique de la réponse des Phytoseiidae à des humidités relatives différentes sera proposée. Cette synthèse bibliographique sera suivie d'une méta-analyse des données issues de cette étude, ainsi que d'une discussion sur les origines potentielles des différences de tolérance aux humidités relatives basses au sein des Phytoseiidae.

1. *Phytoseiulus longipes* tolère-t-il mieux les basses humidités relatives que d'autres prédateurs ?

1.1. Méthode d'évaluation

Le stade le plus sensible à la dessiccation chez les Phytoseiidae est l'œuf, essentiellement parce que c'est un stade immobile fixé au substrat, qui ne s'alimente pas et qui n'a donc aucune source d'eau par son alimentation, contrairement aux stades mobiles (Zhang & Kong, 1985 ; Croft *et al.*, 1993 ; Castagnoli & Simoni, 1994). Les stades mobiles, quant à eux, régulent leur teneur en eau non seulement en fonction de l'humidité relative du milieu ambiant (par transpiration), mais également en fonction de la nourriture, de leur activité ou encore du substrat sur lequel ils se déplacent (van Dinh *et al.*, 1988 ; Gaede, 1992). C'est pourquoi la méthode classiquement utilisée pour évaluer la réponse des acariens prédateurs à différentes humidités relatives consiste à calculer le taux d'éclosion des œufs d'une espèce pour plusieurs humidités relatives fixes.

Afin d'éviter toute perturbation extérieure, le protocole habituellement mis en oeuvre est le suivant : dans des contenants fermés de manière à éviter tout contact entre l'atmosphère extérieure et celle du contenant, un taux d'humidité est stabilisé grâce à l'utilisation d'une solution de sels portée à saturation. Winston & Bates (1960) et Greenspan (1977) donnent une liste de correspondances entre les concentrations des différents types de sels et les humidités relatives à obtenir. Les œufs sont ensuite déposés dans cette enceinte hermétique. Plusieurs systèmes de support d'œufs peuvent être utilisés, l'essentiel étant d'éviter tout contact entre les œufs et la solution présente dans le contenant, et d'utiliser un substrat inerte, afin de s'affranchir d'un éventuel effet du végétal (Gaede, 1992). Le système utilisé dans l'étude détaillée ci-après est représenté dans la Figure 16. Le protocole utilisé ensuite consiste à déposer des œufs d'âge identique dans une même enceinte, d'attendre une certaine période

(variable selon l'espèce) après laquelle tous les œufs auraient dû théoriquement éclore, et de noter alors le pourcentage d'œufs réellement éclos.

Lorsque cette expérimentation est répétée pour différentes humidités relatives, la réponse globale d'une espèce peut être représentée par une courbe sigmoïde, dans laquelle les HR sont représentées en abscisse et les pourcentages d'éclosion en ordonnée (Bakker *et al.*, 1993). On peut alors déduire l'HR et la pression de vapeur d'eau (VPD) auxquelles 50 % des œufs éclosent (respectivement intitulées RH₅₀ et VPD₅₀). Les méthodes de calcul de ces paramètres seront présentées dans l'article A5.

Figure 16. Exemple de dispositif utilisé pour évaluer la réponse à différentes humidités relatives chez les Phytoseiidae (Photo : Gigot C., Montpellier SupAgro).

Solution	HR (%)	VPD (hPa)	
MgCl ₂ " 6 H ₂ O	33	21.2	A
K ₂ CO ₃ " 9 H ₂ O	43	18.1	B
Ca(NO ₃) ₂ " 4 H ₂ O	51	15.5	C
KI	69	9.8	D
NaCl	76	7.6	E

1.2. Comparaison de la tolérance aux faibles humidités relatives de deux populations de *Phytoseiulus longipes* avec celle d'autres espèces de Phytoseiidae - Conséquences pour la lutte biologique.

De nombreuses études ont caractérisé la réponse d'espèces/ de populations de Phytoseiidae à des HR différentes (une liste exhaustive des études est présentée dans l'Article A6). Malgré la découverte de plusieurs espèces très tolérantes aux faibles HR, particulièrement des espèces appartenant au genre *Euseius* (McMurtry & Scriven, 1965; McMurtry, 1980; Bounfour & McMurtry, 1987; Schausberger, 1998; de Vis *et al.*, 2006), des solutions sont toujours attendues dans certaines cultures, notamment en serres de tomates (Zhang, 2003 ; Bolckmans, comm. pers.). L'acarien prédateur *P. longipes*, dont il a été montré auparavant que certaines populations [*P. longipes* (A) et (B)] étaient capables de contrôler les pullulations de tétranyques tisserands sur tomate (Articles A2, A3, A4), est

supposé tolérant aux HR basses, du fait des conclusions d'une étude conduite sur *P. longipes* (SA) (Badii & McMurtry, 1984). Dans l'article qui est présenté ci-après (A5), la réponse à différentes humidités relatives de six espèces de phytoséiides commercialisées ou susceptibles de l'être, dont *P. longipes* (A) et (C), est évaluée. Une discussion sur la comparaison de la tolérance/ sensibilité de ces espèces aux HR basses et les conséquences de cette étude pour la lutte biologique est ensuite développée.

ARTICLE A5

Accepté dans *Entomologia Experimentalis et Applicata* le 23-09-2009

des modifications mineures sont susceptibles d'avoir lieu ultérieurement

EGG HATCHING RESPONSE TO A RANGE OF RELATIVE HUMIDITIES FOR SIX SPECIES OF PREDATORY MITES [ACARI: PHYTOSEIIDAE]

M. FERRERO¹, C. GIGOT¹, M.-S. TIXIER¹, Y. VAN HOUTEN², S. KREITER¹

¹ Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bât. 16, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 02, France.
maxime.ferrero@gmail.com

² Koppert BV, Veilingweg 14, Postbus 155, 2650 AD Berkel en Rodenrijs, The Netherlands

Abstract

The efficiency of biological control agents is often affected by local conditions such as low relative humidity. This is especially true for mites of the family Phytoseiidae, and particularly for their egg stage. A key point in biological control is thus to assess the drought tolerance/sensitivity of the species of Phytoseiidae that are (or that will be) commercialized. In the present study we evaluated the egg hatching response (RH_{50} and VPD_{50}) to a relative humidity range for six different species of Phytoseiidae. *Typhlodromus athiasae* and *Phytoseiulus longipes* (Argentinean strain) were the most drought tolerant, with a RH_{50} / VPD_{50} of 43 % / 18.2 hPa and 43 % / 18.1 hPa, respectively. The most drought sensitive species were *Amblyseius swirskii*, *P. macropilis* and *P. persimilis*, with a RH_{50} / VPD_{50} of 63 % / 11.4 hPa, 69 % / 9.8 hPa and 70 % / 9.4 hPa, respectively. *Neoseiulus idaeus* and *P. longipes* (Chilean strain) showed an intermediate response with a RH_{50} / VPD_{50} of 49 % / 16.1 hPa and 50 % / 15.9 hPa, respectively. These results were similar to what had been obtained for the same species by other authors. However, surprising inter- and intraspecific differences, uncorrelated to climatic conditions of the area of origin, were observed. The possibility to localize species and/ or populations that could be efficient as biological control agents in dry conditions is discussed.

Key words: biological control, RH_{50} , VP_{50} , *Phytoseiulus longipes*, *Phytoseiulus persimilis*, *Phytoseiulus macropilis*, *Amblyseius swirskii*, *Neoseiulus idaeus*, *Typhlodromus athiasae*

Introduction

Biological control success, involving mite species of the family Phytoseiidae, is known to be affected by drought (see for example: Van Dinh *et al.*, 1988; Walzer *et al.*, 2007). Some of the most widely released predatory mites, such as *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Gerson *et al.*, 2003), are actually very sensitive to dry conditions (Stenseth, 1979; Pralavorio & Almaguel Rojas, 1980; Fournier *et al.*, 1985; Perring & Lackey, 1989; Gaede, 1992; Bakker *et al.*, 1993; De Courcy Williams *et al.*, 2004). Furthermore, spider mite outbreaks are often enhanced by dry conditions (Ferro & Chapman, 1979; Bakker *et al.*, 1993; Walzer *et al.*, 2007). Several studies have been conducted to find Phytoseiidae species or strains that could be more efficient as biocontrol agents in arid conditions than those already sold (Bakker *et al.*, 1993, Van Houten *et al.*, 1995; De Courcy Williams *et al.*, 2004; Walzer *et al.*, 2007). Even if some species/ strains, especially in the genus *Euseius* (McMurtry & Scriven, 1965; McMurtry, 1980; Bounfour & McMurtry, 1987; Schausberger, 1998; deVis *et al.*, 2006), have been found to be low humidity tolerant, there is still a number of crops for which no efficient solution as been proposed, as in tomato greenhouses for exemple. The present study focuses on the variation of egg survival rate at various humidities for six species that are already on the market and/or have a strong potential to be efficient in dry conditions (Ferrero *et al.*, 2007, Oliveira *et al.*, 2007; unpubl. data for *N. idaeus*). They belong to three of the four types of predators defined by McMurtry and Croft (1997): *P. persimilis*, *Phytoseiulus macropilis* (Banks) and two strains of *Phytoseiulus longipes* Evans [called Argentinean (A) and Chilean (C)] are *Tetranychus* sp. specialists (Type I). The two latter strains have been taken into consideration because they were collected in two different areas and because they show different feeding habits on *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Ferrero *et al.*, 2007, 2008). *Neoseiulus idaeus* Denmark & Muma is a selective predator of Tetranychidae (Type II). *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) and *Typhlodromus athiasae* Porath & Swirskii are generalist predators (Type III). Studies on survival of eggs and mobile stages to ranges of humidities (Zhang & Kong, 1985; Croft *et al.*, 1993; Castagnoli & Simoni 1994) showed that the egg was the most drought sensitive essentially because it is a sessile non-feeding life stage that cannot obtain water from prey or free water unlike the mobile stages (Bakker *et al.*, 1993; De Courcy Williams *et al.*, 2004). Furthermore, Walzer *et al.* (2007) emphasized that egg hatching percentage seems to be an appropriate indicator of drought tolerance within phytoseiids, especially for *Neoseiulus californicus* (McGregor).

The purpose of our study was to determine the egg hatching response to humidity on an artificial substrate for these six species of phytoseiid mites, and thus to draw conclusions on their potential use in biological control under dry conditions.

Material and methods

Origin of the species and rearing methods

The six species of phytoseiid mites considered belong to four different genera. *Phytoseiulus longipes*, *P. macropilis* and *N. idaeus* were collected in South-America (Ragusa, pers. comm.; Ferrero, unpubl. data) and *T. athiasae* was collected in Israel (Table 1). Populations of *P. persimilis* and *A. swirskii* originated from commercial strains from Koppert BV (Table 1).

All species were fed with a mixture of life stages of *Tetranychus urticae* Koch from the Koppert BV mass rearing, except *A. swirskii*, which was fed with maize pollen. Two types of rearing setups were used. The first one, called “agar dish setup”, was used for all species except for *A. swirskii*. It consisted of a Petri dish (7.5 cm in diameter, 3 cm high) containing an agar layer (agar powder CMN, Boom, Meppel, The Netherlands) (1g.l^{-1}) on which a disk (7.0 cm in diameter) of cucumber leaf (*Cucumis sativus* cv. Pyralis RZ) infested with a mixture of all stages of *T. urticae*, was deposited. The Petri dish was closed with a lid, containing a 5.0 cm hole covered by a 0.01 cm meshed muslin to allow air exchanges while preventing mite escape. Predatory mites were then deposited with a thin paintbrush (1 species per dish) on the leaf disks. The dishes were maintained in a climatic chamber at 25 ± 1.5 °C, 75 ± 5 % RH and 16: 8 (L: D) photoperiod and renewed twice a week.

The second rearing setup, used to rear *A. swirskii*, consisted of a black rectangular PVC arena (9.0×7.0 cm) deposited on a water saturated plastic sponge ($9.0 \times 7.0 \times 5.0$ cm), placed in a plastic tray ($12.0 \times 18.0 \times 5.0$ cm) filled with water. The arena was delimited by humidified paper to serve both as a water source and as a barrier to prevent mite escape. Maize pollen was put directly on the PVC arena three times a week, and shelters were provided by depositing small roof-shaped pieces of transparent plastic or pieces of cotton muslin. These boxes were placed in a bigger tray ($35.0 \times 22.0 \times 5.0$ cm) filled with soap water, and covered with a ventilated transparent lid. Rearings of *A. swirskii* were maintained in a climatic chamber at 25 ± 1.5 °C, 75 ± 5 % RH and 16: 8 (L: D) photoperiod.

Table 1 Origin, host plant, annual mean temperature (°C) and relative humidity (%), sampling year and lab food source for the evaluated phytoseiid mite species/ strains.

Species (Acronym)	Origin	Host plant	Origin annual mean temperature (°C) ¹	Origin annual mean relative humidity (%) ¹	Sampling year	Lab food source ²
<i>Amblyseius swirskii</i> (AS)	Revadim, Israel	<i>Gossypium</i> sp	19.8	66.7	1997-	MP
<i>Neoseiulus idaeus</i> (NI)	Yapeyu, Corrientes, Argentina	<i>Solanum mauritanium</i>	20.3	72.9	2008	TU
<i>Phytoseiulus macropilis</i> (PM)	Yapeyu, Corrientes, Argentina	<i>S. americanum</i>	20.3	72.9	2008	TU
<i>P. longipes</i> (A) (PLA)	Paso de Los Libres, Corrientes, Argentina	<i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>S. americanum</i>	20.3	73.5	2008	TU
<i>P. longipes</i> (C) (PLC)	Nogal, Los Andes, Valparaiso, Chile	-	14.0	80.0	2006	TU
<i>P. persimilis</i> (PP)	Koppert BV (mass rearing)		-	-	-	TU
<i>Typhlodromus athiasae</i> (TA)	Jezriel Valley, Israel	<i>Citrus</i> sp.	18.4	66.0	2007	TU

¹ Source: Worldclim 1.4 dataset at a 10' scale, www.worldclim.org

² MP : Maize Pollen; TU: *Tetranychus urticae* eggs

Egg hatching experiment

Sealed containers (18 × 15 × 9 cm) containing saturated salt solutions (Table 2) were used to create five RH conditions ranging from 33 to 76 % RH, monitored weekly with a RH sensor (Pawkit, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA). Each box contained a black PVC plate (15.0 × 10.0 cm), supported by four plastic pillars ballasted with cement (4.0 cm in diameter, 1.5 cm high). Gravid females (20 - 40 individuals) taken from the rearing units were kept for 6 - 8 hours in a climatic chamber at 25 ± 1.5 °C, 75 ± 5 % RH and 16: 8 (L: D). Eggs laid

during this period were transferred with a thin paintbrush from the units onto the surface of a plastic Petri dish (3.3×4.0 cm) in groups of 5. The number of eggs tested per species and per humidity condition ranged from 20 to 152 (Figure 1). The dishes were then placed on the PVC plate inside the humidity-controlled boxes and kept in a climatic chamber at 25 ± 1.5 °C and 16: 8 (L: D) for 2 - 4 days, according to the respective hatching durations of the species considered (El Laithy & Fouly, 1992; Moraes *et al.*, 1994; Reuveny *et al.*, 1996; Escudero & Ferragut, 2005; Silva *et al.*, 2005; Ferrero *et al.*, 2008). The eggs were then observed and the number of hatched eggs noted.

Table 2 Saturated salt solutions used in the egg hatching experiment with corresponding Relative Humidity (RH) in percent and Vapor Pressure Deficit (VPD) in hPa at 25 °C

Solution	RH in %	VPD in hPa	Reference
MgCl ₂ " 6 H ₂ O	33	21.2	Winston & Bates, 1960
K ₂ CO ₃ " 9 H ₂ O	43	18.1	Winston & Bates, 1960
Ca(NO ₃) ₂ " 4 H ₂ O	51	15.5	Winston & Bates, 1960
KI	69	9.8	Greenspan, 1977
NaCl	76	7.6	Winston & Bates, 1960

Statistical analyses

All statistical analyses were performed with R (R Development Core Team, 2009). Logistic regression using Generalized Linear Model (GLM) procedure (binomial distribution) was used to compute humidity response curves, to compare them, and to assess the RH₅₀ for each species tested (i.e. the Relative Humidity at which 50 % of the eggs hatch). Humidity response curves were performed for all the species, except for *P. macropilis*. For this latter species, the lack of observations different from 0 or 100 % (only one value at 69 % RH) did not allow a correct representation of the logistic regression

Then equation (1), defined by Bolton (1980), was used to calculate the VPD₅₀, i.e. the Vapor Pressure Deficit at which 50 % of the eggs hatch.

$$\text{Equation (1): } VPD = 6.112 \times e^{\left(\frac{17.67 \times T}{T + 243.5}\right)} \times \left(1 - \frac{RH}{100}\right)$$

In the equation (1) VPD represents the Vapor Pressure Deficit, *T* the Temperature and *RH* the Relative Humidity.

The RH₅₀ is often discussed because of its direct relationship with ambient relative humidity, however the VPD₅₀ is temperature-dependent [see Equation (1)], allowing for standardized comparisons.

Climatic data

The mean annual temperatures (°C) and relative humidities (%) of the locations where *A. swirskii*, *N. idaeus*, *P. macropilis*, *P. longipes* (A) and (C) and *T. athiasae* were originally sampled have been determined using Diva GIS software (www.diva-gis.org) and the Wordclim dataset at a 10' scale (www.worldclim.org; Hijmans *et al.*, 2005) (Table 1).

Results

The egg hatching percentages at 33, 43, 51, 69 and 76 % RH for all the species considered are presented in Figure 1. The egg hatching rate increased with humidity for all the species considered. At 33 % RH (21.1 hPa), only eggs of the two strains of *P. longipes* could hatch, although the proportions were very low (7 and 2 % for *P. longipes* (A) and (C), respectively). At 76 % RH (7.6 hPa), more than 90 % of the eggs of all species hatched. Table 3 presents the results of the logistic regression performed on egg hatching survival. It first indicates that the relative humidity has a strong impact on the egg hatching response for all the phytoseiids tested. Two groups could be distinguished. The first group, including *P. longipes* (A), *P. longipes* (C) and *N. idaeus*, represents the most drought tolerant species. The second group, which represents the most drought sensitive species, includes *P. macropilis*, *A. swirskii* and *P. persimilis*. *Typhlodromus. athiasae* could not be assigned to either group because of the low number of tested eggs.

The highest RH₅₀/ VPD₅₀ values were found for *P. longipes* (A) (43 %/ 18.2 hPa) (Figure 2). *Typhlodromus athiasae* had the same RH₅₀ as *P. longipes* (A) (43 %), but its VPD₅₀ was slightly lower (18.1 hPa). The RH₅₀ of *N. idaeus* and *P. longipes* (C) were 49 % (16.1 hPa) and 50 % (15.9 hPa), respectively. The lowest values were found for *A. swirskii*, *P. macropilis* and *P. persimilis*, with RH₅₀ (VPD₅₀) of 63 % (11.8 hPa), 69 % (9.8 hPa) and 70 % (9.4 hPa), respectively.

Figure 1 Egg hatching percentages of six species/ strains of phytoseiid mites exposed to a range of humidities at 25 °C (see Table 1 for acronyms)

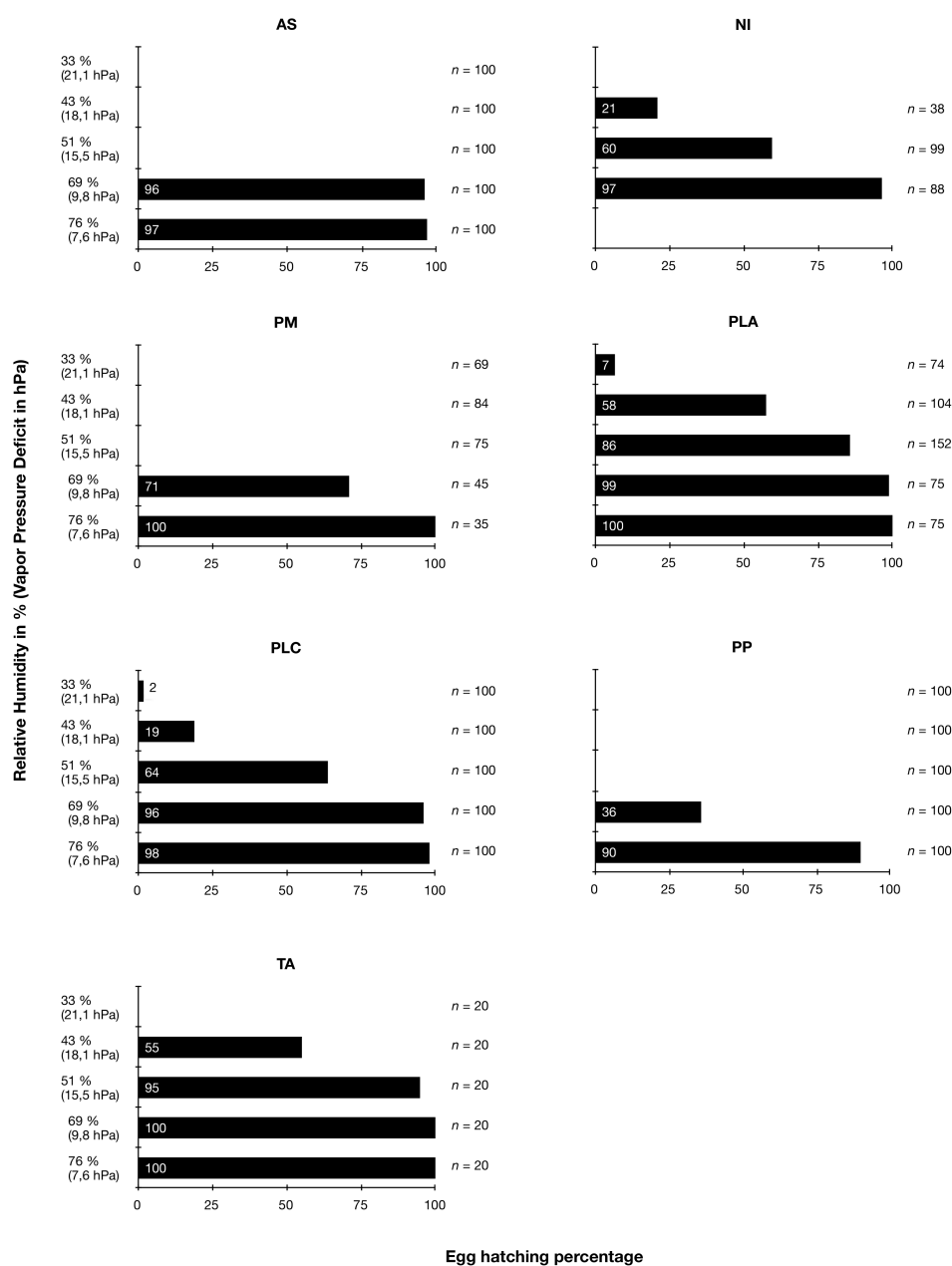


Figure 2 Observed (symbols) and predicted (lines) egg hatching rates for five species of phytoseiid mites (see Table 1 for acronyms) exposed to a range of relative humidities at 25 °C

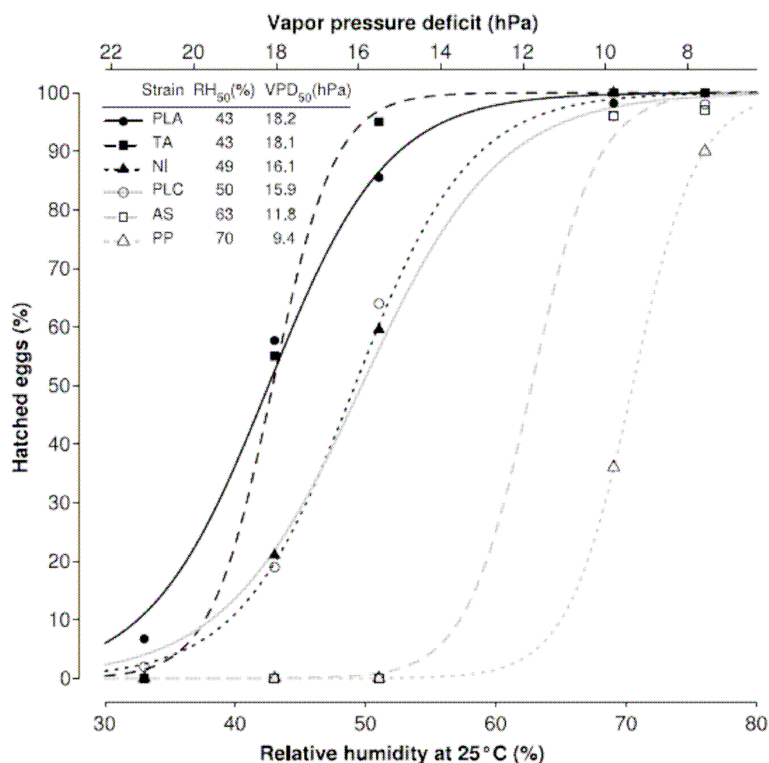


Table 3 GLM regressions for egg hatching survival of six phytoseiid species/ strains at a range of humidities

Dependant variable ^a	Parameter estimate	Standard Error	Significance level ^b
Constant	-2.507×10^1	3.766	***
Relative Humidity (RH)	3.998×10^{-1}	5.570×10^{-2}	***
NI	1.618×10^1	4.041	***
PLA	1.558×10^1	3.905	***
PLC	1.564×10^1	3.865	***
PM	-1.715×10^2	3.553e+04	
PP	-3.041	5.415	
TA	6.947	6.479	
RH*NI	-2.194×10^{-1}	6.268×10^{-2}	***
RH*PLA	-1.765×10^{-1}	6.028×10^{-2}	**
RH*PLC	2.100×10^{-1}	5.851×10^{-2}	***
RH*PM	2.462	5.150×10^2	
RH*PP	-8.364×10^{-4}	7.815×10^{-2}	
RH*TA	2.310×10^{-2}	1.335×10^{-1}	

^a see Table 1 for acronyms

^b significance levels: ***: $P < 0.001$; **: 0.01

Discussion

Egg hatching response

Egg hatching responses of six predatory mite species were obtained for a wide spectrum of humidities. Among the species tested, four can be considered as drought tolerant [*T. athiasae*, *P. longipes* (A), *P. longipes* (C) and *N. idaeus*] and three as drought sensitive (*P. macropilis*, *A. swirskii* and *P. persimilis*). The low number of eggs tested for *T. athiasae* did not allow to include it statistically in the drought tolerant group. Unless there is no relevant literature on this species egg hatching response to humidity that could confirm our results, the figures obtained seemed clear enough to classify it as a drought tolerant species. However, this would have to be confirmed in further studies. In the following discussion, special focus will be paid to each species in regard to the previous studies on humidity tolerance when available.

- *Typhlodromus athiasae*

So far, only one study dealt with humidity effects on *T. athiasae* (Reuveny *et al.*, 1996). This study showed that both oviposition and egg-to-adult development duration were negatively affected at 40 % RH. The present results are thus the first reporting *T. athiasae* egg hatching response to humidity. This species seems to be tolerant to dry conditions. Several authors assumed that drought tolerance could be explained by the drought occurring in the location where a species originates (Kramer & Hain, 1989; Schausberger, 1998; Walzer *et al.*, 2007). Bakker *et al.* (1993) even showed that the variation in drought tolerance/ sensitivity of the phytoseiid species he studied was mainly correlated to the origin mean relative humidity. The population studied here originated from citrus orchards (Jezriel Valley, Israel: mean annual relative humidity = 66.0 % RH). This predatory mite appears thus to be well adapted to dry environments, which also occur in apple orchards in Israel, where this species is recognised as a biocontrol agent for *Panonychus ulmi* (Koch) (Palevsky *et al.*, 1999).

- *Phytoseiulus longipes* (A) and (C)

Previous data on egg hatching response to humidity had been obtained on a South-African strain of this species (Badii & McMurtry, 1984). Using these published data we calculated a RH₅₀ of 46 %. This value is in between those obtained for the Argentinean (43 %) and the Chilean strain (50 %). This predatory mite species seems therefore to be a drought tolerant species. The locations where those strains have been collected in Chile and Argentina have humid climatic conditions, the mean annual relative humidity in those places being of 73.5 % RH (Nogal, Los Andes, Valparaiso, Chile) and 80 % RH (Paso de Los Libre, Corrientes, Argentina), respectively. This might be in opposition with the common assumption previously developed, i.e. dry local conditions lead to drought tolerant species / strains (Kramer & Hain, 1989; Bakker *et al.*, 1993; Schausberger, 1998; Walzer *et al.*, 2007).

- *Neoseiulus idaeus*

Bakker *et al.* (1993) reported the effect of different humidities on egg hatching of two strains of *N. idaeus*. The values of RH₅₀ were of 44.2 and 52.5 %, for a Colombian and a Brazilian strain, respectively. The value obtained in the present work is intermediate (RH₅₀ = 49 %). This species seems thus to be quite tolerant to low humidities. As for *P. longipes*, this

predatory mite appears to be tolerant to dry conditions even if the population from Argentina was collected in a humid area (Yapeyu, Corrientes, Argentina: annual mean relative humidity = 72.9 %).

- *Phytoseiulus macropilis*

Bakker *et al.* (1993) studied two strains of *P. macropilis*. The RH₅₀ obtained were 79.1 and 77.6 %, for a Brazilian and a Columbian strain, respectively. The Argentinean strain of *P. macropilis* evaluated in the present work (Santo Tome, Corrientes, Argentina; mean annual relative humidity = 72.9 % RH) was also very sensitive to low humidities (RH₅₀/ VPD₅₀ = 69 %/ 9.8 hPa). Differences between the strains of *P. macropilis* studied from different countries were small.

- *Amblyseius swirskii*

Bolckmans *et al.* (2005) assessed the humidity response of the same population of *A. swirskii* as the one studied here for three different humidities. This strain originated from cotton crops in the coastal area of Israel (Revadim) in 1997 (mean annual relative humidity = 66.7 %) and maintained in the laboratory since then. The results of Bolckmans *et al.* (2005) allowed calculating a RH₅₀ of 69 %. This latter work and our results (RH₅₀ = 63 %) suggest that this population can be considered as drought sensitive. *Amblyseius swirskii* is widely distributed in the Mediterranean basin (Moraes *et al.*, 2004) but is mainly found in the more humid coastal places in this area (Porath & Swirski, 1965).

- *Phytoseiulus persimilis*

Many studies have reported the sensitivity of *P. persimilis* to low humidity (Stenseth, 1979; Pralavorio & Almaguel Rojas, 1980; Fournier *et al.* 1985; Perring & Lackey, 1989; Gaede, 1992; Bakker *et al.*, 1993; De Courcy Williams *et al.*, 2004). However, the RH₅₀ was not always given in these studies. Thus, we calculated it from some of these bibliographic data and obtained different values of RH₅₀ (56, 62, 64, 69, 71 and 74 % for data from Pralavorio & Almaguel Rojas, 1980; Fournier *et al.* 1985; Perring & Lackey, 1989; Bakker *et al.*, 1993; De Courcy Williams *et al.*, 2004, respectively). The most drought tolerant strain originated from Israel and the least tolerant from California. All the other strains considered (including those of the present work) were obtained from commercial mass-rearings. The strains from lab colonies showed intermediate values but were always drought sensitive.

Some of the species presently tested originating from the same area: *P. longipes* (A), *N. idaeus* and *P. macropilis*, showed very different responses to low humidity. Therefore, it seems that not only the climatic conditions of the area of origin affect drought tolerance. Several papers reported that interspecific differences in drought tolerance are lower than intraspecific ones, suggesting a great influence of the climatic conditions from the area of origin (Bakker *et al.*, 1993; Van Houten *et al.*, 1995; Schausberger, 1998; Walzer *et al.*, 2007). Another factor that could affect mite drought tolerance could be the characteristics of the host plant (pilosity, domatia, veins, leaf structure) because it influences the microclimatic parameters to which the mites are exposed. All these elements seem to show that further

accurate analyses have to be carried out to determine the factors affecting mite tolerance at intra- and interspecific levels.

Biological control perspectives

The present study first confirms that some of the “best sold” species, such as *P. persimilis* or *A. swirskii*, used in pests (witheflies and tetranychid mites) biological control in greenhouses, are also the most sensitive to dry conditions.. A great challenge is thus to find more drought tolerant predators, especially for crops where humidity is often below 50-60 %, which has been be considered as a limit for the development of many of the predatory mites tested (Bakker *et al.*, 1993; Schausberger, 1998; Walzer *et al.*, 2007). The present results on drought tolerance associated with previous conclusions on the efficiency of *P. longipes* on the two key spider mite pests on tomatoes all over the world (*T. urticae* and *T. evansi*) (Ferrero *et al.*, 2007; Furtado *et al.*, 2007), emphasize that this species could be a good candidate for biological control in tomato greenhouses, in South of Europe but also in other locations where dry conditions occurs. However, other factors than drought tolerance affect biological control efficiency, and this work must be considered as only a step towards biological control success. First, plant species might affect the efficacy of the predators (Palevsky *et al.* 2008) because of plant/ leaf architecture that could alter the quality of the shelters provided for the egg-laying females (Gaede, 1992; Bakker *et al.*, 1993; Walzer *et al.*, 2007; Palevsky *et al.* 2008) and/ or humidity conditions at the leaf boundary layer. Unfortunately, no data are available on the exact vapor pressure deficit occurring at the plant/ leaf scales depending on plant species. It has also been pointed out that the effects of daily humidity and temperature variations occurring in greenhouses on phytoseiids can affect their behaviour and efficacy (Zhang et Kong, 1985; Bakker *et al.*, 1993) but current knowledge is still too poor to determine how this really affects phytoseiid mites’ efficacy in crop conditions. In this regard, extreme humidity and temperature conditions that could daily occur at the plant/ leaf scales might also be of interest. Even if drought tolerance characterisation is of first importance for biological control improvement, more studies are required on the elements previously mentioned to plan which phytoseiid species could be released depending on climatic conditions or on the season in a specific locality.

Acknowledgements

The authors thank Marion Munneke and Julietta Rothe for their kind help and Markus Knapp for his comments on an earlier version of this manuscript. Thanks are also due to the two anonymous reviewers for their comments. Funds for this study were provided by Koppert BV (Berkel en Rodenrijs, The Netherlands). A PhD fellowship for the senior author is provided half from Koppert BV and half from the ANRT (Association Nationale de la Recherche Technique, Paris, France).

References

- Badii MH & McMurtry JA (1984) Life history and life table parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* 25: 111-123.
- Bakker FM, Klein ME, Mesa NC & Braun AR (1993) Saturation deficit tolerance spectra of phytophagous mites and their phytoseiid predators on cassava. *Experimental and Applied Acarology* 17: 97-113.
- Bolckmans K, Van Houten Y, Hoogerbrugge H (2005) Biological control of whiteflies and western thrips in greenhouse sweet peppers with the phytoseiid predatory mite *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae). *Proceedings of the 2nd International Symposium on Biological Control of Arthropods*: 555-565.
- Bolton D (1980) The computation of equivalent potential temperature. *Monthly Weather Review*, 108:1046-1053.
- Bounfour M & McMurtry JA (1987) Biology and Ecology of *Euseius scutalis* (Athias Henriot) (Acarina: Phytoseiidae). *Hilgardia* 55: 1-23.
- Castagnoli M & Simoni S (1994) The effect of different constant humidities on eggs and larvae of *Amblyseius californicus* (McGregor) (Acarina: Phytoseiidae). *Redia* 77: 349-359.
- Croft BA, Messing RH, Dunley JE & Strong WB (1993) Effects of humidity on eggs and immatures of *Neoseiulus fallacis*, *Amblyseius andersoni*, *Metaseiulus occidentalis* and *Typhlodromus pyri* (Phytoseiidae): implications for biological control on apple, caneberry, strawberry and hop. *Experimental and Applied Acarology* 17: 451-459.
- De Courcy Williams ME, Kravar-Garde L, Fenlon JS & Sunderland KD (2004) Phytoseiid mites in protected crops: the effects of humidity and food availability on egg hatch and adult life span of *Iphiseius degenerans*, *Neoseiulus cucumeris*, *N. californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 32: 1-13.
- De Vis RMJ, De Moraes GJ & Bellini RM (2006) Effect of air humidity on the egg viability of predatory mites (Acari: Phytoseiidae, Stigmaeidae) common on rubber trees in Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 38: 25-32.
- Diva GIS 5.4. www.diva-gis.org
- El-Laithy AYM & Fouly AH (1992) Life table parameters of the two phytoseiid predators *Amblyseius scutalis* (Athias-Henriot) and *A. swirskii* A.-H. (Acari, Phytoseiidae) in Egypt. *Journal of Applied Entomology* 113: 8-12.
- Escudero LA & Ferragut F (2005) Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 32: 378-384.
- Ferrero M, Kreiter S & Tixier M-S (2008) Ability of *Phytoseiulus longipes* to control spider mite pests on tomato in European greenhouses. *Integrative Acarology, Proceedings of the 6th EURAAC, Montpellier, 21-25th July 2008*: 461-468.

- Ferrero M, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier M-S & Knapp M (2007) Life tables of *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) Experimental and Applied Acarology 41: 45-53.
- Ferro DN & Chapman RB (1979) Effects of different constant humidities and temperatures on Twospotted Spider Mite egg hatch. Environmental Entomology 8: 701-705.
- Fournier D, Pralavorio M & Pourriere O (1985) Etude du phytoséiide *Cydnodromus chilensis* en vue de son utilisation contre *Tetranychus urticae* en culture protégée de fraisier. Entomophaga 30: 113-120.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier M-S & Knapp M (2007) Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). Biological Control 42: 139-147.
- Gaede K (1992) On the water balance of *Phytoseiulus persimilis* A.-H. and its ecological significance. Experimental and Applied Acarology 15: 181-198.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa R (2003) Mites (Acari) for pest control. Blackwell science, Oxford (UK), 539 p.
- Greenspan L (1977) Humidity fixed points of binary saturated aqueous salt solutions. Journal of Research of the National Bureau of Standards 81: 89-96.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25: 1965-1978.
- Kramer DA & Hain F (1989) Effect of constant- and variable-humidity and temperature regimes on the survival and developmental periods of *Oligonychus ununguis* (Acarina: Tetranychidae) and *Neoseiulus fallacis* (Acarina: Phytoseiidae). Environmental Entomology 18: 741-746.
- McMurtry JA (1980) Biosystematics of three taxa in the *Amblyseius finlandicus* group from South Africa, with comparative life history studies (Acari: Phytoseiidae). International Journal of Acarology 6: 147-156.
- McMurtry JA & Croft BA (1997) Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. Annual Review of Entomology 42: 291-321.
- McMurtry JA & Scriven GT (1965) Life-history studies of *Amblyseius limonicus*, with comparative observations on *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). Annals of the Entomological Society of America 58: 106-111.
- Moraes GJ de, McMurtry JA, Denmark HA & Campos CB (2004) A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. Zootaxa, 434: 1-494.
- Moraes GJ de, Silva CAD da & Moreira AN (1994) Biology of a strain of *Neoseiulus idaeus* (Acari: Phytoseiidae) from Southwest Brazil. Experimental and Applied Acarology 18: 213-220.
- Oliveira H, Janssen A, Pallini A, Venzon M, Fadini M & Duarte V (2007) A Phytoseiid predator from the tropics as potential biological control agent for the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) Biological Control 42: 105-109.
- Perring TM & Lackey LJ (1989) Temperature and humidity effects on mortality and pre-adult development of two *Phytoseiulus persimilis* strains (Acari: Phytoseiidae). International Journal of Acarology 15: 47-52.

- Palevsky E, Reuveny H, Okonis O & Gerson U (1999) Comparative behavioural studies of larval and adult stages of the phytoseiids (Acari: Mesostigmata) *Typhlodromus athiasae* and *Neoseiulus californicus*. *Experimental and Applied Acarology* 23: 467-485.
- Palevsky E, Walzer A, Gal S & Schausberger P (2008) Evaluation of dry-adapted strains of the predatory mite *Neoseiulus californicus* for spider mite control on cucumber, strawberry and pepper. *Experimental and Applied Acarology* 45: 15-17.
- Porath A & Swirski E (1965) A survey of phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae) on citrus, with a description of one new species. *Israel Journal of Agricultural Research* 15: 87-100
- Pralavorio M & Almaguel-Rojas L (1980) Influence de la température et de l'humidité relative sur le développement et la reproduction de *Phytoseiulus persimilis*. *Bulletin SROP/ WPRS* 3: 157-162.
- R Development Core Team. 2009. R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org
- Reuveny H, Palevsky E & Gerson U (1996) Laboratory life history studies of the predaceous mite *Typhlodromus athiasae* (Acari: Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology* 1: 45-53.
- Schausberger P (1998) The influence of relative humidity on egg hatch in *Euseius finlandicus*, *Typhlodromus pyri* and *Kampimodromus aberrans* (Acari, Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 122: 497-500.
- Silva FR da, Vasconcelos GJN, Gondim Jr MGC & Oliveira JV (2005) Thermal requirements and fertility life table of *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae). *Neotropical Entomology* 34: 291-296. (Brazilian)
- Stenseth C (1979) Effect of temperature and humidity on the development of *Phytoseiulus persimilis* and its ability to regulate populations of *Tetranychus urticae* [Acarina: Phytoseiidae, Tetranychidae]. *Entomophaga* 24: 311-317.
- Van Dinh N, Sabelis MW & Janssen A (1988) Influence of humidity and water availability on the survival of *Amblyseius idaeus* and *A. anonymus* (Acarina: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 4: 27-40.
- Van Houten YM, Van Rijn PCJ, Tanigoshi LK, Van Stratum P & Bruin J (1995) Preselection of predatory mites to improve year-round biological control of western flower thrips in greenhouse crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74: 225-234.
- Walzer A, Castagnoli M, Simoni S, Liguori M, Palevsky E & Schausberger P (2007) Intraspecific variation in humidity susceptibility of the predatory mite *Neoseiulus californicus*: survival, development and reproduction. *Biological Control* 41: 42-52.
- Winston PW & Bates DS (1960) Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology* 41: 232-237.
- Worldclim 1.4. www.worldclim.org
- Zhang N & Kong J (1985) Responses of *Amblyseius fallacis* Garman to various relative humidity regimes. *Chinese Journal of Biological Control* 1: 6-9.

1.3. Conclusions

La réponse à différentes HR de six espèces de phytoséiides, dont deux populations de *P. longipes* [(A) et (C)] a été évaluée. Deux groupes d'espèces ont pu être distingués : des espèces tolérantes aux HR faibles (*T. athiasae*, *P. longipes* (A) et (C) et *N. idaeus*) pour lesquelles les RH₅₀/ VPD₅₀ varient de 43 %/ 18,1 hPa à 50 %/ 15,9 hPa ; et des espèces sensibles aux HR faibles (*P. macropilis*, *A. swirskii* et *P. persimilis*) pour lesquelles les RH₅₀/ VPD₅₀ varient de 63 % / 11,8 hPa à 70 % / 9,4 hPa. Cette étude confirme tout d'abord que certaines des espèces les plus vendues au monde, comme *P. persimilis* ou *T. athiasae*, sont également les plus sensibles à la sécheresse. Les données obtenues concordent également avec celles obtenus par Badii & McMurtry (1984) concernant la tolérance de *P. longipes* aux faibles HR. La capacité de *P. longipes* (A) et (B) à contrôler en laboratoire à la fois *T. urticae* et *T. evansi* et le fait que plusieurs populations de cette espèce soient également tolérantes aux HR basses (potentiellement observées dans les serres de tomate) renforcent le potentiel de cette espèce comme candidat pour lutter contre les tétranyques tisserands dans cette culture.

Cependant, d'autres facteurs peuvent également modifier l'efficacité d'un prédateur. Par exemple, l'architecture des feuilles/ de la plante peut influencer la qualité des abris utilisés par les femelles (Gaede, 1992; Bakker *et al.*, 1993; Kreiter *et al.*, 2002 ; Walzer *et al.*, 2007; Palevsky *et al.* 2008). De plus, au niveau de la couche limite des feuilles, l'HR est semble-t-il différente (bien que l'on ne sache pas la mesurer exactement à l'heure actuelle) de celle observée dans l'air ambiant (Gaede, 1992), et ceci pourrait influencer les différences de tolérances aux HR entre les espèces précédemment citées. Malheureusement, aucune donnée n'est disponible concernant les déficits de vapeur d'eau observés au niveau d'une feuille ou d'une plante en fonction de l'espèce de plante, de son architecture, de la composition physico-chimique de la cuticule (cireuse par exemple). Enfin, même si les variations diurnes et nocturnes d'humidité relative au niveau de la plante/ feuille sont mal connues, elles pourraient avoir une influence sur le comportement et l'efficacité des prédateurs (Zhang et Kong, 1985; Bakker *et al.*, 1993).

Les facteurs qui régissent la tolérance de certaines espèces/ populations de Phytoseiidae aux faibles HR sont mal connus. Trois des espèces étudiées dans l'article A5, toutes collectées dans la même zone géographique, *P. longipes* (A), *N. idaeus* et *P. macropilis*, montrent des réponses très différentes à la sécheresse. Il semble donc que les conditions climatiques de la région d'origine d'une espèce/ population ne soient pas les seuls éléments nécessaires pour déterminer sa tolérance/ sensibilité aux HR basses. D'autres facteurs pourraient influencer les réponses de ces prédateurs à l'humidité. L'objectif du travail qui suit est de déterminer, sur la base d'une méta-analyse de données bibliographiques, les facteurs pouvant affecter ces réponses.

2. Quels facteurs influencent la tolérance à la sécheresse de certaines espèces de Phytoseiidae ? Quelles conséquences pour la recherche de nouvelles espèces tolérantes ?

De nombreux travaux concernant les réponses de différentes espèces de Phytoseiidae aux HR (exprimées en pourcentage d'éclosion des œufs) (voir chapitre IV, § 1.) ont été publiés, mais aucune synthèse n'a été réalisée à ce jour pour déterminer les facteurs éventuels affectant cette réponse. De telles études permettraient dans un premier temps de mieux comprendre la biologie de ces organismes, mais également, si des résultats concluants sont obtenus, d'amorcer le développement d'un modèle prédictif visant à une recherche plus efficace d'espèces/ populations de prédateurs tolérants aux HR basses, pour la lutte biologique dans différentes cultures et dans différentes zones de production. En effet, la recherche de prédateurs exotiques pour lutter contre un ou des ravageur(s) invasif(s) est le plus souvent réalisée dans l'aire d'origine au sens large (à l'échelle d'un pays ou d'un continent généralement) de ce ravageur. L'exemple de la recherche de prédateurs naturels de *T. evansi* en est l'illustration, avec les prospections exhaustives du Brésil, de l'Argentine et du Pérou (Rosa *et al.*, 2005, Furtado *et al.*, 2006, Fiaboe *et al.*, 2007, Furtado *et al.*, 2007 ; Guanilo *et al.*, 2008a, 2008b) pour un résultat positif malgré tout [la découverte des populations (A) et (B) de *P. longipes*], mais aléatoire et avec un travail long et fastidieux. Le développement de modèles prédictifs de distribution appliqués à la fois à des ravageurs invasifs mais également à leurs prédateurs potentiels pourrait rendre ces recherches beaucoup plus rapides et probablement plus efficaces.

2.1. Etat des lieux des connaissances et analyses

L'article A6 ci-après présentera tout d'abord une synthèse bibliographique de la réponse des espèces de Phytoseiidae aux HR sera présentée. Dans un premier temps, nous verrons s'il existe des tendances (de tolérance/ sensibilité) suivant l'appartenance aux différents groupes de Phytoseiidae définis selon leur régime alimentaire par McMurtry & Croft (1997), les genres ou les espèces (pour définir les variations intra- et inter-spécifiques notamment). Ce travail sera suivi d'une analyse destinée à mettre en parallèle la variable « tolérance/ sensibilité aux HR » avec différentes variables potentiellement explicatives, comme les conditions éco-climatiques des zones où ont été prélevées les espèces/ populations étudiées (températures, HR, zones éco-climatiques) et les conditions d'élevage et d'expérimentation en laboratoire.

ARTICLE A6

Soumis dans *Journal of Applied Ecology*

(des modifications sont susceptibles d'avoir lieu ultérieurement)

REVIEW

RESPONSE OF PHYTOSEIID MITES TO RELATIVE HUMIDITY: ON THE POSSIBILITY TO PREDICT LOCATION OF TOLERANT SPECIES TO LOW HUMIDITIES

M. FERRERO, M.-S. TIXIER, S. KREITER

Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bât 16, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 02, France.
maxime.ferrero@gmail.com

Abstract

1. Egg hatching response of mites of the family Phytoseiidae, expressed in RH₅₀ and VPD₅₀, respectively the relative humidity and vapor pressure deficit for which half of the egg hatch, are an important physiological assessment for biological control agents in many areas of the world.
2. The RH₅₀ and VPD₅₀ of all the Phytoseiidae studied to date have been compiled or calculated from the available literature. Climatic and habitat data from the areas of origin of the species considered, along with rearing conditions have been added to the data as variables.
3. Analyses on the dataset allowed to rank the feeding groups, genera and species of Phytoseiidae from the most drought tolerant (genus *Euseius*, Type IV pollen specialist predators) to the most drought sensitive (genus *Typhlodromalus*, Type III generalist predators).
4. Low annual mean relative humidities and lowest annual mean temperatures are limiting factors to Phytoseiidae distribution.
5. Habitat data need to be more accurate to allow a better understanding of Phytoseiidae physiological response to relative humidities.
6. All the variables tested are discussed in regard to predicting new tolerant predatory mite species.

Key words: biological control, Phytoseiidae, egg hatching, drought tolerance, prediction, distribution, GIS, relative humidity, vapor pressure deficit, survival

Introduction

Mites of the family Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) are used worldwide to control several pests like spider mites, eriophyid mites, thrips and whiteflies (Gerson *et al.* 2003). Low humidity conditions are known to affect the development of Phytoseiidae and to consequently hamper biological control success (Bakker *et al.* 1993; Ferrero *et al.* 2009). For this reason, many studies dealt with phytoseiid's response to humidity, by assessing their egg hatching survival to different ranges of humidities. Several authors assumed that drought tolerance could be directly correlated to local drought occurring in areas where a species/ population originates (Kramer & Hain 1989; Bakker *et al.* 1993; Schausberger 1998; Walzer *et al.* 2007). If such assumption is verified, a review of all studies dealing with drought tolerant Phytoseiidae could lead to predict where beneficials with such characteristics have to be searched. Such prediction would lower efforts in searching beneficials with specific ecological or physiological characteristics, which is usually very time consuming for a very limited success. If relationships exist between response to humidity and habitats or climate conditions of areas where those species/ populations originated, findings of more efficient biological agents could be enhanced. Furthermore, predicting species distribution has been widely studied and discussed for several years now, especially in regard to species conservation (Guisan & Zimmermann 2000; Gaston & Fuller 2009), biological invasion (Baker *et al.* 2000; Ulrich & Hopper 2008; Migeon *et al.* 2009) and global warming effects (Barry & Elith 2006). Up to now, no work dealing with species distribution has been developed to predict the occurrence of beneficials with particular physiological interest for biological control. In species distribution models, a great number of predictor variables have been taken into account to fit with several model types (Guisan & Zimmermann 2000). While trying to improve the performance of those models, discussions were scarcely oriented towards predictors legitimacy (Barry & Elith 2006).

In the present study, a review of phytoseiid mites' response to humidity is first proposed. The compilation of such data has never been performed before and perspectives for their exploitation are multiple. Possible relationships between phytoseiids' response to humidity and data on habitat and climatic characteristics will be assessed and discussed. Conclusions will raise about the ability to predict or not the location of drought tolerant predatory mites for biological control.

Material and methods

Studies considered

Among numerous papers studying phytoseiid's response to humidity, 25 studies have been selected. They all include an assessment of the humidity response of one or several phytoseiid species or populations, determining egg hatching at several humidity conditions. Some studies were not included in the analysis mainly because of disparities in the methods used, leading to difficulties for further accurate comparisons. Data taken into account were obtained from

studies performed on artificial substrates, at relative humidities ranging from 65 to 90 % RH and temperatures ranging from 20 to 33 °C, and without any egg treatment or special conditioning.

When available, the following information has been compiled for each species or population: the sampling year, GPS coordinates and name of the exact location of origin of each species or population, temperature and photoperiod at which the experiment was performed, RH₅₀ and VPD₅₀. The 91 RH₅₀/ VPD₅₀ listed in the Appendix 1 represent 13 genera and 34 species.

The dorsum length of all species have been compiled from the original descriptions for each species considered.

Climatic and ecological data

The climatic data of the locations where the species and populations considered originated from have been determined using Diva GIS (www.diva-gis.org) and the Worldclim dataset at a 10' scale (www.worldclim.org; Hijmans *et al.* 2005). Climatic conditions are expressed by six variables: the annual mean temperature, the annual maximum temperature, the annual minimum temperature, the annual mean relative humidity, the coldest month mean relative humidity and the warmest month mean relative humidity. Biomes data concern types of soil and vegetation. Their assessment respectively issued from the United States Department of Agriculture (USDA) major biomes map, available at <http://soils.usda.gov/use/worldsoils/mapindex/biomes.html>, and from the WorldWildLife (WWF) Global 200 ecoregions vectorized map, available at <http://www.worldwildlife.org/science/data/item1872.html>, (Olson & Dinerstein 2002).

Statistical analyses

The RH₅₀/ VPD₅₀ estimations were performed with R (R Development Core Team, 2009). When the RH₅₀/ VPD₅₀ were available in the original paper, they have been directly included in the analysis. When those parameters were not available, a calculation was done by computing a logistic regression from the experimental data. The calculation of the VPD₅₀ was done as follows (Bolton 1980):

$$VPD = 6.112 \times e^{\left(\frac{17.67 \times T}{T + 243.5}\right)} \times \left(1 - \frac{RH}{100}\right)$$

Where *VPD* is the Vapor Pressure Deficit, *T* the Temperature and *RH* the Relative Humidity. We used in addition to the RH₅₀, the VPD value, the validity of the former index being often discussed because of its direct relationship with ambient relative humidity. The VPD₅₀ being also temperature-dependent [see Equation (1)], this complementary information could help for comparisons.

A multifactorial analysis and a discriminant canonical analysis were processed (Statsoft 2005) in order to determine if the combination of the climatic data would allow the differentiation of the species/ populations considered depending on their response to humidities. For the discriminant canonical analysis, four ranks of RH₅₀ have been chosen, each one corresponding to a theoretical level of tolerance or sensitivity to low humidities. The ranks are

(1) RH₅₀ from 0 to 45 %; (2) RH₅₀ from 45 to 60 %; (3) RH₅₀ from 60 to 75 %; (4) RH₅₀ from 75 to 100 %.

Multiple and simple linear regressions between climatic variables and the corresponding RH₅₀ and VPD₅₀, and between the dorsum length of each species and the corresponding RH₅₀ and VPD₅₀, have also been performed (R Development Core Team, 2009).

In order to assess the differences between the compiled RH₅₀/ VPD₅₀ depending on feeding groups, genera, species, and biomes (USDA major biome maps and WWF global 200 ecoregions), ANOVA followed by Tukey HSD tests were performed (R Development Core Team, 2009).

Results

Intrinsic factors

Differences between egg hatching responses means depending on several intrinsic factors (feeding groups, genera, species and dorsum length) have been statistically assessed. Table 1 shows the RH₅₀ and VPD₅₀ means of the four Phytoseiidae feeding groups (McMurtry & Croft 1997). The Pollen specialists/ Generalists (Type IV) are the most drought tolerant group (mean RH₅₀/ VPD₅₀ = 46.9 (9.6) % / 16.0 (2.8) hPa). This group is significantly more tolerant to low humidities than the three others both for RH₅₀ ($F_{(3,87)} = 13.062$; $P < 0.001$) and VPD₅₀ ($F_{(3,87)} = 10.960$; $P < 0.001$) indices. The three other groups are similar in this regard. It could be noted that standard errors are not very high. Significant differences between the mean RH₅₀/ VPD₅₀ for 8 of the 13 genera considered have been observed (Table 2). The five other genera contained only one species, thus no statistical analyses could be carried out. The genus *Euseius* is the most drought tolerant (mean RH₅₀/ VPD₅₀ = 46.9 (9.6) % / 16.0 (2.8) hPa), and the genus *Typhlodromalus* the most drought sensitive (mean RH₅₀/ VPD₅₀ = 76.6 (8.2) % / 7.2 (2.3) hPa).

Significative differences between the mean RH₅₀/ VPD₅₀ of 23 among the 34 species considered were observed (Table 3). Eleven species were not taken into account because only one population had been studied for them. The most tolerant species to low humidities are *Euseius scutalis* (Athias-Henriot) and *E. hibisci* (Chant), with mean RH₅₀/ VPD₅₀ being of 37.0 (2.8) % / 20.0 (0.9) hPa and 39.8 (11.0) % / 16.8 (0.2) hPa, respectively. The most drought sensitive species are *Typhlodromalus tenuiscutus* McMurtry & Moraes and *T. manihoti* (Moraes), with mean RH₅₀/ VPD₅₀ being respectively of 86.8 (0.4) % / 4.2 (0.1) hPa and 80.2 (5.9) % / 6.3 (1.9) hPa.

Linear regressions between the dorsum length of each species and the corresponding mean RH₅₀ and VPD₅₀ are presented in Figure 1. Unless the relationships are strong, the R² found between the dorsum length of each species and their corresponding mean RH₅₀ (R² = 0.036; $F_{(1,84)} = 4.211$; $P = 0.043$) and VPD₅₀ (R² = 0.072; $F_{(1,84)} = 7.583$; $P = 0.007$) are too weak to conclude that there is a correlation between this variable and the tolerance/ sensitivity of the Phytoseiidae.

Table 1. Means (Standard Errors) RH₅₀ and VPD₅₀ for the four Phytoseiid feeding groups described in McMurtry & Croft (1997). *n*: number of data.

Feeding group	RH ₅₀ ^a	VPD ₅₀ ^a	<i>n</i>
Pollen specialists/ Generalists (Type IV)	46.9 (9.6) a	16.0 (2.8) a	14
<i>Tetranychus</i> specialists (Type I)	63.9 (11.8) b	11.0 (4.2) b	13
Generalists (Type III)	66.1 (10.9) b	10.2 (3.4) b	41
Tetranychid selectives (Type II)	66.3 (9.4) b	10.3 (3.4) b	23
ANOVA	F _(3,87) = 13.062; <i>P</i> < 0.001	F _(3,87) = 10.960; <i>P</i> < 0.001	

^a means followed by different letters for RH₅₀ or VPD₅₀ values are significantly different (Tukey HSD, α = 0.05)

Table 2. Means (Standard Errors) RH₅₀ and VPD₅₀ for 8 of the 13 genera considered. *n*: number of data per genus.

Genus	RH ₅₀ ^a	VPD ₅₀ ^a	<i>n</i>
<i>Euseius</i>	46.9 (9.6) a	16.0 (2.8) a	14
<i>Typhlodromus</i>	52.2 (5.3) ab	15.1 (1.7) ab	6
<i>Iphiseius</i>	54.7 (1.9) abc	12.5 (3.2) abc	2
<i>Kampimodromus</i>	56.4 (1.6) abcd	13.8 (0.5) abc	2
<i>Amblyseius</i>	62.3 (3.3) bcde	10.1 (1.6) c	8
<i>Phytoseiulus</i>	63.9 (11.8) bde	11.0 (4.2) bcd	13
<i>Neoseiulus</i>	66.7 (8.8) cde	10.1 (3.2) cd	27
<i>Typhlodromalus</i>	76.6 (8.2) d	7.2 (2.3) c	14
ANOVA	F _(7,78) = 13.946; <i>P</i> < 0.0001	F _(7,78) = 11.424; <i>P</i> < 0.0001	

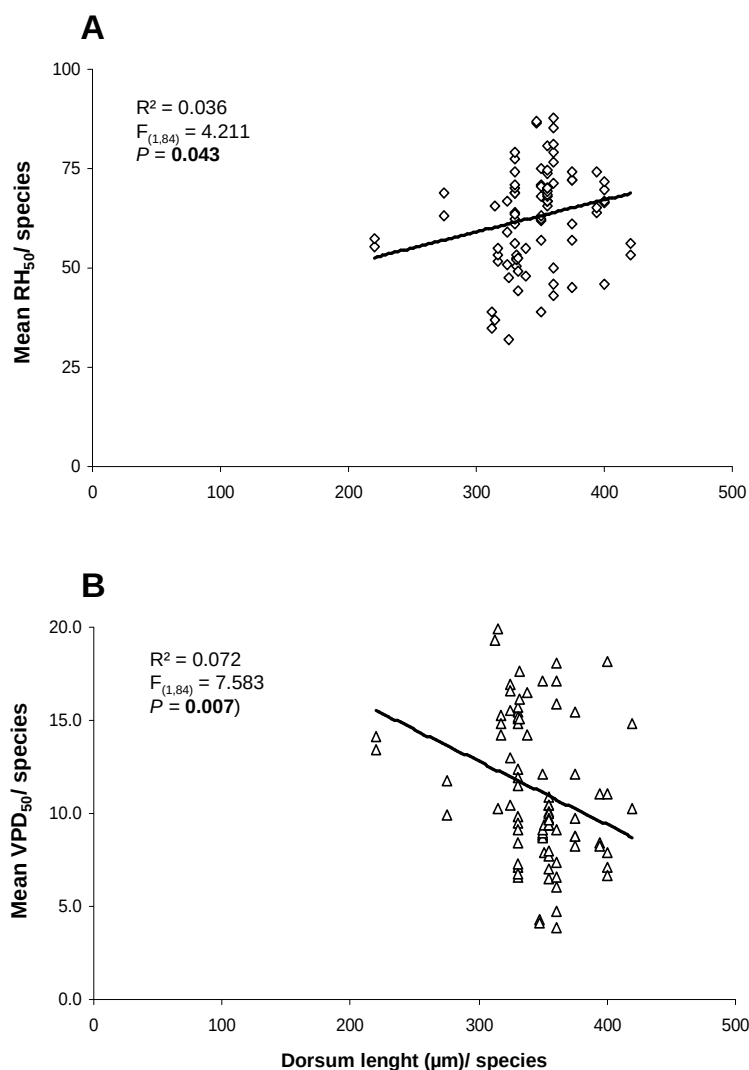
^a means followed by different letters for RH₅₀ or VPD₅₀ values are significantly different (Tukey HSD, α = 0.05)

Table 3. Means (Standard Errors) RH₅₀ and VPD₅₀ for 23 of the 34 species considered. *n*: number of data per species.

Species	RH ₅₀ ^a	VPD ₅₀ ^a	<i>n</i>
<i>Euseius scutalis</i>	37.0 (2.8) a	20.0 (0.9) a	2
<i>Euseius hibisci</i>	39.8 (11.0) a	16.8 (0.2) ab	2
<i>Phytoseiulus longipes</i>	46.3 (3.5) ab	17.0 (1.1) abc	3
<i>Neoseiulus idaeus</i>	48.6 (4.2) abc	16.3 (1.3) abc	3
<i>Euseius addoensis</i>	51.0 (8.5) abcd	13.8 (2.4) abcd	2
<i>Euseius citrifolius</i>	51.3 (20.2) abcd	15.1 (6.9) abcd	2
<i>Euseius stipulatus</i>	51.5 (4.9) abcd	15.4 (1.6) abcd	2
<i>Euseius finlandicus</i>	52.0 (1.4) abcde	15.2 (2.0) abcde	3
<i>Typhlodromus pyri</i>	53.4 (1.6) abcdef	14.8 (0.5) abcdef	3
<i>Iphiseius degenerans</i>	54.7 (1.9) abcdefg	12.5 (3.2) abcdefg	2
<i>Typhlodromus exhilaratus</i>	55.0 (5.7) abcdefg	14.3 (1.8) abcdefgh	2
<i>Kampimodromus aberrans</i>	56.4 (1.6) abcdefg	13.8 (0.4) abcdefgh	2
<i>Amblyseius andersoni</i>	62.5 (3.9) bcdefg	9.5 (1.5) adefghi	5
<i>Neoseiulus fallacis</i>	64.1 (10.3) cdefg	10.2 (4.8) abcdefghi	5
<i>Amblyseius swirskii</i>	66.0 (3.9) bcdefg	10.8 (1.3) abcdefghi	2
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	66.6 (6.2) defg	9.8 (3.0) defghi	7
<i>Neoseiulus cucumeris</i>	67.7 (5.5) defg	9.2 (1.6) defghi	3
<i>Typhlodromalus limonicus</i>	69.9 (6.0) dfgh	8.9 (0.6) defghi	4
<i>Neoseiulus californicus</i>	70.2 (4.2) gh	9.2 (1.4) dghi	13
<i>Neoseiulus barkeri</i>	72.7 (3.3) defgh	8.7 (1.1) bdefghi	2
<i>Phytoseiulus macropilis</i>	75.2 (5.5) gh	7.8 (1.7) fghi	3
<i>Typhlodromalus manihoti</i>	80.2 (5.9) h	6.3 (1.9) gi	6
<i>Typhlodromalus tenuiscutus</i>	86.8 (0.4) h	4.2 (0.1) gi	2
ANOVA	F _(22, 57) = 12.701; <i>P</i> < 0.001	F _(22,57) = 9.039; <i>P</i> < 0.001	

^a means followed by different letters for RH₅₀ or VPD₅₀ values are significantly different (Tukey HSD, α = 0.05)

Figure 1. Linear regressions between the dorsum length of each of the species considered in the present study and their corresponding RH₅₀ (A) and VPD₅₀ (B).



Experimental conditions

Differences between egg hatching response means (RH₅₀ and VD₅₀) depending on some experimental conditions, (*i.e.* photoperiod, temperature and duration between sampling and experiment) are reported in Table 4. Concerning photoperiod, a significant difference was found between the 12/ 12 and the 24/ 0 (L/ D) conditions, with RH₅₀ values of 46.9 (13.6) and 71.0 (0.2) % ($F_{(3,56)} = 3.062$; $P = 0.035$), respectively. When considering the VPD₅₀, a significative difference was observed between the 12/ 12 (VPD₅₀ = 16.7 (4.6) hPa) and the 16/ 8 (L/ D) (VPD₅₀ = 11.8 (3.4) hPa) conditions ($F_{(3,56)} = 3.007$; $P = 0.038$). Those results could come from unbalanced samples along with the very little sizes of some groups. Concerning the experimental temperatures tested, no difference could be calculated while looking at the RH₅₀. However, a significant difference in VPD₅₀ values is observed between experiments done at 23 and 25 °C with VPD₅₀ = 13.1 (3.2) and 11.7 (4.1) hPa ($F_{(5,83)} = 2.623$; $P = 0.030$), respectively. The same remark about the bias that can be caused by strongly unbalanced samples could be done here again. Considering the duration between sampling and experiment, no significant difference was highlighted.

Table 4 Means (Standard Errors) RH₅₀ and VPD₅₀ at different experimental photoperiods, experimental temperatures, durations between sampling and experiment (Appendix 1). *n*: number of data per species.

Experimental conditions	RH ₅₀ ^a	F _{(ddl1, ddl2); P}	VPD ₅₀ ^a	F _{(ddl1, ddl2); P}	<i>n</i>
Photoperiod (hours of light/ hours of dark)					
12/ 12	46.9 (13.6) a		16.7 (4.6) a		4
16/ 8	60.6 (9.9) ab	F _(3,56) = 3.062; <i>P</i> = 0.035	11.8 (3.4) b	F _(3,56) = 3.007; <i>P</i> = 0.038	50
14/ 10	60.8 (12.3) ab		13.2 (12.7) ab		4
24/ 0	71.0 (0.2) b		9.2 (0.1) ab		2
Temperature (°C)					
23.0	53.2 (11.4)		13.1 (3.2) a		5
21.0	55.6 (21.4)		11.0 (5.3) ab		3
26.0	56.5 (14.8)	F _(5,83) = 1.093; <i>P</i> = 0.370	14.6 (5.0) ab	F _(5,83) = 2.623; <i>P</i> = 0.030	2
25.0	63.2 (13.0)		11.7 (4.1) b		64
26.7	65.0 (12.7)		14.6 (5.0) ab		2
20.0	65.8 (4.5)		8.0 (1.0) ab		13
Duration between sampling and experiment in years					
1	52.1 (6.0)		15.2 (1.9)		5
5	56.0 (12.6)		13.0 (3.6)		9
2	56.9 (7.6)		13.4 (3.0)		4
4	59.5 (17.0)	F _(7,49) = 1.936; <i>P</i> = 0.084	12.8 (5.4)	F _(7,49) = 1.702; <i>P</i> = 0.130	10
0	61.3 (9.1)		12.0 (3.2)		11
9	62.6 (14.4)		11.8 (4.6)		3
3	70.5 (15.7)		9.3 (5.0)		12
6	73.7 (3.7)		8.3 (1.2)		3

^a means followed by different letters for RH₅₀ or VPD₅₀ values are significantly different (Tukey HSD, $\alpha = 0.05$)

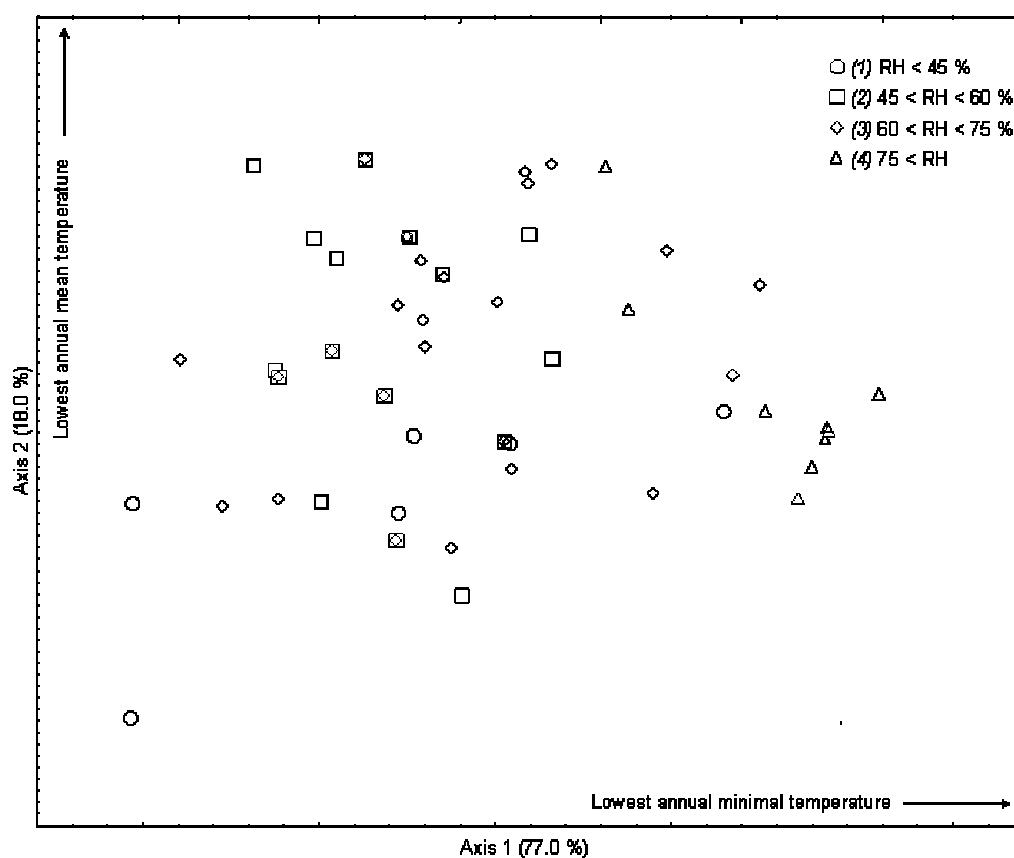
Environmental factors

Species origin climatic conditions. The results of the multifactorial analysis performed on the six climatic variables are presented in the Figure 2. The first axis, representing 51.3 % of the variability, is explained by the origin annual mean relative humidity. The axis 2, representing 39.9 % of the variability, is explained by the annual mean temperature. No clear relationship between climatic conditions response to humidities is pointed out. However, some aggregates of points from the same species are observed (Figure 1B), especially for *Neoseiulus californicus* (McGregor) in the center of the graph, and *T. manihoti* in the lower part. Multiple regressions confirm the tendency observed on the multifactorial analysis. The correlation between RH₅₀ or VPD₅₀ and climatic variables is weak even if significant (RH₅₀: $R^2 = 0.34$, $F_{(6,64)} = 5.56$; $P < 0.001$; VPD₅₀: $R^2 = 0.29$; $F_{(6,64)} = 4.41$; $P < 0.001$). Simple regressions between each of the six climatic variables considered and either RH₅₀ or VPD₅₀ values show the same tendency (Table 5). Nevertheless, the best correlation with both RH₅₀ and VPD₅₀ is obtained with the annual coldest month mean relative humidity. The discriminant canonical analysis is represented in the Figure 3. The first axis, that represents 77 % of the variability, is explained by the origin annual minimal temperature and the second axis representing 18 % of the variability is explained by the origin annual mean temperature. As observed on the multifactorial analysis, no clear relationship between the climate of origin of the phytoseiid mites considered and their response to humidities is observed. However, the group (4), representing the very sensitive species to low humidities, is always present on the right half part of the graph, which means while the lowest temperature occurs.

Table 5 Multiple and simple regressions between the RH₅₀/ VPD₅₀ and the climatic variables used to characterize the climatic conditions of the area of origin of phytoseiids.

		Climatic variables					
		Annual mean temperature	Annual maximum temperature	Annual minimal temperature	Annual mean relative humidity	Annual coldest month mean relative humidity	Annual warmest month mean relative humidity
RH ₅₀	R ²	0.0250	0.009	0.114	0.214	0.242	0.150
	F _(ddl1, ddl2)	F _(1,70) = 2.819	F _(1,70) = 1.671	F _(1,70) = 10.130	F _(1,70) = 20.350	F _(1,70) = 23.650	F _(1,69) = 13.310
	P	0.097	0.200	0.002	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	R ²	0.008	0.012	0.077	0.170	0.199	0.116
VPD ₅₀	F _(ddl1, ddl2)	F _(1,70) = 1.552	F _(1,70) = 1.847	F _(1,70) = 6.963	F _(1,70) = 15.580	F _(1,70) = 18.650	F _(1,69) = 10.210
	P	0.217	0.179	0.010	< 0.001	< 0.001	0.002

Figure 3. Scatter plots of the first two discriminant canonical analysis axes for six climatic variables representing the climate of origin for the four RH₅₀ rankings representing the 72 RH₅₀ considered. Percentages in each axis refer to the amount of variation accounted for by the first and second axes in the multifactorial analysis



Species origin habitat. Differences between RH₅₀ and VPD₅₀ means depending on biomes are reported in Table 6. The data collected represents 7 of the 14 USDA major biomes (Appendix 1). Significant differences are observed between mediterranean warm and tropical humid soil conditions, RH₅₀ means being respectively of 60.5 (10.8) and 69.4 (12.5) % ($F_{(6,64)} = 2.886$; $P = 0.015$). Unbalanced samples could explain that no significant differences could be highlighted for the other biomes, their values being more extreme than the mediterranean warm and the tropical humid biomes. Concerning VPD₅₀ means between USDA major

biomes, no significant difference was found ($F_{(6,64)} = 2.083$; $P = 0.067$). When looking at the WWF global 200 ecoregions, available data represent 5 of the 16 regions. No difference between the WWF biomes was found, neither for RH_{50} ($F_{(4,58)} = 2.384$; $P = 0.062$) nor for VPD_{50} means ($F_{(4,58)} = 1.757$; $P = 0.150$).

Table 6 Means (Standard Errors) RH_{50} and VPD_{50} Phytoseiidae species/ populations in USDA major biomes and WWF global 200 ecoregions (Appendix 1). n : number of data per species.

Biomes		RH_{50}^a	VPD_{50}^a	n
USDA major biomes map (type of soil)	Boreal humid	52.9 (11.2) ab	14.9 (3.6)	4
	Mediterranean warm	55.6 (12.8)a	13.2 (4.3)	22
	Temperate Humid	60.5 (10.8) ab	12.0 (3.4)	11
	Temperate semi-arid	65.1 (9.7) ab	10.8 (2.9)	11
	Tropical humid	69.4 (12.5) b	9.7 (3.9)	17
	Desert tropical	70.1 (24.9) ab	9.5 (7.9)	2
	Tropical semi-arid	70.4 (18.1) ab	9.4 (5.7)	4
ANOVA		$F_{(6, 64)} = 2.886$; $P = 0.015$	$F_{(6, 64)} = 2.083$; $P = 0.067$	
WWF global 200 map (vegetation)	Mediterranean forests, woodlands & scrubs	58.3 (12.8)	12.6 (3.9)	29
	Temperate conifer forests	58.4 (7.0)	12.5 (3.2)	8
	Tropical & subtropical moist broadleaf forests	67.9 (14.2)	10.1 (4.5)	20
	Mangroves	69.5 (22.6)	9.7 (7.2)	3
	Temperate broadleaf and mixed forests	71.6 (0.6)	8.2 (1.4)	3
ANOVA		$F_{(4, 58)} = 2.384$; $P = 0.062$	$F_{(4, 58)} = 1.757$; $P = 0.150$	

^a means followed by different letters for RH_{50} or VPD_{50} values are significantly different (Tukey HSD, $\alpha = 0.05$)

Discussion

The analysis of the phytoseiid egg hatching response to several ranges of humidities lead first to draw patterns about Phytoseiidae tolerance/ sensitivity to low humidities. It also brings a discussion about the relationships between predatory mites' response to humidity and several environmental factors, divided into two categories: climate and habitat. The present discussion will mainly deal with the consequences of those relationships on the prediction of the location of tolerant species to humidity in regard to biological control applications. Furthermore, some results obtained may be useful for a better understanding of the biological causes of variation in Phytoseiidae species/ populations to HR variations.

Drought tolerance/ sensitivity within the family Phytoseiidae

The results obtained while assessing the differences in RH_{50} / VPD_{50} means among feeding groups, genera and species are congruent. The more tolerant feeding group is the group IV (pollen feeder/ generalist), which only contains the genus *Euseius*. Six species among the 8 more drought tolerant ones to low humidities belong to the genus *Euseius*, two of them being significantly more drought tolerant than the others: *E. scutalis* and *E. hibisci*. Mites of the genus *Euseius* occur in arboreal species in warm parts of the world (Gerson *et al.* 2003). They are more closely associated with the abundance of pollen than with any other food sources (McMurtry & Croft 1997; Gerson *et al.* 2003). As pollen is a dry food, it could be assumed

that mites or small insects like thrips or whiteflies, that exploit this resource have strong drought tolerance. For the other feeding groups, a great variability is observed between the genera and species contained in those groups. This variability can be intra- or interspecific and intra- or inter-generic, as it had been previously observed (van Dinh *et al.* 1988; Bakker *et al.* 1993; Croft *et al.* 1993; Reuveny *et al.* 1996; De Courcy Williams *et al.* 2004; Walzer *et al.* 2004). However, some other species/ populations are as drought tolerant as the *Euseius* species: *Phytoseiulus longipes* Evans, *Neoseiulus idaeus* Denmark & Muma and *Typhlodromus athiasae* Porath & Swirskii.

Inversely, species the genus *Typhlodromalus*, and especially *T. manihoti* (Moraes) and *T. tenuiscutus* McMurtry & Moraes, which belong to the feeding group III (generalist predators) (McMurtry & Croft, 1997), are significantly more drought sensitive than all the other genera. Concurrently with the genus *Euseius*, there is no particular feeding habit that could justify this sensibility.

Dorsum length could be an indicator of a phytoseiid mites' drought tolerance/ sensitivity, because it reflects the variability in air contact (and exchange) between different species. The results obtained in the present analysis (Figure 1) suggest that even if a relationship exists between the drought tolerance/ sensitivity of phytoseiids and their size, dorsum length cannot be considered as a significant factor that affects phytoseiid's response to humidity. A study by Valdecasas *et al.* (2006) also found no relationship between water mite size and their area of distribution.

Unless feeding groups genera and species of Phytoseiidae can be classified from the most drought tolerants to the most drought sensitives, there does not seem to have one specific pattern explaining the variability in drought tolerance/ sensitivity of phytoseiids from intrinsic or taxonomic (phylogenetic) factors, except for the feeding group I (pollen specialist/ generalist), represented only by the drought tolerant genus *Euseius*.

Can drought tolerance be affected by laboratory rearing conditions ?

The laboratory conditions tested, *i.e.* temperature and photoperiod, are known to affect the development and reproductive abilities of the Phytoseiidae (Sabelis, 1985a, b). However, it remains unknown if those parameters can influence, on a long term period, the drought tolerance/ sensitivity of those organisms. The only true significant effect found from the analyses performed on those conditions influencing the RH₅₀ is from the temperature. However, original data (Appendix 1) show that for a 12/ 12 and 24/ 0 (L/ D) photoperiods, which represent the extreme and significantly different values of RH₅₀, the results were obtained for *Euseius* and *Typhlodromalus/ Typhlodromips* species, respectively, *i.e.* the most drought tolerant and drought sensitive species, respectively. Furthermore, no conclusion could be made for photoperiod nor time between sampling and the experiment because of unbalanced samples. Thus, the data available does not allow to conclude on the effect of laboratory rearing conditions on the drought tolerance/ sensitivity of the Phytoseiidae.

Can drought tolerance be affected by environmental factors ?

Species origin climatic conditions. The main conclusion from all the analyses performed between climatic variables commonly used in distribution models (Guisan & Hofer 2003; Ulrichs & Hopper 2008; Migeon *et al.* 2009) and the drought tolerance/ sensitivity of phytoseiids (expressed in RH₅₀/ VPD₅₀) is that it does not seem to exist any major influence of the climate of origin of those predatory mites on their egg hatching response to humidity. However, multiple and simple regressions, and canonical analysis [especially for the group (4)] showed that some variables of the climate of origin actually have an effect on the RH₅₀/ VPD₅₀ of those mites. The annual minimum temperature and relative humidity appear to be limiting factors, as it is shown in most of the papers concerning the biology of Phytoseiidae (Sabelis, 1985a, b; Bakker *et al.*, 1993). Similar climatic variables have been used to predict species distribution in different models, and a strong impact of drought and cold stress has already been found for the invasive spider mite *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) (Migeon *et al.* 2009), for some insect pests (Ulrichs & Hopper 2008) and reptiles species (Guisan & Hofer 2003).

Species origin habitat

A specific climate does not itself reflects the potential distribution of a living organism. The habitat might also be of great influence in predicting the occurrence or the distribution of mites. Unfortunately, data about the habitat is not as accurately reported as the climate nowadays (Barry & Elith 2006). The present analysis using the USDA major biomes map (based on soil characteristics) and the WWF global 200 ecoregions maps (based on vegetation) does not give any conclusive results on a potential relationship between drought tolerance and habitat. First, a bias from unbalanced sample sizes has to be noticed. Furthermore, the WWF biomes are specific to conservation biology and represent some particular vegetation type that cannot, most of the time, be linked to the actual locations where the mites listed in Appendix 1 have been collected. As a matter of fact, predatory mites are the more often found in pests outbreaks naturally occurring in crops or in surroundings of urban zones. It seems that if the habitat has to be taken into account while trying to integrate it in predictions models, more accurate data at a plant scale (*i.e.* undercover relative humidity and temperature), along with local soil conditions, could be linked to particular biology of predatory mites, as it has been already remarked for water mites (Valdecasas *et al.* 2006) and phytoseiids (Ferrero *et al.* 2009).

Conclusions

Phytoseiid mites' distribution is not mainly due to laboratory rearing conditions, nor to a specific climate, neither to their size (dorsum length), even if some climatic predictors can be considered as limiting factors as the annual minimum temperature and annual mean relative humidity. However, the analysis performed in the present study allowed to rank predatory mites feeding groups, genera and species depending on their response to ranges of humidities.

The genus *Euseius* is particularly tolerant to low humidities. Inversely, the genus *Typhlodromalus* seems to be very drought sensitive. The habitat is supposed to be an important factor for explaining distribution, especially if the predictor is a physiological response. Unfortunately, data is often scarce or very imprecise about conditions occurring at the plant scale. Other factors such as the level of anthropisation, or species interactions (Baker *et al.* 2000) might have some effects on species distribution, and should be assessed as predictors along with the other factors already studied or cited in the present study.

Acknowledgements

The authors thanks the Drs Frank Bakker, Eric Palevsky, Peter Schausberger, Tuomo Tuovinen and Yvonne van Houten for their help in filling out the collecting data, Dr Alain Migeon for his kind help in collecting GIS data. A PhD fellowship for the senior author is provided half from Koppert BV and half from the ANRT (Association Nationale de la Recherche Technique, Paris, France).

References

- Badii MH & McMurtry JA (1984) Life history of and life tables parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* 25 (2): 111-123.
- Baier B (1991) Relative humidity – A decisive factor for the use of oligophagous predatory mites in pest control. *Modern Acarology* (ed. by F Dusbabek & V Bukva) Academia, Prague & SPB Academic Publishing, The Hague, Vol. 2, pp. 661-665.
- Baker RHA, Sansford CE, Jarvis CH, Cannon RJC, MacLeod A & Walters KFA (2000) The role of climatic mapping in predicting the potential geographical distribution of non-indigenous pests under current and future climates. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 82: 57-71.
- Bakker FM, Klein ME, Mesa NC & Braun AR (1993) Saturation deficit tolerance spectra of phytophagous mites and their phytoseiid predators on cassava. *Experimental and Applied Acarology* 17: 97-113.
- Barry S. & Elith J. (2006) Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology* 43: 413-423.
- Bolckmans K, van Houten Y & Hoogerbrugge H, 2005. Biological control of whiteflies and western flower thrips in greenhouse sweet peppers with the phytoseiid predatory mite *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae). Second International Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos, Switzerland - September 12-16, 2005: 555-565.
- Bounfour M & McMurtry JA (1987) Biology and Ecology of *Euseius scutalis* (Athias Henriot) (Acarina: Phytoseiidae). *Hilgardia* 55 (5): 1-23.
- Boyne JV & Hain FP (1983) Responses of *Neoseiulus fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) to different prey densities of *Oligonychus ununguis* (Acarina: Tetranychidae) and to different relative humidity regimes. *The Canadian Entomologist* 115: 1607-1614.

- Castagnoli M & Simoni S (1994) The effect of different constant humidities on eggs and larvae of *Amblyseius californicus* (McGregor) (Acarina: Phytoseiidae). *Redia* 77 (2): 349-359.
- Croft BA, Messing RH, Dunley JE & Strong WB (1993) Effects of humidity on eggs and immatures of *Neoseiulus fallacis*, *Amblyseius andersoni*, *Metaseiulus occidentalis* and *Typhlodromus pyri* (Phytoseiidae): implications for biological control on apple, caneberry, strawberry and hop. *Experimental and Applied Acarology* 17: 451-459.
- De Courcy Williams ME, Kravar-Garde L, Fenlon JS & Sunderland KD (2004) Phytoseiid mites in protected crops: the effects of humidity and food availability on egg hatch and adult life span of *Iphiseius degenerans*, *Neoseiulus cucumeris*, *N. californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 32: 1-13.
- De Vis RMJ, De Moraes GJ & Bellini RM (2006) Effect of air humidity on the egg viability of predatory mites (Acari: Phytoseiidae, Stigmaeidae) common on rubber trees in Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 38: 25-32.
- Diva GIS 5.4. www.diva-gis.org
- Ferrero M, Gigot C, Tixier MS, Van Houten Y and Kreiter S (2009) Egg hatching response to a range of relative humidities for six species of predatory mites [Acari: Phytoseiidae]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (in press).
- Ferragut F, Garcia-Mari F, Costa-Comelles & Laborda R (1987) Influence of food and temperature on development and oviposition of *Euseius stipulatus* and *Typhlodromus phialatus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 3: 317-329.
- Fournier D, Pralavorio M & Pourriere O (1985) Étude du phytoséiide *Cydnodromus chilensis* en vue de son utilisation contre *Tetranychus urticae* en culture protégée de fraisier. *Entomophaga* 30 (2): 113-120.
- Gaston, K.J. & Fuller, R.A. (2009) The sizes of species' geographic ranges. *Journal of Applied Ecology* 46: 1-9.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa R (2003) Mites (Acari) for pest control. Blackwell science, Oxford (UK), 539 p.
- Guisan, A. & Hofer, U. (2003) Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *Journal of Biogeography* 30: 1233-1243.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Kramer DA & Hain F (1989) Effect of constant- and variable-humidity and temperature regimes on the survival and developmental periods of *Oligonychus ununguis* (Acarina: Tetranychidae) and *Neoseiulus fallacis* (Acarina: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 18 (5): 741-746.
- Liguori M & Guidi S (1995) Influence of different constant humidities and temperatures on eggs and larvae of a strain of *Typhlodromus exilaratus* Ragusa (Acari: Phytoseiidae). *Redia* 78 (2): 321-329.

- McMurtry JA (1980) Biosystematics of three taxa in the *Amblyseius finlandicus* group from South Africa, with comparative life history studies (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 6 (2): 147-156.
- McMurtry JA & Croft BA (1997) Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- McMurtry JA, Mahr DL & Johnson HG (1976) Geographic races in the predatory mite, *Amblyseius potentillae* (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 2 (1): 23-28.
- McMurtry JA & Scriven GT (1965) Life-history studies of *Amblyseius limonicus*, with comparative observations on *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 58 (1): 106-111.
- Migeon A, Ferragut F, Escudero-Colomar LA, Fiaboe KKM, Knapp M, Moraes GJ de , Ueckermann E & Navajas M, 2009. Modelling the spatial distribution of the invasive tomato red spider mite, *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 48: 199-212.
- Moraes GJ de & McMurtry JA (1981) Biology of *Amblyseius citrifolius* (Denmark & Muma) (Acarina – Phytoseiidae). *Hilgardia* 49 (1): 1-29.
- Olson DM & Dinerstein E (2002) The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 199-224.
- Perring TM & Lackey LJ (1989) Temperature and humidity effects on mortality and pre-adult development of two *Phytoseiulus persimilis* strains (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 15 (1): 47-52.
- Pralavorio M & Almaguel-Rojas L (1980) Influence de la température et de l'humidité relative sur le développement et la reproduction de *Phytoseiulus persimilis*. *Bulletin SROP/ WPRS* 3 (3): 157-162.
- R Development Core Team. 2009. R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.
- Sabelis MW, 1985a. Développement. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 43-53.
- Sabelis MW, 1985b. Reproduction. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 73-82.
- Schausberger P (1998) The influence of relative humidity on egg hatch in *Euseius finlandicus*, *Typhlodromus pyri* and *Kampimodromus aberrans* (Acari, Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 122: 497-500.
- StatSoft France (2005). STATISTICA 7.1. Available from <http://www.statsoft.fr> [accessed March 2009].
- Steiner MY, Goodwin S, Wellham TM, Barchia IM & Spohr LJ (2003a) Biological studies of the Australian predatory mite *Typhlodromips montdorensis* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae), a potential biocontrol agent for western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Australian Journal of Entomology* 42: 124-130.

- Steiner MY, Goodwin S, Wellham TM, Barchia IM & Spohr LJ (2003b) Biological studies of the Australian predatory mite *Typhlodromalus lailae* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae). *Australian Journal of Entomology* 42: 131-137.
- Ulrichs C & Hopper KR (2008) Predicting insect distribution from climate and habitat data. *BioControl* 53: 881-894.
- Valdecasas AG, Camacho AI & Peláez ML (2006) Do small animals have a biogeography ? *Experimental and Applied Acarology* 40: 133-144.
- Van Houten YM, Van Rijn PCJ, Tanigoshi LK, Van Stratum P & Bruin J (1995) Preselection of predatory mites to improve year-round biological control of western flower thrips in greenhouse crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74: 225-234.
- Walzer A, Castagnoli M, Simoni S, Liguori M, Palevsky E & Schausberger P (2007) Intraspecific variation in humidity susceptibility of the predatory mite *Neoseiulus californicus*: survival, development and reproduction. *Biological Control* 41: 42-52.
- Worldclim 1.4. www.worldclim.org

Appendix 1 dataset used to evaluate the possibility of predicting phytoseiids' distribution from their response to humidity. References followed by a * indicates that RH₅₀ and VPD₅₀ have been calculated from the original data for the present analysis

Genus	Species	Name in original paper if different	Dorsal Shield Length	Sampling year	Origin	Origin coordinates	WWF Global 200 ecoregions	USDA major biomes	Origin annual mean T° (°C) ^a	Origin annual maximum T° (°C) ^a	Origin annual minimum T° (°C) ^a	Origin annual mean RH (%) ^b	Origin coldest month mean RH (%) ^b	Origin warmest month mean RH (%) ^b	Experiment T° (°C)	Experiment photoperiod	RH ₅₀ (%)	VPD ₅₀ (hPa)	Reference
<i>Amblyseius</i>	<i>Amblyseius acalyphus</i> Denmark & Muma		356	2003	Piracicaba, Brazil	22°43'10" S 47°36'31" O	1	13	18,3	26,5	6,6	72,3	62,7	77,3	25,0		62,0	12,0	de Vis <i>et al.</i> 2006*
		<i>Amblyseius potentillae</i> (Garman)	350	1971	Fondi, Italy	41°21'17" N 13°25'56" E	12	5	15,0	28,6	3,9	73,4	70,4	75,8	23,0	16/8	57,0	12,1	McMurtry <i>et al.</i> 1976*
			350		Verona, Italy	45°26'28" N 11°00'00" E	12	5	13,4	29,1	-0,6	76,3	71,3	83,9	20,0	16/8	62,0	8,9	Croft <i>et al.</i> 1993
	<i>Amblyseius andersoni</i> (Chant)		350		The Netherlands										20,0	16/8	62,4	8,8	Croft <i>et al.</i> 1993
			350		Willamette Valley, Oregon, USA	45°30'00" N 122°30'05" O	5	7	9,6	24,5	-0,2	70,8	57,9	83,2	20,0	16/8	62,9	8,7	Croft <i>et al.</i> 1993
		<i>Amblyseius potentillae</i> (Garman)	350	1974	Serooskerke Zeeland, The Netherlands	51°33'02" N 03°35'47" E		6	10,2	20,8	0,9	82,5	79,1	87,0	23,0	16/8	68,0	9,0	McMurtry <i>et al.</i> 1976*
	<i>Amblyseius swirskii</i> Athias-Henriot		275		Commercial mass rearing										25,0	16/8	63,0	11,7	Ferrero <i>et al.</i> 2009
			275		Commercial mass rearing										25,0	16/8	69,0	9,9	Bolckmans <i>et al.</i> 2005*
<i>Euseius</i>	<i>Euseius addoensis</i> (van der Merwe & Ryke)	<i>Amblyseius addoensis rubicolus</i>	375	1975	Citrusdal, Western Cape Province, South Africa	32°35'42" S 19°00'51" E	12	7	14,4	28,1	2,5	59,0	54,7	65,9	23,0	16/8	45,0	15,4	McMurtry 1980*
		<i>Amblyseius addoensis addoensis</i>	375	1975	Addo, Eastern Cape Province, South Africa	33°32'45" S 25°41'10" E	12	10	17,3	29,5	3,7	66,0	61,4	70,6	23,0	16/8	57,0	12,1	McMurtry 1980*
	<i>Euseius citri</i> (van der Merwe & Ryke)	<i>Amblyseius citri</i>	350	1975	Rustenberg, Transvaal, South Africa	25°40'09" S 27°14'18" E	10	6	19,2	30,9	3,1	57,8	46,9	65,2	23,0	16/8	39,0	17,1	McMurtry 1980*
	<i>Euseius citrifolius</i> Denmark & Muma		315	2003	Piracicaba, Brazil	22°43'10" S 47°36'31" O	1	13	18,3	26,5	6,6	72,3	62,7	77,3	25,0		37,0	20,0	de Vis <i>et al.</i> 2006*
		<i>Amblyseius citrifolius</i>	315	1975	Tatui, Brazil	23°21'11" S 47°51'47" O	1	13	19,8	27,8	9,9	75,0	68,3	77,9	24,0	12/12	65,6	10,3	Moraes & McMurtry 1980*
			331		Jokioinen, Finland	60°48'08" N 23°28'46" E		4	4,8	21,3	-9,5	81,9	70,0	89,0	25,0	16/8	50,4	15,7	Schausberger 1998
	<i>Euseius finlandicus</i> (Oudemans)		331	1996	Vienna, Austria	48°12'34" N 16°22'20" E	5	6	9,1	25,1	-4,5	74,4	66,8	82,3	25,0	16/8	52,4	15,1	Schausberger 1998
			331	1998	Montpellier, France	43°36'39 N 03°52'46" E	12	5	14,4	28,7	2,1	69,4	59,5	77,5	25,0	16/8	53,1	14,9	Schausberger 1998
	<i>Euseius hibisci</i> (Chant)	<i>Amblyseius hibisci</i> (Chant)	325		Riverside, California, USA	33°56'50" N 117°24'01" O	12	7	16,7	32,4	3,6	62,4	59,2	65,1	21,0		32,0	16,9	McMurtry & Scriven 1965*
		<i>Amblyseius hibisci</i> (Chant)	325	1991	Riverside, California, USA	33°56'50" N 117°24'01" O	12	7	16,7	32,4	3,6	62,4	59,2	65,1	25,0	16/8	47,6	16,6	Van Houten <i>et al.</i> 1995*
	<i>Euseius scutalis</i> (Athias-Henriot)		312	1983	Agadir, Morocco	30°24'51" N 09°35'47" O	12	7	19,3	29,0	7,5	66,2	63,7	68,6	25,0	12/12	35,0	20,6	Bounfour & McMurtry 1987*
			312	1983	Marrakech, Morocco	31°38'21" N 08°00'17" O	12	7	17,9	35,7	2,6	55,7	45,1	64,0	25,0	12/12	39,0	19,3	Bounfour & McMurtry 1987*
	<i>Euseius stipulatus</i> (Athias-Henriot)		338	1983	Kenitra, Morocco	34°16'23" N 06°34'34" O	12	7	19,5	34,0	7,7	75,8	71,9	81,4	25,0	12/12	48,0	16,5	Bounfour & McMurtry 1987*
			338	1986	Valencia, Spain	39°28'09" N 00°22'35" O	12	7	17,8	30,1	6,7	65,6	61,8	68,9	25,0	16/8	55,0	14,3	Ferragut <i>et al.</i> 1987*

Genus	Species	Name in original paper if different	Dorsal Shield Length	Sampling year	Origin	Origin coordinates	WWF Global 200 ecoregions	USDA major biomes	Origin annual mean T° (°C) ^a	Origin annual maximum T° (°C) ^a	Origin annual minimum T° (°C) ^a	Origin annual mean RH (%) ^b	Origin coldest month mean RH (%) ^b	Origin warmest month mean RH (%) ^b	Experiment T° (°C)	Experiment photoperiod	RH ₅₀ (%)	VPD ₅₀ (hPa)	Reference
<i>Galendromus</i>	<i>Galendromus pilosus</i> (Chant)	<i>Cydnodromella pilosa</i> (Chant)	342	May 1987	Pico de Oro, Mexico	16°20'43" N 90°44'32" O	3	12	24,9	31,4	17,9	72,5	65,1	77,7	25,0		73,2	8,5	Bakker <i>et al.</i> 1993
<i>Iphiseiodes</i>	<i>Iphiseiodes zuluagai</i> Denmark & Muma		330	2003	Piracicaba, Brazil	22°43'10" S 47°36'31" O	1	13	18,3	26,5	6,6	72,3	62,7	77,3	25,0		61,0	12,4	de Vis <i>et al.</i> 2006*
<i>Iphiseius</i>	<i>Iphiseius degenerans</i> (Berlese)	<i>Amblyseius degenerans</i> (Berlese)	420	1991	Riverside, California, USA	33°56'50" N 117°24'01" O	12	7	16,7	32,4	3,6	62,4	59,2	65,1	25,0	16/8	53,3	14,8	Van Houten <i>et al.</i> 1995*
			420		Commercial mass rearing										20,0	16/8	56,0	10,3	de Courcy Williams <i>et al.</i> 2004*
<i>Kampimodromus</i>	<i>Kampimodromus aberrans</i> (Oudemans)		220	1996	Vienna, Austria	48°12'34" N 16°22'20" E	5	6	9,1	25,1	-4,5	74,4	66,8	82,3	25,0	16/8	55,3	14,2	Schausberger 1998
			220	1998	Montpellier, France	43°36'39" N 03°52'46" E	12	5	14,4	28,7	2,1	69,4	59,5	77,5	25,0	16/8	57,5	13,5	Schausberger 1998
<i>Mataseiulus</i>	<i>Mataseiulus camelliae</i> Chant & Yoshida Shaul		331	2003	Piracicaba, Brazil	22°43'10" S 47°36'31" O	1	13	18,3	26,5	6,6	72,3	62,7	77,3	25,0		52,0	15,2	de Vis <i>et al.</i> 2006*
<i>Neoseiulus</i>	<i>Neoseiulus agrestis</i> (Karg)	<i>Amblyseius agrestis</i> (Karg)	370												25,0		73,0	8,6	Baier 1991*
	<i>Neoseiulus barkeri</i> Hugues	<i>Amblyseius barkeri</i> (Hugues)	351	1989	Westland, The Netherlands	51°59'56" N 04°13'05" E		6	10,0	21,3	0,3	81,9	76,6	87,8	25,0	16/8	70,3	9,4	Van Houten <i>et al.</i> 1995*
		<i>Amblyseius barkeri</i> (Hugues)	351												25,0		75,0	7,9	Baier 1991*
			355	2004	Commercial mass rearing										25,0	16/8	65,6	10,9	Walzer <i>et al.</i> 2004
			355	2004	Commercial mass rearing										25,0	16/8	67,0	10,5	Walzer <i>et al.</i> 2004
			355	2004	Tuscany, Italy	43°34'23" N 10°58'30" E	12	5	14,2	28,2	3,2	73,2	67,6	77,7	25,0	16/8	67,0	10,5	Walzer <i>et al.</i> 2004
		<i>Cydnodromus chilensis</i> Dosse	355		Antibes, France	43°34'50" N 7°07'16" E	12	7	14,2	26,2	3,2	71,2	68,7	72,8	20,0		67,0	7,7	Fournier <i>et al.</i> 1985*
			355	2004	Commercial mass rearing										25,0	16/8	68,2	10,1	Walzer <i>et al.</i> 2004
			355	2004	Hérault, France	43°36'39" N 03°52'46" E	12	5	14,4	28,7	2,1	69,4	59,5	77,5	25,0	16/8	68,5	10,0	Walzer <i>et al.</i> 2004
	<i>Neoseiulus californicus</i> (McGregor)		355	July 1986	Bogota, Columbia	04°36'30" N 74°04'54" O	1	13	19,3	24,3	14,3	81,0	79,7	82,2	25,0		69,2	9,8	Bakker <i>et al.</i> 1993
			355		Commercial mass rearing										20,0	16/8	70,0	7,0	de Courcy Williams <i>et al.</i> 2004*
			355	2000	La Cruz, Chile	32°49'28" S 71°14'40" O	12	7	15,8	28,2	5,3	77,0	70,2	82,2	25,0	16/8	70,2	9,4	Walzer <i>et al.</i> 2004
			355	2000	Valencia, Spain	39°28'09" N 00°22'35" O	12	7	17,8	30,1	6,7	65,6	61,8	68,9	25,0	16/8	70,3	9,4	Walzer <i>et al.</i> 2004
			355		Florence, Italy	43°46'07" N 11°15'26" E	12	5	13,4	28,6	2,1	72,5	66,2	78,6	21,0	16/8	73,7	6,5	Castagnoli & Simoni 1994
			355		Florence, Italy	43°46'07" N 11°15'26" E	12	5	13,4	28,6	2,1	72,5	66,2	78,6	25,0	16/8	74,7	8,0	Castagnoli & Simoni 1994
			355		Florence, Italy	43°46'07" N 11°15'26" E	12	5	13,4	28,6	2,1	72,5	66,2	78,6	33,0	16/8	80,9	9,6	Castagnoli & Simoni 1994

Genus	Species	Name in original paper if different	Dorsal Shield Length	Sampling year	Origin	Origin coordinates	WWF Global 200 ecoregions	USDA major biomes	Origin annual mean T° (°C) ^a	Origin annual maximum T° (°C) ^a	Origin annual minimum T° (°C) ^a	Origin annual mean RH (%) ^b	Origin coldest month mean RH (%) ^b	Origin warmest month mean RH (%) ^b	Experiment T° (°C)	Experiment photoperiod	RH ₅₀ (%)	VPD ₅₀ (hPa)	Reference
<i>Neoseiulus</i>	<i>Neoseiulus cucumeris</i> (Oudemans)		394		Commercial mass rearing										20,0	16/8	64,0	8,4	de Courcy Williams <i>et al.</i> 2004*
		<i>Amblyseius cucumeris</i> (Oudemans)	394	1990	Naaldwijk, Westland, The Netherlands	51°59'46" N 04°11'25" E		6	10,0	20,6	0,5	81,9	76,6	87,8	25,0	16/8	65,0	11,1	Van Houten <i>et al.</i> 1995*
		<i>Amblyseius cucumeris</i> (Oudemans)	394												25,0		74,0	8,2	Baier 1991*
	<i>Neoseiulus fallacis</i> (Garman)		400		Laboratory stock colony										26,0	16/8	46,0	18,2	Kramer & Hain 1989*
			400	2004	Sicily, Italy	38°06'51" N 13°20'59" E	12	7	15,6	28,0	6,2	72,4	63,8	77,9	20,0	16/8	66,3	7,9	Walzer <i>et al.</i> 2004
			400		Raleigh, North Carolina, USA	35°46'48" N 78°38'36" O	5	6	15,7	31,7	-1,0	71,2	63,4	78,5	26,0	14/10	67,0	11,1	Boyne & Hain 1983*
			400		Willamette Valley, Oregon, USA	45°3'00" N 122°3'05" O	5	7	9,6	24,5	-0,2	70,8	57,9	83,2	20,0	16/8	69,7	7,1	Croft <i>et al.</i> 1993
			400		Fennville, Michigan, USA	42°35'39" N 86°06'21" O	4	6	9,3	27,0	-8,1	72,1	65,3	78,5	20,0	16/8	71,6	6,6	Croft <i>et al.</i> 1993
			332	1988 & 1990	Fonseca, Columbia	10°53'26" N 72°51'33" O	14	12	22,6	28,8	16,2	77,2	71,5	82,7	25,0		44,2	17,7	Bakker <i>et al.</i> 1993
<i>Phytoseiulus</i>	<i>Neoseiulus idaeus</i> Denmark & Muma		332	February 2008	Yapeyu, Corrientes, Argentina	29°28'14" S 56°49'20" O	1	4	20,3	32,9	8,9	72,9	64,7	80,6	25,0	16/8	49,0	16,2	Ferrero <i>et al.</i> 2009
			332	1988	Petrolina, Brazil	09°23'41" S 40°30'35" O	2	9	24,5	32,7	15,7	58,5	48,3	69,1	25,0		52,5	15,0	Bakker <i>et al.</i> 1993
			360	February 2008	Paso de Los Libres, Corrientes, Argentina	29°42'41" S 57°04'42" O	1	4	20,3	32,8	8,9	73,5	64,8	81,5	25,0	16/8	43,0	18,1	Ferrero <i>et al.</i> 2009
	<i>Phytoseiulus longipes</i> Evans		360	1975	Citrusdal, Cape Province, South Africa	32°35'42" S 19°00'51" E	13	7	14,4	28,1	2,5	59,0	54,7	65,9	25,0	14/10	46,0	17,1	Badii & McMurtry 1984*
			360	2007	Nogal, Los Andes, Valparaiso, Chile	33°01'33" S 71°33'11" O	12	7	14,0	25,8	4,4	80,0	73,3	84,9	25,0	16/8	50,0	15,8	Ferrero <i>et al.</i> 2009
			330	February 2008	Yapeyu, Corrientes, Argentina	28°32'45" S 56°01'54" O	1	4	20,3	32,9	8,9	72,9	64,7	80,6	25,0	16/8	69,0	9,8	Ferrero <i>et al.</i> 2009
	<i>Phytoseiulus macropilis</i> (Banks)		330	1987	Monteria, Columbia	08°45'35" N 75°53'14" O	1	13	27,3	33,8	21,6	79,8	76,1	82,1	25,0		77,6	7,1	Bakker <i>et al.</i> 1993
			330	1988	Recife, Brazil	08°03'19" S 34°52'51" O	1	12	25,6	30,0	20,8	79,3	74,1	84,1	25,0		79,1	6,6	Bakker <i>et al.</i> 1993
			330		Commercial mass rearing										26,7	14/10	56,0	15,4	Perring & Lackey 1989*
	<i>Phytoseiulus persimilis</i> Athias-Henriot		330		Laboratory stock colony										25,0		62,3	11,9	Bakker <i>et al.</i> 1993
			330		Commercial mass rearing										20,0		64,0	8,4	Fournier <i>et al.</i> 1985*
			330		Commercial mass rearing										20,0	16/8	69,0	7,2	de Courcy Williams <i>et al.</i> 2004*
			330		Commercial mass rearing										25,0	16/8	70,0	9,5	Ferrero <i>et al.</i> 2009
			330		Laboratory stock colony										20,0		71,0	6,8	Pralavorio & Almaguel-Rojas 1990 *
			330		Ventura, California, USA	34°22'39" N 119°08'29" O	12	7	15,7	26,2	5,5	68,9	66,8	71,1	26,7	14/10	74,0	9,1	Perring & Lackey 1989*
<i>Propioseius</i>	<i>Propioseius cannaensis</i> (Muma)		330	1990	Cali, Columbia	03°25'22" N 76°31'29" O	1	13	23,0	29,3	17,1	77,8	74,2	80,0	25,0		63,7	11,5	Bakker <i>et al.</i> 1993

Genus	Species	Name in original paper if different	Dorsal Shield Length	Sampling year	Origin	Origin coordinates	WWF Global 200 ecoregions	USDA major biomes	Origin annual mean T° (°C) ^a	Origin annual maximum T° (°C) ^a	Origin annual minimum T° (°C) ^a	Origin annual mean RH (%) ^b	Origin coldest month mean RH (%) ^b	Origin warmest month mean RH (%) ^b	Experiment T° (°C)	Experiment photoperiod	RH ₅₀ (%)	VPD ₅₀ (hPa)	Reference
<i>Typhlodromalus</i>	<i>Typhlodromalus aripo</i>	De Leon	324		Cali, Columbia	03°25'22" N 76°31'29" O	1	13	23,0	29,3	17,1	77,8	74,2	80,0	25,0		67,0	10,5	Bakker <i>et al.</i> 1993
	<i>Typhlodromalus lailae</i>	(Schicha)	350	1994	New South Wales, Australia	32°47'50" S 150°09'18" E	4	5	15,9	29,8	2,0	57,6	48,8	68,7	25,0	24/0	71,1	9,2	Steiner <i>et al.</i> 2003b
	<i>Typhlodromalus limonicus</i> (Garman & McGregor)	<i>Amblyseius limonicus</i> Garman & McGregor	375		Riverside, California, USA	33°56'50" N 117°24'01" O	12	7	16,7	32,4	3,6	62,4	59,2	65,1	21,0		61,0	9,7	McMurtry & Scriven 1965*
		<i>Amblyseius limonicus</i> Garman & McGregor	375	1991	Auckland, New Zealand	36°50'51" S 174°45'56" E	4	6	15,0	23,9	6,8	83,8	79,1	89,7	25,0	16/8	72,2	8,8	Van Houten <i>et al.</i> 1995*
			375	June 1990	Jaguariuna, Brazil	22°42'23" S 46°59'10" O	1	13	18,9	26,3	8,1	74,6	66,5	79,0	25,0		72,3	8,8	Bakker <i>et al.</i> 1993
			375	March 1989	Riverside, California, USA	33°56'50" N 117°24'01" O	12	7	16,7	32,4	3,6	62,4	59,2	65,1	25,0		74,0	8,2	Bakker <i>et al.</i> 1993
			360		Cali, Columbia	03°25'22" N 76°31'29" O	1	13	23,0	29,3	17,1	77,8	74,2	80,0	25,0		71,3	9,1	Bakker <i>et al.</i> 1993
	<i>Typhlodromalus manihoti</i> (Moraes)		360	January 1990	Tacarigua, Trinidad	10°38'39" N 61°21'54" O	14	13	25,7	30,8	20,0	82,6	76,8	86,2	25,0		76,6	7,4	Bakker <i>et al.</i> 1993
			360	September 1990	San Juan de Betulia, Columbia	09°16'42" N 75°14'44" O	1	13	27,6	34,4	21,5	77,7	72,0	83,3	25,0		79,3	6,6	Bakker <i>et al.</i> 1993
			360	April 1990	Pivijay, Columbia	10°28'04" N 74°37'22" O	1	13	27,8	34,9	20,7	78,8	73,2	84,0	25,0		81,0	6,0	Bakker <i>et al.</i> 1993
			360	March 1989	Cruz das Almas, Brazil	12°39'11" S 39°07'19" O	1	12	23,7	30,2	17,4	76,4	73,0	82,0	25,0		85,1	4,7	Bakker <i>et al.</i> 1993
		<i>Typhlodromalus limonicus</i> s.l. (Garman & McGregor)	360	March 1990	Valera, Venezuela	09°19'17" N 70°36'12" O	14	9	15,9	22,4	8,3	80,4	76,9	83,5	25,0		87,7	3,9	Bakker <i>et al.</i> 1993
	<i>Typhlodromalus tenuiscutus</i> McMurtry & Moraes		347	February 1990	Los Cordobas, Columbia	08°54'08" N 76°20'58" O	1	13	26,4	31,4	21,9	81,0	78,6	83,4	25,0		86,5	4,3	Bakker <i>et al.</i> 1993
			347	June 1990	Quevedo, Ecuador	00°15'16" S 78°31'48" O	1	13	11,0	16,9	5,0	82,7	78,2	85,3	25,0		87,0	4,1	Bakker <i>et al.</i> 1993
<i>Typhlodromips</i>	<i>Typhlodromips montdorensis</i> (Schicha)		310	1994-1996	Atherton, Queensland, Australia	17°16'04" S 145°28'16" E	7	13	22,3	30,6	12,6	63,3	57,0	68,8	25,0	24/0	70,8	9,2	Steiner <i>et al.</i> 2003a
<i>Typhlodromus</i>	<i>Typhlodromus athiasae</i>	Porath & Swirski	337	2007	Emek Yizre'el, Israël	32°33'44" N 35°19'17" E	12	7	18,4	30,9	6,6	66,0	62,1	71,8	25,0	16/8	43,0	18,1	Ferrero <i>et al.</i> 2009
	<i>Typhlodromus exhilaratus</i> Ragusa		324	1985	Chianti, Italy	43°39'33" N 11°17'49" E	12	5	13,4	28,6	2,1	73,0	66,1	79,3	25,0	16/8	51,0	15,5	Liguori & Guidi 1995*
			324	1986	Valencia, Spain	39°28'09" N 00°22'35" O	12	7	17,8	30,1	6,7	65,6	61,8	68,9	25,0	16/8	59,0	13,0	Ferragut <i>et al.</i> 1987*
	<i>Typhlodromus pyri</i> Scheuten		317	1996	Burgenland, Austria	47°08'52" N 16°15'59" E	5	6	9,1	25,2	-5,5	78,7	71,3	86,0	25,0	16/8	51,8	15,3	Schausberger 1998
			317	1997	Vienna, Austria	48°12'34" N 16°22'20" E	5	6	9,1	25,1	-4,5	74,4	66,8	82,3	25,0	16/8	53,3	14,8	Schausberger 1998
			317		Willamette Valley, Oregon, USA	45°30'00" N 122°30'05" O	5	7	9,6	24,5	-0,2	70,8	57,9	83,2	25,0	16/8	55,1	14,2	Croft <i>et al.</i> 1993

2.2. Conclusions

La synthèse bibliographique présentée dans l'article A6 a tout d'abord permis d'établir un classement des types alimentaires (McMurtry & Croft, 1997), genres et espèces de Phytoseiidae selon leur tolérance/ sensibilité aux HR, d'après leurs réponses physiologiques à l'humidité relative (HR₅₀ et VPD₅₀). Il est apparu que le type IV, constitués de prédateurs consommateurs spécialisés de pollen/ généralistes, représentés par des espèces du genre *Euseius*, est le plus tolérant aux HR basses. Ces espèces, rencontrées essentiellement dans les arbres des régions chaudes (Gerson *et al.*, 2003), pourraient avoir développé la capacité à se nourrir de pollen par leur capacité à survivre à des HR faibles, bien que cela reste à démontrer. Inversement, le genre *Typhlodromalus*, représentant des prédateurs de type III (généralistes) est le plus sensible aux HR faibles.

Les analyses réalisées sur les conditions d'élevage en laboratoire ainsi que les conditions éco-climatiques des aires d'origine des Phytoseiidae testés dans la bibliographie n'ont révélées aucun effet majeur sur leur tolérance/ sensibilité aux HR basses. Premièrement, il y a un manque de données correspondantes aux conditions d'élevage pour faire une analyse correcte de leurs effets. Cependant, il est apparu que la relation entre des températures et des HR moyennes basses dans les lieux de collectes des espèces/ populations testées et leurs RH₅₀/ VPD₅₀ respectifs est forte, montrant un effet limitant de ces paramètres climatiques sur la distribution de ces espèces/ populations. Enfin, les éléments concernant les habitats, ici les types de sol et de végétation, n'ont pas pu être corrélés avec la tolérance/ sensibilité des Phytoseiidae. Les données concernant l'habitat, facteur supposé majeur pour influencer les mécanismes physiologiques, ne sont pas assez précises aujourd'hui pour pouvoir réaliser des analyses fiables. De plus, des éléments tels que le degré d'anthropisation ou les interactions entre plusieurs espèces pourraient également avoir des effets sur la réponse des Phytoseiidae aux HR (Baker *et al.*, 2000), et devraient également être étudiés en tant que prédicteurs.

3. Conclusion

Le premier objectif de ce chapitre était de vérifier que *P. longipes* était tolérant aux HR faibles régulièrement rencontrées en serres de tomate en Europe. Les résultats des articles A5 et A6 ont permis, non seulement de conclure que toutes les populations de cette espèce, testées par nous ou dans la littérature [(A), (C) et (SA)], sont effectivement tolérantes aux HR basses, mais également que cette espèce est une des plus tolérantes chez les Phytoseiidae, montrant des résultats similaires aux espèces du genre *Euseius*. Ces premiers résultats sont très positifs dans l'éventualité d'une utilisation commerciale de *P. longipes* dans le sud de l'Europe en serres de tomate.

Une synthèse bibliographique a ensuite permis de mettre à disposition une base de données concernant les conditions éco-climatiques d'origine et les conditions d'élevage des espèces/ populations de Phytoseiidae dont la réponse à l'humidité a été étudiée. L'analyse de ces données a permis d'identifier les températures et faibles HR comme des facteurs limitants. En revanche, les données sur leur habitat, et surtout, comme il a été signalé dans les deux articles de ce chapitre (A5 et A6), les conditions au niveau du végétal, supposées avoir une grande influence sur la physiologie de ces organismes, doivent absolument être mesurées et compilées dans le but de mieux comprendre la biologie des Phytoseiidae.

Références

- Badii MH & McMurtry JA, 1984. Life history of and life tables parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* 25 (2): 111-123.
- Baker RHA, Sansford CE, Jarvis CH, Cannon RJC, MacLeod A & Walters KFA, 2000. The role of climatic mapping in predicting the potential geographical distribution of non-indigenous pests under current and future climates. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 82: 57-71.
- Bakker FM, Klein ME, Mesa NC & Braun AR, 1993. Saturation deficit tolerance spectra of phytophagous mites and their phytoseiid predators on cassava. *Experimental and Applied Acarology* 17: 97-113.
- Bounfour M & McMurtry JA, 1987. Biology and Ecology of *Euseius scutalis* (Athias Henriot) (Acarina: Phytoseiidae). *Hilgardia* 55 (5): 1-23.
- Castagnoli M & Simoni S, 1994. The effect of different constant humidities on eggs and larvae of *Amblyseius californicus* (McGregor) (Acarina: Phytoseiidae). *Redia* 77 (2): 349-359.
- Croft BA, Messing RH, Dunley JE & Strong WB, 1993. Effects of humidity on eggs and immatures of *Neoseiulus fallacis*, *Amblyseius andersoni*, *Metaseiulus occidentalis* and *Typhlodromus pyri* (Phytoseiidae): implications for biological control on apple, caneberry, strawberry and hop. *Experimental and Applied Acarology* 17: 451-459.
- De Courcy Williams ME, Kravar-Garde L, Fenlon JS & Sunderland KD, 2004. Phytoseiid mites in protected crops: the effects of humidity and food availability on egg hatch and adult life span of *Iphiseius degenerans*, *Neoseiulus cucumeris*, *N. californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 32: 1-13.
- De Vis RMJ, De Moraes GJ & Bellini RM, 2006. Effect of air humidity on the egg viability of predatory mites (Acari: Phytoseiidae, Stigmaeidae) common on rubber trees in Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 38: 25-32.
- Ferro DN & Chapman RD, 1979. Effects of different constant humidities and temperatures on twospotted spider mite egg hatch. *Environmental Entomology* 8: 701-705.
- Fiaboe KKM, Gondim Jr MGC, Moraes GJ de, Ogol CKPO & Knapp M, 2007. Surveys for natural enemies of the tomato red spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northeastern and southeastern Brazil. *Zootaxa* 1395: 33-58.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2006. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 40: 157-174.
- Furtado IP, Toledo S, Moraes GJ de, Kreiter S & Knapp M, 2007. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northwest Argentina. *Experimental and Applied Acarology* 43: 121-127.
- Gaede K, 1992. On the water balance of *Phytoseiulus persimilis* A.-H. and its ecological significance. *Experimental and Applied Acarology* 15: 181-198.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa R, 2003. Mites (Acari) for pest control. Blackwell science, Oxford (UK), 539 p.

- Greenspan L, 1977. Humidity fixed points of binary saturated aqueous salt solutions. *Journal of Research of the National Bureau of Standards* 81: 89-96.
- Guanilo AD, Moraes GJ de & Knapp M, 2008b. Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) of the subfamilies Phytoseiinae Berlese and Typhlodrominae Wainstein from Peru, with descriptions of two new species. *Zootaxa* 1729: 49–60.
- Guanilo AD, Moraes GJ de, Toledo S & Knapp M, 2008a. Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) from Argentina, with description of a new species. *Zootaxa* 1884: 1-35.
- Kennedy GG, 2003. Tomato, pest, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology*, 48, 51-72.
- Kramer DA & Hain F, 1989. Effect of constant- and variable-humidity and temperature regimes on the survival and developmental periods of *Oligonychus ununguis* (Acarina: Tetranychidae) and *Neoseiulus fallacis* (Acarina: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 18 (5): 741-746.
- Kreiter S, Tixier M-S, Croft BA, Auger P & Barret D, 2002. Plants and leaf characteristics influencing the predaceous mite, *Kampimodromus aberrans* (Oudemans) in habitats surrounding vineyards (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 31: 648-660.
- McMurtry JA, 1980. Biosystematics of three taxa in the *Amblyseius finlandicus* group from South Africa, with comparative life history studies (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 6(2): 147-156.
- McMurtry JA & Croft BA, 1997. Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- McMurtry JA & Scriven GT, 1965. Life-history studies of *Amblyseius limonicus*, with comparative observations on *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 58(1): 106-111.
- Palevsky E, Walzer A, Gal S & Schausberger P, 2008. Evaluation of dry-adapted strains of the predatory mite *Neoseiulus californicus* for spider mite control on cucumber, strawberry and pepper. *Experimental and Applied Acarology* 45: 15-17.
- Perring TM & Lackey LJ, 1989. Temperature and humidity effects on mortality and pre-adult development of two *Phytoseiulus persimilis* strains (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 15(1): 47-52.
- Pralavorio M & Almaguel-Rojas L, 1980. Influence de la température et de l'humidité relative sur le développement et la reproduction de *Phytoseiulus persimilis*. *Bulletin SROP/ WPRS* 3(3): 157-162.
- Rosa AA, Gondim Jr MGC, Fiaboe KKM, Moraes GJ de & Knapp M, 2005. Predatory mites associated with *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) on native solanaceous plants of coastal Pernambuco State, Brazil. *Neotropical Entomology* 34(4): 689-692.
- Schausberger P, 1998. The influence of relative humidity on egg hatch in *Euseius finlandicus*, *Typhlodromus pyri* and *Kampimodromus aberrans* (Acari, Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 122: 497-500.

- Stenseth C, 1979. Effect of temperature and humidity on the development of *Phytoseiulus persimilis* and its ability to regulate populations of *Tetranychus urticae* [Acarina: Phytoseiidae, Tetranychidae]. *Entomophaga* 24(3): 311-317/
- van Dinh N, Sabelis MW & Janssen A, 1988. Influence of humidity and water availability on the survival of *Amblyseius idaeus* and *A. anonymus* (Acarina: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 4: 27-40.
- van Houten YM, Van Rijn PCJ, Tanigoshi LK, Van Stratum P & Bruin J, 1995. Preselection of predatory mites to improve year-round biological control of western flower thrips in greenhouse crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74: 225-234.
- Walzer A, Castagnoli M, Simoni S, Liguori M, Palevsky E & Schausberger P, 2007. Intraspecific variation in humidity susceptibility of the predatory mite *Neoseiulus californicus*: survival, development and reproduction. *Biological Control* 41: 42-52.
- Winston PW & Bates DS, 1960. Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology* 41: 232-237.
- Zhang N & Kong J, 1985. Responses of *Amblyseius fallacis* Garman to various relative humidity regimes. *Chinese Journal of Biological Control* 1: 6-9.
- Zhang ZQ, 2003. *Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI, London.

CHAPITRE V

EST-IL POSSIBLE D'ENVISAGER UNE UTILISATION COMMERCIALE DE *PHYTOSEIULUS LONGIPES* COMME AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE POUR LUTTER CONTRE *TETRANYCHUS EVANSI* ET *T. URTICAE* EN SERRES DE TOMATE EN EUROPE? - RISQUES POTENTIELS ET EFFICACITÉ RÉELLE

La lutte biologique classique, c'est à dire l'introduction d'un agent de lutte exotique dans un nouvel environnement pour lutter contre un ravageur lui même introduit la plupart du temps, est appliquée dans 3,5 millions d'hectares dans le monde (8 % des terres cultivables) (van Lenteren, 2007). Cette pratique peut toutefois présenter certains risques environnementaux (Waage, 2001 ; van Lenteren *et al.*, 2006). Ces derniers ont été souvent mésestimés, voire négligés par les autorités légiférantes (van Lenteren *et al.*, 2006). Certains pays ont cependant développé des outils légaux d'introduction de prédateurs pour la lutte biologique classique (pour une liste complète des pays, voir van Lenteren *et al.*, 2006). Ils sont aidés par des organisations comme l'IOBC (International Organisation for Biological Control) (Wajnberg *et al.*, 2001 ; van Lenteren, 2007) et depuis peu, par la communauté européenne avec le projet REBECA (Regulation of Biological Control Agent) (Loomans, 2007) et ont déterminé des méthodes d'évaluation des risques. Sur 2000 espèces d'arthropodes introduites dans le cadre de la lutte biologique dans le monde, 0,5 % ont eu des effets négatifs avérés, et de 3 à 5 % des effets considérés comme moins importants (van Lenteren *et al.*, 2006). Ces effets non intentionnels sont principalement des modifications d'abondance d'espèces locales non cibles (Babendrier *et al.*, 2005 ; van Lenteren *et al.*, 2006 ; Barratt *et al.*, 2009).

Phytoseiulus longipes est, comme il a été vu tout au long de cette thèse, un candidat à la lutte biologique classique des tétranyques tisserands ravageurs de la tomate, en particulier en Europe. Bien qu'aucun effet négatif avéré n'ai jamais été signalé à partir d'introductions d'acariens prédateurs (Zannou, 2003) et que les risques soient plus faibles lorsque les introductions sont réalisées dans des milieux confinés comme les serres (van Lenteren, 2000), il est tout de même indispensable d'étudier les éléments de la biologie de ce prédateur, qui pourraient être à l'origine de modifications environnementales non désirées. De plus, il est nécessaire d'étudier l'efficacité réelle de ce prédateur en conditions de culture avant d'envisager une possible commercialisation.

Dans une première partie, les éléments à prendre en compte afin d'évaluer le risque d'effets non intentionnels que pourraient induire des lâchers de *P. longipes* en serre en Europe seront détaillés. Dans une deuxième partie, les possibilités d'implantation de cette espèce de

prédateur en Europe seront discutées à partir des résultats d'une étude concernant les possibilités de diapause hivernale de plusieurs populations de *P. longipes*. Enfin, une étude concernant l'efficacité réelle de *P. longipes* pour lutter contre l'acarien jaune commun et l'acarien rouge de la tomate en serres de tomate en Espagne sera présentée. L'ensemble de ces informations permettra de conclure sur les avantages et inconvénients d'une telle introduction, ainsi que sur les travaux restants à conduire avant une possible commercialisation de ce prédateur.

1. Les risques de lâchers d'une espèce de Phytoseiidae exotique en lutte biologique classique

1.1. Changements de l'abondance d'espèces de proies non cibles

Le risque le plus important lors de lâchers d'une espèce de prédateur exotique dans un nouveau milieu est de loin son impact sur les abondances d'espèces locales de proies non cibles (Holt & Hochberg, 2001 ; van Lenteren *et al.*, 2006). Pour *P. longipes*, prédateur de type I, spécialiste des acariens du genre *Tetranychus*, les seules proies alternatives à *T. urticae* et *T. evansi* seraient d'autres espèces du genre *Tetranychus*, donc des espèces de ravageurs. Le risque que l'introduction de *P. longipes* affecte des espèces non cibles, non ravageurs des cultures, risque qui existe pour les prédateurs généralistes susceptibles de se nourrir sur d'autres proies, serait donc *a priori* inexistant pour une espèce de prédateur spécialiste comme *P. longipes*. Des études récentes sur des parasitoïdes et des agents de lutte contre les mauvaises herbes montrent toutefois que même les agents de lutte les plus spécifiques peuvent causer des dommages à la faune ou la flore locale, de par la taille importante de leurs populations (Lynch *et al.*, 2002 ; Carvalheiro *et al.*, 2008, Barratt *et al.*, 2009). En effet, même si le taux de prédation de l'agent de lutte sur des proies alternatives reste très faible, le nombre important de prédateurs ou parasitoïdes lâchés peut conduire ces derniers à se nourrir de certaines espèces non cibles et à en diminuer significativement les abondances (Barratt *et al.*, 2009). Le risque de voir *P. longipes* se nourrir d'espèces non cibles, bien que mineur, mérite donc d'être évalué avant de fournir toute conclusion.

1.2. Diminution de l'abondance de prédateurs locaux

Des interactions peuvent avoir lieu entre une espèce de prédateur introduite et des espèces de prédateurs locales (van Lenteren *et al.*, 2006). Ces interactions peuvent être de différentes natures : prédation ou compétition intra-guilde (avec des prédateurs de la même appartenance taxonomique), ou encore exclusion par occupation d'une même niche écologique. Bien que des études détaillées de prédation ou compétition intra-guildes aient été réalisées pour certaines espèces de Phytoseiidae dans des conditions particulières, surtout de laboratoire, avec des résultats souvent sujets à discussion (difficultés d'extrapolation au

champ de résultats obtenus en laboratoire), aucune étude à ce jour ne porte sur les possibles interactions susceptibles d'avoir lieu entre *P. longipes* et des prédateurs locaux comme *P. persimilis* ou *N. californicus*, par exemple. De telles études permettraient donc d'évaluer le risque de déséquilibres populationnels chez des prédateurs déjà installés suite à des lâchers de *P. longipes*. Enfin, les interactions possibles entre *P. longipes* et d'autres arthropodes lâchés en serres doivent également être étudiées afin de déterminer les risques (pour l'efficacité de la lutte biologique) de lâchers de ces espèces de façon simultanée.

1.3. Diminution de diversité génétique et effets indirects

D'autres risques dits mineurs sont susceptibles de provoquer des perturbations après des lâchers de prédateurs exotiques en lutte biologique classique. Ainsi, l'hybridation entre l'espèce de prédateur lâchée et une espèce locale du même genre, si elle venait à être possible, pourrait provoquer des pertes de diversité génétique chez le prédateur indigène et même son extinction (van Lenteren *et al.*, 2006). En Europe, où l'espèce locale la plus proche taxonomiquement de *P. longipes* est *P. persimilis*, un risque existe donc qu'une hybridation entre ces deux espèces ait lieu, bien qu'il soit difficilement quantifiable.

Enfin, des désordres peuvent apparaître au sein des chaînes trophiques. Par diminution des populations de l'espèce cible ou d'autres proies, ou en servant de proie à un macroprédateur, *P. longipes* pourrait induire des modifications d'équilibres spécifiques établis localement (van Lenteren *et al.*, 2006). Ce type d'étude est très compliqué à conduire, et aucune donnée ne permet de nos jours d'affirmer ou d'infirmer qu'une espèce d'acarien prédateur puisse provoquer des dégâts significatifs de ce genre.

1.5. Méthodes d'évaluation

Afin de caractériser et quantifier les risques potentiels énoncés ci-dessus, des critères à évaluer ont été déterminés. Les plus importants sont reportés ci-après et analysés en regard de la biologie de *P. longipes*.

1.5.1. Capacités de dispersion

Les espèces du genre *Phytoseiulus* sont particulièrement mobiles (McMurtry & Croft, 1997 ; Gerson *et al.*, 2003). Ils sont typiquement représentatifs des prédateurs développant une stratégie *r* (Takahashi & Chant, 1994). Ils se déplacent très rapidement d'une colonie de proies à une autre et fréquemment pour rechercher de nouvelles sources de nourriture (Gerson *et al.* 2003). Outre le déplacement ambulateur, les Phytoseiidae peuvent se disperser par voie aérienne, essentiellement grâce au vent, et exceptionnellement par phorésie (Sabelis & Dicke, 1985). Les études concernant les capacités de dispersion des phytoséiides sont généralement conduites sur des durées courtes (durant une saison de culture) et généralement à l'intérieur

d'une serre ou d'une parcelle (Babendrier *et al.*, 2005). Cependant, quelques travaux ont porté sur la dispersion au delà de la parcelle, et ont montré des capacités de dispersion très variables, allant de 25 à 800 m pour les prédateurs généralistes *Galendromus occidentalis* (Nesbitt) et *Neoseiulus fallacis* (Garman) (Johnson & Croft, 1979, 1981 ; Hoy *et al.*, 1984, 1985 ; Corbett *et al.*, 1991 ; Dunley & Croft, 1992, 1994) Ces travaux ont porté sur les capacités de dispersion de certaines espèces de Phytoseiidae généralistes et dans des conditions (climatiques, densité de proies, architecture des plantes) particulières. L'extrapolation à des espèces comme *P. longipes* est donc complètement impossible. Il existe par conséquent un manque évident de données, à la fois qualitatives et quantitatives, permettant de conclure sur la capacité des individus de *P. longipes* à se disperser en dehors des serres dans lesquelles ils pourraient être introduits, et être ainsi en contact avec des espèces non cibles, compétitrices ou encore des macroprédateurs.

1.5.2. Implantation de l'espèce

Une fois la capacité d'un prédateur à se déplacer en dehors du milieu dans lequel il a été introduit (une serre dans le cas présent) caractérisée, il est essentiel de vérifier sa capacité à s'installer en dehors de ce milieu. En effet, contrairement aux serres, qui présentent un environnement favorable au développement des espèces de prédateurs introduits (Pilkington *et al.*, 2009), l'environnement extérieur, plus particulièrement en Europe, s'avère souvent létal au prédateur, principalement à cause de températures trop froides (Hart *et al.*, 2002). Si la sensibilité aux températures les plus basses est un caractère nécessaire à étudier, il n'est pas suffisant pour évaluer la capacité d'implantation d'une espèce dans une région donnée (Babendrier *et al.*, 2005 ; van Lenteren *et al.*, 2006). Les Phytoseiidae présentent un état de diapause hivernale dans les régions tempérées, sous forme de femelles fécondées (van Houten 1990 ; Veerman 1992). Une étude a donc été réalisée (ce Chapitre § 2) afin d'évaluer la possibilité d'un état de diapause chez *P. longipes*.

1.5.3. Plantes hôtes associées à l'espèce de prédateur

Un des aspects les plus importants de l'évaluation du risque de l'introduction d'un prédateur exotique est la gamme de plantes hôtes sur lesquelles ce prédateur pourrait être actif, voire s'implanter (van Lenteren *et al.*, 2006). Cette évaluation étant très difficile, du fait du grand nombre de plantes hôtes possibles pour une espèce de prédateur, des protocoles de filtrage rapide ont été développés (exemple dans van Lenteren *et al.*, 2006), mais ces méthodes de *screening* de plantes hôtes ont encore besoin de beaucoup d'améliorations avant d'être totalement fiables (Babendrier *et al.*, 2005 ; van Lenteren *et al.*, 2006 ; Barratt *et al.*, 2009). Chez les Phytoseiidae, la spécificité pour une plante hôte a été démontrée chez certaines espèces généralistes du genre *Neoseiulus* Hugues (Beard & Walter, 2001). Cependant, les espèces du genre *Phytoseiulus* sont spécialisées pour les proies du genre

Tetranychus et donc, leur gamme de plantes hôtes devrait être égale ou inférieure à celle de leurs proies (Chapitre III § 3. ; ce chapitre § 1.1).

Phytoseiulus longipes a déjà été collecté sur 11 genres de plantes appartenant à 9 familles végétales différentes (voir Chapitre I, § 4.6.), en Afrique et en Amérique du Sud. Cependant, sa capacité à se nourrir de *T. urticae*, espèce qui a été observée sur plus de 1200 plantes différentes dans le monde (Migeon & Dorkeld, 2007), augmente de manière exponentielle les plantes hôtes possibles sur lesquelles *P. longipes* pourrait être présent. La gamme exacte des plantes hôtes sur lesquelles il pourrait se développer reste donc inconnue pour l'instant, mais on peut supposer qu'elle est très sous-estimée à l'heure actuelle.

Les risques liés à des lâchers potentiels d'un prédateur exotique en lutte biologique classique, essentiellement des diminutions d'abondances d'espèces locales, s'appuient sur des données biologiques telles que la capacité du prédateur à se disperser, à s'implanter dans un milieu et à son spectre de plantes hôtes et/ ou de proies. Concernant *P. longipes*, le risque indirect majeur identifié serait, s'il était prouvé, que cette espèce peut se disperser en dehors des serres et survivre au climat européen, qu'il provoque des déséquilibres populationnels chez des tétranyques locaux, et par voie de conséquence, également chez des prédateurs locaux. Les performances variables observées chez ce prédateur (Chapitre III § 1.), ainsi que ses capacités à se nourrir sur des plantes toxiques pour les autres Phytoseiidae (Chapitre III § 2.) et à survivre à des humidités relatives basses (Chapitre 4 § 1.), sont autant d'éléments qui renforcent ce risque. Cependant, la première phase de l'évaluation d'un risque environnemental dû à des lâchers de *P. longipes* reste sa capacité à s'implanter en Europe. Dans ce but, nous avons évalué l'un des paramètres pouvant affecter l'installation durable de *P. longipes* dans des zones tempérées, sa capacité à rentrer ou non en état de diapause hivernale.

2. Existe-t-il un état de diapause chez *Phytoseiulus longipes* ?

L'état de diapause d'un arthropode est sa capacité à survivre dans un environnement normalement léthal, par des modifications physiologiques hérissables d'une génération à l'autre et caractérisées par un arrêt d'activités. Chez les Phytoseiidae, en zone tempérée, les femelles passent l'hiver sous forme de femelles fécondées (Veerman, 1992). Par opposition à la quiescence, la diapause n'est pas une réponse directe à des stimuli mais un arrêt d'activités provoqué en anticipation par des conditions environnementales telles que des durées de jour décroissantes et des températures de plus en plus basses (typiquement un changement de saison sous nos latitudes) (van Houten, 1990). Chez les Phytoseiidae, lorsque cet état est induit, les femelles adultes arrêtent de pondre, s'alimentent et se déplacent moins et se réfugient dans des cavités végétales qui leur permettent de se protéger des agressions

extérieures (Veerman, 1992). Dans les zones tropicales, la plupart des espèces de Phytoseiidae ne rentrent pas en diapause (Veerman, 1992). Même si les populations étudiées de *Phytoseiulus longipes* ont été collectées en Amérique du Sud, elles proviennent de zones dans lesquelles des variations de durée d'ensoleillement et des hivers froids sont régulièrement observés. La question de l'existence d'une diapause est donc posée. De ce fait, une étude a été conduite pour déterminer si *P. longipes* (A) et (C) présentaient un état de diapause ou non.

2.1. Matériel et méthodes

Le protocole suivant a été utilisé en routine pour évaluer l'existence d'un état de diapause chez de nombreux Phytoseiidae, dont certains sont aujourd'hui commercialisés (van Houten, comm. pers.). L'expérimentation a été conduite en chambre climatique dans des conditions constantes de $18 \pm 1,5$ °C et une humidité à 75 ± 5 % HR. Deux photopériodes ont été testées : des jours longs [16: 8 (L: D)] et des jours courts [10: 14 (L: D)].

Les étapes suivantes ont été répétées pour les deux photopériodes testées : 20 femelles fécondées de chaque population de *P. longipes* [(A) et (C)] ont été déposées dans des boîtes de Petri (une boîte par photopériode) dans lesquelles avaient été disposé auparavant un disque de feuille de concombre infesté avec tous les stades de *T. urticae*, lui même déposé sur une couche d'Agar de 1 cm. Les femelles de *P. longipes* ont été laissées à pondre durant 24 heures, puis ont été enlevées des boîtes. Le développement des prédateurs a été observé quotidiennement. Après 7 à 11 jours des femelles fécondées depuis 1 à 2 jours ont été isolées chacune dans des boîtes de Petri (2,5 cm de diamètre, 2 cm de hauteur) avec, comme précédemment, un disque de feuille de concombre infesté avec *T. urticae* en survie sur une couche d'Agar. Ces boîtes ont été stockées dans des chambres climatiques aux conditions décrites plus haut. La capacité des femelles à pondre a été observée deux fois par semaine durant deux semaines. Après cette période, toutes les femelles ont été remises en conditions de jours longs. Si les femelles qui n'avaient pas pondu ne reprenaient alors pas leur ponte au bout de quatre jours, elles étaient considérées comme diapausantes.

2.2. Résultats

Toutes les femelles, dans les deux conditions de photopériodes, ont continué à pondre des œufs durant les deux semaines durant lesquelles a duré l'expérimentation (Table 5), et ont continué à pondre après qu'elles aient toutes été replacées dans des conditions de jours longs.

Table 5. Pourcentage de femelles étant entrées en état de diapause pour deux populations de *Phytoseiulus longipes* [(A) et (C)] à $18 \pm 1,5$ °C et 75 ± 5 % HR, pour des jours courts (10: 14 L: D) et longs (16: 8 L: D).

Population	Photopériode (L: D)	Nombre de femelles testées	Femelles diapausantes (%)
<i>Phytoseiulus longipes</i> (C)	16: 8	21	0
	10: 14	18	0
<i>P. longipes</i> (A)	16: 8	30	0
	10: 14	21	0

2.3. Discussion et conclusion

Les deux populations testées de *P. longipes* ne présentent pas d'état de diapause, bien qu'elles proviennent de zones en Argentine et au Chili dans lesquelles les hivers peuvent être rigoureux et où des gelées se produisent chaque année. Une expérience similaire a été conduite par Allen (2008, Université de Birmingham, Royaume Uni, données non publiées) qui a obtenu les mêmes résultats que dans la présente étude. Ces résultats montrent que la survie de cette espèce dans les conditions hivernales des zones tempérées pourrait être très difficile sinon nulle.

De plus, la température minimale de développement est de 12 °C pour *P. longipes* (B) (collectée dans la même zone que la population Argentine) (Article A2). Cependant, l'absence de diapause n'implique pas forcément une disparition de l'espèce durant la saison hivernale. En effet, une souche non diapausante de *N. californicus* introduite au Royaume Uni dans les années 1990 a été régulièrement observée en dehors des serres (Hart *et al.*, 2002). De nombreuses expérimentations ont montré que cette espèce pouvait survivre jusqu'à trois mois à l'extérieur des serres, dans des abris naturel et en pondant des œufs (Hart *et al.*, 2002). On peut donc légitimement s'interroger sur la capacité de *P. longipes*, dans le cas où il serait introduit en Europe, à développer de tels mécanismes de survie hivernale à plus ou moins long terme.

2. Efficacité de *Phytoseiulus longipes* en conditions semi-réelles de culture pour lutter contre *Tetranychus evansi* et *T. urticae* en serres de tomate en Europe

La part de la lutte biologique en serres avec des acariens prédateurs a augmenté avec la surface agricole produite en PBI ces dernières années (Gerson & Weintraub, 2007 ; Chapitre I § 1.3.). Les Phytoseiidae sont utilisés pour lutter contre plusieurs types de ravageurs, les tétranyques tisserands, mais également les acariens Eriophyidae, les thrips et les mouches blanches (Gerson *et al.*, 2003). Les cultures en serres dans lesquelles sont régulièrement lâchés des acariens prédateurs sont essentiellement des cultures légumières

(tomate, concombre et poivron surtout) mais également fruitières (fraise) et ornementales (rose et chrysanthème) (Gerson & Weintraub, 2007). Une vingtaine d'espèces de Phytoseiidae sont commercialisées comme agents de lutte biologique (Gerson & Weintraub, 2007). Contre les tétranyques tisserands, toutes cultures confondues, le principal agent de lutte est *P. persimilis*, l'espèce de Phytoseiidae (et de prédateur) la plus commercialisée au monde depuis des décennies (Zhang, 2003 ; Gerson *et al.*, 2003 ; Gerson & Weintraub, 2007), mais il n'est pas le seul. Des espèces moins spécialisées, comme *N. californicus*, *N. cucumeris* (Oudemans) et depuis peu, *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot), sont également largement utilisées en serres.

Pour lutter contre les tétranyques tisserands, les espèces de Phytoseiidae spécialistes (prédateurs de type I selon McMurtry & Croft, 1997) sont majoritairement utilisées seules et de manière ponctuelle, typiquement lors de l'envahissement d'une serre par des populations très denses d'un ravageur (Gerson *et al.*, 2003 ; Zhang, 2003). Les espèces généralistes peuvent en revanche être utilisées à la fois en prévention et en association avec un spécialiste, de par leur capacité à survivre sur d'autres proies ou du pollen (Schausberger & Walzer, 2001). Des études se sont également penchées sur l'intérêt d'utiliser des Phytoseiidae en associant un prédateur spécialiste et un prédateur généraliste (Schausberger & Walzer, 2001 ; Fitzgerald *et al.*, 2007 ; Cakmak *et al.*, 2009). Mais il est important de noter que la réussite de lâchers simultanés de Phytoseiidae dépend de nombreux facteurs (interactions directes et indirectes entre les prédateurs, plante, conditions climatiques) et que les résultats sont très variables, allant d'un antagonisme à une synergie en passant par aucun effet visible de l'utilisation de deux espèces de Phytoseiidae (Cakmak *et al.*, 2009).

En culture de tomate en serres, la lutte contre les tétranyques tisserands est problématique, d'une part à cause d'effets (directs et indirects) de la plante sur les prédateurs (Kennedy, 2003 ; Simmons & Gurr, 2005 ; Chapitre III) et d'autre part, à cause des faibles humidités relatives rencontrées dans ces cultures, dans le sud de l'Europe en particulier (Zhang, 2003 ; Chapitre IV). *Phytoseiulus longipes*, dont l'action ne semble pas perturbée par ces facteurs, est un excellent candidat à la lutte contre le TRSM et le TSSM en serres de tomate. Nous verrons dans cette partie quelle méthode est utilisée pour évaluer l'efficacité au champ d'un Phytoseiidae, qui sera ensuite appliquée à évaluer l'efficacité réelle de *P. longipes* en serres de tomate en Espagne. Ceci permettra de conclure sur l'intérêt de commercialiser cette espèce comme agent de lutte biologique.

2.1. Méthode d'évaluation

Les difficultés à extrapoler au champ des résultats obtenus en laboratoire (Mills & Kean, 2009), à anticiper certaines interactions entre agents de lutte (Cakmak *et al.*, 2009), couplées à la rigueur nécessaire à l'observation des tétranyques, font qu'il est très difficile de prévoir le succès d'un acarien prédateur comme agent de lutte biologique. Des propositions de

méthodes globales d'évaluation voient cependant le jour (Mills & Kean, 2009), qui prennent en compte, à la fois des approches comportementales, moléculaires et de modélisation. Cependant, les connaissances dans ces domaines d'études ne sont pas encore assez fiables pour prédire avec certitude le succès ou l'échec d'un agent de lutte biologique (Gerson *et al.*, 2003) et l'étape nécessaire afin de le prouver reste encore aujourd'hui de tester directement en conditions réelles ou semi-réelles de culture l'efficacité d'un agent de lutte.

Bien que de nombreux travaux aient été publiés concernant des tests d'efficacité en serres, peu concernent les Phytoseiidae et encore moins la lutte biologique en culture de tomate. Ceci provient essentiellement du fait que la plupart des prédateurs testés sur cette plante montraient déjà leurs limites en laboratoire (Chapitre III). Cela dit, les grandes lignes d'un test en serre restent les mêmes quelle que soit la culture, l'essentiel étant d'essayer de reproduire le plus fidèlement les conditions réelles dans lesquelles des lâchers pourraient être réalisés par les producteurs (Gerson *et al.*, 2003). La méthode d'évaluation reste la même, bien qu'elle soit adaptée aux techniques de cultures utilisées localement, ainsi qu'au climat et aux autres ravageurs ou maladies potentiellement présents. Elle consiste à préparer une serre pour la culture, de préférence avec des « blocs » fermés, c.a.d. des séparations à l'intérieur d'une même serre afin de pouvoir tester des répétitions. Après avoir randomisé ces blocs et démarré la culture (suivant les techniques dans lesquelles le prédateur est le plus susceptible d'être commercialisé), il suffit d'infester artificiellement les plantes de tétranyques avec une quantité et une méthode pré-déterminés. L'expérimentation débute alors avec le lâcher (en quantité connue également) des prédateurs, puis l'observation à intervalles définis de l'évolution des populations de prédateurs et de ravageurs, ainsi que l'observation (voire la notation) des dégâts infligés à la culture pour chaque modalité testée. Les résultats obtenus permettent de conclure uniquement sur l'efficacité d'un prédateur dans les conditions particulières dans lesquelles les tests ont été faits.

2.2. Efficacité de *Phytoseiulus longipes* en conditions semi-réelles de culture pour lutter contre *Tetranychus evansi* et *T. urticae* en serres de tomate

Après avoir confirmé tout l'intérêt et les avantages théoriques de l'utilisation de *P. longipes* [(A) et (B)] pour contrôler biologiquement les tétranyques tisserands en serres de tomates (Chapitres III et IV), une étape nécessaire avant de confirmer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique est de vérifier son efficacité réelle en conditions de culture. L'article A7 ci après présente les résultats d'une étude en conditions semi-réelles de culture de tomate en serres en Espagne, visant à confirmer l'efficacité de *P. longipes* (B) pour contrôler les pullulations de *T. urticae* et *T. evansi*.

ARTICLE A7

Soumis dans *Biological Control*

(des modifications sont susceptibles d'avoir lieu ultérieurement)

BIOLOGICAL CONTROL OF *TETRANYCHUS EVANSI* BAKER & PRITCHARD AND *T. URTICAE* KOCH BY *PHYTOSEIULUS LONGIPES* EVANS, IN TOMATO GREENHOUSES IN SPAIN [ACARI: TETRANYCHIDAE, PHYTOSEIIDAE]

M. FERRERO¹, F.J. CALVO², T. ATUAHIVA¹, M.-S. TIXIER¹, S. KREITER¹

¹ Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bâtiment 16, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 02, France. maxime.ferrero@gmail.com

² Koppert España, S.L. Calle Cobre, 22. Poligono Industrial Ciudad del Transporte. 04745 La Mojonera, Almería, Spain.

Abstract

The spider mites *Tetranychus urticae* (TSSM) and *T. evansi* (TRSM) are known to cause severe damages in tomato crops. Preliminary laboratory studies showed that a phytoseiid predatory mite from Argentina, *Phytoseiulus longipes*, could be a potential candidate for the control of those two pests. The present paper aims at assessing the effectiveness of this predator for controlling both pests under semi-field conditions in tomato greenhouses. Six items were tested: control (*T. urticae* or *T. evansi*, without predator), a high and low predator/prey rate items (HR: 1/ 5; LR: 1/25) used for both preys. The number of mites was counted twice a week, during 35 days after the predator's releases. In the control items, plant damages were quickly irreversible. *Phytoseiulus longipes* was able to maintain *T. urticae* and *T. evansi* populations under a threshold of 25 mites/ leaflet in the HR items. However, in the LR items, even if the predator controlled the populations of both pests, severe damages on tomato plants were observed. *Phytoseiulus longipes* reduces faster *T. urticae* densities in the HR item than in the LR one. Furthermore, *P. longipes* reduces faster *T. urticae* densities than *T. evansi* ones, whatever the release's rate.

The predatory mite population tested could constitute a real improvement for *T. urticae* and *T. evansi* biological control in European tomato greenhouses. Perspectives for the use of *P. longipes* as a biocontrol agent and further work required are discussed.

Key words: *Phytoseiulus longipes*, *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, Solanaceae, Argentina, population dynamics, optimum release rate.

1. Introduction

Tomato is the first vegetable production in Europe, with 24 % of the overall EU 27 production in 2007. Sixty per cent of this production is generated by Spain and Italy (Eurostat, 2008). Among the numerous pests that threaten tomato crops in southern Europe, the Tomato Red Spider Mite (TRSM), *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard, represents an increasing concern for some years. This invasive pest, that causes severe damages in Africa (Saunyama & Knapp, 2003), recently spread in the Mediterranean basin and could potentially appear in a wide range of areas around the world (Ferragut & Escudero, 1999; Bolland & Vala, 2000; Migeon, 2005; Castagnoli et al., 2006; EPPO, 2006; Tsagkarakou et al., 2007; Migeon et al., 2009). As the Two-Spotted Spider Mite (TSSM) *Tetranychus urticae* Koch, *T. evansi* weakens the plant by sucking the leaf cell content. However, *T. evansi* population densities and webbing activity are supposed to be far higher than those of *T. urticae* (Ferragut & Escudero, 1999; Migeon, pers. comm.). Furthermore, as for *T. urticae*, resistances to several acaricides have already been emphasized for the TRSM (Blair, 1989; Mabeya et al., 2003), limiting efficient control. The key challenge would thus be to find an efficient and environmentally friendly way to control both *T. evansi* and *T. urticae* populations. Several studies, on tolerant or resistant tomato cultivars (Maluf et al., 2001; Resende et al., 2002; 2008), entomopathogenic fungi (Maniania et al., 2008; Duarte et al., 2009), predators (Oliveira et al., 2005; Fiaboe et al., 2007a, Britto et al., 2009) and mite predators (Moraes & McMurtry, 1985a; Moraes et McMurtry, 1986; Escudero et Ferragut, 2005; Koller et al., 2007) have been carried out, but no valuable application has been developed until now. Recently, surveys were performed in Brazil (Furtado et al., 2006; Fiaboe et al., 2007b), Peru (Guanilo et al., 2008a) and northwest Argentina (Furtado et al., 2007a; Guanilo, 2008b; Ferrero & Calvo, unpubl. data) in order to search for natural enemies of this pest. Two populations of a predatory mite belonging to the family Phytoseiidae, *Phytoseiulus longipes* Evans, were found in Brazil and Argentina in association with *T. evansi* on tomatoes and wild solanaceous plants (Furtado et al., 2007a, Ferrero, unpubl. data). Preliminary studies pointed out that these two populations develop and reproduce while fed with the TRSM or the TSSM (Furtado et al., 2007b; Ferrero et al., 2007; Ferrero, pers.obs).

The purpose of the present study is to determine whether the Argentinean population of *P. longipes* is able or not to control *T. evansi* and/ or *T. urticae* populations in semi-field conditions in experimental greenhouses in Spain.

2. Material and methods

2.1. Origin of the species and rearing methods

Spider mite species were reared during four months in Montpellier SupAgro (Hérault, 34, France). *Tetranychus evansi* was collected in a tomato greenhouse at Saint-Jeannet (Alpes Maritimes, France) in October 2007 (Alain Migeon, pers. comm.). It was reared on excised tomato leaves (*Lycopersicon esculentum* Miller, var. Cheers) maintained on water-saturated cotton pieces in 133 × 73 × 45 mm (l × L × h) boxes (in climatic units at 25 ± 2 °C, 75 ± 10 %

RH and 16: 8 [L: D]). Old leaves were renewed once a week. The population of *T. urticae* was a stock colony provided by Koppert BS (Berkel en Rodenrijs, The Netherlands). *Phytoseiulus longipes* was collected in February 2008 at Paso De Los Libres (Corrientes, Argentina) (29° 42' 41" S, 57° 04' 42" W) on naturally occurring tomato plants infested by *T. evansi*. The population was maintained at Koppert BS in climatic chambers at 25 ± 1.5 °C, 75 ± 5 % RH and 16: 8 (L: D) photoperiod. The rearing units consisted of a Petri dish (7.5 cm in diameter, 3 cm high) containing an agar layer (Agar powder CMN, Boom, Meppel, The Netherlands) (1g.l^{-1}) on which a disk (7.0 cm in diameter) of tomato leaf infested with a mixture of all stages of *T. urticae* was deposited. The Petri dish was closed with a lid, covered by a 0.01 cm meshed muslin to allow air exchange while preventing mite escape.

2.2. Experimental setup

The experiment was conducted in Aguilas (Murcia, Spain) at Koppert BS facilities, in a 40 × 10 m air inflated double layered polyethylene covered greenhouse, equipped with pad-and-fan cooling system. The plastic tunnels were divided in 36 experimental cages (4 × 2 × 3.5 m: l × w × h) covered on the floor with a 2 mm-thick woven white polyethylene ground cloth. Twenty four cages were used for the present study (6 items and 4 replications for each item) in a split-plot design. Five 29 days-old tomato plants (var. Boludo) were placed in each cage. Plants were grown in 6.3 L polyethylene pots on a coco fiber substrate. A standard fertilizing solution was provided automatically by drip irrigation. Dataloggers (model HOBO H8 RH/Temp, Onset Computer Company, Bourne, 02532, MA, USA) placed in two different cages recorded temperature and relative-humidity. Two predator/ prey rates (HR: High Rate, 1 predator for 5 spider mites; LR: Low Rate, 1 predator for 25 spider mites) were studied. The choice of these ratios was based on preliminary field studies with the related predator *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Calvo, unpubl. data). The six items tested were as follows: control *T. urticae* (without predator), control *T. evansi* (without predator), a high predator/ prey rate (1/ 5) item used with both preys (HR) and a low predator/ prey rate (1/ 25) item (LR) also used with both preys. Four randomly placed replications were considered for each item. The 3rd of July, 2008, each tomato plant was inoculated with 50 mobile stages of either *T. evansi* or *T. urticae*. The mites were counted under a stereomicroscope, and transfered with a thin paintbrush from the stock colony to jars (30 mm in diameter and 53 mm high). Predators were released at once one week after spider mite infestation (10th of July 2008). They were transfered from the stock colony to jars (30 mm diameter, 53 mm high). For the HR and LR items, each jar contained 10 and 2 mobile stages of *P. longipes*, respectively. Five leaflets were randomly sampled from each of the five plants in each cage at each counting. The numbers of mobile spider mites and *P. longipes* were directly counted on leaves with pocket lenses (× 8 and × 16) twice a week from 7th of July (for the tetranychids) and 10th of July (for *P. longipes*) until 14th of August, 2008.

2.3. Statistical analyses

All statistical analyses were performed with R (R Development Core Team, 2009). ANOVAs, followed by Tukey-HSD tests, when a significant difference was observed, were performed to compare the mean densities of spider mites and predator between the different items. Generalized Linear Model (GLM) procedure was computed using a Poisson distribution in order to assess the influence of treatments (predator/ prey rates), blocks (experimental cages), dates, plants (replications) and prey species.

Second order polynomial regressions were applied to assess the relationship between the mobile tetranychid numbers/ leaflet ($mT_{(th)}$) at time t and the mean mobile *P. longipes* numbers / leaflet ($mP_{(obs)}$) at time $t-1$. To take into account only the predator effect on the prey densities, the $mT_{(th)}$ was obtained as the difference between the mean mobile tetranychid numbers observed in the item and the number of tetranychid mites observed in the control modality. As the regression coefficients observed were high, the mean number of mobile *P. longipes*/ leaflet that would theoretically lead to a decrease of *T. urticae* or *T. evansi* densities was estimated for each predator/ prey rate (as the inflexion point of the curve: IP), i.e. the abscissa value of the derived polynomial regression equation when the ordinate is equal to zero.

3. Results

3.1. Climatic conditions

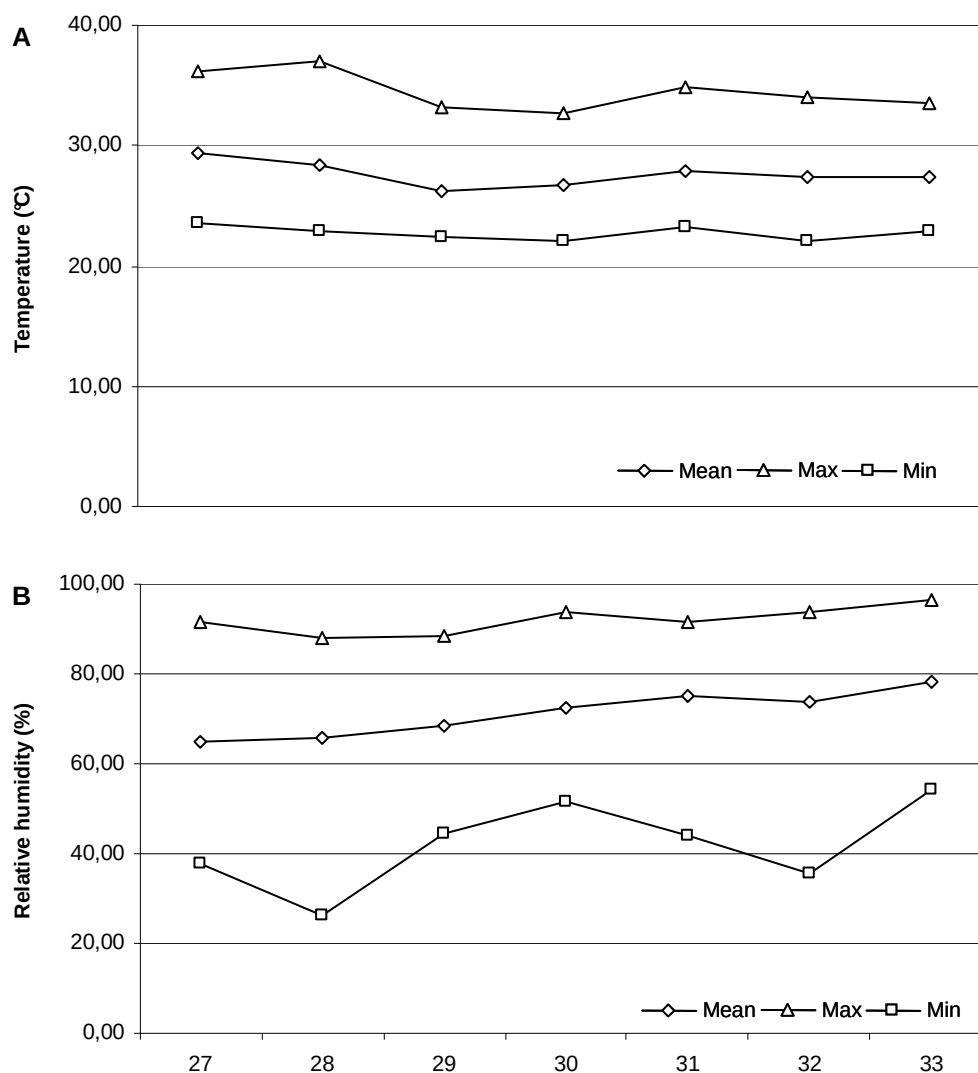
The mean temperatures weekly ranged from 26.12 to 29.54 °C (Figure 1). This variation kept similar from the beginning until the end of the experiment. Minimum and maximum weekly temperatures lied between 22.09 and 24.0 °C and between 31.12 and 37.00 °C, respectively. The mean weekly relative humidity increased regularly from 64.67 to 78.07 % during the experiment period. Minimum and maximum weekly relative humidities ranged between 26.20 and 54.10 % and between 88.20 and 96.30 %, respectively.

3.2. Effect of *Phytoseiulus longipes* on *Tetranychus urticae*

***Tetranychus urticae* pattern of variation over time.** The densities of *T. urticae* increased continuously in the three items for the six first countings, and no significant difference was observed between them (Figure 2). The mean number of *T. urticae* per leaflet in the HR item started to be significantly different from the two others eighteen days after the predator release ($R + 18$) ($F_{(2, 288)} = 6.041$; $P = 0.003$). This number was significantly different from the control item until the end of the experiment. Mean densities of *T. urticae* in the LR item were first significantly different from the control item at $R + 21$ ($F_{(2, 283)} = 6.590$; $P = .0002$), and kept different until the end of the experiment. Significant differences in the mean number of *T. urticae* between HR and LR items were observed during one week, from $R + 21$ until $R + 28$. At the end of the experiment, *T. urticae* densities were of 9.15, 2.03 and 52.26 *T. urticae*/ leaflet in the LR, HR and control items, respectively. However, the density level reached meanwhile in the LR item (maximum of 58.03 *T. urticae*/ leaflet at $R + 25$) caused severe

damages to the plants. In the control item, a maximum of 117.82 mobile *T. urticae*/ leaflet was reached at $R + 32$ but it decreased at the last counting. At this date, plants were totally surrounded by TSSM webs, and the damages were irreversible. The GLM results (Table 1) showed that different predator densities (Treatment factor) significantly affected *T. urticae* densities. Those densities were also affected by Date, Block, and Plant factors, and by the interactions between these factors.

Figure 1 (A) Mean, maximum and minimum temperature (°C) in the greenhouse from the week 27 to week 33 (2008). **(B)** Mean, maximum and minimum relative humidity (%) in the greenhouse from the week 27 to week 33 (2008)



Phytoseiulus longipes pattern of variation over time. The mean number of *P. longipes* (Figure 2B) increased continuously during the two first weeks of the experiment. A significant difference between the HR and LR items was only observed at $R + 11$ ($F_{(1, 198)} = 6.251$; $P = 0.013$). Their number increased to reach a maximum value of 13.94 mean mobile *P. longipes*/ leaflet at $R + 32$ in the LR cages. As for *T. urticae*, the predator population densities were significantly affected by the four factors considered and their interactions

(GLM analysis, Table 1). The two release rate densities thus affected differently *P. longipes* density variations all along the experiment.

Interaction between *Tetranychus urticae* and *Phytoseiulus longipes*. The relation between $mT_{(th)}$ and $mP_{(obs)}$ fits well a second order regression for both LR ($R^2 = 0.877$, $F_{(2,7)} = 33.19$, $P < 0.001$) and HR ($R^2 = 0.730$, $F_{(2,7)} = 13.17$, $P = 0.004$) items (Table 2, Figure 4). The number of *P. longipes* increases with the number of spider mites for both items until reaching an inflexion point, i.e. when the density of *T. urticae* begins to decrease. For the LR and HR items, this inflexion point (IP) is observed for 8.127 and 6.058 *P. longipes*/ leaflet, respectively. *Phytoseiulus longipes* thus reduces faster *T. urticae* densities in the HR item than in the LR one (Figure 4).

3.3. Effect of *Phytoseiulus longipes* on *Tetranychus evansi*

***Tetranychus evansi* pattern of variation over time.** No significant difference in mean number of *T. evansi* was observed between the three items during the two first weeks of the experiment (Figure 3). Afterwards and until the end of the experiment, the mean numbers of tetranychid mites in the control and HR items were always significantly different. The mean densities of *T. evansi* in the control and LR items kept alike until $R + 21$, i.e., one week after the numbers observed in the control and HR items became different. The densities of *T. evansi* in the LR and HR cages were only similar during one week from $R + 21$ to $R + 28$. Densities of *T. evansi* in the LR item increased progressively until $R + 32$ (maximum of 131.16 mobile *T. evansi*/ leaflet). High densities observed in the LR item caused plant injuries, while in the HR item no visible effect of *T. evansi* was observed. The GLM analysis (Table 1) indicates first that the two *P. longipes* release rates significantly affected *T. evansi* densities. As for *T. urticae*, the other factors affected *T. evansi* 's densities

***Phytoseiulus longipes* pattern of variation over time.** The densities of *P. longipes* increased until the end of the experiment in both items. Densities were significantly higher in the HR cages than in the LR cages one week only after the predator's introduction ($F_{(1,198)} = 4.054$; $P = 0.045$). This situation kept alike during ten more days, afterwhat no significant difference between these two items were observed. One week before the end of the experiment, ($R + 32$), *P. longipes* densities became significantly higher in the LR item than in the HR one. As previously described for the predator populations in the *T. urticae* item, the densities of *P. longipes* were significantly affected by the release rates applied, but also by the other variables considered (Table 1).

Interaction between *T. evansi* and *P. longipes*. The relationship between $mT_{(th)}$ and $mP_{(obs)}$ fits well a second order equation for both LR ($R^2 = 0.929$, $F_{(2,7)} = 59.86$, $P < 0.001$) and HR ($R^2 = 0.955$, ($F_{(2,7)} = 96.46$, $P < 0.001$) items (Table 2, Figure 4). The number of *P. longipes* increases with the number of spider mites for both items until reaching an inflexion point, i.e. when the *T. evansi* densities begin to decrease. For the LR and HR items, this inflexion point (IP) is observed for 12.995 and 8.370 *P. longipes*/ leaflet, respectively. *Phytoseiulus longipes* thus reduces faster *T. evansi* densities in the HR item than in the LR one (Figure 4).

Table 1. Results of GLM procedure resumming effects of Treatment (predator/ prey rates), Block, Date and Plant on the mobile *Tetranychus evansi* and *T. urticae*/ leaflet observed and their associated mobile *Phytoseiulus longipes*/ leaflet , plus the effect of the Prey (and interactions) for the global mobile *P. longipes*/ leaflet

Dependant variable	Mobile <i>T. urticae</i> per leaflet			Mobile <i>T. evansi</i> per leaflet			Mobile <i>P. longipes</i> / leaflet associated to <i>T. urticae</i>			Mobile <i>P. longipes</i> / leaflet associated to <i>T. evansi</i>			Global mobile <i>P. longipes</i> / leaflet		
	Parameter	Standard	<i>P_a</i>	Parameter	Standard	<i>P</i>	Parameter	Standard	<i>P</i>	Parameter	Standard	<i>P</i>	Parameter	Standard	<i>P</i>
	estimate	Error		estimate	Error		estimate	Error		estimate	Error		estimate	Error	
Constant	-4.87	4.05×10^{-1}	< 0.001	1.14×10^1	6.30×10^{-1}	< 0.001	1.35×10^2	1.51×10^1	< 0.001	1.84×10^2	2.71×10^1	< 0.001	8.50×10^1	4.05×10^1	0.036
Treatment	5.74	3.22×10^{-1}	< 0.001	-7.96	4.60×10^{-1}	< 0.001	-4.65×10^1	5.63	< 0.001	-6.52×10^1	1.07×10^1	< 0.001	-2.78×10^1	1.55×10^1	0.072
Block	2.36×10^{-1}	3.07×10^{-2}	< 0.001	-5.65×10^{-1}	4.29×10^{-2}	< 0.001	-8.13	1.09	< 0.001	-1.34×10^1	1.95	< 0.001	-2.86	2.92	0.328
Date	1.13	4.40×10^{-2}	< 0.001	-5.56×10^{-1}	6.28×10^{-2}	< 0.001	-1.17×10^1	1.49	< 0.001	-1.79×10^1	2.51	< 0.001	-5.56	3.90	0.153
Plant	1.90×10^{-1}	1.25×10^{-2}	< 0.001	-1.92×10^{-1}	1.25×10^{-2}	< 0.001	-1.42	1.87×10^{-1}	< 0.001	-1.57	2.84×10^{-1}	< 0.001	-1.27	4.69×10^{-1}	0.007
Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.97×10^1	3.10×10^1	0.109
Treatment × Block	-2.15×10^{-1}	2.49×10^{-2}	< 0.001	4.62×10^{-1}	3.15×10^{-2}	< 0.001	2.77	4.12×10^{-1}	< 0.001	4.64	7.46×10^{-1}	< 0.001	9.03×10^{-1}	1.11	0.416
Treatment × Date	-7.43×10^{-1}	3.51×10^{-2}	< 0.001	8.58×10^{-1}	4.59×10^{-2}	< 0.001	4.22	5.54×10^{-1}	< 0.001	6.53	9.57×10^{-1}	< 0.001	1.90	1.48	0.197
Block × Date	-2.94×10^{-2}	3.36×10^{-3}	< 0.001	3.64×10^{-2}	4.31×10^{-3}	< 0.001	5.99×10^{-1}	1.08×10^{-1}	< 0.001	1.37	1.82×10^{-1}	< 0.001	-1.39×10^{-1}	2.82×10^{-1}	0.623
Treatment × Plant	-1.22×10^{-1}	7.46×10^{-3}	< 0.001	1.22×10^{-1}	7.50×10^{-3}	< 0.001	4.86×10^{-1}	7.72×10^{-2}	< 0.001	5.37×10^{-1}	1.22×10^{-1}	< 0.001	4.34×10^{-1}	1.96×10^{-1}	0.027
Block × Plant	-4.68×10^{-3}	1.03×10^{-3}	< 0.001	1.04×10^{-2}	9.10×10^{-4}	< 0.001	8.79×10^{-2}	1.42×10^{-2}	< 0.001	1.18×10^{-1}	2.04×10^{-2}	< 0.001	5.75×10^{-2}	3.50×10^{-2}	0.100
Date × Plant	-2.86×10^{-2}	1.36×10^{-3}	< 0.001	1.59×10^{-2}	1.25×10^{-3}	< 0.001	1.29×10^{-1}	1.83×10^{-2}	< 0.001	1.58×10^{-1}	2.60×10^{-2}	< 0.001	1.00×10^{-1}	4.49×10^{-2}	0.026
Treatment × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-1.87×10^1	1.21×10^1	0.121
Block × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-5.26	2.24	0.019
Date × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-6.17	2.98	0.034
Plant × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-1.54×10^{-1}	3.40×10^{-1}	0.651
Treatment × Block × Date	2.74×10^{-2}	2.73×10^{-3}	< 0.001	-3.28×10^{-2}	3.17×10^{-3}	< 0.001	-2.13×10^{-1}	4.05×10^{-2}	< 0.001	-4.66×10^{-1}	6.89×10^{-2}	< 0.001	4.07×10^{-2}	1.06×10^{-1}	0.701
Treatment × Block × Plant	3.40×10^{-3}	6.16×10^{-4}	< 0.001	-6.17×10^{-3}	5.43×10^{-4}	< 0.001	-3.04×10^{-2}	5.99×10^{-3}	< 0.001	-4.06×10^{-2}	8.47×10^{-3}	< 0.001	-2.01×10^{-2}	1.47×10^{-2}	0.170
Treatment × Date × Plant	1.68×10^{-2}	8.13×10^{-4}	< 0.001	-1.23×10^{-2}	7.49×10^{-4}	< 0.001	-4.60×10^{-2}	7.52×10^{-3}	< 0.001	-5.57×10^{-2}	1.10×10^{-2}	< 0.001	-3.62×10^{-2}	1.86×10^{-2}	0.051

^a values in bold indicates a significant effect

Table 1 (continued)

	Mobile <i>T. urticae</i> per leaflet			Mobile <i>T. evansi</i> per leaflet			Mobile <i>P. longipes</i> / leaflet associated to <i>T. urticae</i>			Mobile <i>P. longipes</i> / leaflet associated to <i>T. evansi</i>			Global mobile <i>P. longipes</i> / leaflet		
Block × Date × Plant	7.51×10^{-4}	1.13×10^{-4}	< 0.001	-5.25×10^{-4}	9.17×10^{-5}	< 0.001	-6.75×10^{-3}	1.40×10^{-3}	< 0.001	-1.20×10^{-2}	1.88×10^{-3}	< 0.001	-1.49×10^{-3}	3.37×10^{-3}	0.657
Treatment × Block × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.87	8.52×10^{-1}	0.028
Treatment × Date × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.31	1.12	0.039
Block × Date × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.37×10^{-1}	2.12×10^{-1}	< 0.001
Treatment × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.13×10^{-2}	1.44×10^{-1}	0.722
Block × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.05×10^{-2}	2.49×10^{-2}	0.221
Date × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.89×10^{-2}	3.18×10^{-2}	0.364
Treatment × Block × Date × Plant	-5.17×10^{-4}	1.13×10^{-4}	< 0.001	3.69×10^{-4}	5.47×10^{-5}	< 0.001	2.50×10^{-3}	1.40×10^{-3}	< 0.001	4.18×10^{-3}	7.72×10^{-4}	< 0.001	8.16×10^{-4}	1.40×10^{-3}	0.560
Treatment × Block × Date × Prey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2.54×10^{-1}	7.99×10^{-2}	0.002
Treatment × Block × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-1.03×10^{-2}	1.04×10^{-2}	0.323
Treatment × Date × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-9.75×10^{-3}	1.33×10^{-2}	0.464
Block × Date × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-5.25×10^{-3}	2.34×10^{-3}	0.025
Treatment × Block × Date × Prey × Plant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.68×10^{-3}	9.68×10^{-4}	0.082

^a values in bold indicates a significant effect

Figure 2. Mean weekly numbers ($\pm$ SE) of **(A)** *Tetranychus urticae* and **(B)** *Phytoseiulus longipes*, in tomato greenhouse in Spain, for three items: Control (no predator), Low Rate (ratio predator/ prey: 1/ 25) and High Rate (ratio predator/ prey: 1/ 5). Different letters indicate significant differences between the mean numbers of *T. urticae* per leaflet (Tukey HSD test, $\alpha = 0.05$)

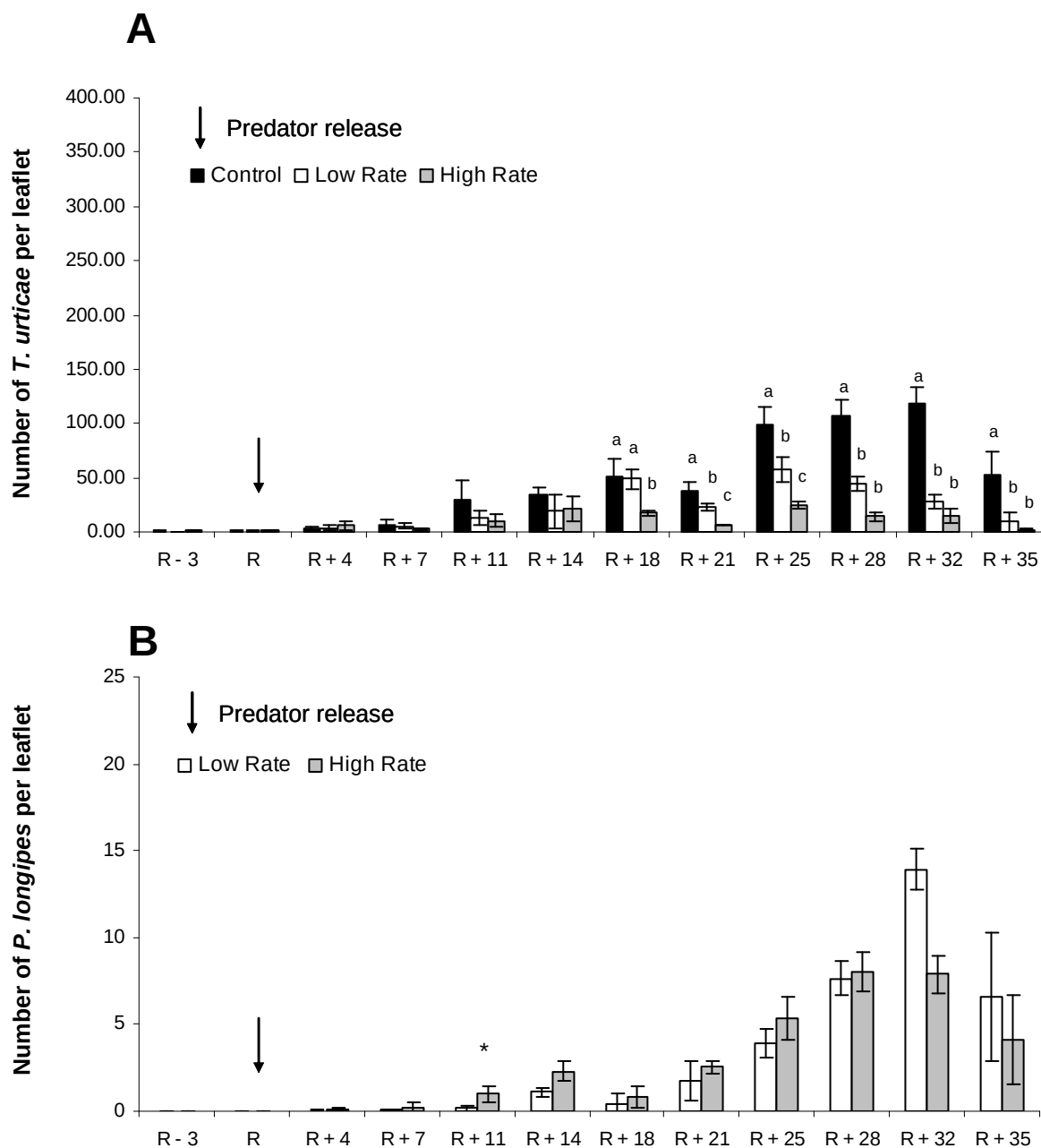


Table 2. Regression equations, adjusted R^2 , Inflection Point (IP), $F_{(ddl1, ddl2)}$ and P from the second order polynomial regression of the predicted mean mobile *Tetranychus urticae* and *T. evansi*/ leaflet as a function of the mean mobile *P. longipes*/ leaflet for the two predator/ prey rates tested

	Predator/ prey rate	Regression equation	R^2	IP	$F_{(ddl1, ddl2)}$	P
<i>Tetranychus urticae</i>	1/ 25	$-1.245x^2 + 20.237x + 3.969$	0.877	8.127	$F_{(2,7)} = 33.19$	< 0.001
	1/ 5	$-2.321x^2 + 28.119x + 1.607$	0.730	6.058	$F_{(2,7)} = 13.17$	0.004
<i>T. evansi</i>	1/ 25	$-1.645x^2 + 42.755x + 4.435$	0.929	12.995	$F_{(2,7)} = 59.86$	< 0.001
	1/ 5	$-5.731x^2 + 95.933x - 11.86$	0.955	8.370	$F_{(2,7)} = 96.46$	< 0.001

Figure 3. Mean weekly numbers ($\pm$ SE) of **(A)** *Tetranychus evansi* and **(B)** *Phytoseiulus longipes*, in tomato greenhouse in Spain, for three items: Control (no predator), Low Rate (ratio predator/ prey: 1/ 25) and High Rate (ratio predator/ prey: 1/ 5). Different letters indicate significant differences between the mean numbers of *T. evansi* per leaflet (Tukey HSD test, $\alpha = 0.05$)

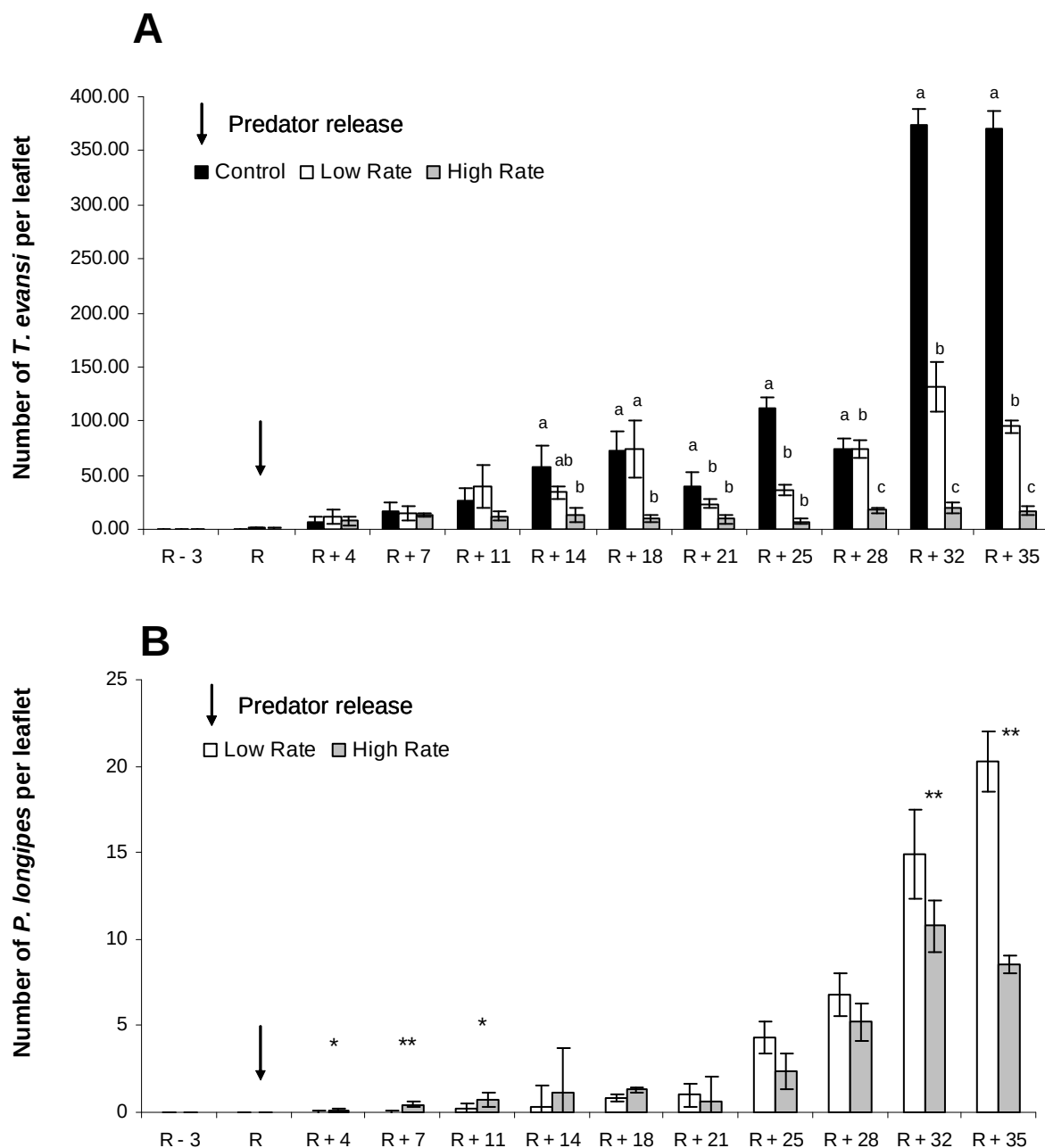
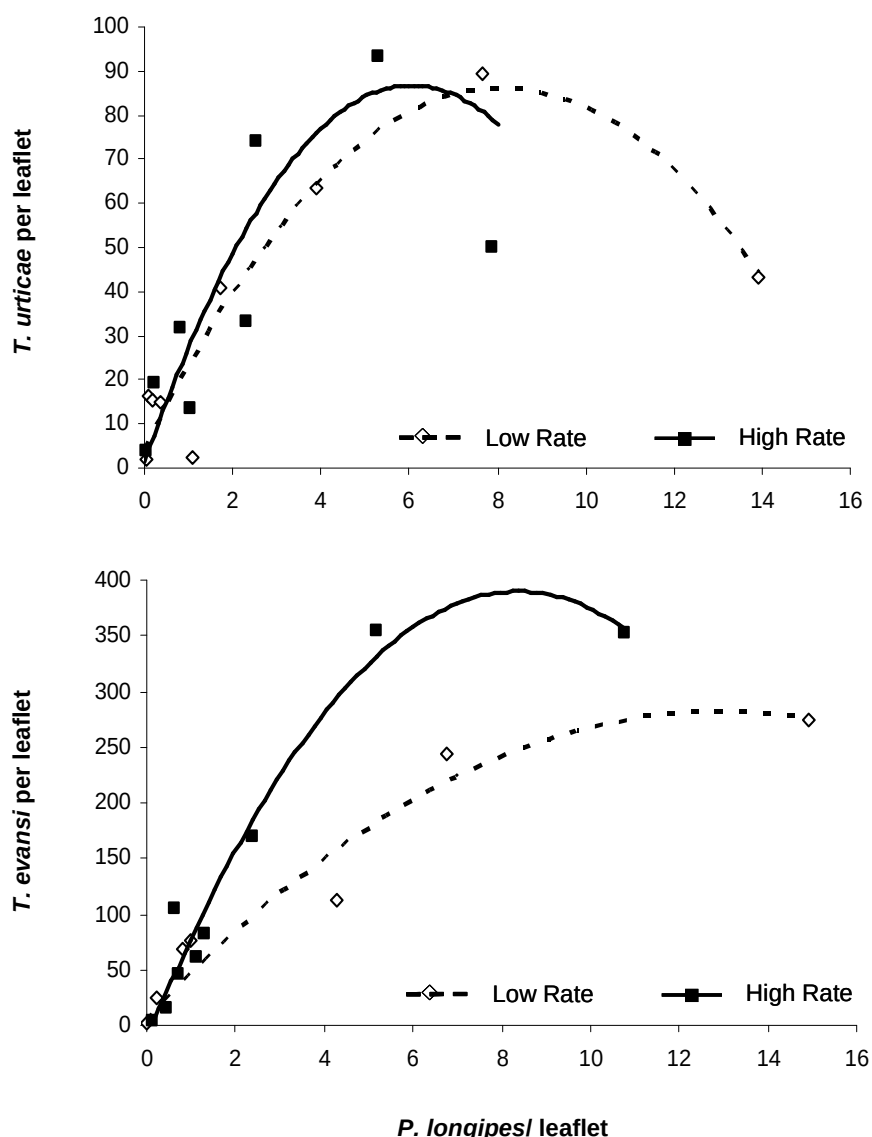


Figure 4. *Tetranychus urticae* and *T. evansi*/ leaflet as a fonction of the observed mean mobile *P. longipes*/ leaflet for two predator/ prey rates. Curves represent second order polynomial regressions



4. Discussion

In the present experiment, GLM showed a block effect which is mainly explained by the plant effect. Actually, plants grew much faster on the southern part than on the northern part of the greenhouse, resulting in different TSSM densities. This effect is observed in all the items considered, as a consequence of the split-plot design used for the experiment, suggesting that it was homogeneous for all the experiment set up. For this, we considered that it did not affect the item's comparison, and thus the reliability of the conclusions of the present study.

Phytoseiulus longipes strongly hindered *T. urticae* and *T. evansi* populations in the Spanish tomato greenhouse considered at a 1/ 5 predator/ prey release (HR), and very little injuries were observed in those items. Unless the predator would also reduce the two prey species densities in the LR items (1/ 25 predator/ prey), damages were observed before the tetranychid populations get controlled. Thus, this release rate could not be recommended.

The present results confirm previous observations obtained in laboratory conditions on another population of *P. longipes* (collected in Brazil). As the Brazilian population, the Argentinean one is able to feed and develop on both preys (Ferrero et al., 2007; Furtado et al., 2007b). Furthermore, the present study clearly shows the efficiency of *P. longipes* in controlling these two pest species in tomato semi-field conditions. The success of a biological control agent does not only depend on an optimum release rate. Several parameters are known to affect the success of biological control (Crowder et al., 2006). The implementing strategy (timing, method, frequency, number of releases, augmentative or inundative), synchronism between prey and natural enemy, the presence of other natural enemies and external factors (humidity, photoperiod, temperature) are also known to affect the efficacy of biological control agents (DeBach & Rosen, 1991; Collier & van Steenwyk, 2004; Stiling & Cornelissen, 2005; Crowder, 2006). Further work would thus have to be carried out on those parameters before concluding on the feasibility of using *P. longipes* in a biological control program.

Several predators and predatory mite species are already commercialized for controlling *T. urticae* (Zhang, 2003). However, their development is often hindered by tomato trichomes (Drukker et al., 1997; Kennedy, 2003; Castagnoli et al., 2004) and/ or low humidity conditions occurring in greenhouses (Bakker et al., 1993; de Courcy Williams et al., 2004; Ferrero et al., 2009). Regarding *T. evansi*, several authors pointed out that this species is an unfavourable prey for predator's development (Moraes & McMurtry, 1985b; Kennedy, 2003; Koller et al., 2007). The present experiment shows that tomato trichomes do not alter the development of the population of *P. longipes* considered, and that this predator is able to develop and feed on *T. evansi*. In addition, low humidities and high temperatures which daily happened during the experiment did not seem to alter its development. This confirms the conclusions of a recent study showing that the same population of *P. longipes* as the one herein considered (Argentinean population) is drought tolerant, half of its eggs still hatching under a constant relative humidity of 43 % ($RH_{50}/VPD_{50} = 43\% / 18.1\text{ hPa}$) (Ferrero et al., 2009). The main conclusion of this study is thus that the predatory mite population tested could constitute a real improvement for *T. urticae* and *T. evansi* biological control in European tomato greenhouses.

Considering the differences in *T. urticae* and *T. evansi* control by the predator, 6.058 to 8.127 *P. longipes*/ leaflet seem to be sufficient to ensure the decrease of *T. urticae* densities (respectively from a 1/ 5 to a 1/ 25 predator release rate), whereas 8.370 to 12.995 *P. longipes*/ leaflet would be required to start reducing *T. evansi* densities. For each release rate, densities of *P. longipes* that lead to *T. urticae* decrease are lower than those that lead to *T. evansi* decrease. The biological control of *T. urticae* would thus be faster than the *T. evansi* one. Furtado et al. (2007b) showed that a Brazilian population of *P. longipes* could control similarly both *T. evansi* and *T. urticae*. However, in their research conducted in laboratory conditions on *Solanum americanum* Miller, the same number of preys was provided to the predator. In the present study, the densities of preys differ. Maximum densities observed for *T. urticae* are lower (117.82 mites/ leaflet) than for *T. evansi* (374.23 mites/ leaflet). On

tomato, intrinsic rates of increase (r_m) reported are of 0.432 (Bonato, 1999) and 0.17 (Castagnoli et al., 2003) female/ female/ day, for *T. evansi* and *T. urticae*, respectively. The difference between the two pests' control could thus be due to the difference in development and reproduction of these two preys on tomato. This observation is also confirmed by the GLM analysis (Table 1), which shows that not only the prey species, but also the interactions between the latter and the spider mite population spatio-temporal variability, i.e. differences in spider mites population dynamics among the patches, had an impact on *P. longipes* population dynamics.

The population of *P. longipes* tested in the present study would be a satisfying predator for controlling southern European tomato greenhouses' spider mites outbreaks. Nonetheless, further studies are required to better characterize the effects of several factors. First, even if we showed that a predator/ prey rate of 1/ 5 maintained both *T. evansi* and *T. urticae* populations under a threshold of 25 mites/ leaflet (which seemed acceptable for the crop), the present experimental setup did not allow (nor aimed) to determine the optimal predator/ prey rate to release. In order to set a relationship between release rates, spider mite density decrease and numbers of *P. longipes*, more predator/ prey rates would have to be tested.

Phytoseiulus longipes could also be tested in other crops where the solutions developed up to now are not efficient. Castagnoli et al. (2004) released a generalist predator, *Neoseiulus californicus* (McGregor) to control *T. urticae* on tomato, sweet pepper and eggplant at a 1/ 8 predator/ prey rate. On sweet pepper (glabrous Solanaceae), no damage was observed on the plants. On tomato, *N. californicus* was hindered by trichomes like the other predatory mites. At last, on eggplant, even if *N. californicus* did control *T. urticae*, damages occurred. A voracious predator like *P. longipes* herein considered, that seems to be less hindered by trichomes than the other predatory mites studied until now, could control efficiently *T. urticae* on eggplant, but also *T. evansi*, which can also damage this plant (Migeon, pers. comm.). Further work would thus be required to determine the efficacy of *P. longipes* in controlling tetranychids on other hairy solanaceous plants like eggplant, which could enlarge the potential uses of this predator. At last, the two spider mite species could be observed simultaneously in a crop. In this case, more studies would be needed to determine the efficiency of *P. longipes* in presence of both *T. evansi* and *T. urticae*.

Acknowledgements

Funds for this study were provided by Koppert BS (Berkel en Rodenrijs, The Netherlands). A PhD fellowship for the senior author is provided half from Koppert BV and half from the ANRT (Association Nationale de la Recherche Technique, Paris, France).

References

- Badii, M.H., McMurtry, J.A., Flores, A.E., 1999. Rates of development, survival and predation of immature stages of *Phytoseiulus longipes* (Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 23, 611-621.

- Bakker, F.M., Klein, M.E., Mesa, N.C., Braun, A.R., 1993. Saturation deficit tolerance spectra of phytophagous mites and their phytoseiid predators on cassava. *Experimental and Applied Acarology* 17, 97-113.
- Blair, B.W., 1989. Laboratory screening of acaricides against *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard. *Crop Protection* 8, 212-216.
- Bolland, H.R., Vala, F., 2000. First record of the spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) from Portugal. *Entomologische Berichten* 60(9), 180.
- Bonato, O., 1999. The effect of temperature on life history parameters of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 23, 11-19.
- Britto, E.P.J., Gondim Jr, M.G.C., Torres, J.B., Fiaboe, K.K.M., Moraes, G.J., Knapp, M., 2009. Predation and reproductive output of the ladybird beetle *Stethorus tridens* preying on tomato red spider mite *Tetranychus evansi*. *BioControl* 24, 363-368.
- Castagnoli, M., Caccia, R., Liguori, M., Simoni, S., Soressi, G.P., 2003. Tomato transgenic lines and *Tetranychus urticae*: changes in plant suitability & susceptibility. *Experimental and Applied Acarology* 31, 177-189.
- Castagnoli, M., Liguori, M., Simoni, S., 2004. *Tetranychus urticae* Koch and its predator *Neoseiulus californicus* (McGregor) on different Solanaceae (Acari: Tetranychidae and Phytoseiidae). *Redia* 87, 13-18.
- Castagnoli, M., Nannelli, R., Simoni, S., 2006. Un nuovo temibile fitofago per la fauna italiana: *Tetranychus evansi* (Baker e Pritchard) (Acari Tetranychidae). *Informatore Fitopatologico* 5, 50-52.
- Collier, T., van Steenwyk, R., 2004. A critical evaluation of augmentative biological control. *Biological Control* 31, 245-256.
- Crowder, D., 2006. Impact of release rates on the effectiveness of augmentative biological control agents. *Journal of Insect Science* 7, 1-11.
- DeBach, P., Rosen, D., 1991. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- De Courcy Williams, M.E., Kravar-Garde, L., Fenlon, J.S., Sunderland, K.D., 2004. Phytoseiid mites in protected crops: the effects of humidity and food availability on egg hatch and adult life span of *Iphiseius degenerans*, *Neoseiulus cucumeris*, *N. californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 32, 1-13.
- Duarte, V.S., Silva, R.A., Wekesa, V.W., Rizzato, F.B., Dias, C.T.S., Delalibera Jr., I., 2009. Impact of natural epizootics of the fungal pathogen *Neozygites floridana* (Zygomycetes: Entomophthorales) on populations dynamics of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in tomato and nighshade. *Biological Control* 51, 81-90.
- Eurostat, 2008. *Agricultural Statistics — Main results — 2006-2007*. European Commission, Luxembourg.
- Escudero, L. A., Ferragut, F., 2005. Life history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 32, 378-384.

- Ferragut, F., Escudero, L.A., 1999. *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae), una nueva araña roja en los cultivos hortícolas españoles. Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas 25(2), 157-164.
- Ferrero, M., Gigot, C., Tixier, M.-S., Van Houten, Y., Kreiter, S., 2009. Egg hatching response to a range of relative humidities for six species of Phytoseiid mites [Acari: Phytoseiidae]. Entomologia Experimentalis et Applicata (In Press).
- Ferrero, M., Kreiter, S., Tixier, M.-S., 2008. Ability of *Phytoseiulus longipes* to control spider mite pests on tomato in European greenhouses. Integrative Acarology, Proceedings of the 6th EURAAC, Montpellier, 21-25th July 2008: 461-468.
- Ferrero, M., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S., Knapp, M., 2007. Life tables of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). Experimental and Applied Acarology 41, 45-53.
- Fiaboe, K.K.M., Gondim Jr, M.G.C., Moraes, G.J. de, Ogol, C.K.P.O., Knapp, M., 2007. Bionomics of the acarophagous ladybird beetle *Stethorus tridens* fed *Tetranychus evansi*. Journal of Applied Entomology 131(5), 355-361.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Knapp, M., 2006. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. Experimental and Applied Acarology 40, 157-174.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S., Knapp, M., 2007b. Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). Biological Control 42(2), 139-147.
- Furtado I.P., Toledo, S., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Knapp, M., 2007a. Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Northwest Argentina. Experimental and Applied Acarology 43, 121-127.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa T, 2003. Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Guanilo, A.D., Moraes, G.J. de, Knapp, M., 2008a. Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) of the subfamilies Phytoseiinae Berlese and Typhlodrominae Wainstein from Peru, with description of two new species. Zootaxa 1729, 49-60.
- Guanilo, A.D., Moraes, G.J. de, Toledo, S., Knapp, M., 2008b. Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) from Argentina, with description of a new species. Zootaxa 1884, 1-35.
- Kennedy, G.G., 2003. Tomato, pest, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. Annual Review of Entomology 48, 51-72.
- Koller, M., Knapp, M., Schausberger, P., 2007. Direct and indirect adverse effects of tomato on the predatory mite *Neoseiulus californicus* feeding on the spider mite *Tetranychus evansi*. Entomologia Experimentalis et Applicata 125, 297-305
- Mabeya, J., Knapp, M., Nderitu, J.H., Olubayo, F., 2003. Comparaison de l'efficacité de l'Oberon (Spiromefisen) avec celle d'autres acaricides dans la lutte contre les acariens rouges (*Tetranychus evansi* Baker & Pritchard) sur la tomate. 15th Biennial Congress of the African Association of Insect Scientists (AAIS), Nairobi, Kenya, 13th June 2003.

- Maluf, W.R., Campos, G.A., Cardoso, M.G., 2001. Relationships between trichome types and spider mites (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. *Euphytica* 121, 73-80.
- Maniania, N.K., Bugeme, D.M., Wekesa, V.W., Delalibera Jr, I., Knapp, M., 2008. Role of entomopathogenic fungi in the control of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), pests of horticultural crops.
- Migeon, A., 2005. Un nouvel acarien ravageur en France: *Tetranychus evansi* Baker et Pritchard. *Phytoma – La Défense des Végétaux* 579, 38-43.
- Migeon, A., Ferragut, F., Escudero-Colomar, L.A., Fiaboe, K., Knapp, M., Moraes, G.J.de, Ueckermann, E., Navajas, M., 2009. Modelling the spatial distribution of the invasive tomato red spider mite, *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 48, 199-212.
- Moraes, G.J. de, McMutry, J.A., 1985a. Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of Phytoseiid mites. *Entomophaga* 30(4), 393-397.
- Moraes, G.J. de, McMutry, J.A., 1985b. Chemically mediated arrestment of the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis* by extracts of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology* 1, 127-138.
- Moraes, G.J. de, McMutry, J.A., 1986. Suitability of the spider mite *Tetranychus evansi* as prey for *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 40, 109-115.
- Oliveira, E.E., Oliveira, C.L., Sarmento, R.A., Fadini, M.A.M., Moreira, L.R., 2005. Biological aspects of the predator *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763) (Coleoptera: Coccinellidae) fed with *Tetranychus evansi* (Baker & Pritchard, 1960) (Acari: Tetranychidae) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1978) (Homoptera: Aphididae). *Bioscience Journal* 21(2), 33-39.
- R Development Core Team. 2009. R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org
- Resende, J.T.V., Maluf, W.R., Cardoso, M.G., Faria, M.V., Gonçalves, L.D., Nascimento, I.R., 2008. Resistance of tomato genotypes with high level of acylsugars to *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. *Scientia Agricola* 65(1), 31-35.
- Resende, J.T.V., Maluf, W.R., Cardoso, M.G., Nelson, D.L., Faria, M.V., 2002. Inheritance of acylsugar contents in tomatoes derived from an interspecific cross with the wild tomato *Lycopersicon pennellii* and their effect on spider mite repellence. *Genetics and Molecular Research* 1(2), 106-116.
- Saunyama, I.G.M., Knapp, M., 2003. Effect of pruning and Trellising of tomatoes on red spider mite incidence and crop yield in Zimbabwe. *African Crop Science Journal* 11(4), 269-277.
- Stiling, P., Cornelissen, T., 2005. What makes a successful biological control agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34, 236-246.
- Tixier, M.S., Ferrero, M., Okassa, M., Guichou, S., Kreiter, S., 2009. On the specific identity of specimens of *Phytoseiulus longipes* Evans (Mesostigmata: Phytoseiidae) showing different feeding behaviours: morphological and molecular analyses. *Bulletin of Entomological Research* (In Press).

- Tsagkarakou, A., Cros-Arteil, S., Navajas, M., 2007. First record of the invasive mite *Tetranychus evansi* in Greece. *Phytoparasitica* 35(5), 519-522.
- Walzer, A., Castagnoli, M., Simoni, S., Liguori, M., Palevsky, E., Schausberger, P., 2007. Intraspecific variation in humidity susceptibility of the predatory mite *Neoseiulus californicus*: Survival, development and reproduction. *Biological Control* 41, 42-52.
- Zhang, Z.Q., 2003. *Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI, London.

2.3. Conclusions

L'article A7 présente les résultats d'une étude en conditions semi-réelles de culture de tomate en serres visant à conclure sur l'efficacité de *P. longipes* (B) pour contrôler les populations de *T. urticae* et *T. evansi* à deux ratio prédateur/ proie : un ratio faible de 1/ 25 (LR) et un ratio élevé de 1/ 5 (HR).

Phytoseiulus longipes a bien contrôlé les populations des deux ravageurs à un ratio de 1/ 5 (prédateur/ proie). Les dommages observés dans ces modalités sont restés très faibles. Bien que le prédateur ait également contribué à la diminution des tétranyques dans les modalités LR, le ratio utilisé n'a pas permis de contrôler assez vite les populations de ravageurs, avec pour conséquences des dégâts importants pour la culture. Ce ratio ne peut donc pas être recommandé.

Les données rassemblées ont permis de déterminer des seuils de prédateurs observés/ foliole qui induisent une diminution des populations de TRSM et de TSSM. Pour des ratios (prédateur/ proie) de 1/ 5 et 1/ 25, il faut respectivement observer 6.058 et 8.127 *P. longipes*/ foliole pour contrôler les populations de *T. urticae*, contre 8.370 et 12.995 *P. longipes*/ foliole pour contrôler les populations de *T. evansi*. Il faut donc plus de prédateurs pour réduire les populations de *T. evansi* que celles de *T. urticae*. Dans des conditions similaires, il faudrait donc plus de temps à *P. longipes* pour diminuer les populations du TRSM que celles du TSSM. Bien qu'il ait été montré que la population de *P. longipes* utilisée dans cette étude (Argentine) possède un meilleur taux intrinsèque d'accroissement potentiel (r_m) lorsqu'elle est nourrie avec *T. evansi* / tomate plutôt qu'avec *T. urticae* / tomate (Chapitre III, A3), les paramètres démographiques des deux ravageurs diffèrent et pourraient expliquer que *P. longipes* mette plus de temps à contrôler *T. evansi* que *T. urticae*. En effet, sur tomate, les r_m de *T. evansi* et *T. urticae* sont respectivement de 0.432 (Bonato, 1999) et 0.17 femelle/ femelle/ jour (Castagnoli *et al.*, 2003). Cela a été confirmé par le Modèle Linéaire Généralisé (GLM) qui montre qu'en plus de l'espèce de proie, les interactions entre celle-ci et leur variabilité spatio-temporelle, c.a.d. les différences de dynamiques de populations entre les *patches* de proie, influencent les variations des populations de prédateurs observées.

Les trois prédateurs testés jusqu'à aujourd'hui en conditions de culture pour lutter contre *T. urticae* sur tomate (aucune étude publiée ne concerne *T. evansi*) sont *P. persimilis*, *Amblyseius andersoni* (Chant) (Hance *et al.*, 1991 ; Drukker *et al.*, 1997) et *N. californicus* (Castagnoli *et al.*, 2004). Toutes ont conclues que même si une diminution de proies était observée, aucun de ces prédateurs n'était suffisamment efficace pour maintenir les populations de *T. urticae* en dessous d'un seuil critique pour la culture. Même s'il a été montré que *P. longipes* pouvait effectivement maintenir les populations de TRSM et de TSSM en dessous d'un seuil de 25 tétranyques/ foliole en culture de tomates pour un ratio de 1/ 5 (prédateur/ proie) sans dégâts pour la culture, d'autres paramètres peuvent influencer

l'efficacité du prédateur, qui doivent être pris en compte (Crowder, 2006). Premièrement, le ratio prédateur/ proie optimal n'a pas pu être calculé à partir de nos données. Il faudrait pour cela tester plusieurs ratios afin de pouvoir déterminer la relation qui existe entre le ratio prédateur/ proie et la diminution des effectifs de ravageurs. De plus, il a été observé durant cette expérimentation que les populations de *T. urticae* et *T. evansi* ne se dispersent pas de la même manière ni au même moment à l'échelle de la plante. Ceci devrait faire l'objet d'attentions particulières dans de futures études, particulièrement dans le but de modéliser l'efficacité de prédateurs en conditions de cultures. Enfin, les stratégies de lâchers (méthode, fréquence, nombre de lâchers, inondatifs ou augmentatifs) ainsi que les synchronisme entre la proie et le prédateur, la présence d'autres prédateurs et les facteurs climatiques peuvent influencer l'efficacité de *P. longipes* (DeBach & Rosen, 1991; Collier & van Steenwyk, 2004; Stiling & Cornelissen, 2005; Crowder, 2006). Des travaux complémentaires sont donc nécessaires pour conclure sur la faisabilité de l'introduction de *P. longipes* au sein d'un programme de PBI.

3. Conclusions

Ce chapitre a permis, dans un premier temps, d'identifier les risques potentiels de lâchers de *P. longipes*. Bien que les populations chilienne et argentine ne présentent pas d'état de diapause, ce qui réduit en théorie le risque d'implantation de l'espèce en Europe, il a déjà été observé que d'autres Phytoseiidae non diapausants, comme *N. californicus* (Hart *et al.*, 2002), étaient capables de survivre à des hivers rigoureux en trouvant des abris naturels. Il est donc probable que *P. longipes*, espèce mobile mais dont on ne connaît pas précisément les capacités de dispersion, qui survit aux hivers froids du sud ouest du Brésil - nord est de l'Argentine, et qui tolère des humidités relatives faibles (Chapitre IV), soit capable, comme *N. californicus*, de s'implanter en Europe. Il est cependant impossible aujourd'hui d'affirmer dans quelle mesure.

Le risque non intentionnel majeur dû à des lâchers de *P. longipes* concernerait principalement son action sur des populations de tétranyques locaux. Cette espèce, prédateur spécialiste des tétranyques tisserands (McMurtry & Croft, 1997), pourrait en effet modifier les équilibres populationnels des tétranyques locaux et ainsi, modifier les ressources disponibles pour d'autres prédateurs. En revanche, comme *P. longipes* peut se nourrir de *T. evansi* (espèce en train d'envahir le pourtour Méditerranéen), ainsi que de proies s'alimentant de plantes hôtes toxiques pour les autres prédateurs (Chapitre III), il se pourrait également qu'il contrôle localement certaines populations de tétranyques ravageurs qu'aucun autre prédateur ne parvient à contrôler. De plus, aucune donnée concernant des bactéries ou champignons pathogènes qui pourraient être introduits avec *P. longipes* n'a été actuellement prise en compte. L'état des connaissances concernant les interactions (directes ou indirectes) possibles

entre *P. longipes* et la faune locale ne permet donc pas de conclure aujourd'hui sur les risques non intentionnels de lâchers inondatifs de *P. longipes* en Europe. Il faut cependant noter qu'aucun effet négatif n'a été signalé à ce jour concernant les introductions de Phytoseiidae exotiques ayant eu lieu partout dans le monde.

La deuxième partie de ce chapitre a permis de confirmer ce que les études en laboratoire avaient conclu (Chapitre III), à savoir que *P. longipes* (seule la population argentine a été testée) est capable de contrôler les populations de *T. urticae* et de *T. evansi* en culture de tomate en serres à un ratio de 1/ 5 (prédateur/ proie). Les échecs des prédateurs testés précédemment (Hance *et al.*, 1991 ; Drukker *et al.*, 1997 ; Castagnoli *et al.*, 2004) pourraient donc *a priori* s'expliquer par les avantages de *P. longipes* par rapport aux autres prédateurs décrits aux Chapitres III et IV. Ce prédateur, contrairement à *N. californicus* ou à *P. persimilis* par exemple, n'est pas gêné par les trichomes glandulaires de la tomate, ni par la séquestration de composés toxiques par *T. evansi*, ni par les faibles humidités rencontrées en serres de tomate dans le sud de l'Europe. La conclusion majeure de ce chapitre est donc que *P. longipes* pourrait apporter une réelle amélioration de la lutte contre les tétranyques tisserands en culture de tomate en serres. Dans le but de commercialiser ce prédateur, outre les travaux nécessaires à l'élaboration d'une stratégie de lâchers, il serait également intéressant de tester *P. longipes* sur d'autres solanacées pileuses comme l'aubergine par exemple, sur laquelle *T. evansi* est également un ravageur potentiel important (Migeon, comm. pers.), mais également de tester l'efficacité de *P. longipes* en présence de *T. evansi* et de *T. urticae* pour évaluer la capacité du prédateur à contrôler simultanément ces deux ravageurs.

Références

- Babendrier D, Bigler F & Kulhmann U, 2005. Methods used to assess non-target effects of invertebrate biological control agents of arthropod pests. *BioControl*, 50: 821-870.
- Barratt BIP, Howarth FG; Withers TM, Kean JM & Ridley GS, 2009. Progress in risk assessment for classical biological control. *Biological Control* (sous presse). doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.02.12](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.02.12).
- Beard JJ & Walter GH, 2001. Host plant specificity in several species of generalist mite predators. *Ecological Entomology* 26: 562-570.
- Bonato O, 1999. The effect of temperature on life history parameters of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 23: 11-19.
- Cakmak I, Janssen A, Sabelis MW & Baspinar H, 2009. Biological control of an acarine pest by single and multiple natural enemies. *Biological Control* 50: 60-65.
- Carvalho LG, Buckley YM, Ventim R, Fowler SV & Memmott J, 2008. Apparent competition can compromise the safety of highly specific biocontrol agents. *Ecology Letters* 11: 690-700.
- Castagnoli M, Caccia R, Liguori M, Simoni S & Soressi GP, 2003. Tomato transgenic lines and *Tetranychus urticae*: changes in plant suitability & susceptibility. *Experimental and Applied Acarology* 31: 177-189.
- Castagnoli M, Liguori M, Simoni S, 2004. *Tetranychus urticae* Koch and its predator *Neoseiulus californicus* (McGregor) on different Solanaceae (Acari: Tetranychidae and Phytoseiidae). *Redia* 87: 13-18.
- Collier T & van Steenwyk R, 2004. A critical evaluation of augmentative biological control. *Biological Control* 31: 245-256.
- Corbett A, Leigh TF & Wilson LT, 1991. Interplanting alfalfa as a source of *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) for managing spider mites in cotton. *Biological Control* 1: 188-196.
- Crowder D, 2006. Impact of release rates on the effectiveness of augmentative biological control agents. *Journal of Insect Science* 7: 1-11.
- DeBach P & Rosen D, 1991. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume Uni.
- Drukker B, Janssen A, Ravensberg W & Sabelis M, 1997. Improved control capacity of the mite predator *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato. *Experimental and Applied Acarology* 21: 507-518.
- Dunley JE & Croft BA, 1992. Dispersal and gene flow of pesticide resistance traits in phytoseiid and tetranychid mites. *Experimental and Applied Acarology* 14: 313-325.
- Dunley JE & Croft BA, 1994. Gene flow measured by allozymatic analysis in pesticide resistant *Typhlodromus pyri* occurring within and near apple orchards. *Experimental and Applied Acarology* 18: 201-211.
- Fitzgerald J, Pepper N, Easterbrook M, Pope T & Solomon M, 2007. Interactions among phytophagous mites, and introduced and naturally occurring predatory mites, on strawberry in the UK. *Experimental and Applied Acarology* 43: 33-47.

- Gerson U, Smiley RL & Ochoa T, 2003. Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Gerson U & Weintraub PG, 2007. Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest Management Science* 63: 658-676.
- Hance T, van Impe G, Lebrun P, Nihoul P, Benoit F & Ceusterman N, 1991. Comparaison de l'efficacité d'une technique de lutte chimique et d'une technique de lutte biologique pour la protection de la culture de la tomate contre l'acarier tisserand *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Agronomie* 11 : 799-806.
- Hart AJ, Bale JS, Tullett AG, Worland MR & Walters KFA, 2002. Effects of temperature on the establishment potential of the predatory mite *Amblyseius californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae) in the UK. *Journal of Insect Physiology* 48: 593-599.
- Holt RD & Hochberg ME, 2001. Indirect interactions, community modules and biological control: a theoretical perspectives. *In* Evaluating indirect ecological effects of biological control. Edité par Wajnberg E, Scott JK & Quimby PC, CABI Publishing, Oxon, Royaume Uni:13-37.
- Hoy MA, Groot RJJ & van de Baan HE, 1985. Influence of aerial dispersal on persistence and spread of pesticide resistant *Metaseiulus occidentalis* in California almond orchards. *Experimental and Applied Acarology* 37: 17-31.
- Hoy MA, van de Baan HE, Groot RJJ & Field RP, 1984. Aerial movements of mites in almonds: implications for pest management. *California Agriculture* 9: 21-24.
- Johnson NH & Croft BA, 1979. Factors affecting the dispersal of *Amblyseius fallacis* in an apple tree ecosystem. *Recent Advances in Acarology* 1: 477-483.
- Johnson NH & Croft BA, 1981. Dispersal of *Amblyseius fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) in an apple ecosystem. *Environmental Entomology* 10(3): 313-319.
- Kennedy GG, 2003. Tomato, pest, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology*, 48, 51-72.
- Loomans AJM, 2007. Regulation of invertebrate biological control agents in Europe: review and recommendations in its pursuit of a harmonised regulatory system. Report EU project REBECA (Regulation of Biological Control Agent).
- Lynch LD, Ives AR, Waage JK, Hochberg ME & Thomas MB, 2002. The risks of Biocontrol: transient impacts and minimum nontarget densities. *Ecological Applications* 12 (6): 1872-1882.
- McMurtry JA & Croft BA, 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- Migeon A & Dorkeld F, 2007. Spider Mites Web: a comprehensive database for the Tetranychidae. www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb (consulté en Septembre 2009).
- Mills NJ & Kean JM, 2009. Behavioral studies, molecular approaches, and modelling: methodological contributions to biological control success. *Biological Control* (sous presse). doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.03.018](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.03.018)
- Pilkingtton LJ, Messelink G, van Lenteren JC & Le Mottee C, 2009. "Protected biological control". *Biological pest management in the greenhouse industry*. *Biological Control* (sous presse). doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.05.022](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.022).

- Sabelis MW & Dicke M, 1985. Long-range dispersal and searching behaviour. *In* Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol 1B. Edité par Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 141-160.
- Schausberger P & Walzer A, 2001. Combined versus single species release of predaceous mites: predator-predator interactions and pest suppression. *Biological Control* 20: 269-278.
- Simmons AT & Gurr GM, 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 265-276.
- Stiling P & Cornelissen T, 2005. What makes a successful biological control agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34: 236-246.
- Takahashi F & Chant DA, 1994. Adaptive strategies in the genus *Phytoseiulus* Evans (Acari: Phytoseiidae). II. Survivorship and reproduction. *International Journal of Acarology* 20(2): 87-97.
- van Houten Y, 1990. Comparative analysis of the photoperiodic and thermoperiodic induction of diapause in the predatory mite *Amblyseius potentillae*. PhD Thesis, 93 pp.
- van Lenteren JC, 2000. A greenhouse without pesticide: fact or fantasy? *Crop Protection* 19: 375-384.
- van Lenteren JC, 2007. Internet Book of Biological Control. Disponible à : www.IOBC-Global.org. Wageningen, Pays-Bas.
- van Lenteren JC, Bale J, Bigler F, Hokkanen HMT & Loomans AJM, 2006. Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annual Review of Entomology* 51: 609-634.
- Veerman, 1992. Diapause in phytoseiid mites: a review. *Experimental and Applied Acarology* 14: 1-60.
- Waage JK, 2001. Indirect ecological effects in biological control: the challenge and the opportunity. *In* Evaluating indirect ecological effects of biological control. Edité par Wajnberg E, Scott JK & Quimby PC, CABI Publishing, Oxon, Royaume Uni: pp 1-12.
- Wajnberg E, Scott JK & Quimby PC, 2001. Evaluating indirect ecological effects of biological control. CABI Publishing, Oxon, Royaume Uni:
- Walzer A, Castagnoli M, Simoni S, Liguori M, Palevsky E & Schausberger P, 2007. Intraspecific variation in humidity susceptibility of the predatory mite *Neoseiulus californicus*: survival, development and reproduction. *Biological Control* 41: 42-52.
- Zannou I, 2003. Effets non intentionnels de l'introduction de l'acarien prédateur *Typhlodromalus aripo* Deleon (Acari: Phytoseiidae) sur les phytoséiides indigènes de l'agrosystème du manioc *Mnihad esculenta* Crantz, en Afrique Australe. Thèse de doctorat, 163 pp.
- Zhang ZQ, 2003. Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control. CABI, London.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

1. Bref rappel des objectifs et des moyens mis en oeuvre

Le premier objectif de cette thèse, défini par l'observation de différences de comportements alimentaires chez plusieurs populations de *P. longipes*, était dans un premier temps de **confirmer l'identité spécifique des quatre populations disponibles de ce prédateur**. Puis, à travers l'étude du système tritrophique tomate - tétranyques tisserands – *P. longipes*, de **caractériser les deux comportements alimentaires observés chez quatre populations du prédateur, dans le but de comprendre l'origine et les mécanismes physiologiques et écologiques à la base des différences entre ces populations**. Des études morphologiques et moléculaires ont permis de statuer sur l'identité spécifique des quatre populations de *P. longipes* (Chapitre II, article A1). Des études de performances (Chapitre III, articles A2 et A3) et d'attraction de ces populations (Chapitre III, article A4) pour différentes combinaisons d'espèces de proie et de supports végétaux ont ensuite permis de répondre aux questions de caractérisation des comportements alimentaires de *P. longipes*.

Le deuxième objectif, plus appliqué, consistait à **tester l'effet des facteurs habituellement considérés à l'origine de l'échec des auxiliaires déjà testés pour lutter contre les tétranyques tisserands ravageurs de la tomate sur *P. longipes***. Il visait également à **discuter de l'innocuité de cette espèce pour l'environnement** et enfin, à **confirmer l'efficacité réelle de cette espèce en tant qu'agent de lutte biologique pour contrôler les populations de *T. evansi* et *T. urticae* en serres de tomate**. Afin de répondre à ces questions, la réponse de deux populations de *P. longipes* [(A) et (C)] aux faibles humidités relatives a été comparée à celles d'espèces commercialisées puis à celles de l'ensemble des Phytoseiidae étudiés (Chapitre IV, articles A5 et A6). Les effets non intentionnels d'introductions éventuelles de *P. longipes* ont ensuite été discutés et la capacité de ce prédateur à rentrer en état de diapause ou non évaluée (Chapitre V, § 1 et 2.). Enfin, l'efficacité réelle de *P. longipes* pour contrôler les populations de *T. evansi* et de *T. urticae* en serres de tomate a été testée en conditions semi-réelles en Espagne (Article A7).

2. Principaux résultats obtenus et conclusions des travaux

L'ensemble des travaux présentés dans cette thèse a permis de caractériser dans un premier temps la biologie d'une espèce d'acarien prédateur de la famille des Phytoseiidae : *P. longipes*. A partir de différences de comportements alimentaires observées entre les quatre populations de cette espèce connues à ce jour, les expérimentations réalisées ont également

permis d'élargir les connaissances biologiques et comportementales des Phytoseiidae et par ailleurs, de fournir des éléments supplémentaires sur la complexité des relations tritrophiques entre une espèce de proie, une espèce de prédateur et un support végétal.

Dans un deuxième temps, l'étude des performances (en laboratoire et en conditions semi-réelles) et de la physiologie de ces populations de *P. longipes* ont montré que deux populations de ce prédateur [(A) et (B)] étaient capables de contrôler les tétranyques tisserands, et particulièrement *T. evansi*, en serres de tomate.

Les principales conclusions concernant les études conduites durant ce travail de thèse, seront discutées à la fois sous un angle fondamental concernant la biologie et le comportement de cette espèce et des Phytoseiidae en général, ainsi que sous un angle plus finalisé, concernant l'efficacité d'ennemis naturels pour la lutte biologique contre les tétranyques tisserands.

2.1. Étude du système tritrophique tomate - tétranyques tisserands - *Phytoseiulus longipes*

2.1.1. Identité spécifique

Conclusions. L'article A1 concernant l'identité spécifique des quatre populations de *P. longipes* [(A), (B), (C) et (SA)] a tout d'abord permis de fournir une **re-description morphologique complète et exhaustive** de cette espèce de prédateur. Il a pu ensuite être confirmé que, malgré les différences fondamentales observées au niveau de leurs comportements alimentaires, ainsi que de **légères différences morphologiques et moléculaires entre *P. longipes* (A) et (B) et les deux autres populations [(C) et (SA)], toutes appartiennent bien à une seule et même espèce**. Ce résultat est le premier point qui permet de discuter la variabilité intra-spécifique observée chez *P. longipes* pour de nombreux paramètres, et qui laisse légitimement supposer qu'une telle variabilité peut exister chez d'autres Phytoseiidae.

Perspectives. A ce jour, seulement quatre populations de *P. longipes* ont été étudiées [(A), (B), (C) et (SA)]. Silva *et al.* (2008) ont récemment réalisés des collectes dans le sud du Brésil afin de déterminer plus finement la distribution de cette espèce dans cette région supposée être l'aire d'origine de ce prédateur. Il est donc à espérer que des travaux vont être conduits, grâce au développement de marqueurs microsatellites notamment, afin de mieux comprendre l'histoire évolutive de cette espèce, dont il a été montré dans cette thèse qu'elle présente une biologie, une physiologie et des comportements alimentaires variables d'une population à l'autre.

2.1.2. Traits d'histoire de vie en fonction de l'espèce de proie et du support végétal

Conclusions. Au delà de la variabilité spécifique normalement observée chez plusieurs populations d'une même espèce concernant ses traits d'histoire de vie (Sabelis, 1985), une différence importante, qui ne peut pas être le seul fruit d'une variabilité intra-spécifique, est observée concernant le comportement alimentaire de ces populations (articles A2 et A3). D'une part *Phytoseiulus longipes* (C), tout comme *P. persimilis* mais avec des performances moindres (Zhang, 2003 ; Gerson *et al.*, 2003 ; Escudero & Ferragut, 2005), **est capable de se développer et de se reproduire lorsqu'il est nourri avec des tétranyques, excepté avec *T. evansi*, sur plusieurs familles de plantes dont les solanacées.** D'autre part, *P. longipes* (A) et (B) **présentent d'excellentes performances en présence de *T. evansi* sur tomate.** Comme il a été démontré par Koller *et al.* (2007) pour *N. californicus*, les résultats de l'article A4 ont permis de déduire que cette incapacité de *P. longipes* (C) à contrôler les populations de *T. evansi* provient de l'addition de deux facteurs :

- un **effet direct** de la plante, *via* la **toxicité des substances exsudées par les trichomes glandulaires des solanacées**, et en particulier de la tomate.
- un **effet indirect** de la plante, *via* la **séquestration par *T. evansi* de composés toxiques produits par les solanacées.**

Ces résultats ont permis d'avancer l'hypothèse d'une coévolution entre *P. longipes* (A) et (B) et le complexe tomate – *T. evansi*, qui doit toutefois être confirmée.

Perspectives. Bien que les effets décrits ci-dessus aient été quantifiés en terme de développement et de reproduction chez *P. longipes* (articles A3 et A4), les mécanismes qui les régissent à des niveaux plus fins (protéiques, moléculaires, génétiques) sont peu connus et méritent d'être étudiés. La compréhension de ces mécanismes aurait des implications non seulement dans la continuité du travail de thèse présenté dans ce document, mais pourrait également apporter des éléments importants concernant les phénomènes de coévolution dans les systèmes tritrophiques, s'il est confirmé qu'une coévolution a bien eu lieu entre *P. longipes* (A) et (B) et le complexe tomate – *T. evansi* et/ ou le complexe tomate – *T. urticae*.

2.1.3. Attraction de *Phytoseiulus longipes* pour différentes combinaisons d'espèces de proie / supports végétaux / stades de proie

Conclusions. L'article A4 a permis de mettre en lumière certaines tendances au niveau de l'attraction de *P. longipes* en fonction de la plante, de l'espèce de proie et du type de proie. Les deux populations testées [(A) et (C)] ont montré le même comportement, quelles que soient les modalités testées. Les conclusions sont les suivantes :

- *Phytoseiulus longipes* est **plus attiré par la tomate que par le haricot.** Ce type d'attraction, qui ne semble pas être perturbé par les phénomènes

d'apprentissage d'une autre plante, phénomène courant observé en particulier chez *P. persimilis* (Takabayashi & Dicke, 1992), est inédit chez les Phytoseiidae, et mérite lui aussi d'être approfondi.

- *Phytoseiulus longipes* est **plus attiré par *T. urticae* que par *T. evansi*, quelle que soit la plante**. Ces résultats, contradictoires avec d'autres résultats obtenus précédemment avec *P. longipes* (B) (Furtado *et al.*, 2007), pourraient être expliqués par (1) le fait que les prédateurs aient été élevés en les nourrissant avec *T. urticae* ; (2) la coévolution *T. evansi* – tomate pourrait avoir permis à *T. evansi* d'induire la production par la tomate de composés moins attractifs pour les prédateurs ; (3) si *T. urticae* est la proie ancestrale de *P. longipes*, la spécialisation de *P. longipes* pour le complexe *T. urticae* – tomate pourrait avoir conduit ce prédateur à développer la capacité à se nourrir de *T. evansi*, tout en conservant une attraction pour *T. urticae*.
- *Phytoseiulus longipes* est **plus attiré par les stades mobiles que par les œufs des proies, quelles que soient la plante et l'espèce de proie**. Ceci confirme que l'attraction de *P. longipes* est guidée plus par l'effet de l'attaque d'un végétal par un herbivore que par l'herbivore ou le végétal seuls, comme cela a été montré pour *P. persimilis* (De Moraes & Mescher, 2004). Ceci est la conséquence d'un **second effet indirect de la plante** (en plus de la séquestration de toxines par les herbivores), qui, **par la production de composés volatiles induits par l'attaque de *T. evansi*, provoque l'attraction du prédateur**.

Perspectives. L'hypothèse la plus probable pour expliquer l'adaptation de *P. longipes* (A) et (B) pour *T. evansi* provient de ce premier constat, que ces populations sont attirées par la tomate. Il est en effet possible qu'à cause de phénomènes connus pour induire des évolutions chez les Phytoseiidae (compétition intra-gilde, cannibalisme, évitement, prédation par des macro-prédateurs), ces populations se soient spécialisées dans la prédation de tétranyques tisserands sur solanacées et que *P. longipes* ait ainsi développé un arsenal protéique qui lui permette de se développer et de se reproduire en consommant *T. evansi*. Si cette hypothèse s'avère vraie, *P. longipes* illustrerait le premier cas de spécialisation chez les acariens prédateurs. Cependant, de nombreux travaux sont encore nécessaires pour en être certain. En plus des relations phylogénétiques entre les différentes populations de *P. longipes*, il faudrait étudier à des niveaux plus fins l'ensemble des interactions agissant dans le complexe tomate - *T. evansi* – *P. longipes*. Chacun des trois acteurs de cette chaîne (plante, herbivore, prédateur) interagit de manière complexe avec les deux autres, par des voies directes et indirectes. L'étude de ces interrelations devrait apporter des explications sur la biologie et le comportement de *P. longipes* et des Phytoseiidae, mais également des informations importantes pour la compréhension des relations tritrophiques en général.

2.2. Efficacité d'un prédateur pour le contrôle biologique des tétranyques tisserands en serres de tomate en Europe

2.2.1. Effet des faibles humidités relatives sur Phytoseiulus longipes

Conclusions. L'article A5 a permis de comparer la réponse aux basses humidités de deux populations de *P. longipes* [(A) et (C)] avec celle de cinq autres espèces de Phytoseiidae commercialisées ou susceptibles de l'être. La conclusion principale de ces travaux est que ***P. longipes* est plus tolérant aux humidités relatives basses que les Phytoseiidae commercialisés en culture de tomate comme *P. persimilis*.** Cette conclusion a permis de fournir des précisions essentielles concernant le potentiel de cette espèce pour le contrôle des tétranyques tisserands en culture de tomate, où les faibles humidités relatives sont connues pour diminuer l'efficacité des prédateurs qui y sont introduits (Zhang, 2003).

Perspectives. Bien que la réponse aux humidités relatives basses soit pertinente pour évaluer l'action de la sécheresse sur la biologie des Phytoseiidae, il est difficile d'extrapoler ces résultats au champ. En effet, les conditions climatiques au niveau de la plante/ feuille pour différentes cultures, ainsi que l'effet de l'alternance d'humidités relatives faibles et fortes (conditions diurnes vs nocturnes) ne sont pas connues assez précisément aujourd'hui pour pouvoir conclure sur des résultats obtenus en laboratoire sur substrat inerte et humidité relative fixe. Des travaux sont donc nécessaires pour mieux appréhender la réponse *in situ* des prédateurs testés en laboratoire.

2.2.2. Est-il possible de prédire la localisation de Phytoseiidae tolérants aux faibles humidités relatives ?

Conclusions. Une synthèse bibliographique suivie d'une méta-analyse des données collectées a permis tout d'abord de classer les types alimentaires, genres et espèces de Phytoseiidae selon leur réponse aux humidités relatives (article A6). Il apparaît que **le genre *Euseius*, représentant les prédateurs de type IV (généralistes polliniphages) est le plus tolérant** et que **le genre *Typhlodromalus*, l'un des genres de prédateurs de type III (généralistes), est le plus sensible aux humidités relatives basses.** Il a également été observé que ***P. longipes* fait partie des quatre espèces de Phytoseiidae les plus tolérantes aux faibles humidités relatives.**

Des analyses mettant en relation la réponse des Phytoseiidae aux humidités relatives et les conditions éco-climatiques des aires d'origine de ces espèces n'ont par permis de dégager de relations majeures entre ces paramètres. En revanche, **les humidités relatives basses et les températures les plus basses des aires d'origine des espèces testées ont des effets limitants sur la distribution des Phytoseiidae.**

Perspectives. Les analyses mettant en particulier en jeu des éléments de l'habitat des Phytoseiidae, tels que le type de plante et les conditions d'humidité relative et de température au niveau de la plante, ne sont aujourd'hui pas assez précises pour établir un lien supposé fort entre les conditions éco-climatiques au niveau de la plante et l'évolution de traits physiologiques chez les arthropodes. De plus, des éléments tels que le degré d'anthropisation ou les interactions entre plusieurs espèces pourraient également avoir des effets sur la réponse des Phytoseiidae aux HR et devraient également être étudiés en tant que prédicteurs.

2.2.3. Risques non intentionnels d'introductions de *Phytoseiulus longipes*

Conclusions. Le risque non intentionnel le plus important qui pourrait être mis en évidence après des lâchers de *P. longipes* en Europe serait l'**action indirecte de ce prédateur sur les densités de populations de prédateurs locaux par une diminution des densités de proies alternatives** (en l'occurrence des tétranyques tisserands locaux) (Chapitre IV, § 1). Cela ne serait possible que si *P. longipes* avait la capacité de s'implanter dans ce nouvel environnement. Les premiers tests ont montré que ***P. longipes* (A) et (C) ne présentent pas d'état de diapause** (Chapitre IV, § 2). Cependant, cette espèce survit aux hivers rudes observés en Argentine, dans le sud du Brésil et aux Chili, ce qui laisse supposer qu'elle pourrait également trouver des abris qui lui permettent de survivre aux hivers européens.

Perspectives. En plus de l'étude de la survie de *P. longipes* à des conditions hivernales persistantes, il serait intéressant d'identifier les tétranyques locaux dont *P. longipes* pourrait éventuellement se nourrir en Europe. De plus, des comportements de compétition et d'exclusion entre *P. longipes* et d'autres prédateurs locaux ou de prédation intra-guille devraient être étudiés.

2.2.4. Efficacité réelle de *Phytoseiulus longipes* pour contrôler les tétranyques tisserands en culture de tomate en serres

Conclusions. Les travaux décrits dans les articles A2, A3 et A4 ont tout d'abord permis de déceler l'importance que pourrait avoir *P. longipes* pour le contrôle des tétranyques en culture de Solanaceae, en particulier pour les Solanaceae très pileuses comme la tomate. Premièrement, il a été montré que seules deux populations de *P. longipes* [(A) et (B)] avaient un intérêt à être utilisées comme agents de lutte biologique, par leur capacité à se nourrir de *T. urticae* mais également de *T. evansi* (articles A2, A3). Leurs performances, observées en laboratoire et en conditions semi-réelles pour *P. longipes* (A) (article A7), permet de conclure que **la population argentine et très probablement la population brésilienne de ce prédateur peuvent contrôler les tétranyques en serres de tomates en Europe.**

Perspectives. Les conclusions optimistes ci-dessus sont cependant à relativiser. D'autres caractéristiques doivent être vérifiées avant de conclure sur une potentielle

commercialisation de *P. longipes* en tant qu'agent de lutte biologique. Les possibles compétitions entre *P. longipes* et d'autres prédateurs susceptibles d'être utilisés simultanément, comme le prédateur généraliste *N. californicus*, doivent tout d'abord être étudiées. De plus, les risques inhérents à des lâchers d'un prédateur exotique, basés essentiellement sur les capacités de dispersion, d'implantation et de capacité à se nourrir de tétranyques indigènes en dehors des serres, doivent impérativement être évalués. L'ensemble de ces études, celles présentées dans cette thèse et celles qui doivent encore être conduites, permettra alors de donner une réponse définitive sur l'intérêt d'utiliser *P. longipes* comme agent de contrôle biologique.

3. Conclusion

Le système tritrophique tomate – tétranyques tisserands – *Phytoseiulus longipes* est un système complexe, dont il a été montré qu'il avait permis à deux populations du prédateur [(A) et (B)] de développer une capacité à se développer et à se reproduire lorsqu'il est nourri avec *T. evansi*, alors que d'autres [(C) et (SA)] ne le peuvent pas. Cependant, les mécanismes qui sous-tendent les interrelations observées dans cette thèse sont encore mal connus, et le travail présenté dans ce document ouvre de nombreuses pistes de travail dans ce domaine.

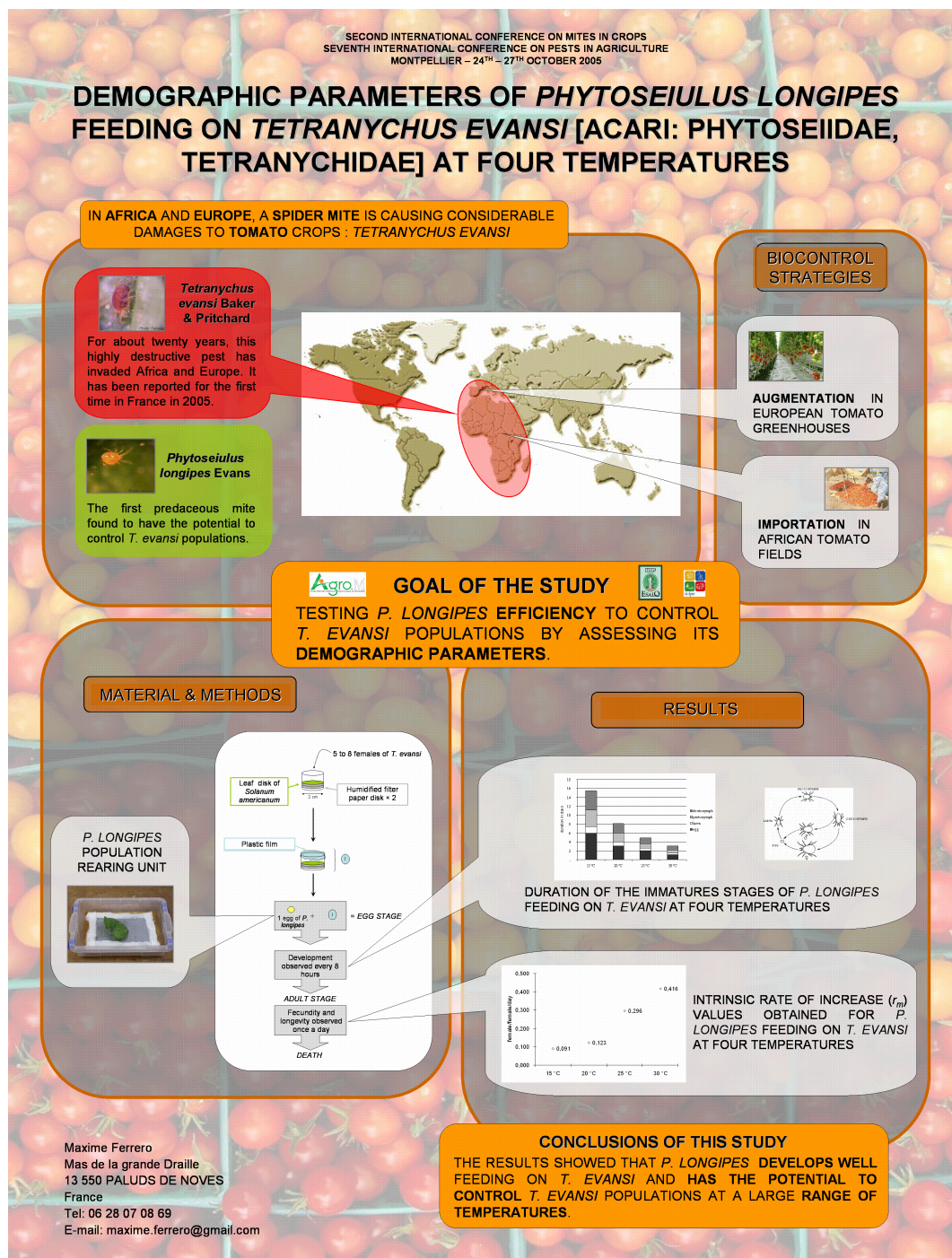
La capacité de *P. longipes* (A) et (B) pour contrôler à la fois *T. urticae* et *T. evansi* sur tomate, allié à sa très forte tolérance aux faibles humidités relatives en font un prédateur optimal pour contrôler les populations de tétranyques en culture de tomates en serres en Europe, ce qui a été vérifié en conditions semi-réelles en Espagne. Bien que des risques non intentionnels existent, ils sont *a priori* faibles du fait entre autres de l'absence de diapause et ne devraient pas empêcher la commercialisation éventuelle de ce prédateur en Europe, si celle-ci était décidée.

Références

- De Moraes CM & Mescher MC, 2004. Biochemical crypsis in the avoidance of natural enemies by an insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Science* 101: 8993-8997.
- Escudero LA & Ferragut F, 2005. Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 32: 378-384.
- Furtado IP, Moraes GJ de, Kreiter S, Tixier MS & Knapp M, 2007. Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control* 42(2): 139-147.
- Gerson U, Smiley RL & Ochoa T, 2003. *Mites (Acari) for pest control*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Koller M, Knapp M & Schausberger P, 2007. Direct and indirect adverse effects of tomato on the predatory mite *Neoseiulus californicus* feeding on the spider mite *Tetranychus evansi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125: 297-305.
- Sabelis MW, 1985. Reproduction. In *Spider mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol 1B. Edited by Helle W. & Sabelis M.W., Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 73-82.
- Silva FR da, Moraes GJ de, Knapp M, 2008. Distribution of *Tetranychus evansi* and its predator *Phytoseiulus longipes* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in southern Brazil. *Experimental and Applied Acarology* 45: 137-145.
- Takabayashi J & Dicke M, 1992. Response of predatory mites with different rearing histories to volatiles of uninfested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 64: 187-193.
- Zhang ZQ, 2003. *Mites of greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI, London.

ANNEXE 1

Communications affichées lors de congrès (C1, C2 et C3)



Contrôle biologique de l'acarien rouge de la tomate, *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard, et de l'acarien jaune commun *T. urticae* Koch, en serre de tomate grâce à *Phytoseiulus longipes* Evans

Timeri Atuahiva, Maxime Ferrero, Marie-Stéphane Tixier et Serge Kreiter
Montpellier Sup Agro, Laboratoire d'Acarologie, Unité Mixte de Recherche Centre de Biologie et de Gestion des Populations
Bâtiment 16, 2 Place Viala, 34060, Montpellier cedex 01, France
tim_atuahiva@yahoo.fr

Objectifs

La culture de tomates en serre présente un très grand intérêt économique et social en Europe (Eurostat, 2007). *Tetranychus evansi* cause des dégâts considérables sur solanacées en Afrique (Sibanda *et al.*, 2000). Il a été récemment signalé au Portugal, en Espagne et en France (Migeon *et al.*, 2005, 2008). Ce ravageur invasif vient ainsi s'ajouter à un autre ravageur important mal maîtrisé dans ces cultures: *Tetranychus urticae* (Zhang, 2003). La lutte biologique contre les acariens ravageurs est une méthode alternative à la lutte chimique (Opat *et al.*, 2005). L'efficacité d'une souche d'un prédateur de la famille des Phytoseiidae originaire d'Argentine, *Phytoseiulus longipes*, vis-à-vis de ces 2 espèces de ravageurs a été évaluée en serre de tomate en Espagne.

Méthodes

Six modalités (4 répétitions aléatoirement réparties) ont été étudiées. Chaque bloc comprenait cinq plants. Chaque plant a été infesté avec 50 tétranyques. Une semaine plus tard les prédateurs ont été lâchés avec des ratios nombre de prédateur/ nombre de proies de 1/5 pour les hautes densités et 1/25 pour les faibles densités.

Modalités

T. urticae sans prédateur
T. evansi sans prédateur

Témoin (T)

P. longipes / *T. urticae*
P. longipes / *T. evansi*

Haute Densité (HD) 1/5

P. longipes / *T. urticae*
P. longipes / *T. evansi*

Faible Densité (FD) 1/25

Dispositif expérimental

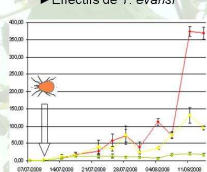
<i>T. urticae</i>	FD	<i>T. evansi</i>	FD
<i>T. evansi</i>	FD	<i>T. urticae</i>	FD
<i>T. urticae</i>	FD	<i>T. evansi</i>	FD
<i>T. evansi</i>	FD	<i>T. urticae</i>	FD
<i>T. urticae</i>	FD	<i>T. urticae</i>	FD

Les comptages d'acariens prédateurs et ravageurs ont été effectués 2 fois/semaine durant 6 semaines. Tous les stades sauf le stade œuf ont été comptés.

Résultats

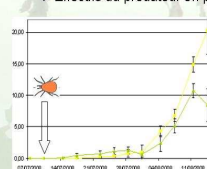
Les évolutions des densités des acariens au cours de l'expérience ont été les suivantes:

► Effectifs de *T. evansi*



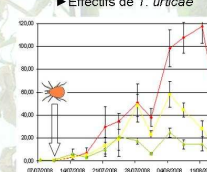
HD → prédateur efficace, 20 *T. evansi*/ feuille au maximum
FD → contrôle plus difficile
Sans prédateur → effet du ravageur important

► Effectifs du prédateur en présence de *T. evansi*



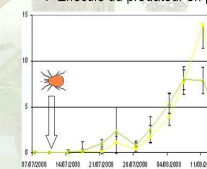
HD → peu de prédateur au départ mais contrôle des populations du ravageur
FD → effectif du prédateur plus important car les proies étaient plus nombreuses

► Effectifs de *T. urticae*



HD → prédateur efficace, 25 *T. urticae*/ feuille au maximum
FD → contrôle plus difficile
Sans prédateur → Moins de *T. urticae* que de *T. evansi* mais plus de dégâts au niveau des plantes

► Effectifs du prédateur en présence de *T. urticae*



HD → prédateur en plus grand nombre que dans les modalités
FD Baisse du nombre de prédateur car les effectifs de proies diminuent aussi

— Témoin, sans prédateur — Haute Densité (HD) : 1/5 — Faible Densité (FD) : 1/25 🕒 Lâcher des prédateurs

Les prédateurs se développent correctement en présence des ravageurs. Les effectifs sont directement dépendants des densités de proies. Quand ces dernières diminuent, le nombre de prédateurs diminue aussi.

Conclusions et perspectives

La souche Argentine de *P. longipes* permet de lutter efficacement contre les 2 espèces de tétranyques, notamment pour la modalité HD. À FD, la lutte a été plus difficile. Pour mettre en place une stratégie de lutte la plus efficace possible, il serait intéressant d'étudier l'efficacité du prédateur dans le cas d'une infestation simultanée avec les 2 espèces de ravageurs. Il semble intéressant d'étudier également la possibilité de lâcher en combinaison avec *P. longipes*, une espèce de prédateur généraliste (ex. *Neoseiulus californicus*). Cependant, la priorité serait avant tout de déterminer les seuils d'application du prédateur en fonction des effectifs de ravageurs présents dans les parcelles (modalités pratiques).

Bibliographie

- EUROSTAT POKETBOOK, Agriculture Main statistics 2005-2006, Edition 2007.
MIGEON A., FERRAULT F., KNAPP M., ESCUDERO-COLOMAR L.A., FIABOE K.K.M., MORAES G.J., UECKERMAN E., NAVAJAS M., 2008. Potential distribution of the invasive mite *Tetranychus evansi* (Tetranychidae) in the Mediterranean region. *Integrative Acarology* Proceedings of the 6th European Congress: 155-162.
MIGEON A., 2005. Un nouvel acarien ravageur en France: *Tetranychus evansi* Baker et Pritchard. *Phytoma - La défense des végétaux* 579: 38-43.
OPT G.P., NECHOLS J.R., MARGOLIES D.C. & WILLIAMS K.A., 2005. Survival, horizontal distribution, and economics of releasing predatory mites (Acari: Phytoseiidae) using mechanical blowers. *Biological Control* 33: 344-351.
SIBANDA T., DOBSON H.M., COOPER J.F., MANYANGARIRWA W. & CHIMBA W., 2000. Pest Management challenges for smallholder vegetable farmers in Zimbabwe *Crop Protection* 19: 807-815.
ZHANG Z. Q., 2003. Mites of greenhouses, Identification, Biology and Control. CABI Publishing, London, 244 pp.

Feeding preference of two strains of a predatory mite, *Phytoseiulus longipes* Evans (Acari: Phytoseiidae)

SAEED M., FERRERO M., TIXIER M.-S., KREITER S.

Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bât 16,2 Place Pierre Viala 34060 Montpellier, France

Objectives

The objective of the study was to characterize the feeding preferences of two strains of *P. longipes* (Chilean and an Argentinean populations) between preys (*T. urticae* and *T. evansi*), vegetal substrates (bean and tomato), and prey stages (eggs or all stages). This study leads to draw behavioural patterns of the two *P. longipes* populations, and give information about the potential use of them as biological control agents against tetranychids.

The preys

1 - *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard



The tomato red spider mite, an invasive pest that originates from South-America, is now present all around the mediterranean area. It can cause severe damages to tomato crops, has many host plants, develops acaricide resistances rapidly, and no efficient biological control agent has been commercialized yet.

2 - *Tetranychus urticae* Koch



It is a cosmopolitan pest with several host plants including tomato. It is distributed in tropics and temperate regions of the world. It is still known as a pest hard to get rid of on tomato crops.

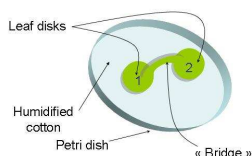
The predator

Phytoseiulus longipes Evans

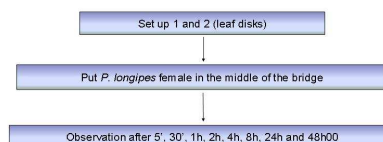


Phytoseiulus longipes belongs to the family Phytoseiidae, and is distributed in tropical and subtropical regions of the world. It has many host plants belonging to different plant genera. Its potential to develop and reproduce well on *T. urticae* and *T. evansi* has recently been shown and it is now considered as a potential biological control agent for those pests. Several populations belonging to different regions of the world have been tested. The present study consider *P. longipes* A (Argentina) and C (Chile)

Material and Methods



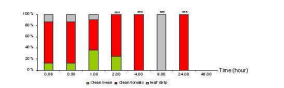
1 and 2 correspond to leaf disks of tomato or bean with either eggs or all stages of each prey species



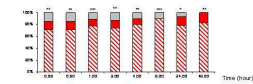
Results

Choice between plants

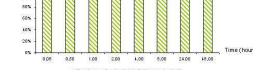
Clean bean vs Clean tomato



Infested tomato vs Clean tomato



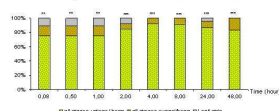
Infested bean vs Clean bean



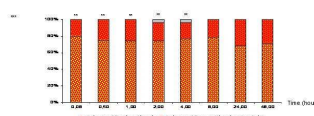
Phytoseiulus longipes seems to be more attracted by tomato than bean. It preferred previously infested leaf disks than clean disks because of kairomones presence on webs, faeces and lower epidermis of leaves.

Choice between prey species

All stages of *T. urticae* vs All stages of *T. evansi* (on bean)



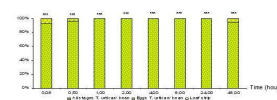
All stages of *T. urticae* vs All stages of *T. evansi* (on tomato)



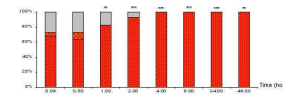
T. urticae is more preferred than *T. evansi* whatever the substrate tested.

Choice between prey stages

All stages of *T. urticae* vs Eggs of *T. urticae* (on bean)



All stages of *T. evansi* vs Eggs of *T. evansi* (on tomato)



Phytoseiulus longipes preferred all stages of the preys than eggs of the preys on both substrates. Previous literature told that species from the genus *Phytoseiulus* are attracted by eggs, which is different here.

Conclusions

Both strains of the predator preferred tomato than bean, previously infested substrates over clean substrates, *T. urticae* over *T. evansi* and all stages of any prey than the eggs of that prey. Those behavioural patterns could from now on be put in relation with biological control purposes.

Mubashir Saeed - E-mail : mubashir100842@gmail.com

ANNEXE 2

Acte de congrès (AC1) dont le résumé a été publié dans *IOBC/ wprs bulletin* 30 (5): 3

TETRANYCHUS EVANSI BAKER & PRITCHARD CONTROL IN EUROPEAN SOLANACEOUS GREENHOUSES: FACTS AND PERSPECTIVES

MAXIME FERRERO¹, MARIE-STÉPHANE TIXIER¹, KAREL BOLCKMANS², SERGE KREITER¹

¹ Montpellier Sup Agro, Laboratoire d'Acarologie, Unité Mixte de Recherche Centre de Biologie et de Gestion des Populations, Bâtiment 16, 2 Place Viala, 34060, Montpellier cedex 02, France.

² Koppert BV, Veilingweg 17, PO Box 155, 2650 AD Berkel en Rodenrijs, The Netherlands.

Abstract: *Tetranychus evansi*, a pest of several garden market crops, especially solanaceous ones, is being of great matter for growers for years in Africa and now in southern Europe. The authors discuss here which methods were considered to control *T. evansi*, and what may be the best pathes to follow to get this severe pest out of economically important crops. Chemical control is the only possibility to control by now this spider mite, but it has a low efficiency due to some resistances developed by the mite, and lead to environmental and health problems. In European solanaceous greenhouse crops, biological control is widely use and thus the route of finding a biological agent to control *T. evansi* has been privileged by researchers, without success until recently. Plant resistances, fungi, generalist predators and predatory mites have been tested for more than 25 years but did not lead to field applications. In 2005, a predatory mite, *Phytoseiulus longipes* has been found to be efficient against the pest populations. *P. longipes* is a very promising predator and is currently being studied, but may not be the only way to protect solanaceous crops from *T. evansi* injuries.

Keywords: *Tetranychus evansi*, *Phytoseiulus longipes*, biological control, solanaceous crops, predators, fungi, plant resistances

Introduction

Tetranychus evansi Baker & Pritchard causes severe damages on solanaceous crops, especially in Africa. It is becoming now also a key-pest for European solanaceous crops. Several studies focused on the distribution and the colonization of this pest. It has been described in 1958 from Mauritius (Moutia, 1958) and has been reported from Africa in 1959 (Bolland *et al.*, 1998), where it is now widespread in all countries. It seems to be originated from South America, but it has been reported from Brazil only in 1967 (Bolland *et al.*, 1998). Recently, it was found in southern Europe (Ferragut & Escudero, 1999; Bolland & Vala, 2000). The latest European countries where *T. evansi* has been found are France (Migeon, 2005), Israël (EPPO, 2006) and Italy (Castagnoli, 2006). It has also been found in Taiwan in 2005 (Ho *et al.*, 2005), probably because of human activities.

This impressive invasion seems to be due to several factors. At first, intrinsic factors such as its extensive number of host-plants (Bolland *et al.*, 1998) and its demographic parameters (Qureshi *et al.*, 1969; Moraes et McMurtry, 1987; Bonato, 1999) could explain *T. evansi* dispersal. At 31 °C, the mites develop from egg to adult in a very short time (7.8 days) and can lay up to 123.3 eggs in 9.6 days. The best r_m (0.355) was observed at this temperature. Bolland *et al.* (1998) reported *T. evansi* on 45 host-plants mostly belonging to Solanaceae. In Spain, it has been observed on non-solanaceous plants, which was surprising as *T. evansi* had been reported up to now as specific to this plant family (Ferragut & Escudero, 1999; Ragusa et Ferragut, 2005). Secondly, the occurrence of glandular trichomes on solanaceous, especially tomatoes, could affect the development of predators, such as *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, thus limiting biological control success. These elements show how difficult it is to control this pest. Better knowledge on *T. evansi* biology is required to perform an efficient and environmentally safe control of this pest. We propose in this paper to give a synthesis on the management of this spider mite. Even if there have been great technical improvements in biological and ecological matters, no efficient method (except chemicals) has been developed yet to control *T. evansi* in crops. However, recent works present encouraging results.

Management of *Tetranychus evansi*

Chemicals

The only way for controlling this pest nowadays is the use of miticides. But this is expensive, healthy and environmentally not safe and already poorly effective. Blair (1989) has tested 53 acaricides on *T. evansi* and showed that the pest developed resistances to some molecules, especially thiophosphates and non-thio organophosphates. Even new miticides do not show significant results (Mabeya *et al.*, 2003); spiromefisen can for example reduce the infestations in field, but does not eradicate populations nor prevent later infestation. In this context, greater importance is given to biological control.

Plant resistance

Plant resistance to *T. evansi* has also been studied. Acyl-sugars produced by tomato have repulsive effects on *T. evansi* (Resende *et al.*, 2002). Zingiberene, produced by glandular trichomes of tomatoes, has also a repulsive effect on this pest (Maluf *et al.*, 2001; Gonçalves *et al.*, 2006). However, these results did not lead yet to practical applications. It is indeed quite difficult to develop a new variety of tomato resistant to *T. evansi* with commercial characteristics. Furthermore, the relevant molecules could also affect other predators or parasitoids used in greenhouses crops conducted in Integrated Pest Management (IPM).

Biological control

Entomopathogenic fungi

While studying *T. evansi* biology and host-plants, Humber & Moraes (1981) found a fungus species, *Triplosporium* sp., which considerably reduced *T. evansi* populations in tomato fields in Brazil. This entomopathogenic fungus was not deeply studied after this observation. However, recently, the perspective of using fungi rose up again. Experiments with particular strains of *Beauveria bassiana* (Balsamo) and *Metharizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin have been performed in Brazil leading to positive encouraging results (Wekesa *et al.*, 2005, 2006). Among the several strains tested, two of them (one of each species tested) were able to infect all the stages of *T. evansi*. Differences in efficacy were observed according to the mite stages. Best results were observed on adult and deutonymphal stages and the worst ones on larval and protonymphal stages. The fertility and egg hatching were also affected by these fungi. At 26 °C, the fecundity of the females of *T. evansi* was divided by two in regards to the control, whatever the fungus species considered. Egg hatchability was less than 20 % when treated by a concentration of 1×10^8 conidia/ml, for both fungi species. The authors concluded that the relevant strains of *B. bassiana* and *M. anisopliae* could be considered as promising biocontrol agents for controlling *T. evansi*, unless their compatibility with the biocontrol program already performed has to be tested.

Generalist predators other than predatory mites

Non-predatory mite predators have been and are still currently tested against *T. evansi* (Sarmiento *et al.*, 2004; Ho *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2005). However, the results obtained are not very encouraging. Two Coccinellidae, *Eriopis connexa* (Germar) and *Cycloneda sanguinea* (L.), and a thrips, *Scolothrips* sp., were found eating on *T. evansi*, in laboratory for the first one and in tomato fields for the two latest. *Eriopis connexa* fat body morphology was observed when fed on *T. evansi*, concluding that the spider mite does not supply the necessary nutrients for the predator development and reproduction (Sarmiento *et al.*, 2004). *Cycloneda sanguinea* was unable to develop fed on *T. evansi* (Oliveira *et al.*, 2005).

It has to be pointed up that it would be difficult to introduce a generalist predator if one is found to be efficient on *T. evansi* populations in laboratory, as it could also affect and eat on several biological agents introduced in IPM to control other pests (Janssen *et al.*, 1998).

Predatory mites

A large number of studies dealing with biological control of *T. evansi* by phytoseiids have been carried out (Moraes & Lima, 1983; Moraes & McMurtry, 1985a; Moraes & McMurtry, 1985b; Moraes et McMurtry, 1986; Escudero et Ferragut, 2005; Rosa *et al.*, 2005; Fiaboe *et al.*, 2006, Ferrero *et al.*, 2007, in press; Furtado *et al.*, 2007, submitted). Until 2006, none of the predators tested, even the mostly used in Integrated Pest Management, as *P. persimilis*, *Phytoseiulus macropilis* (Banks) or *Neoseiulus californicus* (McGregor) were efficient to control this pest. Escudero & Ferragut (2005) showed that *P. persimilis* and *N. californicus* life-history traits were all negatively affected when feeding on *T. evansi*. The reason pointed up to explain this inefficacy is the presence of antifeeding substances in *T. evansi*, probably due to the plants on which this mite species eats (Moraes & McMurtry, 1985a).

In 2005, after numerous surveys in Brazil, Furtado (2006) found all the stages of *Phytoseiulus longipes* Evans on a *T. evansi* colony on tomato. It has been assumed that this species was able to develop on *T. evansi*. The oviposition and survivorship of a South-African biotype of this species had been already studied on *T. evansi* (Moraes & McMurtry, 1985b). It has been showed in this study that after 11 days, only 8.3 % of the individuals were still alive, instead of 90 % when *P. longipes* was reared on *T. urticae*, and that the female predators laid 0.1 and 2.7 eggs / day when feeding *T. evansi* and *T. urticae*, respectively. The results were not sufficient to give greater importance to this predator as a potential biological agent. Preliminary tests with the *P. longipes* Brazilian biotype showed that this predator is not only efficient in controlling *T. evansi* populations, but even fed and developed better on *T. evansi* than on *Tetranychus urticae* Koch (Furtado *et al.*, 2007, submitted). In order to get more data for biological control application using this strain, Ferrero *et al.* (2007, in press) studied the biology of the Brazilian strain of *P. longipes* fed on *T. evansi* at four temperatures. Developmental times, ranging from 3.1 (± 0.3) to 15.4 (± 1.5) days, from 30 to 15 °C, respectively, and demographic parameters, as r_m , increasing with temperatures (from 15 to 30 °C) from 0.091 to 0.416, showed that this species could affect significantly *T. evansi* in fields and greenhouses temperature conditions. The Brazilian population of *P. longipes* has been sent to Kenya where it is nowadays studied in order to plan further introductions in tomato African fields.

The results on life-history traits of the Brazilian biotype of *P. longipes* were obtained with a Brazilian strain of *T. evansi*, on beans, and in conditions [80 $\pm$ 10 % RH, 12/12 (L/D)] that are never encountered in solanaceous greenhouse crops in Europe, nor in African fields. A PhD study started in 2007, with a co-supervision between Spanish and French universities, aims to get more data for biological control applications, especially in European production context. Experiments on *T. evansi* genetic diversity tend to show genetic differentiation between the populations of the pest in Brazil, Africa and Europe. It seems thus important to determine if the efficiency of the Brazilian biotype of *P. longipes* would be the same on European populations of *T. evansi* than on Brazilian ones (Boubou, 2006). Experiments on diapause, host-plants, and complementary studies on *P. longipes* biology, ecology and

behaviour in laboratory and crops such as tomato or egg-plant fields are also planned. These studies would allow including *P. longipes* into the solanaceous greenhouses IPM programs.

Conclusion & Perspectives

This paper presents the efforts made to control *T. evansi* populations for more than 25 years. Until very recently, no encouraging results had been found. But with deep research in plant chemicals, entomopathogenic fungi, and the discovery of a *P. longipes* biotype that could efficiently maintain *T. evansi* populations at low levels in greenhouse garden market crops in Europe, enthusiastic perspectives are conceivable.

References

- Blair, B.W. 1989: Laboratory screening of acaricides against *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard. Crop Prot. 8: 212-216.
- Bolland, H.R., Gutierrez, J. & Flechtmann, C.H.W. 1998: World catalogue of the spider mite family (Acari: Tetranychidae). Brill, Leiden, 392 pp.
- Bolland H.R. & Vala, F. 2000: First record of the spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) from Portugal. Entomol. Berichten 60(9):180.
- Bonato, O. 1999: The effect of temperature on life history parameters of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). Exp. Appl. Acarol. 23: 11-19.
- Boubou, A. 2006: Utilisation de la diversité génétique pour retracer l'origine biogéographique et la dissémination de l'acarien *Tetranychus evansi* en Europe. Master Thesis, Montpellier Sup Agro (France), 14 p. (in French)
- Castagnoli, M., Nannelli, R. & Simoni S. 2006: Un nuovo temibile fitofago per la fauna italiana: *Tetranychus evansi* (Baker e Pritchard) (Acari Tetranychidae). Inf. Fitopatol. 5: 50-52. (Italian)
- EPPO, 2006: *Tetranychus evansi* is present in Israel. EPPO reporting service 2006/005 (1): 4. www.eppo.org
- Escudero, L.A. & Ferragut, F. 2005: Life history of the predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). Biol. Control. 32: 378-384.
- Ferragut, F. & Escudero, L.A. 1999. *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae), una nueva araña roja en los cultivos hortícolas españoles. Bol. San. Veg. Plagas 25: 157-164. (Spanish)
- Ferrero, M., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. 2007: Life tables of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). Exp. Appl. Acarol. (in press).
- Fiaboe, K.K.M., Fonseca R.L., Moraes G.J. de, Ogot C.K.P.O. & Knapp M. 2006: Identification of priority areas in South America for exploration of natural enemies for classical biological control of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Africa. Biol. Control. 38: 373-379.

- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S. & Knapp, M. 2006: Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Exp. Appl. Acarol.* 40 (3-4): 157-174.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S., Tixier, M.-S. & Knapp, M. 2007: Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biol. Control*, submitted.
- Gonçalves, L.D., Maluf W.R., Cardoso M.G., Resende J.T.V. de, Castro E.M. de, Santos N.M., Nascimiento I.R. & Faria M.V. 2006: Relationship between zingiberene, foliar trichomes and repellence of tomato plant to *Tetranychus evansi*. *Pesq. Agropec. Bras.* 41: 267-273.
- Ho, C.C., Wang, S.C. & Chien, Y.L. 2005: Field observation on 2 newly recorded spider mites in Taiwan. *Plant Prot. Bull. (Taipei)* 47 (4): 391-402.
- Humber, R.A. & Moraes, G.J. de 1981: Natural infection of *Tetranychus evansi* (Acarina: Tetranychidae) by a *Triplosporium* sp (Zygomycetes: Entomophthorales) in Northeastern Brazil. *Entomophaga* 26: 421-425.
- Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M. & Sabelis, M.W. 1998: Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 497-521.
- Mabeya, J., Knapp M., Nderitu, J.H. & Olubayo, F. 2003: Comparaison de l'efficacité de Oberon (Spiromefisen) avec celle d'autres acaricides dans la lutte contre les acariens rouges (*Tetranychus evansi* Baker & Pritchard) sur la tomate. 15th Biennial Congress of the African Association of Insect Scientists (AAIS), Nairobi, Kenya, 2003. (French)
- Maluf, W. R., Campos, G.A. & Cardoso M.G. 2001: Relationships between trichome type and spider mite (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. *Euphytica* 121: 73-80.
- Migeon, A. 2005: Un nouvel acarien ravageur en France : *Tetranychus evansi* Baker et Pritchard. *Phytoma*. 579: 38-43. (French)
- Moraes, G.J. de & Lima, H.C. 1983: Biology of *Euseius concordis* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae) a predator of the tomato russet mite. *Acarologia* 24: 251-255.
- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. 1985a: Chemically mediated arrestment of the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis* by extracts of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae*. *Exp. Appl. Acarol.* 1: 127-138.
- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. 1985b: Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of Phytoseiid mites. *Entomophaga* 30: 393-397.
- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. 1987: Effect of temperature and sperm supply on the reproductive potential of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Exp. Appl. Acarol.* 3: 95-107.
- Moutia, L.A. 1958: Contribution to the study of some phytophagous Acarina and their predators in Mauritius. *Bull. Entomol. Res.* 49: 59-75.
- Oliveira, E.E., Oliveira, C.L., Sarmiento, R.A., Fadini, M.A.M. & Moreira, L.R. 2005: Biological aspects of the predator *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763) (Coleoptera: Coccinellidae) fed with *Tetranychus evansi* (Baker & Pritchard, 1960) (Acari: Tetranychidae) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1878) (Homoptera: Aphididae). *Bioscience J.* 21: 33-39.
- Qureshi, A.H., Oatman, E.R. & Fleschner, C.A. 1969: Biology of the spider mite, *Tetranychus evansi*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62: 898-903.

- Ragusa, E. & Ferragut, F. 2005: Host-plant suitability of the invasive spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Spain. Comptes rendus du deuxième colloque international sur les acariens des cultures de l'AFPP. Agro-Montpellier (France), 24-25th October. Annales AFPP, 32.
- Resende, J.T.V., Maluf, W.R., Cardoso, M.G. & Nelson, D.L. 2002: Inheritance of acylsugar contents in tomatoes derived from an interspecific cross with the wild tomato *Lycopersicon pennellii* and their effect on spider mite repellence. Gen. Mol. Res. 1: 106-116.
- Rosa, A.A., Gondim Jr., M.G.C., Fiaboe, K.K.M., Moraes, G.J. de & Knapp, M. 2005: Predatory mites associated with *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) on native solanaceous plants of coastal Pernambuco State, Brazil. Neotrop. Entomol. 34: 689-692.
- Sarmiento, R.A., Oliveira, H.G. De, Holtz, A.M., Silva, S.M. Da, Serrão, J.E. & Pallini, A. 2004: Fat body morphology of *Eriopis connexa* (Coleoptera, Coccinelidae) in function of two alimentary sources. Braz. Arch. Biol. Technol. 47: 407-411.
- Wekesa, V.W., Knapp, M., Maniania, N.K. & Boga, H.I. 2006: Effects of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* on mortality, fecundity and egg fertility of *Tetranychus evansi*. J. Appl. Entomol. 130: 155-159.
- Wekesa, V.W., Maniania, N.K., Knapp, M. & Boga, H.I. 2005: Pathogenicity of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* to the tobacco spider mite *Tetranychus evansi*. Exp. Appl. Acarol. 36: 41-50.

ANNEXE 3

Compte rendu de collecte (en Anglais)

PHYTOSEIID MITES [ACARI: PHYTOSEIIDAE] OF THE SUBFAMILY AMBLYSEIINAE MUMA FROM THE NORTH-EAST OF ARGENTINA

Abstract

A survey has been carried out in February 2008 in North-East Argentina to look for *Tetranychus evansi* natural enemies. Five phytoseiid mite species of the sub-family Amblyseiinae have been found in colonies of *Tetranychus* sp. (group *desertorum*). This is the second report of *Phytoseiulus longipes* in association with *T. evansi* in South America and new localities are provided for other already known species for Argentina.

Key words: biological control, *Tetranychus evansi*, *Phytoseiulus longipes*, distribution

Introduction

Many surveys have recently been carried out in Argentina, Brazil and Peru to find natural enemies of *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Rosa *et al.*, 2005, Furtado *et al.*, 2006, 2007b, Fiaboe *et al.*, 2007, Guanilo *et al.*, 2008a, 2008b), a severe and invasive pest of Solanaceous crops in many countries in the world. As South America is probably the place where this pest originated, a special focus has been given on surveys in this area. Despite all these surveys, only one population of a predatory mite species, *Phytoseiulus longipes* Evans, has been found eating and developing on various stages of *T. evansi* (Furtado *et al.*, 2007a; Ferrero *et al.*, 2007). For this reason, surveys have to be continued. This paper focuses on the research of natural enemies, especially of the family Phytoseiidae, which are supposed up to now to be the best candidates for the biological control of *T. evansi*, in a region that has been poorly explored until now: region of Corrientes, Argentina. Only one publication (Guanilo *et al.*, 2008b) deals with the occurrence of Phytoseiidae in this region and seven species have been recorded: *Proprioseiopsis ovatus* (Garman), *Euseius concordis* (Chant), *Typhlodromalus aripo* De Leon, *Typhlodromalus peregrinus* (Muma), *Neoseiulus idaeus* Denmark and Muma, *Neoseiulus tunus* (De Leon) and *Phytoseius guianensis* (De Leon).

Material and Methods

Plant inhabiting mites were collected mainly in disturbed areas, nearby roads and railroads, on cultivated and inhabited areas and grasslands in February 2008. In order to find efficient predators, collects have only been performed on plants infested by *Tetranychus* sp. The plants observed were those known as preferential hosts for *T. evansi* (Solanaceae and the genus *Sida* of the family Malvaceae) (Bolland *et al.*, 1998).

Mites were observed directly in the field using pocket lenses ($\times 8$ and $\times 16$), and then put in vials filled with 100 and 70 % alcohol for Tetranychid and Phytoseiid mites, respectively. Exact localization of each sample was taken with a GPS system (Garmin e-Trex Summit, Olathe, Kansas, USA). Mites were then mounted on slides using Hoyer's medium and then identified using a phase and interferential contrasts microscope (Leica Microsystems, Rueil-Malmaison, France).

The generic classification of Chant & McMurtry (2007) was used for the identification of Phytoseiidae. The tetranychids mites on which predators have been found belong all to the genus *Tetranychus* and the species group *desertorum*. Without males, it was indeed impossible to perform identifications at species level. However, following the known distribution and host plant list of species from this group (Migeon & Dorkeld, 2006), these tetranychids could be *T. armipenis* Flechtmann & Baker, *T. desertorum* Banks, *T. evansi* and *T. ludeni* Zacher, of which only *T. evansi* is a known pest of solanaceous crops.

Specimens of each species are deposited in the mite collections of Montpellier SupAgro/INRA Acarology laboratory.

Results and discussion

All the species collected in this study belong to the sub-family Amblyseiinae. Although the five species reported are already known for the Argentinean fauna (for a recent review of the Phytoseiid fauna in Argentina and a key to the species see Guanilo *et al.*, 2008b), all species are new for the region investigated, except for *N. idaeus*. This is the second record of this species from this region of Argentina. The present paper provides thus additional information on the distribution of the Phytoseiidae in this country. Another key point of this paper is the observation of *P. longipes*. This is indeed the second time that this species is found in association with *T. evansi* (Furtado *et al.*, 2007b) in South America, comforting the fact that this predator might constitute an efficient natural enemy of the tomato red spider mite.

While citing the previous records for each species reported, the Province (major division of Argentina) is given in bold.

Neoseiulus californicus (McGregor)

Typhlodromus californicus McGregor, 1954: 90.

Amblyseius californicus Schuster & Pritchard, 1963: 273.

Cydnodromus californicus Athias-Henriot, 1977: 66.

Amblyseius (Neoseiulus) californicus Ehara & Amano, 1998: 33.

SPECIMENS EXAMINED: Mercedes (29° 12' 00" S, 58° 05' 00" W), 15-II-2008 (1 m#), on an unknown plant support; Paso de Los Libres (29° 46' 45" S, 57° 48' 19" W), 18-II-2008 (1 f#), on an unknown plant support.

PREVIOUS RECORDS: Algeria, Argentina [**Buenos Aires** (Monetti & Fernandez, 1995; Cédola, 1999), **Entre Ríos** (Guanilo *et al.*, 2008b), **Río Negro** (Ruiz *et al.*, 2005), **Salta** (Guanilo *et al.*, 2008b) and **Tucumán** (Furtado *et al.*, 2007b; Guanilo *et al.*, 2008b)], Brazil, Chile, Colombia, Cuba, France, Guadeloupe, Guatemala, Greece, Italy, Japan, Mexico, Peru, Spain, Taiwan, Uruguay, USA, Venezuela (Moraes *et al.*, 2004), Korea (ChuLewi *et al.*, 2006), Tunisia (Kreiter *et al.*, 2006) and Turkey (Cakmak & Cobanoglu, 2006).

REMARKS: This record confirms the wide distribution of this species in many parts of the world under several different climatic conditions.

***Neoseiulus idaeus* Denmark & Muma**

Neoseiulus idaeus Denmark & Muma, 1973: 266.

Amblyseius idaeus Moraes & McMurtry, 1983: 134.

SPECIMENS EXAMINED: Mercedes (29° 12' 00" S, 58° 05' 00" W), 15-II-2008 (1 f#), on *Sida* sp.; Yapeyu (29° 27' 59" S, 56° 49' 06" W), 19-II-2008 (2 f#), on *Solanum mauritianum*; Santo Tome (28° 32' 45" S, 56° 01' 54" W), 19-II-2008 (5 f#), on *S. americanum*.

PREVIOUS RECORDS: Argentina [**Corrientes** (Guanilo *et al.*, 2008b), **Tucumán** (Furtado *et al.*, 2007b; Guanilo *et al.*, 2008b) and **Salta** (Guanilo *et al.*, 2008b)], Brazil, Colombia, Paraguay, Venezuela (Moraes *et al.*, 2004) Spain (Escudero *et al.*, 2005).

REMARKS: Except for Spain where it has been introduced, this species has been only recorded in South America.

***Phytoseiulus fragariae* Denmark & Schicha**

Phytoseiulus fragariae Denmark & Schicha, 1983: 34.

SPECIMENS EXAMINED: Paso de Los Libres (29° 43' 41" S, 57° 08' 01" W), 16-II-2008 and 17-II-2008, on *Sida* sp. (5 f#); Paso de Los Libres (29° 49' 18" S, 57° 25' 47" W), 18-II-2008, on *S. americanum* (2 f#).

PREVIOUS RECORDS: Argentina [**Buenos Aires** (Guanilo *et al.*, 2008b) and **Tucumán** (Furtado *et al.*, 2007b; Guanilo *et al.*, 2008b)], Brazil (Guedes *et al.*, 2007), Colombia (Moraes *et al.*, 2004) and Paraguay (Noda *et al.*, 2002).

REMARKS: This species has been only recorded from South America.

***Phytoseiulus longipes* Evans**

Phytoseiulus longipes Evans, 1958: 307.

Amblyseius (Phytoseiulus) longipes Pritchard & Baker, 1962: 294.

Mesoseiulus longipes Gonzalez & Schuster, 1962: 18.

Amblyseius (Mesoseiulus) longipes van der Merwe, 1968: 172.

Amblyseius (Amblyseius) longipes Tseng, 1976: 108.

SPECIMENS EXAMINED: Paso de Los Libres (29° 42' 41" S, 57° 04' 42" W), 17-II-2008, on *Lycopersicon esculentum* (2 f#); Paso de Los Libres (29° 42' 33" S, 57° 04' 42" W), 17-II-2008, on *S. americanum* (2 f#).

PREVIOUS RECORDS: Argentina [**Río Negro** (Müther, 1998 in Guanilo *et al.*, 2008b) and **Tucumán** (Herrero *et al.*, 1990; Lemme *et al.*, 1996)], Brazil (Furtado *et al.*, 2006), Chile (Gonzalez & Schuster, 1962), South Africa (Moraes *et al.*, 2004).

REMARKS: each time this species has been collected, all the development stages have been observed feeding on *T. evansi* inside colonies in webs. Except for one record in South Africa, this species has only been found on South America in three countries: Argentina, Brazil and Chile.

***Phytoseiulus macropilis* (Banks)**

Laelaps macropilis Banks 1904: 59.

Phytoseiulus (Phytoseiulus) macropilis Wainstein, 1962: 17.

Amblyseius (Amblyseius) macropilis Tseng, 1976: 108.

SPECIMENS EXAMINED: Yapeyu (29° 28' 14" S, 56° 49' 20" W), 19-II-2008, on *Solanum mauritianum* (2 f#); Santo Tome (28° 32' 45" S, 56° 01' 54" W), 19-II-2008, on *S. americanum* (2 f#).

PREVIOUS RECORDS: Angola, Argentina [**Buenos Aires** (Cédola, 1999), **Salta** (Guanilo *et al.*, 2008b) and **Tucumán** (Herrero, 1984)], Barbados, Brazil, Canada, Canary Islands, Colombia, Cook Islands, Costa Rica, Cuba; Fidji, French Polynesia, Guadeloupe, Guatemala, Hawaii, Honduras, Jamaica, Les Saintes, Marie-Galante, Martinique, Mexico, Montenegro, Moto Quavarei, New Caledonia, Panama, Peru, Poland, Portugal, Puerto Rico, Saint-Martin, Tahiti, USA and Venezuela (Moraes *et al.*, 2004), Paraguay (Noda *et al.*, 2002), Slovak Republic (Praslicka & Bartekova, 2008).

REMARKS: This species seems to be widely distributed in the world. However, most of the records concern Central and South America.

Conclusion

The five phytoseiid mite species reported in this study were already recorded from other areas of Argentina but not from the region investigated (except for *N. idaeus*). All the species recorded were found feeding on colonies of *Tetranychus* sp. (group *desertorum*) and *P. longipes* has been found in association with *T. evansi* for the second time, and for the first time in Argentina. Further investigations, especially in the lab, are however needed, to determine the predation efficiency of this population of *P. longipes* and of the other species found in this survey on *T. evansi*.

References

- Athias-Henriot, C. (1977) Nouvelles notes sur les Amblyseiini. III. Sur le genre *Cydnodromus*: Redéfinition, composition (Parasitiformes, Phytoseiidae). *Entomophaga*, 22, 61–73.
- Banks, N. (1904) A treatise on the Acarina or mites. *Proceedings U.S. National Museum*, 28(1382), 1–114.
- Bolland, H.R., Gutierrez, J. & Flechtmann, C.H.W. (1998) World catalogue of the spider mite family (Acari: Tetranychidae). Brill, Leiden, 392 p.
- Cakmak, I. & Cobanoglu, S. (2006) *Amblyseius californicus* (McGregor, 1954) (Acari: Phytoseiidae), a new record for the Turkish fauna. *Turkish Journal of Zoology*, 30(1), 55–58.
- Cédola, C.V. (1999) New records of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) in horticultural environment of the Great La Plata. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 58, 308–315.
- ChuLeui, J., DongHwan, K. & MyonOk, R. (2006) A new finding of the predatory mite, *Amblyseius californicus* (Acari: Phytoseiidae) in Jeju, Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 9(4), 321–325.
- Denmark, H.A. & Muma, M.H. (1973) Phytoseiid mites of Brazil (Acarina: Phytoseiidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 33, 235–276.
- Denmark, H.A. & Schicha, E. (1983) Revision of the genus *Phytoseiulus* Evans (Acarina: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology*, 9, 27–35.
- Ehara, S. & Amano, H. (1998) A revision of the mite family Phytoseiidae in Japan (Acari: Gamasina), with remarks on its biology. *Species Diversity*, 3(1), 25–73.
- Escudero, L.A., Baldo-Gosalvez, M. & Ferragut, F. (2005) Eficacia de los fitoseidos como depredadores de las arañas rojas de cultivos horticolas *Tetranychus urticae*, *T. turkestanii*, *T. ludeni* y *T. evansi* (Acari: Tetranychidae). *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*, 31, 377–383.
- Evans, G.O. (1958) A new mite of the genus *Phytoseiulus* Evans (Acarina: Phytoseiidae) from southern Rhodesia. *Journal of the Entomological Society of South Africa*, 21, 306–308.
- Ferrero, M., Moraes, G. J., Kreiter, S., Tixier, M.-S., Knapp, M. (2007). Life tables of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* feeding on *Tetranychus evansi* at four temperatures [Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae]. *Experimental and Applied Acarology*, 41(1-2), 45–53.

- Fiaboe, K.K.M, Gondim Jr; M.G.C., Moraes, G.J. de, Ogol, C.K.P.O. & Knapp, M. (2007) Surveys for natural enemies of the tomato red spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in northeastern and southeastern Brazil. *Zootaxa*, 1395, 33–58.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J. de, Kreiter, S. & Knapp, M. (2006) Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* in south and southeast Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, 40, 157–174.
- Furtado, I.P., Moraes, G.J., Kreiter, S., Tixier, M.-S., Knapp, M. (2007a). Potential of a Brazilian population of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* as a biological control agent of *Tetranychus evansi* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Biological Control*, 42, 139–147.
- Furtado, I.P., Toledo, S., Moraes, G.J. de; Kreiter, S. & Knapp, M. (2007b) Search for effective natural enemies of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Northwest Argentina. *Experimental and Applied Acarology*, 43, 121–127.
- Gonzalez, R.H. & Schuster, R.O. (1962) Especies de la familia Phytoseiidae en Chile I. (Acarina: Mesostigmata). *Boletim Tecnico de la Estacion Experimental Agronomica*, 16, 1–35.
- Guanilo, A.D., Moraes, G.J. de & Knapp, M. (2008a) Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) of the subfamilies Phytoseiinae Berlese and Typhlodrominae Wainstein from Peru, with descriptions of two new species. *Zootaxa*, 1729, 49–60.
- Guanilo, A.D., Moraes, G.J. de, Toledo, S. & Knapp, M. (2008b) Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) from Argentina, with description of a new species. *Zootaxa*, 1884, 1–35.
- Guedes, J.V.C., Navia, D., Lofego, A.C. & Dequech, S.T.B. (2007) Acaros asociados à cultura da soja no Rio Grande do Sul. *Neotropical Entomology*, 36(2), 288–293.
- Herrero, A.J. (1984) *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acarina-Phytoseiidae) un nuevo ácaro benéfico para los cítricos de Tucumán. *CIRPON – Revista de Investigacion*, 2, 27–35.
- Herrero, A.J., Fernandez, R.V. & Escudero, L.A. (1990) *Mesoseiulus longipes* (Evans) (Acari-Phytoseiidae) un nuevo ácaro benéfico en el agroecosistema cítrico de Tucumán. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 25, 49–60.
- Kreiter, S., Tixier, M.-S., Auger, P. & Lebdi Grissa, K. (2006) Phytoseiid mites (Acari: Mesostigmata) of Southern Tunisia. *Acarologia*, 46 (1-2), 5–13.
- Lemme, M.C., Herrero, A.J., Kirshbaum, D.S. & Nasca, A.J. (1996) Artrópodos asociados al cultivo de la frutilla (*Fragaria ananassa*) en Tucumán, Argentina: *Vedalia*, 3, 51–52.
- McGregor, E.A. (1954) Two new mites in the genus *Typhlodromus* (Acarina: Phytoseiidae). *Southern California Academy of Science Bulletin*, 53, 89–92.
- Migeon & Dorkeld (2006) *Spider Mites Web*. Available from: <http://www.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb>.
- Monetti, L.N. & Fernandez, N.A. (1995) Seasonal population dynamic of the European red mites (*Panonychus ulmi*) and its predator *Neoseiulus californicus* in a sprayed apple orchard in Argentina (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Acarologia*, 36, 325–331.
- Moraes, G.J. de & McMurtry, J.A. (1983) Phytoseiid mites (Acarina) of northeastern Brazil with descriptions of four new species. *International Journal of Acarology*, 9, 131–148.
- Moraes, G.J. de, McMurtry, J.A., Denmark, H.A. & Campos, C.B. (2004) A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa*, 434, 1–494.

- Noda, T., Kimura, Y., Lopez, M.B.R. de, Evert, M.T. de & Pacaio, C. (2002) Potential of predatory natural enemies for biological control of sap-sucking insect pests in Paraguay. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 36(1), 31–35.
- Rosa, A.A., Gondim Jr; M.G.C., Fiaboe, K.K.M., Moraes, G.J. de & Knapp, M. (2005) Predatory mites associated with *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) on native solanaceous plants of coastal Pernambuco state, Brazil. *Neotropical Entomology*, 34(4), 689–692.
- Ruiz , M.G., Sosa, D.H., Speranza, H., Lofego, A.C., Moraes, G.J. de & Fernandes, O.A. (2005) Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) from apple trees in Río Negro, Argentina. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 3, 427–438.
- Praslicka, J. & Bartekova, A. (2008) Occurrence of predatory mites of the Phytoseiidae family on apple-trees in integrated and ecological orchards. *Plant Protection Science*, 44(2), 57–60.
- Pritchard, A.E. & Baker, E.W. (1962) Mites of the family Phytoseiidae from Central Africa, with remarks on genera of the world. *Hilgardia*, 33, 205–309.
- Schuster, R.O. & Pritchard, A.E. (1963) Phytoseiid mites of California. *Hilgardia*, 34, 191–285.
- Tseng, Y.H. (1976) Systematics of the mite family Phytoseiidae from Taiwan, with a revised key to genera of the world (II). *Journal of the Agricultural Association of China, New Series*, 94, 85–128.
- Van der Merwe, G.G. (1968) A taxonomic study of the family Phytoseiidae (Acari) in South Africa with contributions to the biology of two species. *Entomology Memoirs*, South Africa Department of Agricultural Technical Services, 18, 1–198.
- Wainstein, B.A. (1962) Révision du genre *Typhlodromus* Scheuten, 1857 et systématique de la famille des Phytoseiidae (Berlese 1916) (Acarina: Parasitiformes). *Acarologia*, 4, 5– 30.

ANNEXE 4

Résumés d'actes de congrès (AC2, AC3 et AC4)

4TH AFRICAN ACAROLOGY SYMPOSIUM

A CHILEAN STRAIN OF *PHYTOSEIULUS LONGIPES* EVANS FOR THE BIOLOGICAL CONTROL OF *TETRANYCHUS URTICAE* KOCH IN EUROPEAN TOMATO GREENHOUSES (ACARI: PHYTOSEIIDAE, TETRANYCHIDAE)

Ferrero Maxime, Tixier Marie-Stéphane, Kreiter Serge

Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, laboratoire d'Acarologie, Bâtiment 16, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 01, France

Abstract

Even if a huge number of studies dealt with the biological control of *Tetranychus urticae* in tomato crops, none of the predators tested up to now has been found to be sufficiently efficient to control this pest on these plants. One of the main difficulties for those predators seems actually to be their development on solanaceous plants. The strain of *Phytoseiulus longipes* evaluated in this study has been collected in Chile, on colonies of *T. urticae*. The aim of this study was to determine the ability of this strain to develop on two solanaceous species: *Lycopersicon esculentum* (tomato) and *Solanum nigrum* (black nightshade); and on a control plant: *Phaseolus vulgaris* (bean). The mites were fed with all stages of *T. urticae* and experimental conditions were 25 °C, 80 ± 10 % RH, and 16/8 (L/D). Results indicated that *P. longipes* develops well on the three plants. The total mortality, estimated as the sum of both immature mortality and escape rate, was 16, 86 and 14 % on tomato, black nightshade and bean, respectively. The development time from egg to adult was very similar between the three plants considered: 4.63, 4.54 and 4.37 days on tomato, black nightshade and bean, respectively. These results suggest that the Chilean strain of *P. longipes* could develop fed with *T. urticae* on tomato. Thus, a focus is now given on life history and efficacy of this potential predator of the twospotted spider mite. Further experiments are also planned to assess the ability of *P. longipes* to develop on *T. evansi*, an invasive species becoming a serious pest of solanaceous plants.

Key words: life history, host-plant suitability, solanaceous plants, invasive species.

ABILITY OF *PHYTOSEIULUS LONGIPES* TO CONTROL SPIDER MITE PESTS ON TOMATO IN EUROPEAN GREENHOUSES

M. Ferrero, S. Kreiter and M.-S. Tixier

Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bât 16, laboratoire d'Acarologie, 2 Place Pierre Viala 34060 Montpellier cedex 01, France

Abstract

Even if many studies dealt with the biological control of spider mites on tomato in greenhouses, no efficient solution has still been found beyond chemicals to get rid of those phytophagous mites. Among them, two species, *Tetranychus evansi* and *T. urticae*, can be considered as very serious pests, leading to great damages in tomato crops in Southern Europe. Preliminary experiments showed that *Phytoseiulus longipes* is a very promising predator of these two species. In the present study, life tables of a Chilean strain of this predator have been calculated, at 25 °C, 80 ± 10 % RH and 16/ 8 (L/ D), in several prey/ plant conditions: *P. longipes* feeding on *T. evansi* on tomato, *P. longipes* feeding on *T. urticae* on tomato and *P. longipes* feeding on *T. urticae* on bean. 88.9 % of the predators did not complete their immature phase while feeding on *T. evansi*, and life tables could not be calculated. However, while feeding on *T. urticae*, immature survival was 99.8 % and 90.0 % on bean and tomato, respectively. Immature durations of *P. longipes* fed with *T. urticae* were not different, being 4.35 and 4.21 days, on bean and tomato, respectively. The intrinsic rate of increase (r_m) was 0.368 and 0.116 female/ female/ day, on bean and tomato, respectively. Those results suggest that the Chilean strain of *P. longipes* would not be able to control neither *T. evansi* nor *T. urticae* in tomato crops. However, it seems able to eat and develop on *T. urticae* in other crops. Another strain of *P. longipes*, originating from Brazil, is currently being studied and lead to very enthusiastic perspectives to control spider mites on tomato greenhouses, both *T. urticae* and *T. evansi*. Furthermore, experiments are being conducted to try to explain the surprising differences in feeding habits and host plants between the two strains of this predaceous mite.

Key-words

Tetranychus evansi, *Tetranychus urticae*, life history, biological control, Solanaceae

AFPP – 8^{ème} CONFERENCE INTERNATIONALE
SUR LES RAVAGEURS EN AGRICULTURE
MONTPELLIER - 22 ET 23 OCTOBRE 2008

EFFICACITE D'UN ACARIEN PRÉDATEUR, *PHYTOSEIULUS LONGIPES* EVANS, POUR
LE CONTRÔLE BIOLOGIQUE EN SERRES DE L'ACARIEN ROUGE DE LA TOMATE,
TETRANYCHUS EVANSI BAKER & PRITCHARD

M. FERRERO, T. ATUAHIVA, M. SAEED, M.-S. TIXIER, S. KREITER⁽¹⁾

⁽¹⁾ Montpellier SupAgro, UMR CBGP 1062, bât 16, 2 Place Pierre Viala 34060
Montpellier, France

RÉSUMÉ

Tetranychus evansi est une espèce d'acarien invasif présent en Europe depuis une dizaine d'années et en France depuis 2005. Les dégâts occasionnés lorsque ce ravageur est présent en serres de tomate sont conséquents (jusqu'à 90 % de pertes) et aucune méthode de lutte classique ne s'est avérée réellement efficace pour éliminer les populations de tétranyque tisserand. Un acarien prédateur, *Phytoseiulus longipes*, a été trouvé en association avec *T. evansi* sur des tomates sauvages, en Argentine et au Brésil, et les conditions de son efficacité ont été étudiées en laboratoire pendant deux ans. Les résultats sont très encourageants et des tests en serres sont en cours afin de conclure sur son utilisation potentielle par les producteurs Européens.

Mots-clés : tomate, développement, prédation, préférence alimentaire, tétranyques

SUMMARY

EFFICIENCY OF A PREDATORY MITE, *PHYTOSEIULUS LONGIPES* EVANS, FOR THE
BIOLOGICAL CONTROL IN GREENHOUSES OF THE TOMATO RED SPIDER MITE,
TETRANYCHUS EVANSI BAKER & PRITCHARD

Tetranychus evansi is an invasive mite reported in Europe for around ten years, and in France since 2005. Damages on tomato crops are severe (up to 90 % yield losses), and classical pest control has been inefficient to eradicate spider mite populations. A predatory mite, *Phytoseiulus longipes*, has been found in association with *T. evansi* on wild tomatoes in Argentina and Brazil, and the conditions of its efficiency for biological control have been tested in the laboratory for two years. Results are promising, and greenhouses tests are being carried out in order to state on its potential use by European growers.

Key words: tomato, development, predation, feeding preference, tetranychids