

Université de Montréal

Évaluation de suppléments alimentaires pour deux espèces d'acariens prédateurs, *Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) pour l'optimisation du contrôle biologique du thrips des petits fruits (*Frankliniella occidentalis*) en serriculture

par

Julie Faucher Delisle

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences

en vue de l'obtention du grade de maître

en sciences biologiques

Janvier 2014

© Julier Faucher Delisle, 2014

Résumé

Ce projet de recherche a examiné le supplément alimentaire comme technique pour accroître l'efficacité de deux espèces d'acariens prédateurs, *Neoseiulus cucumeris* et *Amblyseius swirskii* contre le thrips des petits fruits *Frankliniella occidentalis*. Des tests en laboratoire ont vérifié l'adéquation de trois espèces de pollen – de quenouille, de maïs et de pomme – ainsi que des œufs de la pyrale Méditerranéenne de la farine pour les acariens prédateurs à l'étude. En termes de valeur r_m , les œufs de pyrale et les pollens de quenouille et de pomme étaient de qualité égale pour *A. swirskii*, tandis que le pollen de pomme s'est distingué pour *N. cucumeris*. Lorsque nourris d'œufs de la pyrale, les deux espèces ont complété leur développement avec des valeurs de r_m élevées. Le pollen de pomme est apparu comme étant un supplément alimentaire accessible et adéquat pour les deux prédateurs. À court terme (période de 24h), l'influence du pollen de pomme sur les interactions trophiques (larves de *F. occidentalis* comme proie) et intraguildes (entre les espèces de prédateurs) sur chrysanthèmes standardisés a été examinée. La présence de pollen a considérablement réduit la prédation de *N. cucumeris* sur les thrips ainsi que la prédation intraguilde pour les deux prédateurs. L'impact du pollen de pomme sur les populations de thrips et sur la rétention des prédateurs dans une culture de chrysanthèmes a été évalué sur une période de 4 semaines. L'introduction de *A. swirskii* avec pollen a permis le meilleur contrôle des populations de thrips tandis que *N. cucumeris* ne s'est pas établi dans la culture lorsqu'il a été introduit seul. Le pollen de pomme a amélioré la lutte au thrips par *A. swirskii* dans une culture de chrysanthème via une réponse numérique de la proie et la rétention des prédateurs dans la culture. Le plus bas taux de dommages importants a été observé lorsque les deux acariens prédateurs étaient utilisés de concert.

Mots-clés : Phytoséiides, paramètres biologiques, plantes ornementales, pollen, supplément alimentaire, lutte biologique

Abstract

This research investigated supplemental food source as a technique to increase the efficiency of two species of predatory mites, *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii* against the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. Laboratory assays aimed to assess the suitability of three pollen species – cattail, maize and apple – and eggs of the Mediterranean flour moth as supplemental food source for the predatory mites under study. In terms of r_m value, flour moth eggs, cattail pollen and apple pollen were food sources of equal quality for *A. swirskii*, while apple pollen appeared to stand out for *N. cucumeris*. Maize pollen was a less suitable food source for both species. When fed flour moth eggs, *A. swirskii* and *N. cucumeris* completed development and showed high r_m values. Apple pollen appeared to be an accessible and suitable food source for both predators. Short term (24h period) influence of apple pollen availability on trophic (*F. occidentalis* larvae as prey) and intraguild (between the predator species) interactions on standardized chrysanthemum was examined. It significantly lowered predation on thrips by *N. cucumeris* and led to a decrease in intraguild predation for both predators. Following this, the impact of apple pollen on thrips populations and predator's maintenance on chrysanthemum greenhouse crop was assessed over a 4 weeks period. The introduction of *A. swirskii* with pollen provided the best control on thrips while *N. cucumeris* did not remain on the crop when introduced alone. Apple pollen improved thrips control by *A. swirskii* in chrysanthemum crops through prey numerical response and retention of predators on plants. The lowest rate of heavy damages were observed when both predators were used together.

Keywords : Phytoseiids, life table parameters, ornamentals, pollen, food supplement, biocontrol

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des acronymes.....	vi
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures.....	viii
Remerciements.....	xi
Introduction.....	12
Chapitre 1. Revue de la littérature.....	15
1.1. La serriculture ornementale en Ontario.....	15
1.2. Les ravageurs des serricultures.....	16
1.2.1. <i>Frankliniella occidentalis</i> Pergande (Thysanoptera : Thripidae).....	17
1.3. La lutte au TPF en serriculture.....	18
1.3.1. La lutte antiparasitaire intégrée.....	19
1.3.2. La famille des Phytoséiides.....	20
1.3.3. <i>Neoseiulus cucumeris</i> Oudemans (Acari: Phytoseiidae).....	22
1.3.4. <i>Amblyseius swirskii</i> Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae).....	23
1.4. Problématique.....	23
1.4.1. Le supplément alimentaire et la lutte biologique.....	23
1.4.2. La prédation intragilde entre agents de lutte biologique.....	29
1.4.3. Le supplément alimentaire module la prédation intragilde.....	33
1.4.4. ... et affecte les ravageurs herbivores.....	34
Chapitre 2. Objectifs de recherche.....	37
Chapter 3. Evaluation of various types of supplemental food for two species of predatory mites, <i>Amblyseius swirskii</i> and <i>Neoseiulus cucumeris</i> (Acari: Phytoseiidae).....	38
3.1. Abstract.....	38
3.2. Introduction.....	39
3.3. Material & Methods.....	41
3.3.1. Cultures.....	41

3.3.2. Dietary supplements.....	41
3.3.3. Experimental conditions and trials.....	42
3.3.4. Statistical analysis.....	44
3.4. Results.....	45
3.4.1. Survival rate, escape rate and development time.....	45
3.4.2. Oviposition rate, sex ratio and r_m	46
3.4.3. Protein content	48
3.5. Discussion.....	48
Chapter 4. Effects of a supplemental food source on intraguild and extraguild predation by <i>Amblyseius swirskii</i> and <i>Neoseiulus cucumeris</i> (Acari: Phytoseiidae) with <i>Frankliniella occidentalis</i> (Thysanoptera: Thripidae) as trophic prey.	53
4.1. Abstract.....	53
4.2. Introduction.....	53
4.3. Material & methods	56
4.3.1. Rearings	56
4.3.2. Trials	56
4.3.3. Sampling.....	58
4.3.4. Statistical analysis.....	58
4.4. Results.....	59
4.4.1. Extraguild predation rate.....	59
4.4.2. Intraguild predation rate.....	59
4.5. Discussion.....	60
Chapter 5. Apple pollen as a supplemental food source for western flower thrips control by two species of predatory mites, <i>Amblyseius swirskii</i> and <i>Neoseiulus cucumeris</i> (Acari: Phytoseiidae).....	65
5.1. Abstract.....	65
5.2. Introduction.....	65
5.3. Material & Methods.....	67
5.3.1. Experimental conditions and trials.....	68
5.3.2. Sampling	69
5.3.3. Data analysis	70

5.4. Results.....	70
5.4.1. Thrips populations	70
5.4.2. Predatory mite populations	74
5.4.3. Damage assessment	76
5.5. Discussion	77
Chapitre 6. Conclusion générale et recommandations.....	83
6.2. Améliorer l'efficacité des acariens prédateurs	87
6.2.1. Optimiser l'application du supplément alimentaire.....	87
6.2.2. Maintenir et favoriser la distribution des ALBs dans la culture	88
6.2.3. Adapter la LAI à l'environnement de la serre	89
6.3. Optimiser les pratiques de LAI au TPF	90
6.3.1. Intégrer d'autres ALBs	91
6.3.2. Intégrer d'autres méthodes de LAI	92
Bibliographie.....	95

Liste des acronymes

ALB	Agent de lutte biologique
IG	Intra-gilde
LAI	Lutte antiparasitaire intégrée
MFM	Mediterranean flour moth
PIG	Prédation intragilde
PMF	Pyrale Méditerranéenne de la farine
TPF	Thrips des petits fruits
TSWV	<i>Tomato Spotted Wilt Virus</i>

Liste des tableaux

- 3.1 Durée en jours des périodes de développement et de ponte, taux de survie jusqu'au stade adulte et taux de fuite en pourcentage de *Neoseiulus cucumeris* et *Amblyseius swirskii* lorsqu'alimentés de différentes diètes en chambres de croissance à environnement contrôlé. 46
- 3.2 Paramètres populationnels calculés pour *Neoseiulus cucumeris* et *Amblyseius swirskii* lorsqu'alimentés de différentes diètes en chambres de croissance à environnement contrôlé. 48
- 5.1 Plan d'expérimentation et détails climatiques des deux essais en serre pour l'évaluation du contrôle du thrips des petits fruits par les deux espèces d'acariens prédateurs, *Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris*, en serriculture de chrysanthème avec et sans pollen de pomme. 69

Liste des figures

- 3.1 Taux de ponte quotidien moyen de *Neoseiulus cucumeris* lorsqu'alimenté de différentes diètes en chambre de croissance à environnement contrôlé. 47
- 3.2 Taux de ponte quotidien moyen de *Amblyseius swirskii* lorsqu'alimenté de différentes diètes en chambre de croissance à environnement contrôlé. 47
- 4.1 Nombre moyen de larves de thrips de premier stade mortes par jour sans prédateur (témoin), avec *Amblyseius swirskii* ou *Neoseiulus cucumeris* comme prédateur, avec et sans pollen de pomme, sur des tiges de chrysanthème standardisées en chambre de croissance à environnement contrôlé. 59
- 4.2 Nombre moyen de larves de Phytoséiides de chaque espèce (*Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris*) mortes par jour sans prédateur (témoins), ou avec un individu de l'autre espèce comme prédateur, avec et sans pollen de pomme, sur des tiges de chrysanthème standardisées en chambre de croissance à environnement contrôlé. 60
- 5.1 Nombre moyen de larves et d'adultes du thrips des petits fruits par plant de chrysanthème en serriculture sur une période de quatre semaines lorsque *Amblyseius swirskii* ou *N. cucumeris* est introduit. Les traitements présentés sont le témoin, l'application de pollen de pomme, *A. swirskii* introduit seul, *N. cucumeris* introduit seul et *A. swirskii* ou *N. cucumeris* introduit avec pollen de pomme. 71
- 5.2 Nombre moyen de larves et d'adultes du thrips des petits fruits par plant de chrysanthème en serriculture sur une période de quatre semaines lorsque *Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris* sont introduits. Les traitements présentés sont le témoin, l'application de pollen de pomme, *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits seuls et *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits avec pollen de pomme. 72

- 5.3 Nombre moyen de larves et d'adultes du thrips des petits fruits par plant de chrysanthème en serriculture lorsque les données des quatre semaines sont combinées. Les traitements présentés sont le témoin, l'application de pollen de pomme, *Amblyseius swirskii* introduit seul, *A. swirskii* introduit avec pollen de pomme, *N. cucumeris* introduit seul, *N. cucumeris* introduit avec pollen de pomme, *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits seuls et *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits avec pollen de pomme. 73
- 5.4 Nombre moyen de tous les stades confondus d'acariens prédateurs sur les plants de chrysanthème en serriculture sur une période de quatre semaines lorsque *Amblyseius swirskii* est introduit, *Neoseiulus cucumeris* est introduit ou lorsque *A. swirskii* et *N. cucumeris* sont introduits, avec et sans pollen. 74
- 5.5 Nombre moyen de tous les stades confondus d'acariens prédateurs sur les plants de chrysanthème en serriculture lorsque les données des quatre semaines sont combinées. Les traitements présentés sont le témoin, l'application de pollen de pomme, *Amblyseius swirskii* introduit seul, *A. swirskii* introduit avec pollen de pomme, *N. cucumeris* introduit seul, *N. cucumeris* introduit avec pollen de pomme, *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits seuls et *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits avec pollen de pomme. 75
- 5.6 Fréquence des différents niveaux de dommages (aucun, légers, importants) observés sur les feuilles de chrysanthèmes (50 feuilles au total par traitement) en serriculture à la fin de la quatrième semaine. Les traitements présentés sont le témoin, l'application de pollen de pomme, *Amblyseius swirskii* introduit seul, *A. swirskii* introduit avec pollen de pomme, *N. cucumeris* introduit seul, *N. cucumeris* introduit avec pollen de pomme, *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits seuls et *A. swirskii* et *N. cucumeris* introduits avec pollen de pomme. 76

*Efforcez-vous d'aimer vos questions
elles-mêmes, chacune comme une pièce
qui vous serait fermée, comme un livre
écrit dans une langue étrangère. [...]
Peut-être, simplement en les vivants,
finirez-vous par entrer insensiblement,
un jour, dans les réponses.*

*– Rainer-Maria Rilke,
Lettres à un jeune poète*

Remerciements

J'aimerais d'abord remercier mon directeur de recherche Jacques Brodeur, qui m'a non seulement amenée à me réaliser pleinement en tant que scientifique grâce à ses conseils éclairés, ses encouragements et sa confiance tout au long de ce projet, mais m'a aussi permis d'avoir un modèle exceptionnel de chercheur. Je remercie mon co-directeur Les Shipp, qui m'a apporté le sens indispensable de la structure et de la planification, et a su transmettre admirablement son savoir et son expérience lors de nos nombreuses discussions. Rose Buitenhuis, merci d'avoir été présente, tes connaissances et ta disponibilité m'ont efficacement guidée et donné confiance dans les moments incertains. Je remercie aussi Laura Hewitt qui m'a grandement aidée dans les petits détails – les plus importants – en partageant avec moi son expertise.

Je suis reconnaissante envers les organismes qui ont financé ce projet, soit le programme Cultivons l'avenir d'Agriculture et Agroalimentaire Canada associé à la Grappe de Recherche et d'Innovation en Horticulture Ornementale au Canada, et Flowers Canada, l'organisation nationale qui représente les intérêts des floriculteurs en Ontario.

Un merci tout spécial à Stéphane Daigle. Sans nos nombreux après-midi statistiques, les articles de ce mémoire ne seraient pas ce qu'ils sont. Josée Doyon, ton calme et ta sagesse m'auront apporté beaucoup plus que je ne pourrais l'exprimer durant cette étape de ma vie. Merci à Claude Beaudoin pour son aide précieuse en laboratoire, sa patience et son amitié. J'aimerais également remercier Guy Boivin et Jacques Brisson, membres de mon comité Conseil. Guy, ta vision unique et ton esprit critique m'ont amenée à vouloir explorer mon projet sous différentes facettes. Jacques, ton enthousiasme devant ce projet fût stimulant et m'a motivée à aller de l'avant. J'ai eu la chance de faire partie intégrante d'un laboratoire incomparable, le laboratoire d'entomologie au Centre de Recherche en Biologie Végétale (IRBV), peuplé de personnes merveilleuses qui m'ont accueillie et généreusement aidée dans ce long processus qu'est une maîtrise. Merci pour votre soutien inestimable et grâce auquel j'ai pu grandir. Merci aux employés et employées du *Greenhouse and Processing Crops Research Center* (GPCRC) à Harrow pour leur accueil chaleureux et exemplaire. Merci spécialement à Yun et à Nic pour vos nombreux et indispensables coups de main.

Introduction

Les thrips (Thysanoptera : Thripidae) sont des insectes ravageurs d'importance économique pour les cultures de plantes ornementales et de légumes en serres et en champs et ce, partout à travers le monde (Sabelis et Van Rijn, 1997). Ils causent des dommages directs en se nourrissant sur les fleurs, les feuilles et les fruits et constituent des vecteurs importants de phytopathogènes tels que les *Tospovirus* (German *et al.*, 1992; Brødsgaard, 2004). Leur petite taille, leur cycle de vie en partie cryptique, leur développement rapide, leur potentiel reproducteur et leur capacité à acquérir rapidement une résistance aux insecticides chimiques rendent ces ravageurs difficiles à contrôler avec des pesticides (Jensen, 2000; Xu et Enkengaard, 2010). Le contrôle biologique des thrips à l'aide d'ennemis naturels, particulièrement d'acariens prédateurs (Phytoseiidae) et de punaises prédatrices (*Orius* spp.) est pratiqué depuis plusieurs années dans les cultures de serres (Jacobson *et al.*, 2001; Tommasini et Maini, 2001). Elle s'avère un succès dans plusieurs cas (Messelink *et al.*, 2006) mais pose problème en serriculture de plantes ornementales (Cloyd, 2009) où l'esthétisme prédomine et la tolérance aux dommages est très faible. Dans ce cas, les ennemis naturels fournissent parfois des résultats insatisfaisants, ne réussissant pas à abaisser suffisamment les populations de ravageurs pour éviter les dommages ou n'étant tout simplement pas rentables lorsque de nombreuses applications de prédateurs sont requises (Ramakers *et al.*, 1989; Bennison *et al.*, 1990; Jacobson *et al.* 2001). Des applications d'insecticides chimiques sont nécessaires durant la production pour contrôler les populations de thrips et à ce jour, peu d'insecticides sélectifs sont disponibles pour l'intégration dans un programme de lutte biologique (Brødsgaard, 2004).

Parmi les agents de lutte disponibles, les Phytoséiides sont depuis longtemps utilisés pour le contrôle des insectes ravageurs en culture de serre, dont le thrips des petits fruits, *Frankliniella occidentalis* Pergande (McMurtry et Croft, 1997). Les Phytoséiides forment une grande famille d'acariens prédateurs qui s'alimentent de petits arthropodes mais qui se nourrissent aussi de pollen, de champignons et même de tissus végétaux sans toutefois causer de dommages (Gerson et Weintraub, 2007). Leur usage en lutte biologique va en augmentant dû à la demande croissante des consommateurs pour des alternatives aux pesticides chimiques (Castagnoli et Simoni, 2003), à l'augmentation des restrictions légales sur l'usage des

pesticides, et au développement grandissant de la résistance des ravageurs aux pesticides (Gerson et Weintraub, 2007). Une vingtaine d'espèces de Phytoséiides (parmi les quelques 2250 espèces nommées jusqu'à maintenant) font actuellement l'objet d'un élevage de masse et sont commercialisés par une cinquantaine de compagnies à travers le monde (De Moraes *et al.*, 2004). Lorsqu'on s'intéresse aux acariens prédateurs en lutte biologique, le pollen n'est pas seulement un moyen de reproduction pour la plante mais aussi un supplément alimentaire naturellement disponible aux prédateurs d'arthropodes phytophages (van Rijn *et al.*, 2002a). Cette capacité de s'alimenter de pollen permet aux prédateurs d'augmenter leur taux de survie durant les périodes de raréfaction des proies (McMurtry et Croft, 1997), par exemple lorsque la densité de ravageurs est faible dans une culture. En effet, le pollen a été reconnu comme étant un facteur important dans le succès du contrôle biologique des thrips (Ramakers, 1990; Van Rijn and Sabelis, 1993; Van Rijn *et al.*, 1999). Ceci s'explique d'une part par le fait que, la présence d'une proie alternative – ou d'un supplément alimentaire – diminuerait la probabilité de deux ennemis naturels généralistes de s'entredévorer lorsqu'ils sont employés de concert pour la lutte au thrips, ce qui est souvent le cas (van Rijn *et al.*, 2002b). D'autre part, plusieurs observations faites en laboratoire démontrent que le pollen s'avère l'aliment préféré des stades immatures de plusieurs acariens phytoséiides (Vantornhout *et al.*, 2004). Il augmente leur taux de survie jusqu'au stade adulte et diminue le temps de développement de certains stades (Castagnoli et Simoni, 1990; Park *et al.*, 2010). Le pollen permet aussi d'augmenter la fécondité des femelles adultes (van Rijn et Tanigoshi, 1999; Lee et Gillespie, 2011). Autant de propriétés qui résultent en des valeurs plus élevées de taux d'accroissement intrinsèque (r_m), le r_m étant une variable intégrative représentant les différents paramètres biologiques mesurables, tels que le taux de survie et de développement des stades immatures et la fécondité des femelles (Birch, 1948). D'autres sources alternatives de nourriture pour les Phytoséiides commencent à être investiguées, tels que les œufs de la pyrale méditerranéenne de la farine *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) (Momen and El-Laithy 2007), fréquemment utilisés seuls ou dans le cadre d'une diète mixte (Grenier *et al.*, 1989, De Clercq *et al.*, 2005, Hamasaki and Matsui, 2006), ou encore comme hôte factice (Bigler *et al.*, 1987) pour un large éventail d'ennemis naturels. Les acariens prédateurs diffèrent dans leur capacité à utiliser les sources de nourritures provenant de différentes espèces, végétales et animales. Les facteurs de profitabilité ne sont pas encore tous connus mais la quantité de protéines

semble jouer un rôle prépondérant dans la qualité d'un supplément alimentaire par rapport à une autre (Lundgren, 2009).

Dans la présente étude, nous proposons en premier lieu de comparer en laboratoire les différentes sources de suppléments alimentaires, végétales et animales, qui semblent être parmi les plus adaptées pour *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot et *Neoseiulus cucumeris* Oudemans (Acari : Phytoseiidae). À l'heure actuelle, ce sont les acariens prédateurs les plus largement utilisés dans la culture de plantes ornementales en serres au Canada. Nous avons sélectionné les pollens de quenouille (*Typha latifolia* L.), de pomme (*Malus domestica* L.) et de maïs (*Zea mays* L.), ainsi que les œufs de la pyrale méditerranéenne de la farine comme suppléments alimentaires en fonction de plusieurs critères: l'accessibilité et le coût de la source de nourriture, la capacité de stockage sans altération de la qualité nutritive, les effets bénéfiques connus sur les paramètres biologiques de Phytoséiides et le potentiel pour une utilisation à grande échelle dans les serres de plantes ornementales. En second lieu, ce projet de recherche s'inscrit en continuité avec celui de Buitenhuis *et al.* (2010a), lequel démontre qu'il existe un haut potentiel d'interactions négatives entre *A. swirskii* et *N. cucumeris* lorsqu'utilisés ensemble pour le contrôle biologique du thrips des petits fruits. Ainsi, l'effet d'un supplément alimentaire – sélectionné parmi ceux investigués en premier lieu – sur leurs interactions à court terme a été observé en laboratoire. Finalement, à la suite du projet de Buitenhuis *et al.* (2010b), l'effet à moyen terme du supplément alimentaire sélectionné sur le contrôle biologique du thrips des petits fruits sera déterminé en culture de serre. Óscar Mollá, dans le cadre d'un post-doctorat, a effectué les travaux en laboratoire et la compilation des données concernant les interactions trophiques et intraguïdes (voir le Chapitre 4). L'élaboration du projet de recherche, le travail sur le terrain et en serre, le reste du travail de laboratoire et de compilation des données, l'analyse des résultats et la rédaction de ce mémoire ont entièrement été réalisés par moi-même. Mon directeur de recherche Jacques Brodeur, mon co-directeur Les Shipp ainsi que Rose Buitenhuis, chercheuse en lutte biologique au Centre de Recherche et d'Innovation de Vineland, m'ont épaulé durant ce projet de longue haleine grâce à leurs nombreux conseils et commentaires, me guidant lors de l'élaboration des protocoles expérimentaux, de l'interprétation des données et de la rédaction des trois manuscrits présentés aux chapitres 3, 4 et 5.

Chapitre 1. Revue de la littérature

1.1. La serriculture ornementale en Ontario

L'Ontario est l'exportateur le plus important de produits de serriculture au Canada, ce qui inclut les fruits et légumes (p. ex. le poivron doux, le concombre et la tomate) et les produits de la floriculture (p. ex. les fleurs coupées, les plants en pot, les plantes jardinières et le matériel de multiplication) (Statistiques Canada, 2012). Cette province engrange 61% des recettes monétaires agricoles reliées à la floriculture et aux pépinières au Canada, la floriculture représentant à elle seule une valeur nette de \$571 millions en 2011 (Statistiques Canada, 2012), faisant de ce producteur le troisième plus grand en Amérique du Nord, derrière la Californie et la Floride (Brown et Murphy, 2011). Plus encore que la production maraîchère, la floriculture est en constante évolution et dépend de la demande du consommateur, nécessitant une attention particulière afin de rester au fait des tendances du marché. Les caractéristiques uniques de l'industrie ornementales – c'est-à-dire la grande diversité de cultures et de leurs cultivars, rendant l'utilisation de produits chimiques sélectifs difficile (Gullino et Wardlow, 1999), ainsi que le constant renouvellement des intérêts des consommateurs (Baker et Linerman, 1979; Garibaldi et Gullino, 1990; Gullino et Wardlow, 1999) – multiplient les maladies et ravageurs potentiels et compliquent le développement de variétés de plantes résistantes. Ces caractéristiques affectent fortement le domaine de la phytoprotection et les stratégies de gestion des ravageurs et des maladies (Gullino et Wardlow, 1999).

À l'échelle commerciale, la plupart des serres consistent en des installations qui impliquent un contrôle accru de l'humidité, de la température et de l'intensité lumineuse pour assurer une croissance optimale des plantes, mais aussi pour les protéger des conditions environnementales défavorables telles que les températures extrêmes et les précipitations. Ces conditions idéales permettent aussi la croissance et l'établissement d'insectes et d'acariens qui sont qualifiés de ravageurs dès lors qu'ils interfèrent avec la production de plantes.

Afin d'assurer une juste perception du statut attribué à un organisme retrouvé en culture, le niveau de préjudice économique – définissant la densité de population la plus faible

capable de causer des dégâts économiques – doit être pris en compte lorsque vient le temps de déterminer si la prise d’actions contre l’organisme est indiquée (Stern *et al.*, 1959; Pedigo *et al.*, 1986; Pedigo et Higley, 1992). Ces dégâts économiques sont inscrits à l’intérieur de limites où existe un seuil; c’est le degré de préjudice justifiant le coût de mesures d’intervention. Quoiqu’il en soit, les producteurs de plantes ornementales voient souvent ce seuil de tolérance être très faible. Ceci s’explique par le fait que la plante entière est souvent le produit vendu au consommateur et que les feuilles et les fleurs doivent impérativement être esthétiquement parfaites (Gerson et Weintraub, 2007).

1.2. Les ravageurs des serres

Une multitude d’arthropodes sont considérés comme des ravageurs en serre et les plus communs chez les plantes ornementales sont l’aleurode des serres (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood) et l’aleurode du tabac (*Bemisia tabaci* Gennadius), le tétranyque à deux points (*Tetranychus urticae* Koch), le puceron du chrysanthème (*Macrosiphoniella sanborni* Gillette), le puceron de la digitale (*Aulacorthum solani* Kalténbach), le puceron vert du pêcher (*Myzus persicae* Sulzer) ainsi que plusieurs espèces de fongicoles (*Bradysia* spp.) (Gerson et Weintraub, 2007; Heinz *et al.*, 2004; Yano, 2006). La famille des thrips (*Thripidae* spp.) compte parmi elle plusieurs espèces de ravageurs notoires dont le thrips du chili (*Scirtothrips dorsalis* Hood), une espèce invasive originaire d’Asie qui progresse sur le territoire depuis une vingtaine d’années et qui présente un éventail d’hôtes impressionnant (Seal *et al.*, 2006). Le thrips du tabac et de l’oignon (*Thrips tabaci* Lindemann) s’attaque à de nombreuses espèces cultivées telles les solanacées (*Solanaceae* spp.) – parmi lesquelles on trouve des espèces importantes pour l’alimentation humaine – et les liliacées (*Liliaceae* spp.). Le thrips des petits fruits (TPF) (*Frankliniella occidentalis* Pergande) est l’insecte considéré comme étant le ravageur le plus important de la serre de plantes ornementales (Buitenhuis *et al.*, 2007; Heinz *et al.*, 2004). Dans son ouvrage, Lewis (1997) discute en détails des espèces de thrips ravageurs.

1.2.1. *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera : Thripidae)

Le TPF est un ravageur des cultures originaire de l'Amérique du Nord, indigène à l'ouest des États-Unis et du Canada et au nord du Mexique (Bryan et Smith, 1956). Il est depuis la fin des années 1970 devenu un ravageur hautement cosmopolite en se disséminant à de nombreux pays en Asie, Afrique, Amérique, Europe et Océanie (Kirk et Terry, 2003) et il a maintenant le plus grand impact économique au monde (Heinz *et al.*, 2004). Ce petit insecte perce les structures végétales afin de déposer ses œufs dans les tissus et suce le contenu des cellules pour se nourrir, causant des dommages directs sous forme de cicatrices sur les feuilles et les inflorescences et de déformation des fruits (Hao *et al.*, 2002). Un large éventail de symptômes peut être observé selon la plante hôte (Karnkowski et Trdan, 2002) mais généralement, la décoloration et la déshydratation des cellules végétales résultant de l'alimentation par ponction du TPF cause des taches nécrotiques argentées sur la cuticule des feuilles, ce qui interfère avec la photosynthèse et diminue davantage la valeur de la plante.

De plus, cette espèce de thrips peut transmettre des virus – nommés *Tospovirus* – et faciliter l'entrée d'autres pathogènes (Cloyd, 2009) causant ainsi des dommages indirects. Parmi les *Tospovirus*, le TPF est le principal vecteur du virus de la maladie bronzée de la tomate au Canada, (TSWV pour *Tomato Spotted Wilt Virus* en anglais) (Allen et Broadbent, 1986; Broadbent *et al.*, 1987), dont les expressions les plus habituelles de la maladie affectent l'apparence des plantes; rabougrissement et nanisme, anneaux nécrotiques, taches concentriques, nécroses des nervures, lésions sur la tige et déformation des fleurs (Allen et Broadbent, 1986; Stobbs *et al.*, 1992). Le TPF est un ravageur extrêmement polyphage, son spectre d'hôtes comprend plus de 250 espèces herbacées et ligneuses appartenant à 62 familles (Karnkowski et Trdan, 2002). Ses infestations sont redoutées autant dans les cultures florales et maraîchères en serres que dans les cultures en champs (Broadbent *et al.*, 1987). Cependant, le TPF a un impact plus important sur les cultures ornementales que sur toute autre culture puisqu'il attaque pratiquement toutes les cultures florales et transmet le TSWV à de nombreuses plantes ornementales (Best, 1968; Heinz *et al.*, 2004; Buitenhuis *et al.*, 2007).

1.2.1.1. Cycle de vie

Comme les autres espèces de la famille des Thripidés, *F. occidentalis* a six stades de développement qui se déroulent dans plusieurs environnements : l'œuf – dans les tissus foliaires et floraux et dans les fruits; les larves I et II – sur les feuilles, dans les bourgeons et les fleurs et à la base des fruits; la prénympe et la nymphe – dans le sol ou dans des sites dissimulés sur les plantes hôtes; l'adulte – sur les feuilles, dans les bourgeons et les fleurs (Karnkowski et Trdan, 2002). Les femelles possèdent un ovipositeur en forme de scie qu'elles utilisent pour déposer les œufs dans les feuilles, pétioles, des bractées et des pétales de fleurs et des fruits en développement (Reitz, 2009). Elles sont plus larges que les mâles et peuvent varier en coloration de jaune à brun foncé alors que les mâles sont toujours jaune pâle. Le TPF est une espèce à parthénogenèse arrhénotoque, c'est-à-dire que les œufs non fécondés produisent des mâles haploïdes. Les femelles – diploïdes – proviennent uniquement des œufs fécondés (Reitz, 2009). Les femelles peuvent vivre jusqu'à 45 jours et pondre entre 150 et 300 œufs durant leur vie, se nourrissant essentiellement de pollen lorsque présent (Gerin et *al.*, 1999). Reitz (2009) a récemment publié une revue de littérature très complète sur la biologie et l'écologie du TPF.

1.3. La lutte au TPF en serriculture

Bien que les thrips soient le plus souvent ciblés avec des applications d'insecticides (Morse et Hoddle, 2006), spécialement dans les cultures sensibles aux virus comme les plantes ornementales, les informations concernant la lutte chimique au TPF indiquent que l'éventail d'insecticides efficaces est limité. La résistance aux insecticides a été documentée pour un nombre important de classes chimiques, incluant les organochlorés, organophosphorés, carbamates, pyréthrinoïdes et les spinosynes (Bielza, 2008). Compte tenu de la capacité de *F. occidentalis* à résister aux principales classes d'insecticides qui dominent le marché (Broadbent et Pree, 1997; Jensen, 2000), il est d'intérêt actuel de diversifier les moyens de contrôle en intégrant des agents de lutte biologique dans la gestion de ce ravageur, ce qui permettrait de préserver les insecticides existants en développant des stratégies de gestion de la résistance (van Lenteren, 2000; van Driesche *et al.*, 2006). De plus, la dépendance exclusive aux insecticides chimiques n'est pas une option durable étant donné les coûts élevés dus à la

nécessité d'applications répétées, sans compter les dangers pour ceux qui les manipulent et les effets néfastes sur les organismes bénéfiques et l'environnement (Morse et Hoddle, 2006). L'utilisation de pesticides conventionnels dans la production de plantes ornementales en serre fait également l'objet d'une diminution substantielle en raison de la demande croissante des consommateurs pour des alternatives aux pesticides chimiques (Castagnoli et Simoni, 2003) et à l'augmentation des législations sur l'usage des pesticides (Heinz *et al.*, 2004; Gerson et Weintraub, 2007). Actuellement, de plus en plus d'éléments de lutte intégrée sont insérés dans les programmes de gestion des ravageurs puisqu'une forte demande pour des méthodes de contrôle non chimiques émerge dans de nombreux pays, notamment en Europe et au Canada (Albajes *et al.*, 1999). De plus, l'environnement unique de la serre – qui constitue un milieu fermé – simplifie l'utilisation des principes de lutte biologique (van Lenteren, 2000).

1.3.1. La lutte antiparasitaire intégrée

La lutte antiparasitaire intégrée (LAI) est définie comme la sélection, l'intégration et la mise en œuvre du contrôle des ravageurs sur la base des conséquences économiques, écologiques et sociales prédites (Dent, 1995). Cette approche compréhensive vise à réduire le niveau des populations de ravageurs à un niveau acceptable, tout en considérant d'autres facteurs tels que son efficacité, sa viabilité économique et sa compatibilité écologique (Kogan, 1998). Elle se distingue principalement de par son utilisation maximale de moyens et d'agents de contrôle naturels, tels que les conditions climatiques ainsi que certains organismes pathogènes, prédateurs et parasites – afin de maintenir les populations de ravageurs sous le seuil de dommages économiquement acceptable (Dent, 1995). Ainsi, la LAI utilise une approche à deux volets : par la gestion de l'environnement, de façon à prévenir l'apparition de ravageurs et pathogènes, et par l'utilisation de seuils pour décider comment et quand traiter les ravageurs (Pedigo et Rice, 2009). L'utilisation de la LAI prend de l'expansion et seulement les pesticides qui se combinent bien avec les ennemis naturels sont utilisés (Gullino et Wardlow, 1999). En pratique, la LAI implique le suivi et l'identification des populations de ravageurs, ainsi que la tenue d'un registre détaillé. Ces informations sont utilisées pour l'évaluation et le développement de stratégies de gestion, qui impliquent une ou plus souvent une combinaison des quatre principales catégories de mesures; culturelles – par la manipulation de l'environnement, chimiques/biochimiques – par l'utilisation de pesticides/biopesticides,

physiques – par l'utilisation d'outils et de matériaux, et finalement biologiques – par l'utilisation d'ennemis naturels. Albajes *et al.* (1999), dans leur ouvrage consacré aux exemples d'études appliquées au niveau commercial pour la lutte biologique et intégrée aux ravageurs et maladies dans les cultures maraîchères et ornementales, ont dédié un chapitre à la lutte biologique aux thrips (Castañé *et al.*, 2002).

1.3.1.1. Les agents de lutte biologiques contre le TPF

De nombreux prédateurs peuvent être utilisés pour contrôler les populations de TPF en culture de serre. Plusieurs espèces d'Anthocoridés *Orius spp.* (Heteroptera: Anthocoridae) permettent le contrôle des individus adultes avec succès (Chambers *et al.*, 1993; Heinz *et al.*, 2004). Des nématodes entomopathogènes sont aussi efficaces pour contrôler le TPF, tels que *Steinernema feltiae* Filipjev (Nematoda : Steinernematidae), qui s'attaque particulièrement aux stades prénymphal et nymphal présents dans le sol (Ebssa *et al.*, 2001; Buitenhuis et Shipp, 2005). Ils offrent un bon contrôle du TPF et seraient compatibles avec d'autres agents de lutte biologiques (ALBs) (Ebssa *et al.*, 2001; Jacobson *et al.*, 2001). Finalement, un large éventail d'acariens prédateurs regroupe aussi des ALBs efficaces, la plupart des espèces utilisées en serre appartenant à la famille des Phytoséiides. Riudavets (1995) identifie dans une revue de la littérature les prédateurs utilisés en lutte biologique au TPF avec une attention particulière aux Phytoséiides et aux Anthocoridés.

1.3.2. La famille des Phytoséiides

Les Phytoséiides forment une grande famille d'acariens prédateurs qui s'alimentent de petits arthropodes et d'acariens mais aussi de pollen, de champignons et même de tissus végétaux sans toutefois causer de dommages (Gerson et Weintraub, 2007). Ils possèdent un bouclier dorsal caractéristique avec 20 paires ou moins de soies (Gerson et Smiley, 1990). Une vingtaine d'espèces (parmi presque 2250 espèces nommées jusqu'à maintenant) font actuellement l'objet d'un élevage de masse et sont vendues par une cinquantaine de compagnies à travers le monde (De Moraes *et al.*, 2004) dont les espèces les plus disponibles sur le marché appartiennent à la sous-famille des Amblyseiinae, comprenant les genres *Neoseiulus* et *Phytoseiulus* (Zhang, 2003).

McMurtry et Croft (1997) ont proposé quatre catégories de Phytoséiides correspondant à différents modes de vie et d'alimentation. Le rôle central du pollen se reflète dans cette classification récente où son utilisation est une caractéristique clé pour diviser les Phytoséiides en groupes fonctionnels. Le type I n'est représenté que par les espèces du genre *Phytoseiulus* qui sont des acariens hautement spécialisés pour les tétranyques (*Tetranychus* spp.) formant des toiles denses et irrégulières. Le type II se nourrit de tétranyques, mais aussi d'autres petits acariens, de pollen et d'exsudat de plantes. Le type III est le plus vaste, il regroupe des acariens généralistes et préférant souvent d'autres proies aux tétranyques, dans les toiles desquels ils peuvent s'empêtrer, comme les tarsonèmes (*Tarsonemidae* spp.) ou les thrips (*Thysanoptera* spp.). Ils peuvent aussi se nourrir de pollen mais préfèrent généralement des proies (van Rijn et Tanigoshi, 1999). Le type IV consiste en des espèces du genre *Euseius*, des prédateurs généralistes qui se reproduisent et se développent mieux avec un apport en pollen, et qui s'empêtrant dans les toiles des tétranyques. L'importance de ce système de classification prend tout son sens lorsqu'on l'applique à la sélection de Phytoséiides pour des cibles spécifiques en lutte biologique.

La lutte biologique aux thrips utilisant des acariens phytoséiides a commencée suite à l'observation d'acariens prédateurs se nourrissant de thrips de l'onion *Thrips tabaci* (Lindeman) dans des cultures de serres (MacGill, 1939; Woets, 1973). Les premières tentatives de contrôle des populations de thrips dans les serres furent réalisées avec *Neoseiulus barkeri* Hughes, autrefois appelé *Amblyseius mckenziei* (Ramakers, 1980), mais l'introduction d'une autre espèce indigène du Nord de l'Europe, *Neoseiulus cucumeris* Oudemans fût davantage efficace (de Klerk et Ramakers, 1986). Présentement, cet acarien est l'ALB le plus utilisé contre les thrips (Messelink *et al.*, 2006) et plus spécifiquement, *N. cucumeris* et *A. swirskii* sont les acariens prédateurs les plus utilisés en culture de serres de plantes ornementales au Canada.

1.3.2.1. Biologie du cycle de vie

Les Phytoséiides complètent habituellement une génération en une semaine à 25°C et la plupart produisent de 30 à 40 œufs par femelle (Zhang, 2003). Le cycle de vie comprend typiquement cinq stades : l'œuf, la larve, la protonympe, la deutonympe et l'adulte (Zhang,

2003). Les œufs sont oblongs et les larves ont trois paires de pattes alors que les nymphes et les adultes en ont quatre (Zhang, 2003). Le sexe ratio est biaisé en faveur des femelles, avec en moyenne un rapport de 3:1 pour la plupart des espèces (Zhang, 2003). Un recueil des informations pertinentes à ce sujet a été effectué par Moraes *et al.* (2004). La biologie des espèces qui nous intéressent dans ce projet, soit *N. cucumeris* et *A. swirskii*, est plus longuement discutée dans la présente section.

1.3.3. *Neoseiulus cucumeris* Oudemans (Acari: Phytoseiidae)

Au préalable connu sous le nom de *Amblyseius cucumeris*, cette espèce est originaire du climat tempéré de la Nouvelle-Zélande (Messelink *et al.*, 2006) et a connu une évolution taxonomique complexe (Beard, 1999). C'est un acarien de type III qui se nourrit de thrips, d'acariens et de pollen (Zhang, 2003) et ce fût le premier Phytoséiide dont l'alimentation sur des thrips a été rapportée (MacGill, 1939). Une souche commerciale sans diapause de cet acarien prédateur est disponible (van Houten *et al.*, 1995a). Il est d'ailleurs aujourd'hui le plus utilisé avec succès dans la lutte biologique aux thrips en serriculture à travers le monde (Shipp et Ramakers, 2004; Zilahi-Balogh *et al.*, 2007), et il est généralement appliqué selon un ratio prédateur:proie élevé via des introductions répétées ou comme mesure préventive (Zhang, 2003). Il est aussi utilisé efficacement contre plusieurs acariens phytophages, dont le tarsonème du fraisier *Phytonemus pallidus* Banks (Acari: Tarsonemidae), le tarsonème trapu *Polyphagotarsonemus latus* Banks et le tétranyque à deux points *T. urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) (Croft *et al.* 1998, Easterbrook *et al.* 2001; Weintraub *et al.*, 2003). L'utilisation de cette espèce comporte plusieurs avantages : il est facile à élever en masse et peut survivre longtemps à basse température – des femelles maintenues à 9°C survivent 4 mois et recommencent à produire des œufs trois jours après le retour à température ambiante et à une alimentation en proies (Gillespie et Ramey, 1988). *Neoseiulus cucumeris* est aussi capable de se reproduire en l'absence de proies lorsque nourri de pollen (Ramakers, 1990; van Rijn et Tanigoshi, 1999). Il a l'avantage d'être résistant au spinosad (Jones *et al.*, 2005), un biopesticide souvent utilisé en culture de serre (Gerson et Weintraub, 2007).

1.3.4. *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae)

Originaire de la région Méditerranéenne (de Moraes *et al.* 1986), cet acarien de type III est un prédateur généraliste qui se nourrit d'aleurodes, de thrips, de tétranyques, de pollen, de cochenilles et de leur miellat (Swirski et Ragusa 1977, Momen et El-Saway 1993, Mcmurtry and Croft, 1997). Ce large éventail de proies est avantageux puisqu'il peut être utilisé pour le contrôle de plusieurs espèces de ravageurs en serre (Symondson *et al.*, 2002). De plus, les populations de *A. swirskii* ont une croissance beaucoup plus rapide lorsque deux espèces de proies sont disponibles, ce qui améliore l'efficacité du contrôle biologique (Messelink *et al.* 2008). Ce nouvel agent de lutte a récemment été investigué pour évaluer sa capacité de prédation sur le tétranyque à deux points, le thrips de l'onion et le TPF (Wimmer *et al.*, 2008; Xu et Enkengaard, 2010) et il montrerait une préférence pour les thrips. Ainsi, même si *A. swirskii* ne contrôle pas les tétranyques de façon satisfaisante (van Houten *et al.*, 2005b), son habilité à se nourrir de cette proie peut réduire la pression de prédation sur l'espèce cible, par exemple le thrips. C'est pourquoi il doit être utilisé de concert avec d'autres prédateurs (Xu et Enkengaard, 2010). De par son origine géographique, il est particulièrement utile en culture de serre puisqu'il est adapté aux conditions chaudes et sèches (van Houten *et al.*, 2005b). De plus, il aurait une grande capacité à survivre à des périodes de disette alimentaire (Wimmer *et al.*, 2008). Il a été démontré que *A. swirskii* est capable de cannibaliser ses conspécifiques pour surmonter les situations où la densité de proies naturelles est faible (Rasmy *et al.*, 2004). *Amblyseius swirskii* est maintenant commercialisé pour lutter contre les aleurodes et les thrips (Gerson et Weintraub, 2007).

1.4. Problématique

1.4.1. Le supplément alimentaire et la lutte biologique

Les plantes peuvent fournir naturellement des suppléments alimentaires aux prédateurs d'arthropodes herbivores, une adaptation qui peut leur valoir une protection contre l'herbivorie en augmentant la performance des ennemis naturels (van Rijn *et al.*, 2002a) et leur rétention dans la culture (van Houten et van Stratum, 1995). Comme nous l'avons vu, plusieurs Phytoséiides (de types II, III et IV) peuvent se nourrir de pollen et cette habilité leur permet d'augmenter le taux de survie des individus durant les périodes de raréfaction des proies

(McMurtry et Croft, 1997). Le pollen est depuis longtemps utilisé comme une source alimentaire pour élever des colonies de Phytoséiides à des fins de recherche (McMurtry et Scriven, 1964). Parallèlement, les pollens ont été reconnus comme étant un facteur important dans le succès du contrôle biologique des tétranyques (McMurtry et Johnson, 1965; Kennett *et al.*, 1979; McMurtry, 1992; Barret and Kreiter, 1995; McMurtry et Croft, 1997; Maoz *et al.*, 2008) et des thrips (Ramakers, 1990; Van Rijn and Sabelis, 1993; Van Rijn *et al.*, 1999).

Dans la culture de poivrons (*Capsicum annuum*, L.), les ennemis naturels utilisés tels que *N. cucumeris* et certaines espèces d'anthocoridés ont beaucoup de succès ; les populations de prédateurs se maintiennent toute la saison à partir du mois de mars sans réintroduction (van Houten et van Stratum, 1995). Cette persistance, qui se produit même en l'absence de thrips, peut être attribuée à la présence de pollen comme une source alimentaire alternative (Ramakers, 1988; van Rijn et van Houten, 1991 ; van den Meiracker et Ramakers, 1991; van Rijn et Sabelis, 1993). Des observations similaires ont été faites pour le prédateur *A. swirskii*; les populations ont efficacement contrôlé le TPF lorsque du pollen de Pin (*Pinus brutia* Ten.) était appliqué sur les plants de poivron, et se sont maintenues dans la culture même lorsque la densité de ravageurs était très faible (Kutuk et Yigit, 2011). L'ajout de pollen de quenouille (*Typha latifolia* L.) sur une culture de concombres a aussi entraîné un plus grand nombre de prédateurs sur les feuilles saupoudrée de pollen, résultant en un meilleur contrôle des populations d'aleurodes du tabac par *A. swirskii* (Nomikou *et al.*, 2003 et 2010).

Sur les plants de concombres parthénocarpiques cultivés en serre, le pollen est virtuellement absent. Le contrôle de populations de ravageurs sur des cultures prodiguant peu de pollen est plus difficile, tout comme sur celles de plantes ornementales telles la rose et le chrysanthème (Sabelis et Van Rijn, 1997; Messelink *et al.*, 2006). Dans ces cultures, des introductions répétées d'acariens prédateurs sont nécessaires pour parvenir au contrôle du TPF (Ramakers *et al.*, 1989; Bennison *et al.*, 1990; Jacobson *et al.* 2001). La nécessité de répéter l'application de prédateurs sur la culture implique en partie que les niveaux de thrips sont trop faibles pour maintenir une population de prédateurs (van Rijn *et al.*, 1999). En effet, plusieurs études démontrent une faible réponse numérique de la part de *N. cucumeris* à de faibles densités de proies, ce qui entraîne des niveaux inacceptables de thrips sur les plants (Ramakers *et al.*, 1989; Gillespie, 1989; Brødsgaard et Hansen, 1992). Conséquemment, des insecticides

sont encore requis afin de débiter la culture sans TPF lors de la plantation (Messelink *et al.*, 2006) et un coût élevé est associé aux nombreuses réintroductions de prédateurs nécessaires tout au long de la saison.

Dans les cultures de plantes ornementales, la tolérance aux dommages est très faible et idéalement, l'établissement des ravageurs doit être prévenu en relâchant les prédateurs avant l'arrivée de ceux-ci (Skirvin *et al.*, 2007). L'absence de nourriture durant cette période pourrait être compensée par l'ajout d'un supplément alimentaire (Van Rijn *et al.*, 1999; Van Rijn *et al.*, 2002b; Hulshof *et al.*, 2003), puisque l'habileté d'utiliser le pollen comme source alimentaire alternative permettrait l'introduction préventive et le maintien des populations d'acariens prédateurs lors de faibles densités de thrips (Ramakers, 1990; van Rijn et Sabelis, 1990). L'alimentation sur le pollen résulte en des densités de prédateurs plus élevées et conséquemment, en des densités de thrips plus faibles comparées aux situations où le pollen est absent (van Rijn et Sabelis, 1993). Cela s'explique en partie par le fait que l'ajout de pollen dans une culture augmente la fécondité et donc l'abondance de plusieurs espèces d'acariens prédateurs (van Rijn *et al.*, 2002b; Duso *et al.*, 2004; Hoogerbrugge *et al.*, 2008 et Nomikou *et al.*, 2009). Les populations établies de prédateurs doivent également demeurer suffisamment élevées tout au long de la culture pour contrôler adéquatement les ravageurs et éviter l'atteinte du seuil de dommages inacceptables, ce qui peut être réalisé à l'aide d'applications régulières de pollen sur les plants cultivés (Van Rijn *et al.* 1999).

1.4.1.1. Le choix du supplément alimentaire

Pour choisir un supplément alimentaire adéquat, plusieurs critères sont à prendre en compte tels que: l'accessibilité de la source de nourriture, la capacité de stockage sans altération de la qualité nutritive, les effets bénéfiques sur la valeur adaptative des Phytoséiides et le potentiel pour une utilisation ultérieure dans les cultures de serre. La valeur nutritive du pollen varie d'une espèce de plante à l'autre, et ainsi les réponses développementales et reproductives des Phytoséiides aux divers pollens peuvent varier considérablement (Kennet *et al.*, 1979; Tanigoshi *et al.*, 1993; Yue et Tsai, 1996; Abou-Setta *et al.*, 1997; McMurtry et Croft, 1997; Emmert *et al.*, 2008; Lundgren, 2009; Al-Shammery, 2011). De plus, les adaptations pour faciliter l'alimentation sur des sources de nourriture autres que des proies –

de nature sensorielles, morphologiques et digestives – diffèrent grandement d'une espèce à l'autre. Ces spécialisations ont largement été documentées par Lundgren (2009). L'élucidation des facteurs de profitabilité des différents pollens, et par extension d'autres suppléments alimentaires potentiels, servira à optimiser l'élevage et l'utilisation des Phytoséiides prédateurs en culture de serre.

Outre leur caractère nutritif, les pollens peuvent être appréciables selon la facilité avec laquelle ils sont récoltés. Van Rijn et Tanigoshi (1999) démontrent que les pollens produits par des plantes pollinisées par le vent – dits anémophiles – produisent du pollen de profitabilité similaire à celle des pollens les plus utilisés pour l'élevage en laboratoire, mais que la quantité de grains par inflorescence peut être multipliée par 10 pour le bouleau et même par 500 dans le cas du pollen de quenouille. Pour le maïs, l'une des plantes les plus cultivées au monde, cette quantité peut être multipliée par plus de 600 par épi (Jarosz *et al.*, 2003). Cela réduit grandement l'effort de récolte par grain de pollen (van Rijn et Tanigoshi, 1999). Le pollen récolté par les abeilles pourrait être une autre alternative pour réduire ce coût, toutefois les grains perdaient leur valeur nutritive plus rapidement que les grains récoltés à la main (1 à 2 jours versus plusieurs jours), probablement dû à l'absorption d'eau présente dans l'air lors du transport (van Houten et van Rijn, résultats non publiés). Pour sa part, la qualité du pollen de *Typha* spp. demeure constante pour au moins une semaine aux conditions ambiantes (Nomikou *et al.*, 2002; van Rijn *et al.* 2002a).

Des sources autres que végétales ont aussi été investiguées; les œufs de la pyrale Méditerranéenne de la farine (PMF) *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) et de l'alucite des grains *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Tineidae), sont couramment utilisés dans la production commerciale de divers ennemis naturels dont les coccinelles, les chrysopes, les hétéroptères prédateurs du genre *Orius* et les parasitoïdes d'œufs du genre *Trichogramma* (Bigler *et al.*, 1987, Grenier *et al.* 1989; de Clercq 2008). Les œufs de la PMF ont plus récemment été évalués – seuls ou dans le cadre d'une diète mixte – en tant qu'aliment alternatif pour la coccinelle à deux points *Adalia bipunctata* Linnaeus (Coleoptera: Coccinellidae), (De Clercq *et al.*, 2005) et *Propylea japonica* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae) (Hamasaki et Matsui, 2006) deux prédateurs commercialisés pour la lutte au puceron. Jusqu'à maintenant, peu d'études ont été réalisées sur l'adéquation des œufs de la

PMF pour les acariens prédateurs. Vantornhout *et al.* (2004) ont démontré que *Iphiseius degenerans* Berlese, un acarien prédateur généraliste de type III (McMurtry et Croft, 1997) pouvait se développer jusqu'au stade adulte en se nourrissant d'œufs de PMF. Momen et El-Laithy (2007) affirment qu'ils sont une bonne source alternative de nourriture pour *Neoseiulus barkeri* Hughes et *Amblyseius zaheri* Yousef & El-Borolossy, deux acariens phytoséiides largement utilisés dans les cultures en Égypte.

1.4.1.2. La valeur nutritive

Le profil nutritionnel varie considérablement entre les espèces – qu'elles soient végétale ou animale – et ces différences non seulement modulent les réponses physiologiques des ennemis naturels mais aussi dictent leur comportement alimentaire dans la culture (Lundgren, 1999). Les qualités nutritives du pollen en font un aliment unique parmi ceux provenant de végétaux : il est riche en protéines, lipides, carbonhydrates et minéraux (Lundgren, 1999). Toutefois, pour la plupart des insectes incluant les ennemis naturels, les fonctions physiologiques d'une multitude de nutriments sont encore peu connues (Chapman, 1998; Lundgren, 1999).

Le pollen est principalement une source de composés azotés et la concentration en protéines varie considérablement entre les différents ordres de plantes – allant de 12 à 61% chez les angiospermes (Roulston et Cane, 2000) – mais tous contiennent abondamment l'ensemble des acides aminés essentiels (Lundgren, 1999). Les pollens contiennent des glucides simples et complexes sur lesquels les insectes et autres ennemis naturels dépendent pour la production d'énergie et la métabolisation des graisses et des acides aminés (Chapman, 1998). Le contenu en lipide varie de 1.5 à 18.9% du poids sec du pollen et certains des acides gras retrouvés en abondance – notamment dans le pollen de quenouille et de maïs (Stanley et Linskins, 1974) – joueraient un rôle dans le fonctionnement du système nerveux, de la spermatogénèse et de l'ovogénèse (Chapman, 1998). De plus le pollen est une source de stérols, dont les ennemis naturels dépendent pour créer des hormones qui jouent un rôle critique dans leur développement et comportement (Chapman, 1998; Cohen, 2004). La composition détaillée du pollen, sa valeur nutritionnelle et son adéquation comme aliment pour les insectes et autres ennemis naturels a été largement détaillée par Baker et Baker

(1983), Lundgren (1999), Roulston et Cane (2000) et Wäckers (2005). Une analyse biochimique exhaustive a également été réalisée sur les œufs de la PMF par Specky *et al.* (2003) où les protéines, dont les acides aminés spécifiques, les lipides et les glucides ont été dosés.

1.4.1.3. Les effets sur les paramètres biologiques

Les taux de survie, de développement et de reproduction varient grandement lorsque des prédateurs sont alimentés de différents suppléments alimentaires (Lundgren, 1999). En général, le pollen est considéré comme l'aliment préféré des stades immatures de plusieurs acariens phytoséiides (Vantornhout *et al.*, 2004). Par exemple, *N. cucumeris* montre un meilleur taux de survie des stades immatures et une période d'œuf à œuf plus courte lorsque nourri de pollen (Castagnoli et Simoni, 1990). Van Rijn et Tanigoshi (1999) ont testé environ 25 espèces de pollen comme source alimentaire pour *N. cucumeris* et *I. degenerans*, ce dernier étant largement utilisé pour le contrôle de thrips dans les cultures de serres (Sabelis et van Rijn, 1997). Le pollen de fève (*Vicia faba* L.), d'espèces de rosacées et de quenouille (*T. latifolia* L.) ont engendré le plus haut taux d'oviposition pour les deux espèces comparé à une alimentation de *T. urticae* (Van Rijn et Tanigoshi, 1999). Parallèlement, en se nourrissant de pollen de quenouille, *A. swirskii* a atteint un maximum d'oviposition (Lee et Gillespie, 2011) et Park *et al.* (2010) ont observé un temps de développement plus court pour les femelles de *A. swirskii* se nourrissant de pollen de quenouille par rapport à celles nourries de thrips par Wimmer *et al.* (2008). Plus récemment, Goleva et Zebitz (2013) ont démontré que d'autres pollens seraient aussi profitables que le pollen de quenouille; parmi les 21 pollens testés 18 seraient de qualité égale ou supérieure pour *A. swirskii* en termes des paramètres biologiques mesurés lorsque comparés à la littérature. Parmi les plus profitables se trouvent les pollens du marronnier commun *Aesculus hippocastanum* L., du crocus de printemps *Crocus vernus* Hill, du cactus du genre *Echinocereus* et de l'arbre *Paulownia tomentosa* Steud. Nguyen *et al.* (2013) ont pour leur part mis en évidence le fait que des diètes artificielles pouvaient être utilisées avec succès pour le développement et la reproduction de *A. swirskii*.

1.4.2. La prédation intragilde entre agents de lutte biologique

Les stratégies de lutte biologique intègrent de plus en plus une communauté de plusieurs espèces d'ennemis naturels et de parasites (Janssen *et al.*, 1998 ; Prasad et Snyder, 2006 ; Evans, 2008), ce qui inévitablement crée de nouvelles interactions trophiques non seulement entre la culture et les ravageurs, mais aussi entre les ennemis naturels (Janssen *et al.*, 1998). Comme de nombreux ALBs sont des prédateurs généralistes, leurs spectres alimentaires se chevauchent et ils se retrouvent compétiteurs pour la même source de nourriture. Ce type d'interaction a été décrit par Polis *et al.* (1989) qui définissent que lorsque deux ennemis naturels partagent la même proie, et qu'au moins un des deux prédateurs se nourrit de l'autre, on assiste à de la prédation intragilde (PIG). Par convention, le prédateur dominant dans cette interaction est décrit comme le prédateur intragilde (IG) et le prédateur intermédiaire, proie IG. De ce fait, le prédateur IG agit à la fois comme compétiteur – via la ressource partagée – et comme prédateur de la proie IG (Daugherty *et al.*, 2007). Deux publications d'envergure démontrent que les interactions intragildes sont répandues dans les systèmes associés aux nématodes et aux arthropodes ravageurs (Rosenheim *et al.*, 1995; Daugherty *et al.*, 2007). Il est maintenant évident que la PIG peut influencer le contrôle biologique en modulant la coexistence des espèces prédatrices (Rosenheim et Harmon, 2006; Vance-Chalcraft *et al.*, 2007) et ainsi affecter le contrôle des thrips et autres ravageurs dans les cultures de serre. Dépendamment du cas étudié, elle peut avoir un effet négatif ou non sur la densité des ravageurs et, par conséquent, influencer le contrôle des ravageurs en augmentant ou en réduisant son efficacité (Rosenheim *et al.*, 1995; Walzer et Schausberger, 1999; Finke et Denno, 2003; Prasad et Snyder, 2004; Rosenheim et Harmon, 2006; Daugherty *et al.*, 2007; Gerson et Weintraub, 2007).

Les modèles de simulation prédisent généralement que la PIG perturbe le contrôle biologique (Rosenheim *et al.*, 1995) et des données expérimentales supportent cette hypothèse. Par exemple, Denno et Finke (2006) ont observé que les réseaux trophiques avec plusieurs espèces de prédateurs généralistes seraient beaucoup moins efficaces pour la suppression des herbivores que des réseaux composés en grande partie de prédateurs spécialistes. Toutefois, la littérature présente aussi des exemples où, comme l'ont mentionné Polis *et al.* (1989), la PIG permet aux populations de prédateurs de se stabiliser avec le temps, par exemple en

fournissant une source de nourriture alternative lorsque les populations de proies sont peu abondantes (Janssen *et al.*, 2006 ; Daugherty *et al.*, 2007; Janssen *et al.*, 2007 ; Vance-Chalcraft *et al.*, 2007). En effet, la présence d'une proie alternative est parfois une composante critique de la modulation de l'occurrence ou de la sévérité de la PIG (Gillespie et Quiring, 1992).

Ainsi, il est souvent difficile de prédire comment ces interactions influencent les ratios prédateur:prédateur et prédateur:proie puisque la variabilité de la plante hôte, de l'abondance des proies, des caractéristiques spécifiques des agents, de la complexité des réseaux trophiques (Rosenheim *et al.*, 1995) et des traitements aux pesticides (Gerson et Weintraub, 2007) sont autant de facteurs intimement reliés dont dépendent l'issue de la LAI.

L'existence de prédation interspécifique a été démontrée chez plusieurs espèces de Phytoséiides (Croft et Croft, 1996; Croft *et al.*, 1996;. McMurtry et Croft, 1997; Walzer et Schausberger, 1998 et 1999; Schausberger, 1999; Montserrat *et al.* , 2006; Buitenhuis *et al.*, 2010a) parmi lesquels certains généralistes se montrent des prédateurs IG plus agressifs que les spécialistes (Schausberger et Croft, 2000). Ainsi, lorsque plusieurs de ces espèces sont utilisées ensemble comme ALBs, il est important d'aborder les effets potentiels de leurs interactions sur l'issue du contrôle biologique.

1.4.2.1. *Amblyseius swirskii* versus *Neoseiulus cucumeris*

Les acariens prédateurs *A. swirskii* et *N. cucumeris* sont des ALBs communément utilisés ensemble pour lutter contre les thrips dans plusieurs cultures de serres, par exemple les cultures de poivrons, de concombres et de plantes ornementales (Arthurs *et al.*, 2009; Buitenhuis *et al.*, 2010). *Amblyseius swirskii*, qui est disponible commercialement depuis relativement peu de temps, coûte plus du double du prix de *N. cucumeris*, ce dernier étant facile à élever en masse (Nomikou *et al.*, 2001; Messelink *et al.*, 2006). Ainsi, les producteurs appliquent habituellement *N. cucumeris* au début de la récolte en grande quantité pour favoriser l'établissement des prédateurs et plus tard ajoutent *A. swirskii* (Buitenhuis *et al.*, 2010a).

Bien que *A. swirskii* pourrait être supérieur à *N. cucumeris* pour le contrôle des thrips selon certaines études (van Houten *et al.*, 2005; Messelink *et al.*, 2006), il y a encore trop de

facteurs inconnus pour décider lequel est le meilleur prédateur. Par exemple, le taux d'accroissement intrinsèque de la population est similaire pour les deux espèces (Cloutier *et al.*, 1995; Lee et Gillespie, 2011). De plus, une étude de Arthurs *et al.* (2009) démontre que la fécondité des deux espèces est similaire avec une alimentation de larves de thrips mais lors de tests en culture de serre de poivrons, *A. swirskii* fût de loin le prédateur le plus efficace, ce qui s'est également traduit par une diminution substantielle des dommages visibles. Comme le soulève Hewitt (2013), une raison pour ces différences dans leur performance respective pourrait être due à leur origine géographique et au climat qui y est associé, *A. swirskii* provenant d'une région sub-tropicale et *N. cucumeris*, une région tempérée.

Il a récemment été démontré que ces deux espèces sont mutuellement des prédateurs IG (Buitenhuis *et al.*, 2010a) : contrairement à de nombreuses interactions IG où il y a un prédateur IG et une proie IG, *A. swirskii* et *N. cucumeris* s'engagent dans une PIG mutuelle où les adultes de chaque espèce s'alimentent des juvéniles de l'espèce concurrente (Polis *et al.*, 1989; Polis & Holt, 1992). Les stades juvéniles, de la larve à la deutonymphe, seraient particulièrement vulnérables et chaque espèce montre une préférence pour les stades juvéniles de l'autre prédateur par rapport aux larves de thrips lors de tests en laboratoire (Buitenhuis *et al.*, 2010a).

1.4.2.2. Proie trophique ou proie intragilde : une question de qualité?

Contrairement à ce qui sous-tend la théorie de la PIG, où la qualité de la proie IG est relativement faible par rapport à celle de la proie trophique (Polis, 1981; Polis *et al.*, 1989), Buitenhuis *et al.* (2010) ont observé que la proie IG semblait être de qualité égale ou supérieure à celle de la proie trophique et ce, pour *A. swirskii* et *N. cucumeris*. Il a été démontré par plusieurs auteurs que l'abondance de proies trophiques permet habituellement de diminuer la PIG (Polis, 1981; Polis *et al.*, 1989; Onzo *et al.*, 2005; Zannou *et al.*, 2005; Meszaros *et al.*, 2007). Toutefois dans ce cas-ci, à la fois *A. swirskii* et *N. cucumeris* montrent une préférence pour la proie IG, tendance marquée chez *A. swirskii* qui préfère les larves de *N. cucumeris* aux larves de thrips même lorsque les deux types de proies sont abondantes (Buitenhuis *et al.*, 2010a). Le comportement de défense typique des larves de thrips (Bakker et Sabelis, 1989) a été observé durant cette étude, qui permet à la larve de thrips d'échapper à la

prédation. Les stades juvéniles des acariens prédateurs à l'étude ne démontrant aucune contre-attaque de ce genre (J. Faucher Delisle, obs. personnelle), la profitabilité de ces deux proies, en termes d'énergie nécessaire à l'attaque et de taux de succès, est possiblement différente.

La petite taille des acariens phytoséiides (250-400 μm) (Zhang, 2003) implique qu'il leur est difficile de capturer les stades plus avancés des larves du TPF, qui sont relativement de plus grande taille (larve de premier stade: 350 μm ; larve de deuxième stade: 800 μm ; adulte: 1200 μm) (Lewis, 1997). Ainsi, les thrips adultes sont impossibles à maîtriser dû à leur taille supérieure ainsi qu'à leur habileté à sauter et à s'envoler hors de portée (Gillespie, 1989). Les larves de thrips sont quant à elles fréquemment attaquées avec succès par les Phytoséiides adultes, particulièrement lorsque celles-ci sont jeunes; le ratio prédateur:proie est plus grand et les larves sont moins susceptibles de contre-attaquer en secouant brusquement leur abdomen et en produisant une goutte de fluide rectal (Bakker et Sabelis, 1989; Sabelis et van Rijn, 1997). Conséquemment, les acariens prédateurs attaquent les larves de thrips de premier stade avec un taux de succès beaucoup plus élevé que celles de deuxième stade (Kajita, 1986; Bakker et Sabelis, 1989; van der Hoeven et van Rijn, 1990).

Considérant que les individus adultes surmontent difficilement le comportement de défense des larves de thrips, il est possible que les Phytoséiides juvéniles n'arrivent pas à attaquer les larves (Sengonca et Bendiek, 1988) ou montrent une probabilité réduite d'attaque (Shipp et Whitfield, 1991). Dans ce cas, les juvéniles peuvent soit se nourrir sur les larves de thrips tuées par les adultes et partiellement consommées, tel qu'observé par Cloutier et Johnson (1993a), soit cannibaliser des individus conspécifiques, ou bien encore se nourrir sur une autre proie ou un aliment alternatif (Sabelis et van Rijn, 1997). Les proies alternatives, telles que les tétranyques, les tarsonèmes (*Tarsonemus* spp.) et les acariens ériophyoides (*Eriophyidae* spp.), ainsi que plusieurs espèces de pollen, sont avérées être des aliments de qualités suffisantes pour permettre le développement complet et la ponte de plusieurs espèces de Phytoséiides (exemples dans Swirskii *et al.*, 1967a, b et 1970; Overmeer 1985; Duso et Camporese, 1991; van Houten *et al.*, 1995b).

Le comportement de défense des larves de thrips influence donc fortement le taux de prédation des acariens prédateurs (Bakker et Sabelis, 1989), ayant pour conséquence sur le contrôle biologique qu'une grande proportion du cycle de vie de la proie échappe à la

prédation, ce qui pourrait limiter le succès du contrôle des populations de thrips (Cloutier et Johnson, 1993a). Par exemple, Gillespie et Ramey (1988) ont observé que les larves de TPF sont une proie « coûteuse » pour *N. cucumeris* et il a été montré que cette espèce ne peut se nourrir que du premier stade larvaire (Bakker et Sabelis, 1989; Cloutier et Johnson, 1993a). Le temps de développement et le taux de survie des prédateurs juvéniles est lui aussi affecté (Bakker et Sabelis, 1989) et plusieurs tests en laboratoire ont été effectués sur les deux espèces à l'étude: Sengonca et Bendiek (1988) n'ont observé que 5% de survie des protonymphes de *N. cucumeris* lorsque nourris de larves de TPF de premier et de deuxième stade. Johnson (1990) a noté une baisse du taux de survie de *N. cucumeris* de 70% lorsque des larves de TPF ont été fournies au lieu de tétranyques, ainsi qu'une augmentation du temps de développement de 2 jours. Des résultats similaires ont été obtenus par Wimmer *et al.* (2008) où moins du tiers des *A. swirskii* juvéniles sont arrivés à maturité lorsqu'ils se nourrissaient de larves de thrips. Lorsque ces mêmes larves ont été congelées avant d'être fournies aux prédateurs, les temps de développement de *A. swirskii* et *N. cucumeris* étaient parmi les plus rapides observés (R. Buitenhuis, résultats non publiés). Aussi, le taux d'oviposition quotidien de *A. swirskii* avec des thrips comme proie ne représente qu'un tiers, voire la moitié de celui observé lorsque la source alimentaire est composée de plusieurs types de pollens ou d'une diète mixte (Nomikou *et al.*, 2003). Ceci indique que malgré une valeur nutritive potentiellement élevée, les thrips ne sont pas une source alimentaire avantageuse pour les prédateurs juvéniles, étant donné la difficulté qu'ils ont de s'en alimenter (Buitenhuis *et al.*, 2010a) et que la lutte biologique au TPF à l'aide de ces deux espèces, *A. swirskii* et *N. cucumeris*, utilisées de concert pourrait être perturbée par les interactions de PIG mutuelle.

1.4.3. Le supplément alimentaire module la prédation intragilde...

L'importance d'un supplément alimentaire est de plus en plus reconnue dans la dynamique de la PIG (Evans et England, 1996; Eubanks et Denno, 2000; Dinter, 2002; Lester et Harmsen, 2002; Onzo *et al.*, 2005), et pourrait être un facteur clé pour comprendre la variabilité qui y est observée (Rosenheim et Harmon, 2006). Ainsi, lorsque des Phytoséiides de type généraliste (de type III et IV) sont utilisés, une source alternative de nourriture peut être utilisée pour moduler les interactions IG (van Rijn *et al.*, 2002b; Hoogerbrugge *et al.*, 2008).

Les résultats de Daugherty *et al.* (2007) contestent l'hypothèse généralement admise en modélisation que la PIG perturbe nécessairement la lutte biologique et les programmes de conservation. Dans leur modèle, l'ajout d'un supplément trophique dans une dynamique de PIG a comme résultat principal de permettre une coexistence entre les deux prédateurs sans qu'un compromis dans la prédation de la ressource partagée à l'origine – en l'occurrence le ravageur – soit nécessaire, à condition que la proie IG reçoive une quantité suffisante et constante du supplément (Daugherty *et al.*, 2007). La coexistence est possible même dans le cas où la proie IG n'est pas un compétiteur supérieur, comme c'est le cas pour *N. cucumeris* et *A. swirskii* où *N. cucumeris* semble être un prédateur moins efficace. Par exemple, lorsqu'une introduction accidentelle de *A. swirskii* sur des plants de concombre en serre où *N. cucumeris* avait été appliqué, la population de *N. cucumeris* s'est retrouvée totalement éliminée (Messelink *et al.*, 2005). De plus, Daugherty *et al.* (2007) mentionne que lorsque la ressource partagée est exclue du système, la présence d'un supplément trophique permettrait le maintien des populations de prédateurs. Ces résultats suggèrent que dans les programmes de lutte biologique où il y a présence de PIG, les suppléments trophiques pourraient aussi favoriser la suppression du ravageur par le renforcement des populations de prédateurs et ainsi améliorer la co-suppression par le prédateur IG et la proie IG, rendant même possible l'élimination totale de la ressource partagée (Daugherty *et al.* 2007).

1.4.4. ... et affecte les ravageurs herbivores

Le pollen peut être utilisé par les acariens prédateurs mais ce ne sont pas les seuls à en profiter : les herbivores peuvent aussi utiliser le pollen pour se développer et se reproduire (Kirk, 1987; van Rijn *et al.*, 2002a; Wäckers *et al.*, 2007). Plusieurs auteurs ont rapporté que les thrips augmentent leur taux de reproduction lorsqu'ils ont accès à du pollen en plus de la plante elle-même (Hulshof et Vänninen, 1999 et 2002; Hulshof *et al.*, 2003), alors que les acariens prédateurs augmentent leur population lorsqu'ils sont nourris uniquement de pollen (van Rijn et Tanigoshi, 1999). Ces observations seraient aussi valables pour les œufs de la PMF: ce supplément alimentaire potentiel pour les prédateurs augmente considérablement le taux d'oviposition du TPF (Hulshof et Vänninen, 1999).

Des études de modélisation, basées sur des expérimentations en laboratoire, ont démontré que le pollen comestible réduit éventuellement les niveaux de populations de la proie, mais que durant la phase initiale il peut augmenter sa croissance (Sabelis et van Rijn, 2005). Puisque l'addition d'un supplément alimentaire peut réduire l'efficacité du contrôle biologique à court terme (van Rijn *et al.*, 2002b), certains auteurs ont conclu que ce serait une stratégie adéquate pour les cultures pérennes comme les plantes ornementales (Gerson et Weintraub, 2007).

Malgré le fait que les ravageurs utilisent aussi les sources supplémentaires de nourriture, les populations d'acariens prédateurs augmentent lorsque du pollen est ajouté, ainsi que leur capacité à contrôler leur proie (McMurtry et Croft, 1997). Van Rijn *et al.* (1999) ont observé que l'application de pollen de quenouille sur les cultures de concombre résulte en une augmentation de la croissance des populations d'*I. degenerans* et d'*Amblyseius limonicus* Garman et McGregor, alors que la population de thrips n'est pas stimulée. Généralement, l'ajout de pollen sur une culture augmente la fécondité et l'abondance de plusieurs espèces d'acariens prédateurs (exemples dans van Rijn *et al.*, 2002b; Duso *et al.*, 2004; Hoogerbrugge *et al.*, 2008; Nomikou *et al.*, 2010).

Ces observations sont confirmées par une étude démontrant que lorsque les plantes-hôtes sont enrichies d'une source de nourriture de haute qualité, dans ce cas-ci le pollen de quenouille, le taux de mortalité des œufs des prédateurs des thrips et des tétranyques à deux points *Tetranychus urticae* Koch, induit par la prédation par les thrips, était considérablement réduit (Janssen *et al.*, 2003). Il est possible que le pollen, en servant d'aliment alternatif, augmente l'habileté des Phytoséiides à supprimer les populations de leur proie, les tétranyques (Janssen *et al.*, 2003). Des évidences corrélationnelles supportent cette idée : les augmentations de croissance des populations d'acariens prédateurs sont souvent reliées à des événements naturels de « pluie » de pollen (Kennett *et al.*, 1979; McMurtry et Croft, 1997; Addison *et al.*, 2000).

Le supplément alimentaire influence aussi la distribution spatiale des proies et prédateurs du système (van Rijn *et al.*, 2002b; Skirvin *et al.*, 2007; Weintraub *et al.*, 2007) et à ce sujet, Cloutier et Johnson (1993a) ont émis l'hypothèse que lorsque *N. cucumeris* est relâché pour le contrôle du TPF, les facteurs encourageant les prédateurs adultes à s'alimenter

à proximité des œufs et des larves de thrips devrait contribuer à l'accroissement de la population locale, notamment en diminuant l'occurrence de la PIG (Cloutier et Johnson, 1993a). Il a aussi été démontré par plusieurs auteurs que la présence de pollen sur les plants augmente la rétention des prédateurs sur la culture (van Rijn et Sabelis, 1990; Skirvin *et al.*, 2006 et 2007). Fournir du pollen comme supplément pourrait donc avoir un effet indirect – comme inhibiteur de dispersion pour les adultes, et direct – comme source de nourriture, sur la survie des stades juvéniles (Cloutier et Johnson, 1993a) et conséquemment sur la pression de PIG.

1.4.4.1. L'application du supplément

Des tests expérimentaux du modèle de prédiction de van Rijn *et al.* (1999) dans des serres de concombres ont démontré que de petites quantités de pollen (environ 10 mg/plant/semaine) sont suffisantes pour augmenter la croissance de la population de l'acarien prédateur *I. degenerans* et subséquemment réduire les populations de TPF à des niveaux beaucoup plus bas que sans pollen. En effet, les modèles de simulation utilisés par van Rijn *et al.* (2002a) suggèrent que de limiter la disponibilité du pollen est plus avantageux pour les prédateurs que pour les thrips : ceci assurerait que les prédateurs recherchent activement des proies, tout en bénéficiant de la présence d'une source alimentaire alternative lorsqu'elles se raréfient ou sont absentes. Selon ces auteurs, une distribution restreinte permettrait aux prédateurs de monopoliser la ressource, sans toutefois cesser complètement d'exercer une pression de prédation suffisante aux sites occupés par les thrips, alors qu'une distribution plus uniforme permettrait aux thrips d'augmenter la croissance de leur population et d'échapper au contrôle par les prédateurs: si le pollen n'est pas limité, les prédateurs sont plus enclins à consommer du pollen que des proies, amenant ainsi une faible pression de prédation sur les thrips (Skirvin *et al.*, 2007). Ces observations concordent avec la façon dont les plantes produisent naturellement du pollen, du nectar ou des abris en petite quantité et à des sites spécifiques (van Rijn *et al.*, 2002a).

Ainsi, il n'est pas toujours évident de déterminer si la source de nourriture alternative, qu'elle soit fournie par la plante ou introduite artificiellement, favorise le contrôle biologique des ravageurs via ses effets sur les prédateurs, sur les ravageurs et sur leurs interactions. D'un

côté, lorsqu'elle est efficace elle augmente le taux de survie, la reproduction et la recherche alimentaire, non seulement du prédateur mais aussi du ravageur lorsque ce dernier a accès à la source de nourriture alternative. De l'autre, elle peut réduire le taux de prédation sur la proie, ce qui est le cas lorsque la source alternative et la proie sont substituables, mais aussi lors d'interactions IG entre les prédateurs.

Chapitre 2. Objectifs de recherche

Le but de ce projet de maîtrise est de déterminer l'impact d'un supplément alimentaire sur l'efficacité de deux acariens prédateurs, *Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris* comme agents de lutte biologique contre le thrips des petits fruits *Frankliniella occidentalis* (TPF) en serriculture ornementale. La finalité du projet serait de permettre aux producteurs d'augmenter les populations de prédateurs et d'améliorer le contrôle biologique des ravageurs dans leurs cultures. Ce projet se décline en trois objectifs, dont chacun fera l'objet d'un chapitre de ce mémoire:

1. Quantifier les taux de développement, de survie et de fécondité des deux espèces d'acariens prédateurs (*A. swirskii* et *N. cucumeris*) lorsqu'alimentées par différents types de suppléments alimentaires (pollens de quenouille, de maïs et de pomme, et œufs de la pyrale méditerranéenne de la farine) (Chapitre 3).

- 1.2. Établir la qualité nutritive des suppléments grâce à une analyse biochimique de leur composition.

2. Déterminer l'effet de la présence du supplément alimentaire – sélectionné à l'objectif 1 comme étant adéquat pour les deux espèces de prédateurs – sur les interactions trophiques (prédateur-proie) et intraguildes (prédateur-prédateur) de *A. swirskii* et *N. cucumeris* sur un modèle végétal standardisé (*Chrysanthemum*) (Chapitre 4).

3. Évaluer l'effet de l'application du supplément alimentaire sélectionné sur l'établissement et la rétention des populations de *A. swirskii* et *N. cucumeris*, sur leur contrôle des populations du TPF et sur les niveaux de dommages visuels observés à l'échelle d'une culture en serre de chrysanthèmes (Chapitre 5).

Chapter 3. Evaluation of various types of supplemental food for two species of predatory mites, *Amblyseius swirskii* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae)

DELISLE, J.F.,¹ SHIPP, L.² and BRODEUR, J.¹

¹ Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada H1X 2B2

² Agriculture and Agri-Food Canada, Greenhouse and Processing Crops Research Centre, Harrow, ON, Canada N0R 1G0

3.1. Abstract.

Although phytoseiids are best known as predators of phytophagous mites and other small arthropods, several species can also feed and reproduce on pollen. We assessed the profitability of two types of dietary supplements (three pollen species – cattail, maize and apple – and eggs of the Mediterranean flour moth *Esphestia kuehniella*) for the two species of predatory mites most commonly used as biocontrol agents in horticulture in eastern Canada, *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii*. In laboratory assays, we measured the effects of each diet on phytoseiid fitness parameters (survival, development, sex ratio, fecundity) and estimated the intrinsic rate of population increase (r_m) and as a mean of comparison, when fed the common targeted pest species Western flower thrips *Frankliniella occidentalis* larvae. A soluble protein assay was also performed on the alternative food sources as protein content is often linked to high nutritive value in literature. All food sources tested were suitable for *N. cucumeris* and *A. swirskii*, both species being able to develop from egg to adult. The dietary supplements had a beneficial impact on biological parameters, mostly resulting in shorter development times and higher survival rates when compared to thrips larvae. *Amblyseius swirskii* exhibited a wider dietary range than *N. cucumeris*. In terms of r_m value, flour moth eggs, cattail pollen and apple pollen are food sources of equal quality for *A. swirskii*, while apple pollen stands out when it comes to *N. cucumeris*. In contrast, maize pollen is a less suitable food source for *N. cucumeris* and *A. swirskii*. When fed flour moth eggs, the highest r_m values were observed for both *A. swirskii* (0.127 day⁻¹) and *N. cucumeris* (0.099 day⁻¹). Soluble protein content results did not match our hypothesis under which the most beneficial food source would contain the highest concentration in protein. Apple pollen proves to be an accessible, being available online, economic and suitable supplement for both predator species in laboratory conditions.

3.2. Introduction

Plants can provide non-prey foods to predators of herbivorous arthropods, an adaptation that may facilitate protection against herbivory by increasing the performance of natural enemies (van Rijn *et al.*, 2002a) and their retention in the crop (van Houten et van Stratum, 1995). Several phytoseiids, a large family of predatory mites broadly used as biocontrol agents, are mainly described as predators of phytophagous mites and small arthropods. However, many plant-inhabiting phytoseiid mites can feed and reproduce on pollen as well (Tanigoshi, 1981; McMurtry and Croft, 1997; Lundgren, 2009). In these taxa, pollen serves as a dietary supplement to prey of low quality or when prey is absent (Lundgren, 2009). It is also considered as the favorite food source for immature stages of several phytoseiid mites (Vantornhout *et al.*, 2004). Moreover, McMurtry and Rodriguez (1987) compiled an entire list of phytoseiids that reproduce better on pollen than on prey. Pollen as a food source has received considerable attention, long being utilized to rear phytoseiid colonies for research purposes (McMurtry and Scriven, 1964; van Rijn and Tanigoshi, 1999; Park *et al.*, 2011). Their ability to feed on pollen allows predatory mites to increase survival during periods of scarcity of prey (McMurtry and Croft, 1997; Tuovinen and Lindqvist, 2010). Accordingly, pollen has long been recognized as an important factor in the success of biological control of spider mites (McMurtry and Croft, 1997; Maoz *et al.*, 2008), whiteflies (Nomikou *et al.*, 2010) and thrips (Ramakers, 1990; van Rijn and Sabelis, 1993; van Rijn *et al.*, 1999).

Phytoseiid mite species clearly differ in their propensity/capacity to use pollen and its pivotal role is reflected in the classification system proposed by McMurtry and Croft (1997). The latter attempt to categorize the diversity of life-styles based primarily on the food habits of female predatory mites and among other aspects, the extent to which each species utilizes pollen. This key feature is used to divide phytoseiids into four major functional groups: type I do not feed on pollen, being highly specialized on animal prey; types II and III feed on pollen but prefer or have better performance on prey; and type IV shows the highest performance on a pollen diet. However, the nutritional value of pollen can vary from one plant species to another (Lundgren, 2009). Thus, the developmental and reproductive responses of phytoseiids to different pollen sources can vary considerably (McMurtry and Croft, 1997; Emmert *et al.*,

2008; Al-Shammery, 2011). A review of more than 90 studies that covers the period ranging from 1960 to 1994 shows this variation in developmental and reproductive responses within a compilation that tested pollen from nearly 200 different plant species as food for phytoseiid mites, often as a part of a wider test including prey (Kostiainen and Hoy, 1996).

Supplementary food items other than derived from plants also have been investigated with the possibility of arthropods egg consumption by certain predatory mites. Although eggs of the Mediterranean flour moth (MFM), *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) are frequently used as an alternative food source for natural enemies alone, as a part of a mixed diet or as a factitious host (De Clercq *et al.* 2005; Hamasaki et Matsui, 2006; Nguyen *et al.*, 2013), few studies have investigated its suitability for phytoseiids. Romeih *et al.* (2004) showed that *A. swirskii* Athias-Henriot (generalist type III predator) and *Euseius scutalis* Athias-Henriot (generalist type IV, specialist on pollen) can be mass-reared on *E. kuehniella* eggs. Similarly, *Iphiseius degenerans*, *Neoseiulus barkeri* Hughes and *A. zaheri* Yousef & El-Borolossy (all generalists type III predators) can develop on eggs of the MFM (Vantornhout *et al.* 2004; Momen and El-Laithy, 2007)

In this study we compared the profitability of different types of alternative food sources, vegetable and animal, that have been proven to be amongst the more suitable for phytoseiids: cattail (*Typha latifolia* L.), apple (*Malus domestica* L.) and maize (*Zea mays* L.) pollen, as well as MFM eggs. They have been chosen according to several prerequisites: accessibility of the food source, storage capacity without alteration of the nutritive quality, known beneficial effects on phytoseiid fitness and potential for subsequent agricultural use in greenhouse crops. The life history characteristics and intrinsic rate of population increase r_m of commercially available *A. swirskii* and *N. cucumeris* Oudemans were determined when fed on those dietary supplements, as well as western flower thrips first instar larvae (*Frankliniella occidentalis* Pergande), a common targeted pest species for both phytoseiid species. These two predatory mites are widely used in greenhouse cultivation of ornamental plants in Canada. They are generalist phytoseiids of the same functional group (III), feeding on pollen but known to prefer or to have better performance on prey (McMurtry and Croft, 1997). In addition, the nutritional quality of each supplemental food source was assessed through

biochemical analysis of their soluble protein content, which represents the proteins available to the predatory mites according to their feeding behavior (Flechtmann and Mcmurtry, 1992a).

3.3. Material & Methods

3.3.1. Cultures

Populations of predatory mites were obtained from Biobest (Canada) and maintained in two separate growth chambers at 25°C, 65-80% relative humidity and under a photoperiod of 16L:8D. Phytoseiids were reared on individual Lima bean plant stems, infested with two-spotted spider mites (*Tetranychus urticae* Koch) in order to use a food source different from the experimental treatments, maintained on a wire mesh in plastic tanks of 50 L capacity (58.4 x 39 x 29.8 cm) filled with water. The roots of the stems were in constant contact with the water while the foliage stayed dry, allowing the mites to proliferate in a healthy environment. The upper edge of each basin was coated with Tanglefoot® glue and placed on a tray filled with water to prevent contamination. A population of western flower thrips *F. occidentalis*, collected from a hibiscus (*Hibiscus* sp.) greenhouse at the Botanical Garden of Montreal (Canada), was maintained on potted chrysanthemum plants cv. Butterfield (Planterra, Dorval, Québec, Canada) in a growth chamber at 25°C, 60% humidity and a photoperiod of 16L: 8D.

3.3.2. Dietary supplements

The eggs of the MFM were provided by the Horticulture Research and Development Centre (St-Jean-sur-Richelieu, Québec, Canada). Fresh eggs (<24h) were killed and sterilized in a freezer (-15°C for 24h) and refrigerated (4°C) for up to two weeks before the trials. Cattail pollen was harvested on June 2011 at the Montréal Botanical Garden, while maize pollen (*Zea mays* L.) was harvested on July 2011 in a maize field at the CÉROM Grain Research Center (St-Mathieu-de-Beloeil, Québec, Canada). Apple pollen was provided by Firman Pollen Co. (Yakima, WA). The different pollens after collection or receipt were immediately transferred into small vials which were placed in a jar containing a color indicator dessicant agent (Drierite®) and then frozen at -20°C for long term storage or refrigerated (4°C) for up to two weeks during the experiments (van Rijn and Tanigoshi, 1999).

3.3.3. Experimental conditions and trials

The experimental unit was a Lima bean leaf disc (2 cm in diameter) placed upside down on filter paper Whatman® saturated with water, inside a Petri dish of 4cm of diameter covered with a lid. The lid contained a small venting hole to keep a suitable humidity level inside the dish. The Petri dishes were placed in a growth chamber at 25°C, 60-70% humidity and a photoperiod of 16L: 8D. A small piece of brown paper was placed in the center of the leaf disc as a refuge and oviposition site. It also prevented the mites from leaving the leaf disc and drowning, especially *N. cucumeris* (Arthurs *et al.*, 2009). Individuals were transferred to a new arena every day, containing a fresh leaf disc and food source according to the treatment. The development time of each developmental stage, survival rate to adulthood, escape rate (see below), oviposition rate and the secondary sex ratio (proportion of females in the progeny) of *A. swirskii* and *N. cucumeris* were determined when fed with alternative food sources or thrips larvae.

The 10 treatments included:

Predator + prey

1. *A. swirskii* + thrips larvae
2. *N. cucumeris* + thrips larvae

Predator + supplemental food

3. *A. swirskii* + flour moth eggs
4. *A. swirskii* + maize pollen
5. *A. swirskii* + cattail pollen
6. *A. swirskii* + apple pollen
7. *N. cucumeris* + flour moth eggs
8. *N. cucumeris* + maize pollen
9. *N. cucumeris* + cattail pollen
10. *N. cucumeris* + apple pollen

Three repetitions of this serie of 10 treatments were completed over time. At the beginning of each serie and for each predator species, 60 gravid females (for a total of 120)

were collected from the rearing culture and placed on Lima bean leaf disks (8 cm diameter) infested by spider mites. The leaf disks were placed upside down on filter paper Whatman® saturated with water, inside in Petri dishes of 9 cm diameter covered with a lid. An average of 20 females were put on individual infested leaf disks to ensure sufficient space and food supply. After 12 hours, 40 eggs per species (for a total of 80) were individually transferred to experimental arenas to obtain an initial number of eight eggs per treatment. Three series were completed to obtain 24 replicates per treatment.

3.3.3.1. Development time, survival rate and escape rate

Every 12 hours, the eggs were checked for hatching. After hatching, the immature predatory mites were fed *ad libitum* daily with the dietary supplement according to the treatment [0.05 mg of pollen (following preliminary tests), 10 flour moth eggs (according to Vantornhout *et al.*, 2004) or 10 first instar thrips larvae (according to Arthurs *et al.*, 2009)]. The presence of an exuvia was verified every 12 hours, indicating the transition to a new stage (van Rijn and Tanigoshi, 1999). Development time of each stage, from egg to adult, was calculated in hours. Death of individuals was set at mid-point between the last observation alive and the first dead. The survival rate to adulthood was calculated as well as the escape rate, i.e. when the mites escaped the leaf disk and were drown or not retrieved. After the experiment, each individual was mounted on a slide and observed under a microscope for sex determination.

3.3.3.2. Oviposition rate and sex ratio

Following Momen and El-Laithy (2007), during the last day of the deutonymph stage each female was placed with a male from the rearing colony for 24 hours. Each mated female was then fed *ad libitum* as described previously for each treatment. The duration of the adult pre-oviposition period was determined (time between the third molt, marking the beginning of adulthood, and the first egg laid). Since the rate of oviposition reaches a stable level after 3 days (van Rijn and Tanigoshi, 1999), eggs laid on days 4 and 5 were counted and removed after each observation interval of 12 hours. Those eggs were then placed on an isolated leaf disc in a Petri dish, fed on cattail pollen, raised to adulthood and then sexed to determine the

secondary sex ratio. Cattail pollen was used because it is suitable for both predatory mites, thus avoiding differential mortality of the offspring prior to sex determination.

3.3.3.3. Protein assay

Soluble protein content of supplemental food items was measured using the Bradford method (Roulston *et al.*, 2000). A standard calibration curve was initially performed with BSA (Bovine Serum Albumin) in concentrations ranging from 0 to 0.02 g / L. To do that, 0.7 g of each dietary supplement was ground and then transferred into a vial containing 2.5 ml of extraction buffer (Tris HCl) [25 mM]. The pH was adjusted to 7.5 (cytosolic). The mixture was centrifuged at 1200-1500 G, supernatant removed and the solution was re-suspended to fill aliquots of 250 μ L containing 200 μ L of Bradford reagent and volumes ranging from 0 to 50 μ L sample. Following incubation for 10 min at room temperature, the proteins were measured by reading the plate at 595nm.

3.3.4. Statistical analysis

Due to the nature of the data acquisition of development time for each stage (intervals of 12 h), the distribution presents a modal numeric response and was analyzed using a Kruskal-Wallis one-way test. The effects included in the model were Block, Treatment and Block*Treatment interaction. Block was set as a random effect. A Tukey's HSD test was performed on the ranks to determine the differences of least squares to an alpha error threshold of 5%. Adjusted means for survival rates to adulthood and escape rates were calculated and analyzed with a log-linear analysis of frequency tables.

The daily oviposition rates were analyzed using a one-way ANOVA on transformed data, using Log (X + 1). Model effects included Block, Treatment and Sex as well as interactions between them. Block was set as a random effect. A Tukey's HSD test was performed to determine the differences of least squares to an alpha error threshold of 5%.

The life-history data from each treatment were analyzed using an adapted method for the estimation of the intrinsic rate of increase (r_m) of arthropods (Wyatt and White, 1977). Having measured the total pre-oviposition period, d (days from egg hatch to first reproduction, as defined by the authors), the number of progeny (M_d) produced in an equal period (on days 4

and 5) was determined and the r_m calculated from the equation: $r_m = 0.749 (\log_e M_d)/d$, where 0.749 represents the correction constant for mite species (Wyatt and White, 1977). Secondary sex ratio was analyzed with a log-linear analysis of frequency tables.

The protein content data was compared between supplemental foods using a Kruskal-Wallis one-way test, followed by a Tukey's HSD test to determine the differences of least squares to an alpha error threshold of 5%.

3.4. Results

3.4.1. Survival rate, escape rate and development time

For *A. swirskii* and *N. cucumeris*, both sexes were analyzed together because this factor has no significant effect on the model for all developmental stages (ANOVA: *A. swirskii*, $F_{1,1} = 0.43$, $P = 0.6304$; *N. cucumeris*, $F_{1,1} = 0.10$, $P = 0.7826$). Both predatory mites species developed to adult stage on every food source and immature survival rate (*N. cucumeris*, $Chi^2 = 6.794$, $p = 0.1472$; *A. swirskii*, $Chi^2 = 3.69$, $p = 0.4500$) as well as escape rate (*N. cucumeris*, $Chi^2 = 8.412$, $p = 0.1426$; *A. swirskii*, $Chi^2 = 6.875$, $p = 0.1426$) were not different between treatments (Table 3.1). For all food sources, developmental time of *N. cucumeris* was similar during the egg and larval stages for all food sources ($F_{4,8} = 0.82$, $P = 0.5475$ and $F_{4,8} = 0.32$, $P = 0.8559$, respectively) (Table 3.1). Similarly, there was no difference between treatments in developmental time of egg, larva and protonymph of *A. swirskii* ($F_{4,8} = 0.77$, $P = 0.5753$, $F_{4,7} = 0.99$, $P = 0.4688$ and $F_{4,8} = 2.61$, $P = 0.1172$, respectively). For both species, the effects of the food source were the most pronounced during the deutonymphal stage (*N. cucumeris*, $F_{4,8} = 4.88$, $P = 0.0258$; *A. swirskii*, $F_{4,8} = 5.32$, $P = 0.0228$). For *N. cucumeris*, the shortest development times from egg to adult were observed when fed with cattail and apple pollen ($F_{4,6} = 33.60$, $P = 0.0002$). For *A. swirskii*, the same trend was observed as the cattail and apple pollen diets, as well as the flour moth eggs diet, led to the shortest egg to adult development times ($F_{4,7} = 8.91$, $P = 0.0063$).

Table 3.1. Duration ($X \pm SE$, days) of *Neosielus cucumeris* (a) and *Amblyseius swirskii* (b) developmental and pre-oviposition period when reared on different diets at 25°C. Survival rate to adulthood and escape rate are expressed in percentage of adjusted means. For each treatment, an initial number of 24 eggs were used (3 replicats X 8 individuals). Total number of individuals included in the analysis between parentheses. For each species, means within rows followed by different letters are significantly different (Tukey HSD on ranks averaged for developmental durations, χ^2 test for escape and survival rates).

a. <i>N. cucumeris</i> (N = 120)	Food source				
	<i>Thrips larvae</i>	<i>Flour moth eggs</i>	<i>Maize pollen</i>	<i>Cattail pollen</i>	<i>Apple pollen</i>
Egg	1.92 ± 0.05a	1.96 ± 0.05a	1.92 ± 0.05a	2.02 ± 0.05a	1.96 ± 0.05a
Larva	0.58 ± 0.05a	0.54 ± 0.05a	0.58 ± 0.05a	0.52 ± 0.05a	0.56 ± 0.05a
Protonymph	4.00 ± 0.48a	4.52 ± 0.47a	2.46 ± 0.48ab	1.68 ± 0.47bc	1.55 ± 0.46c
Deutonymph	2.77 ± 0.35a	2.37 ± 0.34a	2.69 ± 0.35a	1.54 ± 0.35a	1.50 ± 0.33a
Total	9.31 ± 0.46a	9.31 ± 0.43a	7.72 ± 0.45a	5.79 ± 0.42b	5.56 ± 0.41b
Pre-oviposition	1.85 ± 0.24ab	1.30 ± 0.21b	3.02 ± 0.22a	1.24 ± 0.19b	1.28 ± 0.20b
Survival	70.8%a	87.5%a	79.2%a	87.5%a	95.8%a
Escape	20.8%a	12.5%a	16.7%a	8.3%a	0%a

b. <i>A. swirskii</i> (N = 138)	Food source				
	<i>Thrips larvae</i>	<i>Flour moth eggs</i>	<i>Maize pollen</i>	<i>Cattail pollen</i>	<i>Apple pollen</i>
Egg	1.92 ± 0.07a	1.92 ± 0.07a	1.94 ± 0.07a	1.85 ± 0.07a	1.85 ± 0.07a
Larvae	0.58 ± 0.04a	0.54 ± 0.04a	0.60 ± 0.04a	0.58 ± 0.04a	0.56 ± 0.04a
Protonymph	1.42 ± 0.11a	1.26 ± 0.11a	1.38 ± 0.11a	1.25 ± 0.11a	1.15 ± 0.11a
Deutonymph	1.19 ± 0.10ab	1.10 ± 0.10ab	1.46 ± 0.10a	0.94 ± 0.10b	1.02 ± 0.10b
Total	5.11 ± 0.10ab	4.80 ± 0.09b	5.39 ± 0.09a	4.63 ± 0.09b	4.58 ± 0.09b
Pre-oviposition	1.39 ± 0.20a	1.40 ± 0.20a	1.96 ± 0.20a	1.43 ± 0.20a	1.32 ± 0.20a
Survival	95.8%a	100%a	95.8%a	100%a	100%a
Escape	0%a	3.4%a	13.8%a	3.6%a	10.7%a

3.4.2. Oviposition rate, sex ratio and r_m

The oviposition rate of *N. cucumeris* females was similar among treatments, except when fed on maize pollen which was at least 8 times lower than for other food sources ($F_{4,9} = 8.53$, $P < 0.0001$; Figure 3.1). For *A. swirskii*, maize pollen and thrips larvae resulted in the lowest oviposition rates ($F_{4,5} = 5.16$, $P = 0.0023$; Figure 3.2).

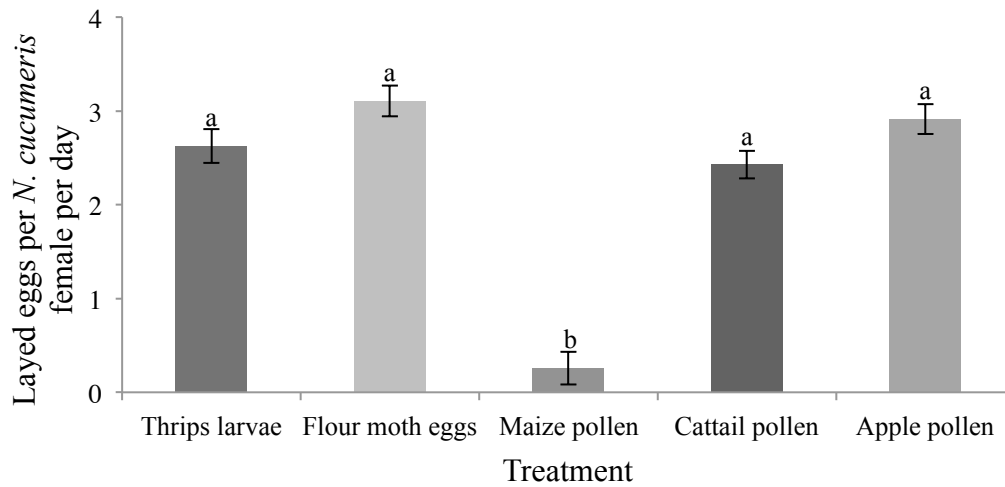


Figure 3.1. Mean daily oviposition rates (eggs/female/day \pm SE, N = 62) of *N. cucumeris* when fed with different food sources. Vertical bars with different letters are significantly different (Tukey HSD).

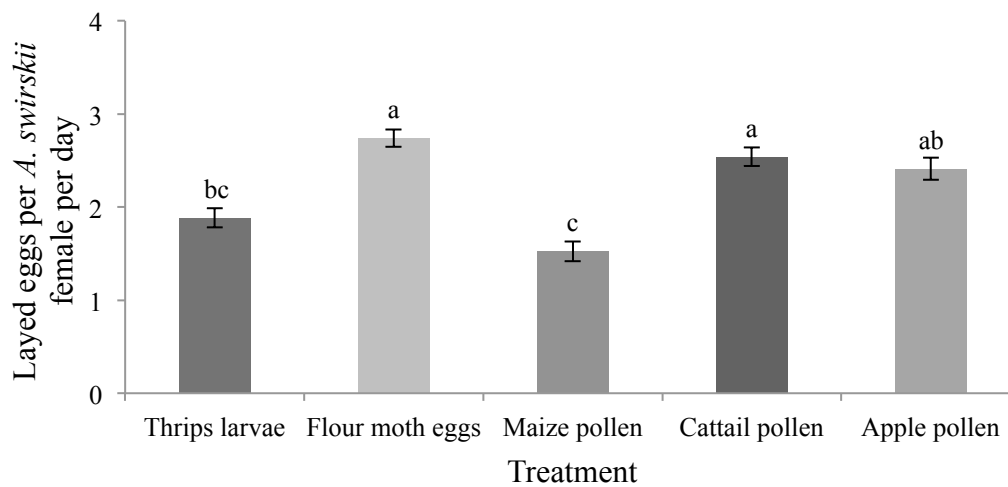


Figure 3.2. Mean daily oviposition rates (eggs/day /female \pm SE, N = 77) of *A. swirskii* when fed with different food sources. Vertical bars with different letters are significantly different (Tukey HSD).

For each predatory mite species secondary sex ratios were similar among treatments (*N. cucumeris*, $Chi^2 = 0.75$, $P = 0.9445$; *A. swirskii*, $Chi^2 = 2.163$, $P = 0.7057$) (Table 3.2). The intrinsic rate of increase shows large differences among treatments (Table 3.2). The highest r_m value for *N. cucumeris* was observed with apple pollen diet and the lowest r_m with

maize pollen. For *A. swirskii*, flour moths eggs, cattail pollen and apple pollen diets provided the highest r_m values while maize pollen was also the least suitable.

Table 3.2. Populational parameters calculated for *N. cucumeris* (a) and *A. swirskii* (b) for each diet treatment.

a. <i>N. cucumeris</i>	Food source				
	<i>Thrips larvae</i>	<i>Flour moth eggs</i>	<i>Maize pollen</i>	<i>Cattail pollen</i>	<i>Apple pollen</i>
Proportion of female	0.74	0.68	0.67	0.68	0.66
Intrinsic rate of increase, r_m (days ⁻¹)	0.073	0.099	0.053	0.097	0.123
b. <i>A. swirskii</i>	Food source				
	<i>Thrips larvae</i>	<i>Flour moth eggs</i>	<i>Maize pollen</i>	<i>Cattail pollen</i>	<i>Apple pollen</i>
Proportion of female	0.73	0.78	0.73	0.7	0.81
Intrinsic rate of increase, r_m (days ⁻¹)	0.077	0.127	0.053	0.113	0.117

3.4.3. Protein content

Soluble protein content varied greatly among supplemental food items ($F_{3,3} = 45$, $P < 0.0001$). Concentrations were the lowest in cattail pollen (4.5mg/g \pm 0.38), intermediate in apple (26.5mg/g \pm 3.57) and maize pollen (38.6mg/g \pm 0.60) and maximum in flour moth eggs (45.6mg/g \pm 1.18).

3.5. Discussion

All food sources tested were suitable for *N. cucumeris* and *A. swirskii*, both species being able to develop and reproduce when fed with pollen (maize, cattail and apple) or MFM eggs. These food items were more suitable mostly in terms of development than first instar larvae of the common targeted pest species, the WFT. However, significant differences among food sources and between species were found. *Amblyseius swirskii* exhibited a wider dietary range than *N. cucumeris*, being able to develop rapidly (< 5 days) when fed on most diets, except thrips larvae and maize pollen, the latter resulting in the lowest oviposition rate. In terms of r_m value, MFM eggs, cattail pollen and apple pollen are food sources of equal quality for *A. swirskii*, while apple pollen stands out when it comes to *N. cucumeris*. The differences observed between the two species may result from their intrinsic capacity to feed on different food items given the morphology of predatory mite mouth appendages (Flechtmann and

McMurtry, 1992) – for example, juvenile stages of *N.cucumeris* had difficulty to feed on intact MFM eggs, feeding being easier when eggs presented a flaw on the outer membrane (J.F. Delisle, personal observation) – and their efficiency to convert food into eggs.

In a study where pollen from 25 species of plants was tested (van Rijn and Tanigoshi, 1999), broad bean (*Vicia faba* L.), rosaceous species including apple, and cattail pollen generated the highest oviposition rates for *N. cucumeris* and *Iphiseius degenerans*. Their results for *N. cucumeris* fecundity when fed cattail pollen (2.5 eggs/day) are consistent with what we observed in our study; 2.4 and 2.5 eggs/day for *N. cucumeris* and *A. swirskii*, respectively. Park *et al.* (2011) observed a total development time of 6.2 days when *A. swirskii* females were fed on cattail pollen, and Wimmer *et al.* (2008) 7.8 days when fed thrips larvae. These durations are considerably longer than ours for the two diets; it took 4.6 days to *A. swirskii* to develop from egg to adult with cattail pollen and 5.1 days with thrips larvae. This may reflect differences in prey or predator populations, pollen origin, as well as experimental designs

Maize pollen is the least profitable food item we tested for both *A. swirskii* and *N. cucumeris* with the longest developmental times and the lowest oviposition rates, resulting in the lowest r_m values. These results are consistent with Obrist *et al.* (2005) study where maize pollen was a less suitable food source for *N. cucumeris* than spider mites, the latter being of lower nutritive quality than thrips larvae (Castagnoli and Simoni, 1990). Whether the low reproductive rate results from a low rate of feeding, a low nutritive value of maize pollen or a low efficiency of converting prey into eggs remains to be determined. However, during the experimental trial maize pollen appeared to absorb ambient humidity in a much higher proportion than any other food source tested: within 12 h the pollen heap was dampened and therefore, more difficult to access for mites feeding (J.F. Delisle, personal observation). Maize pollen might therefore lose its nutritive quality faster than other pollen types. It has been observed that the nutritive qualities of pollens collected by bees decrease rapidly, likely due to the absorption of air humidity during collection (Y.M. van Houten and P.C.J. van Rijn, unpublished results). The effects of humidity are indeed a factor to take into account when food sources such as pollens are used in greenhouse pest management.

The results on MFM eggs are among the first for both predatory mites. We showed that when fed MFM eggs, *A. swirskii* can develop from egg to adult as fast as on diets of cattail or apple pollens and reach similar oviposition rates. The r_m value under this diet was the highest, 0.127 day^{-1} ; 1.65 times than when fed thrips. In contrast, for *N. cucumeris*, development time obtained when fed MFM eggs was similar to maize pollen and thrips larvae diets, and oviposition rate was not different from other non-prey foods. However, r_m was similar to the value obtained under cattail pollen diet and 1.36 times than when fed thrips. In light of these results, eggs from the MFM should be considered as a dietary supplement in the form of mixed diet with pollen, thereby forming a suitable food source for both studied phytoseiid species. This mixed diet would be particularly useful in situations where predatory bugs such as *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae) are used in a crop in combination with predatory mites, MFM eggs being also a good diet for *Orius* species (Yano *et al.*, 2002). Predatory bugs are effective biocontrol agents of advanced thrips larval instars but can also feed on phytoseiids (Wittmann and Leather, 1997). The addition of a mixed diet of pollen and MFM eggs could improve the control of the western flower thrips provided by the combination of predatory bugs and mites in the crop as long as levels of intraguild predation remain low.

Vantornhout *et al.* (2004) and Buitenhuis *et al.* (2010a) reported that development time of *N. cucumeris* fed on thrips larvae was slow and variable, and survival to adulthood was low compared to non-prey food diets. This is consistent with our data, thrips larvae treatment being amongst the diets resulting in the longest development time. The high percentages of predatory mite escape (20.8%) and immature mortality (29.2%) may in part result from by the aggressive defense behavior of thrips larvae, which makes them more difficult to capture for juvenile stages of predatory mites (Bakker and Sabelis, 1989). The predator-prey size ratio is such that phytoseiid mites can only attack first and second thrips instars, with *N. cucumeris* being able to feed only on first instars thrips larvae (Bakker and Sabelis, 1989; Cloutier and Johnson, 1993a). Wimmer *et al.* (2008) observed that less than one-third of *A. swirskii* juveniles reached adulthood when fed thrips larvae. However, when the larvae were frozen before being provided to predators, development times for *A. swirskii* and *N. cucumeris* were among the fastest observed (R. Buitenhuis, unpublished results). Barrette *et al.*, (2008)

recently showed that prey defensive behavior may greatly modulate their overall profitability for natural enemies.

The results on soluble protein content did not match our hypothesis under which the most beneficial food source would contain the highest concentration in protein. This was initially predicted because proteinaceous foods are key elements for animal reproduction. For instance, protein intake is required for reproduction in phytoseiid mites, and when they emerge in spring before animal sources of protein are widely available (Lundgren, 2009) they can rely on pollen, one of very few sources of protein available at this time of year (Chant, 1959). Although prey is commonly presumed to be an ideal diet for entomophagous species, adding alternative foods to prey diets often improves fecundity. Eubanks and Styrsky (2005) found that fecundity is improved when predators are fed plant-based foods – especially pollen – in addition to prey more often than not in the literature. This indicates that there are critical nutrients absent or deficient in certain prey items that are necessary for optimal fecundity in natural enemies. Still, many of the studies conducted with predators are done so in the laboratory, and it isn't always clear that the optimal prey is the one tested. Indeed, under more realistic conditions natural enemies probably self-select different prey that optimize their nutrient intake (Greenstone, 1979). Our results suggest that soluble proteins are not a key determinant of pollen nutritional quality for *N. cucumeris* and *A. swirskii*. Carbohydrates, lipids, amino acids and other forms of proteins may be critical nutrients that facilitate the sexual maturation of females and ovogenesis (Coll and Gershon, 2002; Lundgren, 2009). The identification of these key components could lead to the development of a synthetic supplemental food source of high quality for predatory mites.

Overall, our results demonstrate that *N. cucumeris* and *A. swirskii* are omnivorous, being able to feed on pollen grains and animal food source such as arthropod eggs as well as their natural preys, often showing better performance on alternative food sources. In regards to McMurtry and Croft's (1997) classification, those species may better fit into type IV functional group – species with the highest performance on a pollen diet – than in type III – species with the highest performance on natural prey. *Amblyseius swirskii* and *N. cucumeris* might therefore have the capacity to exploit more food sources than previously considered, although one characteristic of pollens and arthropod eggs is that they are an ephemeral and

punctual resource, typically abundant early in the spring – like wind-dispersed pollen – or depending on the seasonal life cycle of the plant or the arthropod.

Different pollens, MFM eggs and by extension other potential dietary supplements could be used to optimize rearing of phytoseiid mites, as well as their effectiveness as biocontrol agents in greenhouse crops. This allows the consideration of a multifaceted approach when it comes to their use in greenhouses: food sources unsuitable for pests – potentially MFM eggs – could be use to maintain predatory mites populations within the crop, as opposed to pollen which is also available to thrips (Hulshof and Vänninen, 1999; 2002). Diets for mass rearing of biocontrol agents could also be elaborated upon a much wider range of food sources, opening a possibility for the development and the use of synthetic food source - which could be stored longer and possess specific nutrients.

Chapter 4. Effects of a supplemental food source on intraguild and extraguild predation by *Amblyseius swirskii* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) with *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) as trophic prey.

DELISLE, J.F.¹, MOLÁ, Ó.², BUITENHUIS, R.³, SHIPP, J.L.⁴ and BRODEUR, J.¹

¹ Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, QC, H1X 2B2, Canada.

² Centro de Protección Vegetal y Biotecnología, Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias (IVIA), Ctra. Moncada-Náquera Km. 4.5, 46113, Moncada, Valencia, SP, Spain.

³ Vineland Research and Innovation Centre, 4890 Victoria Avenue North, Vineland Station, Ontario, L0R 2E0, Canada.

⁴ Greenhouse and Processing Crops Research Centre, Agriculture and Agri-Food Canada, 2585 County Rd 20, Harrow, ON, N0R 1G0, Canada.

4.1. Abstract

Amblyseius swirskii and *Neoseiulus cucumeris* are currently the most commonly used biological control agents against *Frankliniella occidentalis* in ornamental cultivations in Ontario greenhouses, although they can negatively interact with each other through mutual intraguild predation. In previous laboratory trials, apple pollen has been proven to be an accessible and suitable supplement food source for both predator species. In this study, short term (24h period) influence of apple pollen as an alternative food source on trophic (with *F. occidentalis* larvae as prey) and intraguild (between the two predator species) interactions on chrysanthemums was examined. The presence of pollen significantly lowered the predation rate on thrips larvae by *N. cucumeris* and led to a decrease in intraguild predation rate for both predators. When no alternative food source was available, *A. swirskii* proved to be a more voracious intraguild predator than *N. cucumeris*. Apple pollen previously shown to be a promising alternative food source for both predatory mites and these results shows that it lessen intraguild predation pressure. However, a number of questions still need to be examined with greenhouse trials, such as optimum quantity and rate of pollen application, effects of pollen availability on thrips populations and maintenance of predatory mites on the crop.

4.2. Introduction

The introduction of parasitoids and predators to control arthropod pest populations is a common practice in numerous cultivations, especially in protected crop industry due to the growing consumer demand for alternatives to chemical products (Castagnoli and Simoni,

2003) and increased legislation on the use of pesticides (Heinz *et al.*, 2004; Gerson and Weintraub, 2007). Their use is safer for the environment and when integrated into a pest management program it reduces the occurrence of pest resistance, which eventually occurs when the use of insecticides is excessive (Bielza, 2008).

In every pest management program, control success depends on multiple factors and when the strategy involves the introduction of more than one predator species simultaneously in the crop, their interactions need to be better understood to predict the outcome in terms of pest populations and economic damage to the crop (Rosenheim *et al.*, 1995; Hochberg, 1996; Sih *et al.*, 1998). As numerous biological control agents (BCAs) are generalist predators, their food spectra overlap making them competitors for the same food source. They are also likely to engage in intraguild predation (IGP) with each other, interaction defined by the fact that two natural enemies share the same prey, and at least one of the two predator species feed on the other (Polis *et al.*, 1989; Rosenheim *et al.*, 1995; Holt and Polis, 1997). These intraguild (IG) interactions seem common in all BCA communities associated with nematode and arthropod pests (Rosenheim *et al.*, 1995; Daugherty *et al.*, 2007).

The predatory mites *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot and *Neoseiulus cucumeris* Oudemans (Acari: Phytoseiidae) are BCAs commonly released to control thrips in several crops, e.g. peppers, cucumber and ornamentals (Arthurs *et al.*, 2009; Buitenhuis *et al.*, 2010a). As *A. swirskii* is more expensive than *N. cucumeris*, growers release *N. cucumeris* at the beginning of the cultivation and later add *A. swirskii* to reduce the costs, even though both species can potentially interact negatively with each other: laboratory trials have shown that *A. swirskii* and *N. cucumeris* are mutually IG predators (Buitenhuis *et al.*, 2010a). Unlike many IG interactions, where there is a IG predator and an IG prey, *A. swirskii* and *N. cucumeris* engage in a symmetrical intraguild predation (IGP) where adults of each species feed on juveniles of the competing species (Polis *et al.*, 1989; Polis & Holt, 1992) and both species show a preference for juvenile stages of the other predator compared to thrips larvae (Buitenhuis *et al.*, 2010a). Intraguild predation can influence the coexistence of these two BCAs in the context of thrips control in greenhouse cultivations, and therefore, may affect pest suppression as it has been demonstrated for other BCAs (Rosenheim and Harmon, 2006; Vance-Chalcraft *et al.*, 2007).

The extent of a dietary supplement is increasingly recognized as important in the dynamics of intraguild interactions (Evans and England, 1996; Eubanks and Denno, 2000; Lester and Harmsen, 2002; Onzo *et al.*, 2005), and could be a key factor in understanding the variability in the responses that are observed (Rosenheim and Harmon, 2006). Modelling studies including supplemental food sources challenged the generally accepted hypothesis that the IGP necessarily disrupts the biological and conservation programs (Daugherty and al., 2007), which arose in part because the presence an alternative food source can reduce the predation upon the pest (Skirvin *et al.*, 2007). Both *A. swirskii* and *N. cucumeris* can feed on pollen and display enhanced life history parameters when pollen is available (Abou-Awad and Elsawi, 1992; van Rijn and Tanigoshi, 1999; Onzo *et al.*, 2005; see Chapter 1). Moreover, the presence of pollen can improve the establishment of both predators early in the crop and maintain their populations when the prey is scarce (van Rijn and Tanigoshi, 1999).

It has been shown that IG interactions occur more frequently when the pest density is low (Lucas and Rosenheim 2011; Sentis *et al.*, 2013), as is the case in ornamental crops where tolerance to pests is very low in order to maintain an aesthetic product (Buitenhuis *et al.*, 2010a). As *A. swirskii* and *N. cucumeris* are currently the two BCAs most commonly used in pest management programs for ornamental crops in Ontario, and that the biological control they provide is not always adequate, recent laboratory and greenhouse studies have investigated how to improve their performance (Buitenhuis *et al.*, 2010a and b; Goleva and Zebitz, 2013; Hewitt, 2013; Nguyen *et al.*, 2013; see Chapters 1 and 3).

The objective of the present study is to determine whether the application of a supplemental food source, apple pollen *Malus domestica* L. cv Red Delicious previously selected after suitability laboratory trials (see Chapter 1), on the leaf surface of chrysanthemum reduces predation rates, on both extraguild prey and intraguild prey for *A. swirskii* and *N. cucumeris*. Firstly, the extraguild predation rates of both predatory mites upon first instar larvae of the common targeted pest species, western flower thrips *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae), when offered as an exclusive diet or with pollen, were evaluated. Secondly, the intraguild predation rates of both predatory mites upon the larval stage of the other species, when offered as an exclusive diet or with pollen, were evaluated.

4.3. Material & methods

4.3.1. Rearings

Populations of predatory mites, originally purchased from Biobest Canada (Leamington, ON), were maintained in two separate growth chambers at 25°C, 70-80% RH and a 16L:8D photoperiod. Populations were reared on individual lima bean leaves infested with thrips larvae floating on water in a covered Petri dish (9 cm diameter), the latter being placed on a tray filled with water to avoid contamination. The dishes lids were maintained slightly opened (0.05 cm) with pieces of clear tape to obtain suitable humidity level inside the dish. Cattail pollen (*Typha latifolia* L.), harvested on June 2011 at the Montréal Botanical Garden, and Mediterranean flour moth (*Ephesia kuehniella* Zeller) eggs, provided by the Horticulture Research and Development Centre (St-Jean-sur-Richelieu, QC), were offered weekly as food. Lima beans (*Phaseolus lunatus* L.) cv. Strike were sown once a week to meet the need for the leaf discs. A population of *F. occidentalis*, collected from the hibiscus (*Hibiscus* sp.) greenhouse at the Montréal Botanical Garden, was maintained on potted chrysanthemum plants cv. Butterfield, obtained from Folia 2000 (Ville St. Laurent, Québec, Canada), in a growth chamber at 25°C, 60% humidity and 16L:8D photoperiod.

4.3.2. Trials

The experimental unit was a standardized chrysanthemum cv. Butterfield cut stem bearing six leaves, maintained in a small Erlenmeyer flask (50 ml) filled with water and sealed to the stem with cotton wool and paraffin to prevent preys and predators moving into the flask. The Erlenmeyer was placed in a Petri dish (30 cm diameter) filled with water and detergent. A plastic cylindrical cage (20 cm diameter and 45 cm height), with two lateral openings covered with muslin to allow air circulation, was putted on the Petri dish and the top of the cylinder was covered with the Petri dish lid. The Petri dish acts as a trap for thrips and predatory mites falling or escaping from the plant. The experimental design mostly follows Skirvin *et al.* (2007) with modifications according to preliminary tests. The number of predated extraguild and intraguild prey, with and without a supplementary food source, was determined for *A. swirskii* and *N. cucumeris* in 24h period trials.

For the extraguild predation trials, experimental treatments included:

Predator + trophic prey

1. *A. swirskii* + 10 *F. occidentalis* larvae
2. *N. cucumeris* + 10 *F. occidentalis* larvae
3. 10 *F. occidentalis* larvae alone as control

Predator + trophic prey + supplemental food

4. *A. swirskii* adult + 10 *F. occidentalis* larvae + 0.01 mg apple pollen
5. *N. cucumeris* adult + 10 *F. occidentalis* larvae + 0.01 mg apple pollen
6. 10 *F. occidentalis* larvae + 0.01 mg apple pollen as control

For the intraguild predation trials, experimental treatments included:

Predator + intraguild prey

7. *A. swirskii* adult + 15 *N. cucumeris* larvae
8. *A. swirskii* adult + 15 *N. cucumeris* larvae
9. 15 *A. swirskii* larvae alone as control
10. 15 *N. cucumeris* larvae alone as control

Predator + intraguild prey + supplemental food

11. *A. swirskii* adult + 15 *N. cucumeris* larvae + 0.01 mg apple pollen
12. *N. cucumeris* adult + 15 *A. swirskii* larvae + 0.01 mg apple pollen
13. 15 *A. swirskii* larvae + 0.01 mg apple pollen as control
14. 15 *N. cucumeris* larvae + 0.01 mg apple pollen as control

As presented above, treatments were divided into two parts: a first part evaluating the effect of supplemental food on the trophic (extraguild) predation and the second part determining its effect on intraguild predation. In both cases, supplemental food was added to some treatments. Prey consisted of either 10 first-instar larvae of thrips (Part 1) or 15 predatory mite larvae (Part 2) transferred onto the plant with a small brush and placed evenly over the first two apical leaves. The number of trophic prey (thrips larvae) and intraguild prey (predatory mite larvae) has been determined according to previous studies (Skirvin *et al.*, 2007; Buitenhuis *et al.*, 2010a) to insure an *ad libitum* supply. Apple pollen, kept at 4°C for the duration of the trials, was applied on the first apical leaf (0.01 mg).

Predator consists of an adult female 2-6 day old (Buitenhuis *et al.*, 2010a), of either species *A. swirski* or *N. cucumeris* and starved for 24h (Skirvin *et al.*, 2007) after being removed from the rearing colony, placed on the apical meristem of the stem with a small brush. To obtain phytoseiid larvae, eggs were removed from the rearing colony and kept in a small Petri dish (9 cm diameter) on a disk of lima bean floating on water, in a growth chamber under same climatic conditions. The eggs were checked daily and larvae were kept in the fridge for a maximum of 12h to avoid moulting to protonymphs. Preliminary tests showed that larvae kept in the fridge regained their normal motility within an hour and no difference in natural mortality was observed.

Each treatment was replicated five times at three different occasions for a total of 15 observations per treatment. Treatments from the same part (trophic or intraguild predation tests) were conducted simultaneously. The cages were placed in a growth chamber at 20°C, 70-80% RH and a 16L:8D photoperiod for 24h, minimum time for development of thrips larvae (Robb *et al.*, 1988).

4.3.3. Sampling

After 24 h, each leaf with its stem portion and the meristem were individually placed in a jar of alcohol (80% ethanol), which was then observed under a microscope. The total number of prey found on the plant and in the Petri dish was counted. The number of consumed prey is calculated by subtracting the total number found to the number initially placed on the plant.

4.3.4. Statistical analysis

For the extraguild and intraguild experiments respectively, a mixed model ANOVA was conducted on the killed thrips larval counts, followed by a posteriori Tukey test to calculate the differences of least squares to an alpha error threshold of 5% when interactions were significant. The effects included in the model were Block, Treatment, Pollen and their interactions. Block was set as a random factor. For intraguild analysis, two controls are present (one for each predatory mite species), contrasts were determined after the mixed model ANOVA for the individual comparisons.

4.4. Results

4.4.1. Extraguild predation rate

Treatment (*N. cucumeris* or *A. swirskii* as the predator, or control treatment) has a significant effect on the number of dead thrips ($F_{2,4} = 45.28$, $P = 0.0018$) (illustrated with letters on brackets in Figure 4.1): the presence of a predator results in significantly higher counts of dead thrips but no significant difference was found between *A. swirskii* and *N. cucumeris* predation rate (Tukey HSD) (Fig. 4.1). The addition of pollen, as well as the interaction between treatment and pollen, has no significant effect (respectively $F_{1,2} = 17.54$, $P = 0.0526$ and $F_{2,4} = 6.19$, $P = 0.0596$) but when the interaction is examined, a significant difference between *N. cucumeris* as the predator with and without pollen is observed ($F_{1,2} = 60.75$, $P = 0.0161$) (Fig. 4.1), resulting in less thrips larvae killed when pollen is present.

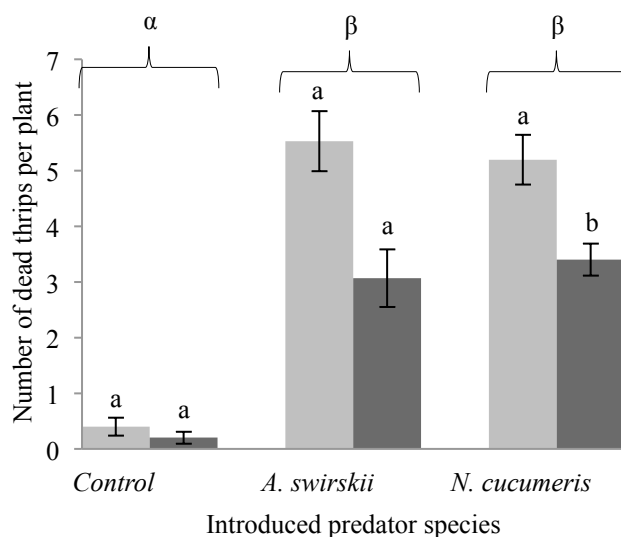


Figure 4.1. Mean number of dead first instar thrips larvae (initial count minus final count) per 24h for control treatment and *A. swirskii* or *N. cucumeris* as the extraguild predator (thrips/predator/day \pm SE, N=15). Light bars: without pollen, dark bars: with pollen. Clusters identified with different letters are significantly different from each other (Tukey HSD). Within the same cluster, bars identified with different letters are significantly different (Tukey HSD).

4.4.2. Intraguild predation rate

Treatment (*N. cucumeris* or *A. swirskii* as the predator, or control) has a significant effect on the number of dead phytoseiid larvae ($F_{3,6} = 439.43$, $P < 0.0001$) (illustrated with

letters on brackets in Figure 4.2). The presence of pollen on the plant has a significant effect, resulting in overall lower dead larval counts ($F_{1,2} = 101.89, P = 0.0097$) in all treatments and a significant interaction was found between treatment and pollen application ($F_{3,6} = 20.35, P = 0.0015$). When this interaction was examined, a contrast was observed between *N. cucumeris* and *A. swirskii*, the latter having a higher predation rate when pollen is absent ($F_{1,6} = 15.80, P = 0.0073$) (compared data symbolized with an asterisk in Figure 4.2). Pollen has a significant effect on predation rate for both predators (*N. cucumeris* : $F_{1,2} = 75, P = 0.0131$; *A. swirskii* : $F_{1,2} = 90.25, P = 0.0109$) (Fig. 4.2).

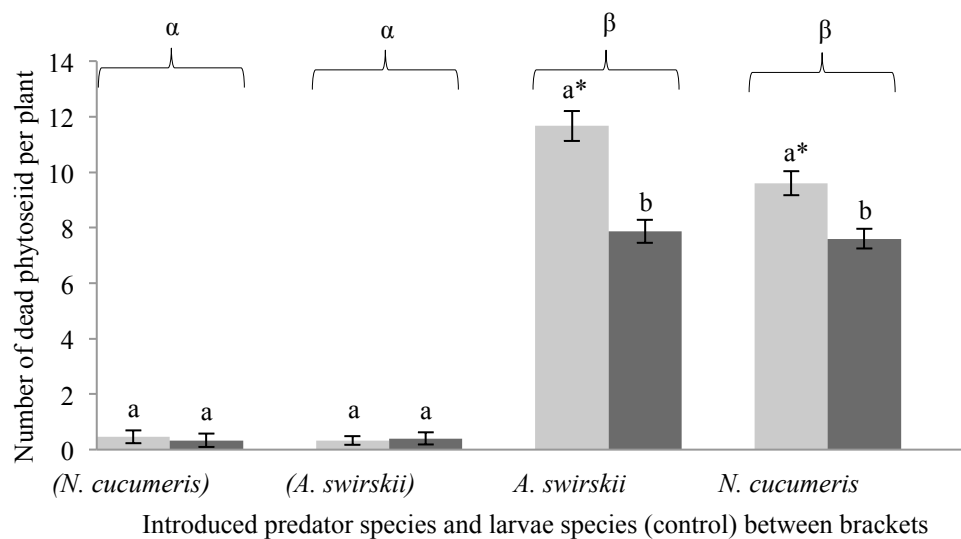


Figure 4.2. Mean number of dead phytoseiid larvae (initial count minus final count) per 24h for control treatments and *N. cucumeris* or *A. swirskii* as the extraguild predator (larvae/predator/day \pm SE, N=15). Light bars : without pollen, dark bars : with pollen. Clusters identified with different letters are significantly different from each other (Tukey HSD). Within the same cluster, bars identified with different letters are significantly different (Tukey HSD). Asterisks represent significant contrast between data.

4.5. Discussion

In this study, we demonstrated that the presence of apple pollen as an alternative food source reduced extraguild predation for *N. cucumeris* and IGP for both *A. swirskii* and *N. cucumeris*. Alternative food sources have been shown to reduce *N. cucumeris* predation rate in the short term (Skirvin *et al.*, 2006 and 2007), partly as they affect satiation: van Rijn (2002b) studied the functional response of *N. cucumeris* to the availability of *T. latifolia* pollen as an additional food source to thrips larvae and found that pollen feeding increased the satiation

level, the latter being the determinant in prey capture behavior. In fact, a constant availability of pollen increases satiation via gut content, to the point where the predator stops attacking prey, leading to a reduced predation rate (van Rijn *et al.*, 2002b). This is consistent with our results, where *ad libitum* supply of pollen led to a decrease of almost 35% in the number of killed thrips larvae by *N. cucumeris*.

It has been shown that *N. cucumeris* is able to prey only upon first instar larvae of *F. occidentalis* due to the high prey/predator size ratio and the defense behavior of thrips larvae (Bakker and Sabelis, 1989; Cloutier and Johnson, 1993a). The first instar larval stage lasts about 24 to 48h at 25°C (Gaum *et al.*, 1994). Thus, it is possible that some larvae became large enough to impede *N. cucumeris* attacks during the trial and therefore, reduce the predation rate when an alternative food source was available. This could explain in part why *N. cucumeris* predation was significantly lower in the presence of a more profitable food source – pollen being inert and therefore less energy is required to successfully feed on it (Lundgren, 2009) – while it did not similarly affect *A. swirskii* predation upon thrips larvae. The latter observation could be explained in part by the great variability within the results, leading to a non-significant difference for that species.

Our results show that both predatory mite species can feed on each other's larval stage, as it has been observed by Buitenhuis *et al.*, 2010a and apple pollen, which have been shown to be a suitable food source for both *A. swirskii* and *N. cucumeris* (see Chapter 1), reduced IGP for both species (25.3% for *A. swirskii* and 13.3% for *N. cucumeris*) when provided as an alternative food source. The fact that IGP rates were higher in the absence of an alternative food is consistent with the literature that the severity of IGP is exacerbated when alternative prey or food is scarce (Polis *et al.*, 1989). *Amblyseius swirskii* displayed a higher intraguild predation rate than *N. cucumeris* when no alternative food source was provided. Buitenhuis *et al.*, 2010a also observed that IG predation between these species was mutual but more pronounced for *A. swirskii*, which especially preferred *N. cucumeris* larvae over thrips, even when both prey were abundant.

Apple pollen has been shown to be of higher profitability – in terms of development time, fecundity and intrinsic rate of increase – than thrips larvae for both species in laboratory trials (see Chapter 1). Although nutritive value is different from one pollen species to another

and thus, developmental and reproductive responses from phytoseiids greatly differ (McMurtry and Croft, 1997; Hulshof *et al.*, 2003), this enhanced profitability is mostly due to the fact that pollen is the preferred food source for immature phytoseiids of several species (Castagnoli and Simoni, 1990; Vantornhout *et al.*, 2004). Thrips larvae have high nutritional value but their defensive behavior makes them difficult to successful attack and thus a less profitable food source (Buitenhuis *et al.*, 2010a), especially for juvenile stages. As a result, the recourse to alternative food could be essential for the completion of the life cycle and increasing populations of phytoseiid (Cloutier and Johnson, 1993a; Sabelis and van Rijn, 1997).

Recent modeling studies (Van Rijn *et al.*, 2002a; Daugherty and al., 2007) predict that greater pest control would be achieved in the presence of pollen and several examples of successful control using pollen as an alternative food source can be found in literature, notably for spider mites and thrips (review in McMurtry and Croft, 1997; Van Rijn *et al.*, 1999; Blockmans *et al.*, 2005; Maoz *et al.*, 2009). In light of the present results, further investigation regarding the application of apple pollen on greenhouse ornamental crops should be performed: optimum quantity per plant as well as rate of application should be especially looked into as the limiting properties of the alternative food source have proven to be critical in the outcome of pest suppression (van Rijn *et al.*, 1999 and 2002b): the adequate amount of pollen, which is enough to maintain predatory mite population levels without impeding their movement and searching behavior is still to be determined (Skirvin *et al.*, 2007). Pollen is also profitable to herbivores such as thrips (van Rijn *et al.*, 2002a) and therefore, the effect of pollen availability on thrips population needs to be addressed, as well as the evolution of the prey-predator system in a greenhouse pest management context.

Plants interact with natural enemies of their herbivores in a way that reduces herbivory upon them (Sabelis *et al.*, 1999) not only by providing pollen and nectar as an alternative food source for predators (Sabelis and van Rijn, 1997) but also by displaying protective structures (Pemberton and Turner, 1989; O'Dowd and Willson, 1991). Indeed, the presence of trichomes and domatia decreases the IGP predation success by acting like a shelter (Roda *et al.*, 2000; Norton *et al.*, 2001; Janssen *et al.*, 2007). Few studies have examined the synergy resulting from PIG and complexity of vegetation (Finke and Denno, 2002) despite the great spatial and

temporal variations in the crop vegetation structure, and the inexorable interactions between species in the examined system. It has been shown that the efficiency of predators to control herbivores populations depends greatly on these two factors (Rosenheim, 1998, Sih *et al.*, 1998). Consequently, it is necessary to systematically examine the interaction between multiple predators used together in a management program and habitat complexity. Our experiments on predation were realised with a relatively complex vegetation structure: a chrysanthemum stem (cv. Butterfield) including six fully developed leaves. To better understand how these factors together affect IGP, it would be interesting to repeat the experiment with other varieties of chrysanthemums, having different densities of trichomes or domatia, as in the study of Stavrinides and Skirvin (2003). They have examined the effect of plant architecture on spider mite eggs predation rate by *Phytoseiulus persimilis* and found that predation rates were inversely proportional to the density of trichomes. Seelmann *et al.* (2007) showed that leaf pubescence modulates the IGP strength and symmetry between *Kampimodromus aberrans* and *Euseius finlandicus*, two phytoseiid mites found in Europe, respectively in their original habitat; the first being mostly found on pubescent leaves and the second on glabrous leaves. More recently, Ferreira *et al.* (2008) demonstrated that the presence of domatia can act as protection for juvenile predatory mites against cannibalism by adults *Iphiseiodes zuluagai*, *Amblyseius herbicolus* and *Iphiseius degenerans*. Interestingly, Roda *et al.* (2003) observed that the abundance of populations of *Typhlodromus pyri* was due in part because plant structures increased the capture and retention of pollen and spores, used as alternative food source. These researches enlighten the fact that a lot of biotic factors can modulate IGP, therefore influencing the outcome of a pest management program. Plant structure should especially be investigated more further in order to optimize WFT biocontrol in ornamentals.

Another interesting path to follow would be to determine if alternative food sources are alternative in their nature or rather essential – by containing limiting nutrients – to predators of arthropods (Evans *et al.*, 1999). Several authors (Sabelis and van Rijn, 2005; Daugherty and *al.*, 2007) pointed out that the role of the alternative food, whether it is substitutable or complementary to the prey, would help determine the outcome of biological pest control. Apple pollen could be considered as a complementary food source: when both species were

provided *ad libitum* pollen, they still preyed on thrips larvae to some extent. Also, pollen is now considered to be an essential resource for immature stages of several phytoseiid species, being required for optimal survival, development and reproduction (McMurtry and Croft, 1997; Vantornhout *et al.*, 2004; see Chapter 1).

Chapter 5. Apple pollen as a supplemental food source for western flower thrips control by two species of predatory mites, *Amblyseius swirskii* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae)

DELISLE, J.F.,¹ SHIPP, L.² and BRODEUR, J.¹

¹ Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montreal, QC, Canada H1X 2B2

² Agriculture and Agri-Food Canada, Greenhouse and Processing Crops Research Centre, Harrow, ON, Canada N0R 1G0

5.1. Abstract

Effective pest management in the greenhouse industry is a constant challenge due pesticide resistance, lack of new chemicals that are compatible with biological control and the often variable results with existing biological control agents. It has been shown that pollen as a dietary supplement may increase the recruitment and survival of phytoseiid predatory mites, one of the main groups of natural enemies, and therefore, the biological control that they can provide. In this study, we assess under greenhouse conditions a supplemental food source as a technique to increase the efficiency of the two species of predatory mites most commonly used in greenhouse crops, *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii*. The impact of apple pollen, previously determined to be a suitable supplement for both predator species, on thrips populations and predator establishment on greenhouse chrysanthemum crop was determined over a 4 weeks period. The introduction of *A. swirskii* together with pollen application provided the best control of thrips while *N. cucumeris* alone and together with pollen were not different from the control and pollen only treatments. *Neoseiulus cucumeris* did not establish on the crop when introduced alone. The combination of both predatory mites without pollen led to the lowest level of heavy damage. When pollen was present, both predators introduced together and *A. swirskii* introduced alone resulted in a similar damage assessment.

5.2. Introduction

Phytoseiids form a large family of predatory mites that feed on small arthropods but also on pollen, fungi and even plant tissues without causing plant damage (Gerson and Weintraub, 2007; Lundgren 2009). They have long been used to control arthropod pests in greenhouse crops, mainly two spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch and western

flower thrips *Frankliniella occidentalis* Pergande (McMurtry and Croft, 1997), which are pests of economical importance for ornamentals and vegetables in greenhouses and fields worldwide (Sabelis and van Rijn, 1997). Their use in biological control is increasing due to the growing consumer demand for alternatives to chemical pesticides (Castagnoli and Simoni, 2003), increased regulations on the use of pesticides, and the growing development of pest resistance to pesticides (Gerson and Weintraub, 2007). Twenty species of phytoseiids (among almost 2250 species named so far) are currently the subject of mass rearing and sold by companies worldwide (De Moraes *et al.*, 2004). Control is often successful (Messelink *et al.*, 2006) but thrips remain problematic, particularly in crops where pollen is rare (Cloyd, 2009).

Therefore, pest control on crops providing little pollen is more difficult, as those of ornamental plants such as rose and chrysanthemum (Sabelis and van Rijn, 1997; Messelink *et al.*, 2006) or parthenocarpic cucumber where pollen is absent. Thus, most biological control programs rely on regular augmentative releases of natural enemies. For example, in cucumbers repeated introductions of predatory mites are needed to achieve the control of *F. occidentalis* (Ramakers *et al.*, 1989; Bennison *et al.*, 1990, Jacobson *et al.*, 2001, Messelink *et al.*, 2006). This suggests that levels of thrips may become too low to maintain a predator population (van Rijn *et al.*, 1999; Van Driesche and Heinz, 2004), which is confirmed by several studies that show a low numerical response from *Neoseiulus cucumeris* Oudemans (Acarina: Phytoseiidae) at low prey densities, often resulting in unacceptably high levels of thrips on the plants (Ramakers *et al.*, 1989; Gillespie, 1989; Brødsgaard and Hansen, 1992). As a result, insecticides are still often used to start the crop without *F. occidentalis* at planting (Messelink *et al.*, 2006) and a high cost is associated with the many re-introductions of predators throughout the season.

Pollen has long been recognized as an important factor in the success of biological control of spider mites (McMurtry and Croft, 1997, Maoz *et al.*, 2008), whiteflies (Nomikou *et al.*, 2010) and thrips (Ramakers, 1990; Van Rijn and Sabelis, 1993; Van Rijn *et al.*, 1999). According to numerous studies, the ability to use pollen as an alternative food source allows preventive introductions of predatory mites and their populations to remain present at low densities of thrips (Ramakers, 1990; van Rijn and Sabelis, 1990). In the culture of pepper (*Capsicum annuum* L.), natural enemies such as *N. cucumeris* and some anthocorid bugs are

very successful; predator populations remain in the crop without re-introduction (van Houten and van Stratum, 1995). This persistence, which occurs even in the absence of thrips, can be attributed to the presence of pollen as an alternative food source (Ramakers, 1990; van Rijn and van Houten, 1991; van den Meiracker and Ramakers, 1991; van Rijn and Sabelis, 1993). Given the low tolerance to damage by pests in ornamentals, the establishment of pests must be prevented by releasing predators prophylactically (Skirvin *et al.*, 2007). Also, established populations of predators must remain sufficiently high throughout the crop period to adequately control pests and prevent the acceptable damage threshold from being exceeded (Van Rijn *et al.*, 1999). The lack of food during the cropping period can be compensated by adding a dietary supplement, namely pollen, which has been shown to be effective for feeding predatory mites (Van Rijn *et al.*, 1999; Van Rijn *et al.*, 2002b; Hulshof *et al.*, 2003).

Pollen, however, can be beneficial to herbivores too (Kirk, 1987; van Rijn *et al.*, 2002a, Wäckers *et al.*, 2007). Several authors have reported that thrips increase their rate of reproduction when they have access to pollen in addition to the plant itself (Hulshof and Vanninen, 1999 and 2002; Hulshof *et al.*, 2003), while predatory mites increase their population when fed only pollen (van Rijn and Tanigoshi, 1999). Modeling studies based on laboratory experiments have shown that edible pollen could possibly reduce population levels of prey, but during the initial phase it can increase its growth (Sabelis and van Rijn, 2005).

In order to obtain satisfactory and cost effective control of *F. occidentalis* in ornamentals, we assessed the impact of a supplemental food source on the establishment and development of populations of two species of predatory mites commonly used in greenhouse crop production, *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot and *N. cucumeris*, as well as, on their efficiency to control populations of the pest *F. occidentalis*. Apple pollen, a dietary supplement proven to be suitable for both predatory mites (see Chapter 1), was applied on a chrysanthemum crop and populations were monitored over a 4 weeks period.

5.3. Material & Methods

Experiments were conducted between May and July 2012 at the Greenhouse and Processing Crops Research Centre (Harrow, ON, Canada). Predatory mites (*A. swirskii* and *N. cucumeris*) were provided by Biobest Canada Ltd. (Leamington, ON, Canada).

Chrysanthemum plants (cultivar Chesapeake) were obtained from Keepsake Plants Ltd. (Leamington, ON, Canada). A greenhouse colony of *F. occidentalis* was maintained in an isolated greenhouse compartment on chrysanthemum flowers (cultivars Chesapeake or Miramar). Thrips were harvested by shaking the plants over a white tray and by aspirating the adults in vials.

5.3.1. Experimental conditions and trials

The experimental unit consisted of a Bugdorm[®] cage (60 x 60 cm) (Megaview Science Co. Ltd., Taichung, Taiwan) containing four vegetative potted chrysanthemum plants (pot diameter 15 cm, plants 15 cm high, 5 cuttings per pot) that were placed in a square. The dome cages were placed in a greenhouse compartment (13 x 8 m) maintained at 20°C, 60 to 70% RH and a photoperiod of 16L:8D. The experimental design was similar to that used by Buitenhuis *et al.* (2007).

Treatments included:

- A. *F. occidentalis* (control)
- B. *F. occidentalis* + pollen
- C. *F. occidentalis* + *A. swirskii*
- D. *F. occidentalis* + *A. swirskii* + pollen
- E. *F. occidentalis* + *N. cucumeris*
- F. *F. occidentalis* + *N. cucumeris* + pollen
- G. *F. occidentalis* + *A. swirskii* + *N. cucumeris*
- H. *F. occidentalis* + *A. swirskii* + *N. cucumeris* + pollen

Each treatment was replicated five times at the same period in the greenhouse compartment using 40 dome cages. The experiment was repeated once over time, resulting in 10 data entries for each treatment. At the beginning of the experiment (week 0), each plant was infested with 5 adult females and 1 adult male of *F. occidentalis*. Predators were released at 50 adults per plant, all of one species or 25 adults of each species depending on the treatment, after 7 days (week 1) (i.e., when the first generation of thrips larvae began to emerge) (Arthurs *et al.*, 2009). The commercial mite product was supplied in bulk number in a

bran carrier. Thus, the predatory mite concentration in the bran was determined so the correct number of individuals was applied to the plant canopy for each treatment. Contact between plants within the same cages was maintained to promote predator dispersion (Buitenhuis *et al.*, 2010a). Once the predators were applied, apple pollen was sprinkled over the plants by hand in an amount of 10 mg/plant according to preliminary tests. The same amount of pollen was sprinkled over the plants a second time, two weeks later (Week 3) to ensure a continual availability of the food source. Experimental details regarding climate are summarized in Table 5.1.

Table 5.1. Set-up and daily climate details of the two greenhouse trials for evaluation of predatory mites control of *F. occidentalis* on chrysanthemum crop with and without pollen

Experimental details	Trial 1	Trial 2
Period	23 May-27 June	27 June-August 1st
Total duration (weeks)	5	5
Duration with mites (weeks)	4	4
Daily mean temperature (°C)	25.3	27.1
Daily temperature range (°C)	19.0-41.6	19.4-41.4
Daily mean RH (%)	81.4	86.5
Daily RH range (%)	32.1-100	59.4-100

5.3.2. Sampling

Each week for four weeks following inoculation of the predator (Week 1), population densities (thrips and mites) were determined by cutting the base of the stems of one plant per cage. Each plant sample was placed in an individual plastic bag and then washed with a solution of Triton X-100 1 g/L, of which the effluent was filtered using a Buchner funnel. The total number of thrips and predatory mites, as well as other pests of interest such as whiteflies and spider mites, was recorded and compared among treatments. The presence of predators' eggs and juveniles was also noted to measure reproduction. In order to perform a damage assessment, 50 leaves of each sample plant were dried and rated for *F. occidentalis* feeding scars during the last two sampling weeks (Weeks 4 & 5): 0 feeding scars = no visible feeding damage; 1-3 feeding scars <1mm in size = light damage; 4 or more feeding scars = heavy damage.

5.3.3. Data analysis

The cage trial was a completely randomized block design. The number of predatory mites and thrips was analyzed with repeated measures ANOVA. Before analysis, insect count was $\log(x+1)$ transformed to normalize the data and ensure homogeneity of variance, but untransformed means are presented. Plant damage was compared using a contingency table analysis followed by a chi-squared test to an alpha error threshold of 5%. All statistical analyses were conducted using JMP software, and P values of ≤ 0.05 were considered significant.

5.4. Results

5.4.1. Thrips populations

Initial thrips populations were monitored seven days before the first sample. Both initial adult and larval populations were similar between the two trials ($t = 2.57058$ and $t = 2.57058$, respectively; $\alpha = 0.050$). Treatment has a significant effect on adult ($F_{7,63} = 2.98$, $P = 0.0092$) and larvae ($F_{7,63} = 4.42$ $P = 0.0005$) populations. Number of adult and larvae populations were significantly different over time (respectively $F_{3,61} = 87.25$, $P < 0.0001$ and $F_{3,61} = 38.79$ $P < 0.0001$) and treatment-week interaction was not significant in both case (respectively $F_{21,176} = 1.35$, $P = 0.1525$ and $F_{21,176} = 1.32$, $P = 0.1703$).

There were significantly less adult thrips on plants with *A. swirskii* and pollen than on plants with pollen treatment after first ($F_{7,63} = 2.70$, $P = 0.0165$) and third ($F_{7,63} = 2.48$, $P = 0.0261$) weeks (Fig. 5.1a and 5.2a). At the end of the fourth week, significantly less adults were found on plants with both predators present than on plants with pollen, and all other treatments were not significantly different from each other ($F_{7,63} = 2.20$ $P = 0.0458$) (Fig. 5.1a and 5.2a). For larvae populations, illustrated in Figures 5.1b and 5.2b, differences were striking during first two weeks; after the first week, significantly less thrips larvae were found where *A. swirskii* and pollen were applied ($F_{7,63} = 6.5269$ $P < 0.0001$). At the end of the second week, *A. swirskii* with and without pollen led to the lowest counts of thrips larvae, closely followed by both predators with and without pollen ($F_{7,63} = 9.1374$ $P < 0.0001$). No difference was observable for the third week ($F_{7,63} = 2.1066$ $P = 0.0556$) and only *A. swirskii* with pollen

treatment led to a lower number of thrips larvae than on plants with pollen treatment at the end of the fourth week ($F_{7,63} = 3.3436$ $P = 0.0043$) (Fig. 5.1b).

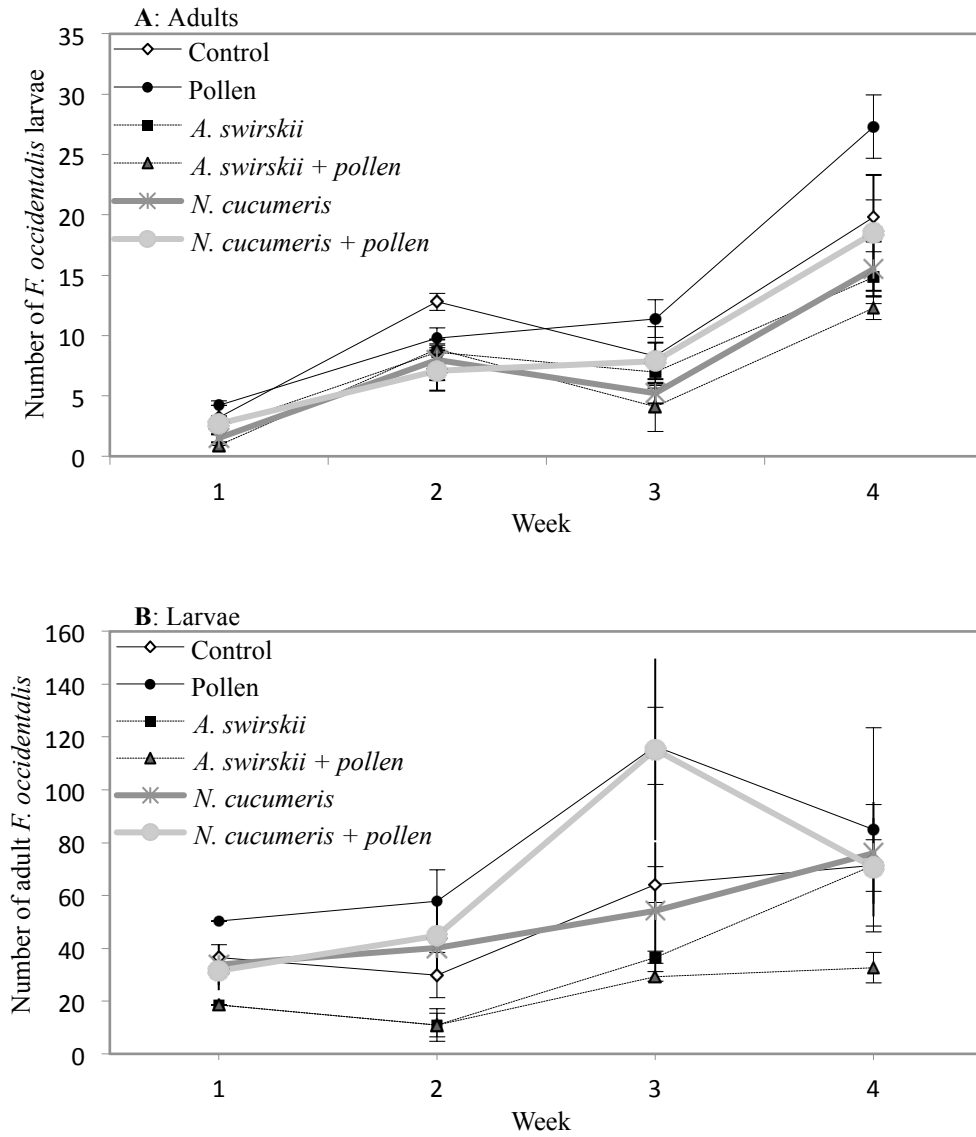


Figure 5.1. Mean (\pm SE) number of *Frankliniella occidentalis* adults (A) and larvae (B) per chrysanthemum crop plant for *A. swirskii* or *N. cucumeris* introduction. Treatments presented are control, pollen application, *A. swirskii* introduction, *N. cucumeris* introduction and pollen application with *A. swirskii* or *N. cucumeris* introduction.

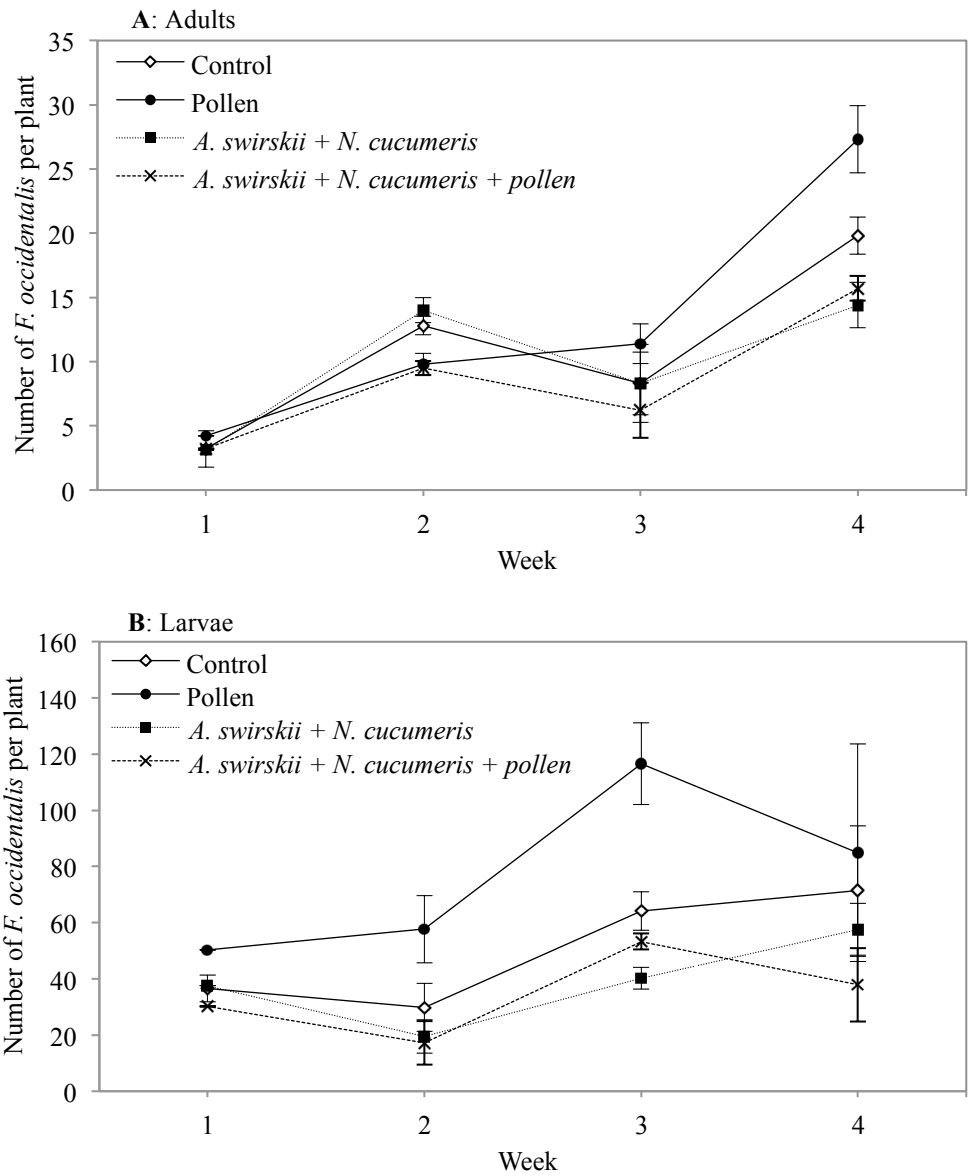


Figure 5.2. Mean (\pm SE) number of *Frankliniella occidentalis* adults (A) and larvae (B) per chrysanthemum crop plant for both *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction. Treatments presented are control, pollen application, *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction and pollen application with *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction.

For the population means of *F. occidentalis* over the four weeks, only larval populations are presented (Fig. 5.3) as there is only one observable variation among treatments for adult thrips populations: for all weeks combined, the application of *A. swirskii* with pollen as a supplemental food source led to a significantly lower number of *F. occidentalis* adults found on the plants as compared with the control (A), pollen application alone (B) and the combination of both predatory mites without pollen (G) ($F_{7,63} = 2.97 P = 0.0094$).

The application of *A. swirskii* with pollen as supplemental food resulted in a significantly lower number of *F. occidentalis* larvae found on the plants as compared with control, pollen application alone and both *N. cucumeris* treatment, with and without pollen ($F_{7,63} = 5.94 P < 0.0001$) (Fig. 5.3). For *N. cucumeris* introductions with and without pollen, thrips larval levels were similar to both control and pollen application over the four weeks (Fig. 5.3). When pollen is added to the treatment using both predators, the thrips larval count is significantly lower from the pollen application alone (fig. 5.3).

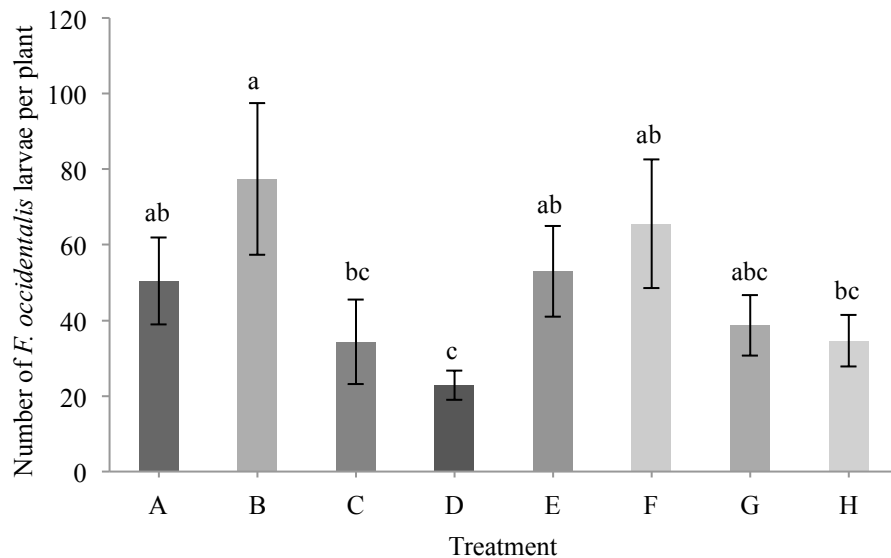


Figure 5.3. Mean (\pm SE) number of *Frankliniella occidentalis* larvae per chrysanthemum crop plant for each treatment all week combined. Treatments were (A) control, (B) pollen application, (C) *A. swirskii* introduction, (D) pollen application with *A. swirskii* introduction, (E) *N. cucumeris* introduction, (F) pollen application with *N. cucumeris* introduction, (G) *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction and (H), pollen application with *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction. Bars identified with different letters are significantly different (Tukey HSD).

5.4.2. Predatory mite populations

Juvenile (eggs, larvae and nymphs) and adult mite populations exhibited the same trends among treatments during the experiment so the total number of predatory mites all stages combined, are shown (Fig. 5.4). Treatment has a significant effect on predatory mite populations ($F_{7,58} = 39.66$, $P < 0.0001$), but the application of pollen only had a significant effect on the number of *N. cucumeris* during the first week (Fig. 5.4a). Predatory mite counts were significantly different over time ($F_{3,56} = 13.98$, $P < 0.0001$) and treatment-week interaction was significant ($F_{21,161} = 2.90$, $P < 0.0001$). At the end of the fourth week, no significant difference was observed among treatments ($F_{7,63} = 4.60$, $P = 0.3448$). These results might be in part caused by the high variability observed among treatments. When introduced alone, *N. cucumeris* populations hardly remained on the crop until the fourth week (Fig. 5.4a).

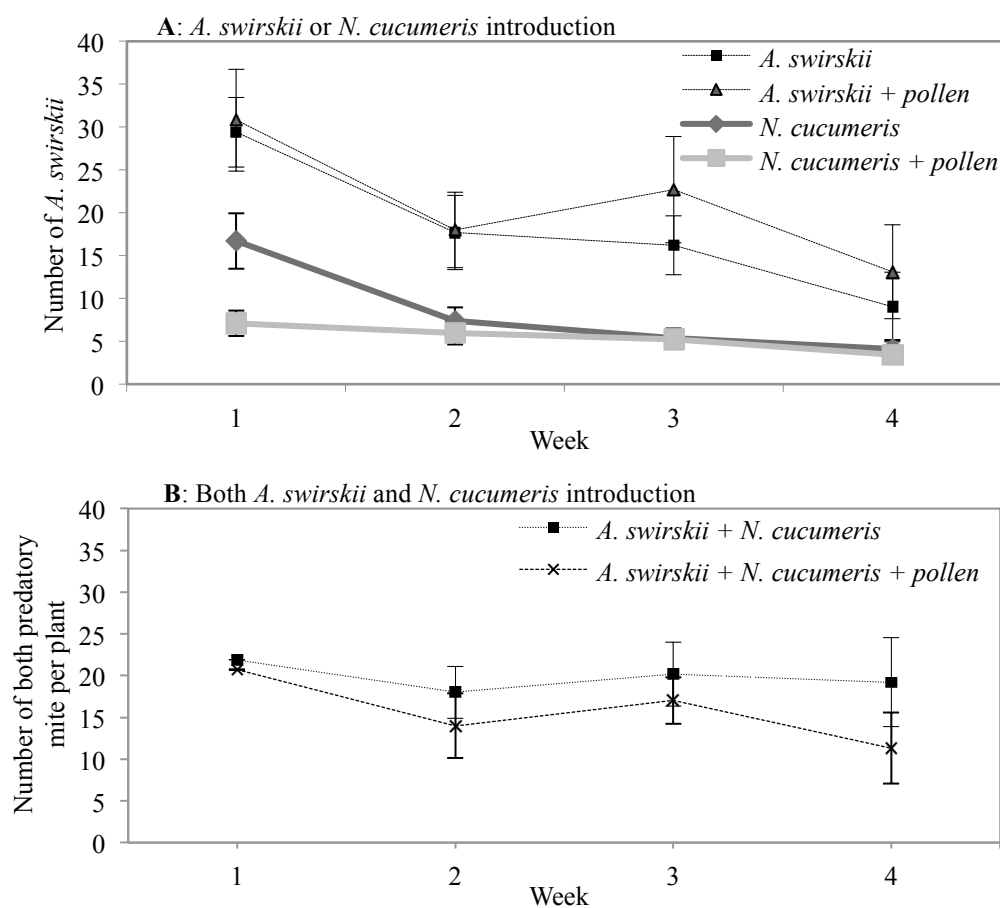


Figure 5.4. Mean (\pm SE) number of predatory mites, all stages, on chrysanthemum crop for (A) *A. swirskii* or *N. cucumeris* introduction and (B), both *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction.

Amblyseius swirskii alone, with and without pollen, remained on the crop in significantly higher numbers than *N. cucumeris* all weeks combined ($F_{7,63} = 40.72 P < 0.0001$) (Fig. 5.5). Population densities among treatments using *A. swirskii* alone and both predators together are not significantly different overall the four weeks and pollen do not seem to have an effect on predatory mite density on the crop when treatments are compared, except between control and pollen application ($F_{7,63} = 40.72 P < 0.0001$) (Fig. 5.5). Amongst adult predatory mites, which can be identified to the species, high percentages of *A. swirskii* were found on plants where only *N. cucumeris* was initially introduced, with and without pollen (35.7 and 38.3%, respectively) and a considerable proportion of *A. swirskii* were found on plants where both predators were introduced, with and without pollen (82.9 and 80.1%, respectively).

When predatory mites juveniles and eggs count was analyzed separately, the only difference among treatments was observed at the end of the fourth week, which is not presented in the figures; *A. swirskii* with pollen application as well as both predators introduction with and without pollen showed a significant higher count of juveniles and eggs ($F_{7,63} = 5.58 P < 0.0001$).

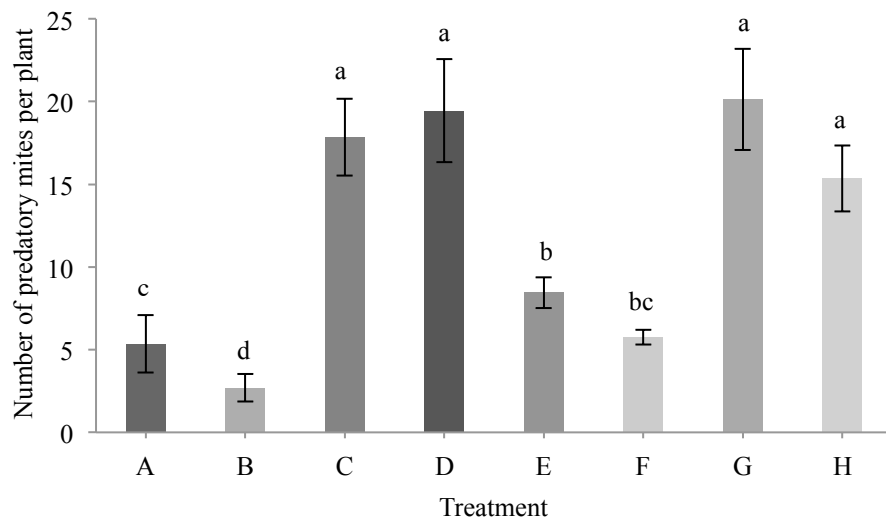


Figure 5.5. Mean (\pm SE) number of predatory mite adults and juveniles (including eggs, larvae and nymphae) per chrysanthemum crop plant for each treatment all week combined. Treatments were (A) control, (B) pollen application, (C) *A. swirskii* introduction, (D) pollen application with *A. swirskii* introduction, (E) *N. cucumeris* introduction, (F) pollen application with *N. cucumeris* introduction, (G) *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction and (H), pollen application with *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction. Bars identified with different letters are significantly different.

5.4.3. Damage assessment

For the last two weeks of the experiment, less heavy damage was observed on plants where both predators were introduced, with and without pollen ($Chi^2 = 362.14$, $P < 0.0001$) (results not shown). At the end of the fourth week, treatments using *A. swirskii* (C) and both predators without pollen (G) showed the lowest frequency of heavy damage ($Chi^2 = 144.586$, $P < 0.0001$), the later also led to the lowest frequency of light damage (Fig. 5.6). Treatments using *A. swirskii* with pollen (D), *N. cucumeris* alone (E) as well as both predators with pollen (H) appears to be intermediate in terms of visible damages on the leaves. Control (A), pollen alone (B) and *N. cucumeris* with pollen (F) showed the highest levels of heavy and light damage.

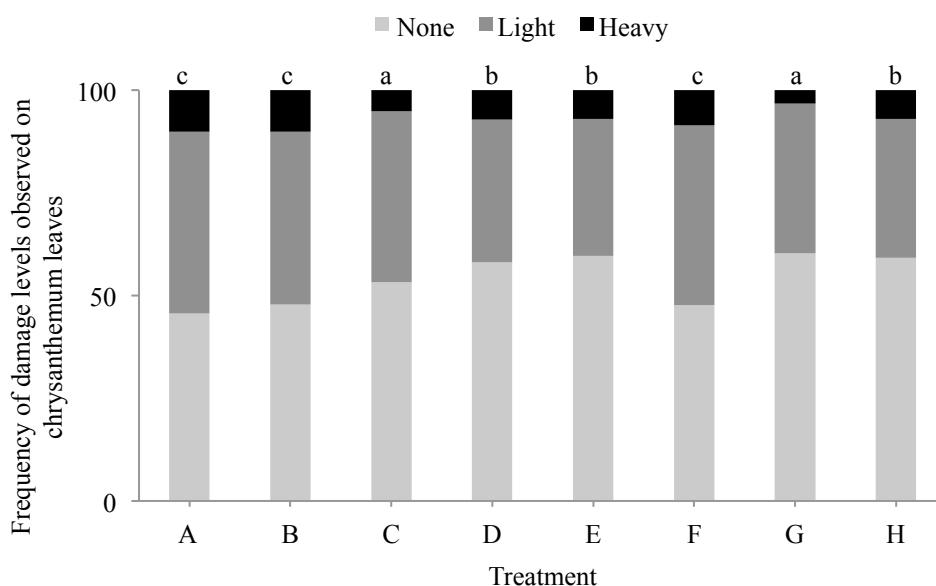


Figure 5.6. Frequency of leaves presenting none, light or heavy damage, in terms of feeding scars for each treatment at the end of the fourth week of experiment. Treatments were (A) control, (B) pollen application, (C) *A. swirskii* introduction, (D) pollen application with *A. swirskii* introduction, (E) *N. cucumeris* introduction, (F) pollen application with *N. cucumeris* introduction, (G) *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction and (H), pollen application with *A. swirskii* and *N. cucumeris* introduction. Bars identified with different letters are significantly different for heavy damages (Chi^2).

5.5. Discussion

Pollen is known to enhance population growth for predatory mites as well as their maintenance in the crop and is therefore useful in biocontrol programs, but it is also beneficial to pests like *F. occidentalis* in the short term. In this study, we assessed the impact of apple pollen application as a dietary supplement in greenhouse chrysanthemum crop on the establishment and development of populations of two species of predatory mites, *A. swirskii* and *N. cucumeris* and the control of pest populations of *F. occidentalis*. At the end of the four weeks experiment, the application of pollen on potted chrysanthemum enhanced the establishment and growth of *A. swirskii* populations, in terms of numbers of juveniles and eggs. The introduction of *A. swirskii* with and without pollen led to an overall decrease in the numbers of adult thrips during the trial and at the end, the use of both *A. swirskii* and *N. cucumeris* together resulted in a better biocontrol of adult thrips. For *N. cucumeris*, mite populations hardly remained on the crop. Consequently, thrips numbers are similar between the control and *N. cucumeris* alone and the same is observed for pollen application treatment when compared to *N. cucumeris* introduction with pollen application. Interestingly, when pollen was added to the plants, thrips counts were not different from the control.

Hulshof *et al.* (2003) showed that *F. occidentalis* feeds on pollen, boosting both its growth rate and fecundity and this could limit the control achieved by the predators. In contrast, simulation models used by van Rijn *et al.* (2002a) suggested that limiting the availability of pollen benefited the predators more than the thrips. The amount of pollen will also affect the predation rate; if pollen is not limiting, predators will be more likely to encounter pollen than thrips, leading to a reduced predation pressure on the thrips (Skirvin *et al.*, 2007). In our experiment, we did not observe a numerical response of thrips to pollen application when treatments with/without pollen were compared to one another, even for control/pollen application. This could mean that the pollen applied was not sufficient to increase thrips development, while it was beneficial to *A. swirskii* as a supplemental food source. The quantity of pollen that we used concurs with what van Rijn *et al.* (1999) observed to be optimal for thrips control by *Amblyseius degenerans* and *A. limonicus*, two phytoseiid species, on cucumber crops. Hot temperatures during the experiments could also have had a negative impact on WFT populations, especially for larval instars, leading to a low

reproduction rate; temperatures above 35°C are critical to first and second instar larvae (Shipp and Gillespie, 1993).

Neoseiulus cucumeris did not establish in the crop and this could be attributable, if not totally at least in part, to their response to low relative humidity; optimal egg hatching relative humidity is between 60 and 82 (de Courcy Williams *et al.*, 2004) to 90% (Gerson and Smiley, 1990). According to Biobest (2013), a relative humidity below 65% impedes the population build-up as the eggs do not hatch anymore. Although we recorded weekly mean relative humidity values ranging from 78.8 to 90.3%, temperature often peaked at 41.6°C as the summer 2012 was hot and RH values decreased below 65% almost daily for few hours. These extreme greenhouse conditions are a limiting factor to the ability of predatory mites to survive and to establish their populations (Mori and Chant, 1966; Shipp and van Houten, 1997). Considering that *A. swirskii* has a slightly higher critical relative humidity limit of ~70% and that anything lower may cause their eggs to desiccate (de Moraes *et al.*, 2004; Ferrero *et al.*, 2010), it is more likely that overall RH was sufficient for egg hatching for both predatory mites. In fact, a boundary layer of 0.5 to 5.0 mm exists around leaves surface where humidity levels are increased due to leaf transpiration (Shipp *et al.*, 2009). Jones *et al.* (2005) observed that RH ambient measurements would actually be 20 to 30% lower to what is measured at 5mm from a tomato leaf surface. Previous studies have shown a significant decline in survivorship and intrinsic rate of increase at temperatures above 30°C (Skirvin and Fenlon, 2003) for the tropical species *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot) and above 23°C for the North European species *N. cucumeris* (Shipp and van Houten, 1997), which could have been an important limiting factor for the latter.

Other factors must be taken into account for the high and rapid mortality of *N. cucumeris* populations. While the effects of ambient relative humidity, both on egg hatch and adult life span, combined with food source availability influence the survival and persistence of predatory mites on the crop (van Dinh *et al.*, 1988; Gaede, 1992), feeding behavior is also an important component of population growth and maintenance. The two species of predatory mites under study have shown to feed on the first easy to attack prey that they encounter (Buitenhuis *et al.*, 2010b; see Chapter 3) and thrips larvae defensive behavior makes them more difficult to successfully attack for the juvenile stages of predators, which reduce both

development time and survival rate (Bakker and Sabelis, 1989; see Chapter 1). Moreover, predator-prey size ratio is such that only the first and rarely second instars of thrips larvae are attacked, as is the case of *N. cucumeris*, which can only feed on the first larval instar (Bakker and Sabelis, 1989; Cloutier and Johnson, 1993a). A consequence for biological control is that a large proportion of the prey life cycle can avoid predation, which could limit the predator capacity to efficiently control thrips populations (Cloutier and Johnson, 1993a).

The ability of immature predators to seize thrips larvae differs between phytoseiid species (Sabelis and van Rijn, 1997) and such a difference may produce different life stage distributions. This might explain the low numbers of immature stages in the population of *N. cucumeris* as well as its irreversible decline when introduced without pollen as an alternative food source, resulting in a thrips count not different from control treatment. However this species, as well as *A. swirskii*, is able to develop and reproduce on the crop when fed only pollen (Ramakers, 1990; van Rijn *et al.*, 1999; van Rijn et Tanigoshi, 1999), meaning that other factors had a significant effect on *N. cucumeris* populations.

Multiple examples of successful thrips control achieved by *N. cucumeris* are available in the literature, in bell pepper (Ramakers, 1988) and ornamental crops such as Cyclamen (de Courcy Williams, 2001) when pollen is added to the system; currently, this mite is the most commonly biocontrol agent used against thrips in many greenhouse crops (Messelink *et al.*, 2006). It is also known that *A. swirskii* can develop on plants much more quickly than *N. cucumeris* if prey is available (Messelink *et al.*, 2006). Over a period of three weeks, the predatory mite population of *A. swirskii* grew nine times faster than that of *N. cucumeris* in cucumber crops, which could explain what was observed in our trials.

Amblyseius swirskii populations established fast and maintained high numbers on the crop throughout the experiment; all treatments using *A. swirskii*, alone or together with *N. cucumeris*, led to the highest predator's populations which resulted in the lowest thrips counts. The introduction of *A. swirskii* together with apple pollen led to the best control of the pest population as it reduced the larvae population by 30% and the adult population by 50% at the end of the experiment, when compared to the introduction of pollen alone. Recent studies suggest that the performance of *A. swirskii* against thrips seems greatly influenced by the availability of alternative food such as pollen (van Houten *et al.*, 2005b) but also various

insects and honeydew (Messelink *et al.*, 2005) or whiteflies (Messelink *et al.*, 2008). In their study on cucumber, Messelink *et al.* (2006) have thus far provided the only example of a favorable performance of *A. swirskii* against thrips in a crop where no other prey, prey products or plant derived food were available.

Amblyseius swirskii originates from the Mediterranean area and is therefore a particularly useful species in greenhouse crops because it is adapted to hot and dry conditions (van Houten *et al.*, 2005b). In addition, it has a great ability to survive periods of food scarcity (Wimmer *et al.*, 2008). Although *A. swirskii* could be more efficient than *N. cucumeris* for thrips control in some studies (van Houten *et al.*, 2005b; Messelink *et al.*, 2006), there are still too many unknown factors to decide which one is the best predator. In many greenhouse crops, such as pepper, cucumber and gerbera (Buitenhuis *et al.*, 2010b), producers release the two species *A. swirskii* and *N. cucumeris*. One of the reasons why *A. swirskii* and *N. cucumeris* are used together is that *N. cucumeris* is less expensive - *Amblyseius swirskii* often costs two to three times that of *N. cucumeris* - being easier to mass-rear. Producers usually apply *N. cucumeris* early in the production season and later add *A. swirskii* (Buitenhuis *et al.*, 2010b).

When used together in our experiments, *A. swirskii* and *N. cucumeris* significantly reduced the number of adult thrips. This treatment without pollen resulted, at the end of the fourth week, with the lowest number of adult thrips on the plants compared with pollen treatment alone. They also maintained their populations with and without pollen on the crop over the 4 week period, resulting in the highest count of juveniles and eggs of predatory mites, which indicates a high reproduction rate. It has been shown that *A. swirskii* is able to cannibalize its conspecifics to overcome situations where natural prey density is low (Rasmy *et al.*, 2004). It can also feed on other predatory mite species (intraguild predation), which are generally easier to kill than thrips larvae, as they do not display a defensive behavior (Buitenhuis *et al.*, 2010a). In fact, experimental results shows that *A. swirskii* and *N. cucumeris* are mutually intraguild predators and that each species show preference for juvenile stages of the other (Buitenhuis *et al.*, 2010a). This way, each species act as a supplemental food source for the other to some extent and could contribute to explain why little difference was observed between treatments with/without pollen. Indeed, intraguild predation can influence the coexistence of predator species and affect the control of thrips and other pests in

the greenhouse, which has been demonstrated for other biological control agents (Rosenheim and Harmon, 2006; Vance-Chalcraft *et al.*, 2007). In theory, intraguild predation can disrupt biological control (Rosenheim *et al.*, 1995) but in practice, the results are mixed (Janssen *et al.*, 2006, Janssen *et al.*, 2007; Vance-Chalcraft *et al.*, 2007) and several authors argue that intraguild predation can stabilize predator populations over time, for example by providing an external food source (Daugherty *et al.*, 2007).

Numerous authors have shown that the presence of alternative prey modulates the occurrence and outcome of intraguild predation (Cadogan and Laing, 1977; Polis *et al.*, 1989; Lucas and Rosenheim, 2011; Sentis *et al.*, 2013) and that trophic supplements could also improve the suppression of pest populations by strengthening the predators and the promotion of co-suppression by the intraguild predator and intraguild prey, even allowing the total elimination of the shared resource (Daugherty *et al.*, 2007). At the end of this four week experiment, the application of pollen on the plants while both predators were introduced led to similar thrips control than what was achieved by predators when pollen was absent, although the results were not as conclusive, being intermediate. In this regard, interacting populations of predator and prey often show strong fluctuations initially (van Rijn *et al.*, 2002b), which means that the result depends on the moment of sampling and could evolve differently in the long term.

Economically, heavy plant damage is of concern to producers as it considerably impairs the esthetic value of ornamentals. In this study, we showed that the combination of both predatory mites led to the lowest level of heavy damage when compared to all other treatments, which is correlated to the lowest number of adult *F. occidentalis* found on the plant at the end of the experiment. When pollen was added to the system, both predators introduced together and *A. swirskii* alone resulted in the same findings in terms of visible damage on the leaves, and for these treatments, the lowest number of thrips larvae found on the plants. The use of both predatory mites together appears to significantly reduce visible damage on leaves, which is a key feature in ornamental culture.

In conclusion, the use of both predatory mite species together leads to the lowest visible plant damages, correlated to the lowest numbers of adult thrips, and should be therefore considered as a successful BCA combination for commercial ornamental production. Apple

pollen proved to achieve intermediate results in terms of heavy damages when added to predators, and to significantly reduce thrips larvae numbers when associated with *A. swirskii*. This food source should be investigated further as it represents a good supplemental food source for *A. swirskii* in integrated pest management for horticultural crops.

In order to obtain satisfactory and cost effective control, the quantity of pollen applied should remain a limited resource and 10 mg/plant every two weeks seemed to be beneficial for *A. swirskii* without increasing the thrips population. The release strategy should be optimized regarding the number of predators that are released, the release frequency and number of release sites throughout the greenhouse (Buitenhuis *et al.*, 2010b). A higher number of *N. cucumeris* should be released on the crop to allow a better reproduction rate. It was suggested by De Courcy Williams (2001) that high inoculative releases of *N. cucumeris* early in the flowering cycle followed by frequent low introductions of predators should provide a strong basis for preventative control of *F. occidentalis* and other thrips species on cyclamen. Indeed, because of the low tolerance to pest damage in ornamental crops, there is a need to prevent pests establishment (Wardlow, 1990), rather than controlling their numbers once they are present. Predatory mites should therefore be introduced as soon as possible in the crop. Finally, besides their ability to survive prey scarcity, the effectiveness of phytoseiid mites for biological pest control also depends on a number of attributes including their response to relative humidity, both in terms of egg hatch success and subsequent survival (Bakker *et al.*, 1993; Croft *et al.*, 1993; van Houten *et al.*, 1995b; Shipp and van Houten, 1997; Schausberger, 1998). Thereby, when biological control agents are used in greenhouses as a part of integrated pest management, relative humidity and temperature levels should be maintained within their physiological limits as much as possible.

Chapitre 6. Conclusion générale et recommandations

La présente étude avait pour but général d'optimiser la lutte biologique au thrips des petits fruits (TPF) par les deux acariens prédateurs les plus utilisés en serriculture de plantes ornementales en Ontario. Des expérimentations en laboratoire ont en premier lieu permis d'examiner les effets de divers sources alimentaires alternatives, d'origines végétale et animale – pollens de maïs, de quenouille et de pomme et œufs de la pyrale méditerranéenne de la farine (PMF) – sur les paramètres biologiques d'*Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris* afin de sélectionner un supplément alimentaire adéquat (voir le Chapitre 3). Pour ces deux agents de lutte biologique (ALB), le pollen de pomme apparaît être un supplément alimentaire profitable lors des tests en laboratoire. Un plus large éventail d'aliments semble être avantageux pour *A. swirskii*; les pollens de quenouille et de pomme ainsi que les œufs de la PMF ont résultés en des valeurs de taux d'accroissement naturel (r_m) similaires alors que pour *N. cucumeris*, le pollen de pomme s'est démarqué. Le pollen de maïs est apparu comme l'aliment alternatif le moins profitable et ce, pour les deux espèces.

Nous avons aussi montré que *A. swirskii* et *N. cucumeris* complètent leur développement de l'œuf à l'adulte lorsque nourris d'œufs de la PMF, et que dans le cas de *A. swirskii*, ce développement est aussi rapide que pour les diètes de pollens de quenouille et de pomme, tout en atteignant un taux d'oviposition similaire. Ces résultats sont inédits pour *A. swirskii* et *N. cucumeris* puisque jusqu'à ce jour peu d'études ont été réalisées sur l'adéquation des œufs de la PMF pour les acariens prédateurs. À la lumière de ces observations, les œufs de la PMF devraient être considérés comme supplément alimentaire sous la forme d'une diète mélangée avec du pollen, constituant ainsi une source alimentaire adéquate pour les deux ALB à l'étude. Ce mélange pourrait être particulièrement indiqué dans le cas d'une utilisation combinée d'acariens prédateurs et de punaises prédatrices (*Orius* spp.) dans une culture, les œufs de la PMF étant aussi une bonne source alimentaire pour ces dernières (Yano *et al.*, 2002). Les punaises prédatrices sont des ALB efficaces pour les stades avancés de larves de thrips mais peuvent aussi de nourrir de phytoséiides (Cloutier et Johnson, 1993b; Wittmann et Leather, 1997). L'addition d'un supplément alimentaire consistant en un mélange de pollen et d'œufs de la PMF pourrait améliorer le control du TPF accompli par la combinaison

d'acariens prédateurs et de punaises prédatrices dans la culture, dans le cas où celui-ci diminuerait le taux de prédation intraguilde.

Étant donné qu'il se démarquait favorablement des autres sources alimentaires pour *N. cucumeris* et qu'il était parmi les plus profitables pour *A. swirskii*, le pollen de pomme fût sélectionné pour les expérimentations subséquentes. Le deuxième objectif de cette étude était de déterminer l'effet à court terme de la présence du pollen de pomme sur les interactions trophiques et intraguildes sur des tiges de chrysanthèmes standardisées (voir le Chapitre 4). Nos résultats montrent que chacune des deux espèces d'acariens prédateurs à l'étude peut s'alimenter du stade larvaire de l'autre espèce, comme il a été observé par Buitenhuis *et al.*, 2010a. Nous avons observé que la présence de pollen de pomme comme aliment alternatif a diminué le taux de prédation intraguilde (PIG) mutuelle qui s'exerce entre elles – une diminution de 25.3% pour *A. swirskii* et 13.3% pour *N. cucumeris* – ce qui est consistant avec la littérature où il est généralement admis que l'absence d'une proie ou d'une source de nourriture alternative exacerbe la PIG (Polis *et al.*, 1989).

Outre la présence d'un supplément alimentaire, plusieurs autres facteurs peuvent moduler la PIG tels que la complexité de la structure végétale et la présence de sites protégés comme les trichomes ou les domaties (Pemberton et Turner, 1989; O'Dowd et Willson, 1991). En effet, plusieurs études ont démontré que la présence de ces structures diminue le taux de PIG en agissant comme des abris pour les prédateurs (Roda *et al.*, 2000; Norton *et al.*, 2001; Janssen *et al.*, 2007, Seelmann *et al.*, 2007; Ferreira *et al.*, 2008). Roda *et al.* (2003) ont observé que l'abondance des populations de *Typhlodromus pyri* était en partie due au fait que structures végétales telles que les domaties augmenterait la rétention de pollen et de spores, sources de nourriture alternative pour l'acarien prédateur en question. Peu d'études ont jusqu'à maintenant abordé la synergie entre les différents facteurs modulant la PIG (Finke et Denno, 2002) mais ces recherches mettent en lumière le fait que plusieurs facteurs biotiques peuvent moduler la PIG et interagir entre eux, influençant ainsi l'efficacité d'un programme de lutte biologique. La structure végétale, en lien avec la PIG et la présence de supplément alimentaire, devrait spécifiquement faire l'objet de recherches plus poussées afin d'améliorer la lutte biologique au TPF en serriculture de plantes ornementales.

Le troisième objectif était d'évaluer l'effet du pollen de pomme comme supplément alimentaire sur les populations d'acariens prédateurs et sur leur contrôle du TPF en serriculture ornementale. Lorsque le pollen a été appliqué dans une culture de serre de chrysanthèmes, le meilleur contrôle des populations de thrips a été observé dans les traitements où *A. swirskii* était introduit seul, résultant en une diminution significative des dommages importants observés sur les plants. Une diminution similaire a aussi été observée lorsque le pollen a été ajouté à la combinaison des deux prédateurs sur les plants (voir le Chapitre 5). Ces dommages sont à éviter absolument par le producteur puisqu'ils diminuent considérablement la valeur esthétique du produit. Toutefois, c'est l'utilisation de *A. swirskii* et la combinaison des deux prédateurs, sans pollen, qui ont permis d'obtenir le niveau le plus faible de dommages importants. Il est intéressant de constater que l'utilisation des deux prédateurs de concert diminue efficacement les populations de thrips alors que ceux-ci ont montré une préférence pour les juvéniles de l'autre espèce lors de tests en laboratoire (Buitenhuis *et al.*, 2010a). Cette différence pourrait s'expliquer en partie par les différences dans le design expérimental; la valeur relative de la proie trophique (larve de TPF) est biaisée par le ratio de taille entre le prédateur et la proie et seules les larves de premier stade – et de deuxième stade dans une moindre mesure – sont susceptibles d'être attaquées avec succès (Kajita, 1986; Bakker et Sabelis, 1989; van der Hoeven et van Rijn, 1990). Comme ce stade ne dure que de 24h à 48h (Gaum *et al.*, 1994), il est possible que durant les expérimentations un changement de stade ait eu lieu (voir Chapitre 1) biaisant ainsi la préférence des prédateurs à l'étude. Lors d'expérimentations dans un environnement tel qu'une culture en serre, les prédateurs attaqueront avec succès les larves de premier stade et permettront ainsi de diminuer les populations de thrips – comme il a été observé dans la présente étude.

Amblyseius swirskii a vu ses populations de juvéniles et d'œufs augmentées à la fin de l'expérimentation lorsque du pollen lui était disponible alors que *N. cucumeris* seul n'a pu se maintenir dans la culture lorsqu'il n'avait pas accès à un supplément alimentaire et il n'a pas réussi à contrôler les populations de thrips lorsque du pollen lui était fourni. Ces observations contrastent avec les r_m élevés et similaires observés pour les deux espèces lorsque nourries de pollen de pomme en laboratoire. D'autres facteurs influencent la survie et l'établissement des acariens prédateurs, tels que les conditions extrêmes souvent retrouvées dans les serres (Mori

and Chant, 1966; Shipp and van Houten, 1997). En effet, *N. cucumeris* est connu pour être susceptible aux hautes températures et voit ses populations décliner à des températures dépassant 23°C (Shipp and van Houten, 1997). Le comportement alimentaire est aussi une composante importante et la capacité limitée de *N. cucumeris* de s'alimenter – il n'attaque qu'avec succès le premier stade larvaire du TPF – influence son taux de développement et de survie (Bakker and Sabelis, 1989; voir le Chapitre 1). Ceci a pour conséquence pratique au niveau du contrôle biologique qu'une large proportion du cycle de vie de la proie évite la prédation, ce qui limite l'efficacité du prédateur à contrôler les populations de thrips (Cloutier and Johnson, 1993a).

La présente étude démontre que l'utilisation de *N. cucumeris* et *A. swirskii* de concert permet de réduire efficacement les dommages visibles sur les plants et c'est ce paramètre qui est mis en avant lors du choix des composantes d'un programme de LAI par les producteurs. Le pollen de pomme devrait être sélectionné comme un supplément alimentaire pour *A. swirskii* contre le TPF en serriculture ornementale, avec quelques recommandations quant à son application. Il est recommandé d'investiguer à différents niveaux (paramètres biologiques, prédation intragilde et contrôle du TPF en serriculture) l'effet d'un supplément alimentaire sur les agents de lutte qui sont nouvellement disponibles. *Neoseiulus cucumeris* est actuellement l'acarien prédateur le plus utilisé principalement parce qu'il a été le premier à être utilisé pour la LAI au TPF en serre (Bakker et Sabelis, 1989; Skirvin *et al.*, 2007) mais ne semble pas adapté aux conditions extrêmes qu'on y retrouve en Ontario (Shipp and van Houten, 1997). D'autres Phytoséiides ont récemment démontré être plus adéquats pour cette tâche: *Typhlodromalus limonicus* Garman et McGregor, *Euseius scutalis* Athias-Henriot et *Euseius ovalis* Evans se sont classés au même niveau que *A. swirskii* en terme d'établissement des populations et du contrôle subséquent du TPF (Messelink *et al.*, 2010), s'avérant ainsi plus efficaces que *N. cucumeris*. De ce fait, l'industrie de la serriculture ornementale se doit de prendre en considération les recommandations concernant les nouveaux ALBs et les pratiques qui favorisent leur performance.

6.2. Améliorer l'efficacité des acariens prédateurs

Il est primordial de maintenir les populations d'ennemis naturels à un niveau stable dans la culture tout au long de la saison et une façon efficace d'obtenir un ratio prédateur:proie élevé est de rendre disponible une source alternative de nourriture telle que le pollen (Ramakers, 1990; Van Rijn et Sabelis, 1990; voir le Chapitre 5). À cette fin, la présente section offre une série de recommandations. Un nombre croissant d'études visant à améliorer le contrôle des ravageurs à l'aide d'ALBs voit le jour, permettant de mieux comprendre les interactions complexes au sein des systèmes que forment les composantes de la LAI. Il est plus que jamais important d'intégrer les nouvelles découvertes aux pratiques actuelles afin d'optimiser le résultat de la lutte biologique au TPF en serres de plantes ornementales. Aujourd'hui, les principaux ALBs utilisés dans cette industrie en Ontario sont les acariens prédateurs, plus spécifiquement *A. swirskii* et *N. cucumeris*. Améliorer leur efficacité en intégrant les nouvelles découvertes concernant leur biologie et les interactions qui les relient aux autres composantes du système que constitue un programme de LAI est de ce fait essentiel.

6.2.1. Optimiser l'application du supplément alimentaire

L'application de cette source alimentaire devrait idéalement être faite avant l'introduction des prédateurs ou au même moment que celle-ci afin d'augmenter leur établissement (Kutuk et Yigit, 2011), au tout début de la saison alors que les ravageurs ne sont pas encore présent dans la serre. Le pollen va ainsi permettre d'augmenter les populations de prédateurs via une réponse numérique et lorsque les thrips envahiront la culture, un plus grand nombre de prédateurs sera présent pour les contrôler. Par exemple, Jacobson *et al.* (2001) ont observé la suppression presque totale des populations de TPF lorsqu'un sachet de *N. cucumeris* était appliqué sur chaque plant immédiatement après la plantation, et qu'un supplément alimentaire était présent pour permettre aux populations de prédateurs de s'établir avant que le ravageur ne colonise la culture.

La quantité de pollen ainsi que la fréquence d'application influencent largement l'efficacité du contrôle par les ALBs (van Rijn *et al.*, 1999 et 2002a; Skirvin *et al.*, 2007). Une quantité de 10mg/plant/semaine s'est avérée optimale: elle a permis la croissance de la

population de l'acarien prédateur *I. degenerans* tout en limitant la disponibilité du pollen pour les thrips, ce qui a réduit leurs populations à des niveaux significativement plus bas qu'en l'absence de pollen (van Rijn *et al.*, 2002b). Weintraub *et al.* (2011) ont aussi observé une plus grande quantité de prédateurs, en l'occurrence *A. swirskii*, lorsque du pollen était appliqué en petite quantité et à intervalle régulier, résultant en un nombre réduit de ravageurs. Ces observations concordent avec ce qui a été observé lors des expérimentations en serre, où une quantité de 10mg/plant a été appliquée à chaque deux semaines et a permis d'obtenir le meilleur contrôle par *A. swirskii* (voir le Chapitre 5). Toutefois, ce taux d'application n'était peut-être pas suffisant pour les deux populations d'acariens prédateurs et conséquemment, une application par semaine semble plus adéquate et mérite d'être investiguée pour ces deux espèces.

Fournir une source pollen constante aux acariens prédateurs à l'échelle d'une culture représente un investissement majeur en termes de quantité de pollen et de main d'œuvre. Conséquemment, Gan-Mor *et al.* (2008) ont mis au point et breveté un appareil utilisant la force électrostatique pour épandre efficacement du pollen sur les plants et ainsi améliorer le contrôle biologique. Ce même appareil (appelé EPAVE en anglais pour *electrostatic pollen applicator with viscosity enhancer*) a été utilisé lors de tests sur des semis de poivrons (Weintraub *et al.*, 2011). Le pollen ainsi appliqué a permis d'optimiser le contrôle du TPF par *A. swirskii* et *O. laevigatus* lorsque de multiples applications d'une grande quantité de pollen (92-700 grains/cm²). Ce genre d'appareil rend possible la calibration du nombre de grains de pollen par unité de surface, évitant ainsi d'appliquer trop peu de pollen pour optimiser de contrôle, ainsi qu'une trop grande quantité menant à des coûts inutilement élevés.

6.2.2. Maintenir et favoriser la distribution des ALBs dans la culture

Développer des méthodes pour arriver à une meilleure distribution des prédateurs dans la serre est une composante essentielle de l'optimisation du contrôle biologique. La présence d'un supplément alimentaire influence la distribution spatiale des proies et des prédateurs du système (Weintraub *et al.*, 2007); elle augmenterait la rétention des prédateurs sur la culture, en partie en agissant comme inhibiteur de dispersion des adultes (Cloutier et Johnson, 1993a). Buitenhuis *et al.* (2010b) ont récemment découvert que le contact entre la canopée des plants était essentiel à une distribution adéquate des prédateurs dans la culture. La disposition des

plants dans la serre devrait donc être fait en fonction de ces informations pour s'assurer un bon contrôle des populations de TPF.

La façon dont les ALBs sont appliqués doit aussi être choisie avec soin. Certains producteurs hésitent à utiliser des acariens prédateurs puisque la distribution manuelle qui consiste à saupoudrer le mélange commercial de son de blé, d'acariens et d'une proie temporaire, est fastidieuse et demande une main d'œuvre considérable, en plus de possiblement résulter en une distribution inégale (Gerson et Weintraub, 2007). L'utilisation de souffleurs mécaniques pour distribuer les acariens prédateurs dans la serre est possible et pourrait permettre d'obtenir des résultats similaires à celui des pesticides, c'est-à-dire d'éliminer rapidement les populations de ravageurs (Gerson et Weintraub *et al.*, 2007). Cette solution est toute indiquée pour les cultures de plantes ornementales, où les producteurs sont plus enclins à relâcher régulièrement des prédateurs et visent l'augmentation immédiate de leur dispersion dans la culture (Gerson et Weintraub, 2007). Par rapport à l'application manuelle, le coût de ce mode d'application est 50% moins élevé et le temps nécessaire représente le quart du temps requis pour une application à la main (Opit *et al.*, 2005). L'utilisation d'un souffleur mécanique pourrait de ce fait rendre l'utilisation d'ALBs plus pratique et économiquement compétitive par rapport à l'utilisation de pesticides.

Bennison et Jacobson (1991) ont développé une autre méthode d'application des prédateurs afin de résoudre les différents problèmes reliés à la méthode de saupoudrage. Elle consiste à placer le mélange commercial dans un tube de plastique qui est ensuite accroché aux plantes. Cette méthode a résulté en une augmentation des populations et de la dispersion de *N. cucumeris* sur les plants à l'échelle d'une culture en serre par rapport à la méthode traditionnelle. Sampson (1998) a plus longuement discuté des multiples facteurs qui affectent la longévité et la performance des cultures de *N. cucumeris* en sachets commerciaux.

6.2.3. Adapter la LAI à l'environnement de la serre

Il a été démontré que l'environnement physique a un fort impact sur l'activité des insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels (Hajek, 2004). La croissance démographique est particulièrement importante dans les programmes de lutte biologique puisque bien souvent son succès repose sur l'augmentation naturelle des populations d'ALBs suite à une première

introduction. Conséquemment, les conditions climatiques telles que la température et le taux d'humidité relative sont des facteurs importants qui influent la performance des ALBs (Stenseth 1979). Les conditions optimales ont été bien étudiées pour *A. swirskii* (Lee et Gillespie, 2010) et *N. cucumeris* (Cloutier *et al.*, 1995) et leur réponse en termes de r_m est similaire; généralement leur développement et leur reproduction augmentent lorsque la température augmente, sous un intervalle optimal se situant entre 20°C et 32°C. Toutefois on retrouve des différences spécifiques: *A. swirskii* est plus performant à des températures élevées - entre 25 et 32°C (Lee et Gillespie, 2010) et les valeurs d'humidité relative en deçà de ~70% causent un dessèchement des oeufs (Porath et Swirskii, 1965; de Moraes *et al.*, 2004; Ferrero *et al.*, 2010;). Pour sa part, *N. cucumeris* est sensible à des températures très élevées – ses taux de survie et d'accroissement intrinsèque diminuent à des températures supérieures à 23°C (Shipp et van Houten, 1997) – et nécessite une humidité relative se situant entre 60 et 90% (de Courcy Williams *et al.*, 2004; Gerson et Smiley, 1990).

L'environnement de la serre est hautement contrôlé, avec des températures recommandées de 17 à 25°C (Shipp *et al.*, 1996) et l'été, ces températures ont tendance à atteindre des valeurs extrêmes (voir le Chapitre 5). Compte tenu de ces limitations imposées par la nécessité d'une production agricole optimale, le choix d'une stratégie de lutte contre les ravageurs devrait correspondre avec les conditions de l'environnement de la culture. Plus récemment, Hewitt (2013) a étudié les réponses de ces deux prédateurs à des conditions climatiques typiques d'été et d'hiver en culture de serre ornementale en Ontario et a découvert que *N. cucumeris* serait un ABL adéquat en hiver, permettant un contrôle similaire du TPF en culture de chrysanthème que celui effectué par *A. swirskii* à un coût substantiellement réduit. *Amblyseius swirski* serait quant à lui plus avantageux l'été, où une introduction inondative en début de saison permettrait de contrôler efficacement les populations de TPF.

6.3. Optimiser les pratiques de LAI au TPF

La problématique de la LAI au TPF nécessite, encore aujourd'hui, de se tenir au fait des nouvelles découvertes et des avancements sur les ALBs disponibles, ainsi que des autres pratiques qui s'inscrivent dans un programme de gestion complet. Trop souvent, les recommandations visant à améliorer l'efficacité du contrôle des populations de ravageurs sont

négligées, faute d'accès à l'information – la LAI étant un domaine qui évolue rapidement – ou d'organisation avant la mise en place de la culture et le choix des stratégies de lutte.

6.3.1. Intégrer d'autres ALBs

Plusieurs agents de lutte biologique sont parfois nécessaires pour assurer le contrôle de tous les stades de développement du TPF, *A. swirskii* et *N. cucumeris* ne s'attaquant avec succès qu'au premier et, dans une moindre mesure, deuxième stade larvaire. Plusieurs auteurs ont tenté d'améliorer les stratégies de lutte en utilisant ces Phytoséiides de concert avec d'autres ennemis naturels, tels que des acariens prédateurs terricoles appartenant à la famille des Laelapidés, des punaises prédatrices et des coccinelles (Gerson et Weintraub, 2007). Les résultats sont généralement de n'avoir aucun effet – outre celui d'engendrer des coûts supplémentaires – ou d'améliorer le contrôle des populations de ravageurs.

Parmi les ALBs ayant eu des résultats probants, deux espèces d'acariens prédateurs terricole, *Geolaelaps aculeifer* Canestri et *Stratiolaelaps scimitus* Berlese, sont tous deux utilisés contre le TPF en serriculture et s'attaquent au stade pupal qui se déroule au sol (Berndt *et al.*, 2004; Gerson et Weintraub, 2007). Dans une serriculture de roses en pot, chacune de ces espèces a respectivement permis de réduire du tiers la populations de WFT, résultant en une diminution de 41% des dommages observés sur les feuilles. Lorsque *N. cucumeris* était utilisé de concert, le contrôle s'est amélioré et une diminution de 66% des dommages a été observée (Linnamaki *et al.*, 1998). Dans une culture de haricots, *G. aculeifer* et *N. cucumeris* ont engendré une mortalité de 85% des populations du TPF (Thoeming et Poehling, 2006). Ces deux espèces sont polyphages, elles peuvent donc survivre sur de longues périodes en l'absence de la proie ciblée (Gerson et Weintraub, 2007) et pourraient être introduites et s'établir dans le substrat des plants de la culture avant que le TPF n'arrive. Ces espèces méritent d'être investiguées plus avant afin de déterminer si elles seraient adéquates pour la serriculture de chrysanthèmes.

Certaines espèces de nématodes qui attaquent le stade pupal du TPF seraient aussi une composante intéressant d'un programme de LAI (Ebssa *et al.*, 2004 et 2006; Buitenhuis et Shipp, 2005), telle que *Steinernema feltiae* (Nematoda: Steinernematidae), et seraient compatibles avec d'autres ALBs (Jaconbson *et al.*, 2001; Ebssa *et al.*, 2006). Jusqu'à

maintenant, quelques études ont été menées sur l'association de nématodes avec *G. aculeifer* (Premachandra *et al.*, 2003) et *N. cucumeris* (Ebssa *et al.*, 2006) et dans les deux cas, leurs associations permettent un meilleur contrôle du TPF. Cette piste devrait être suivie dans des expérimentations afin de déterminer si les nématodes sont une option compatible avec l'utilisation de *N. cucumeris* et *A. swirskii* en serriculture ornementale.

Les interactions entre les punaises prédatrices et les acariens phytoséiides sont relativement complexes et leur coexistence dans un programme de LAI donne des résultats variés (Gerson et Weintraub, 2007). De nombreuses espèces d'Anthocoridés sont utilisées avec succès comme ALBs contre le TPF, dont elles se nourrissent de plusieurs stades de développement (Gilkeson *et al.*, 1990; Gillespie & Quiring, 1992), mais lorsqu'elles sont jumelées à des acariens prédateurs elles exercent une forte pression de prédation intraguilde sur ces derniers (Cloutier et Johnson, 1993b; Colfer *et al.*, 2003; Madadi *et al.*, 2009; Sanderson *et al.*, 2005), consommant dans certains cas la proie la plus abondante sans préférence (Chow *et al.*, 2010). Toutefois, *N. cucumeris* et *Orius laevigatus* Fieber (Hemiptera: Anthocoridae) sont fréquemment utilisés avec succès contre le TPF dans les cultures maraîchères (Jacobson *et al.*, 1997) et il a récemment été observé qu'aucune interaction négative n'interférait entre ces deux ALBs (Skirvin *et al.*, 2006). De plus, le pollen serait un supplément alimentaire adéquat pour *O. laevigatus* et augmenterait la rétention de ces deux prédateurs sur les plants (Skirvin *et al.*, 2006). Cependant, il reste encore non seulement à mieux comprendre leurs interactions, mais aussi à déterminer comment utiliser le supplément alimentaire sans réduire leur capacité prédatrice (par satiation) ou la capacité de rechercher activement des proies (par rétention) dans ce système (Skirvin *et al.*, 2006).

Des études ont démontré la compatibilité du champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* avec *N. cucumeris* en laboratoire et en serre (Jacobson *et al.*, 2001), et avec *A. swirskii* (Shipp *et al.*, 2012). Dans les deux cas, le champignon n'avait pas d'effet négatif sur l'acarien prédateur et semble être un candidat prometteur pour la lutte au TPF.

6.3.2. Intégrer d'autres méthodes de LAI

Les méthodes culturales de contrôle, qui consistent à modifier les composantes de la culture afin de minimiser l'établissement des ravageurs et conséquemment le niveau de

dommages aux plants (Pedigo et Rice, 2009) sont peu coûteuses. La combinaison de ces méthodes avec les autres éléments d'un programme de LAI devrait toujours être considérée. Par exemple, Buitenhuis *et al.* (2007) ont clairement démontré que l'utilisation de plantes pièges de chrysanthèmes présentant des fleurs permettait de concentrer les thrips dans une zone de la culture, où d'autres méthodes peuvent être employées pour éliminer leurs populations. Aussi, Chow *et al.*, 2012 ont étudié l'effet d'une réduction de la quantité de fertilisant par rapport à ce qui est normalement conseillé dans la production de roses et, lorsque *A. swirskii* était utilisé sur ces plants, le contrôle du TPF fût amélioré. Aussi, comme l'ont mentionné Denno et Finke (2002), l'association de plusieurs prédateurs serait plus efficace pour la suppression de proies herbivores dans un habitat végétal structuré. Ainsi, des techniques de gestion de l'habitat pourraient être développées plus avant afin d'augmenter l'efficacité globale d'une association de prédateurs en diminuant les relations antagonistes entre les ennemis naturels.

La détection préventive de la présence de thrips (dépistage) est également une composante essentielle pour un contrôle efficace à l'aide d'ALBs. La combinaison de phéromones et de pièges bleus collants permet de détecter la présence de thrips avant que leurs populations ne soient installées dans la culture, ce qui favorise le succès des ALBs qui seront introduits tôt dans la culture.

Finalement, l'efficacité du contrôle biologique d'un ravageur dépend de la combinaison des moyens intégrés dans la stratégie de lutte. La planification de cette stratégie est une étape importante qui décidera en grande partie de l'issue du contrôle par les ALBs. Suite à la présente étude, le pollen comme supplément alimentaire se devrait d'être considéré lors de la planification de tout programme de gestion du TPF à l'aide d'acariens prédateurs généralistes afin d'optimiser les stratégies de LAI. Récemment, de multiples sources de nourriture se sont avérées être adéquates pour les espèces les plus utilisées en culture de serre ornementales (van Rijn and Tanigoshi, 1999; Goleva et Zebitz, 2013; Nguyen *et al.*, 2013; voir le Chapitre 3) et celles qui ont été ou seront vérifiées à l'échelle d'une culture en serre sont à intégrer dans les nouvelles recommandations quant à l'utilisation de Phytoséiides comme ALBs contre le TPF. Plus encore, les nouvelles recommandations abordées dans le présent document devraient

aussi être considérées lors de la mise en place d'un programme de gestion des ravageurs s'inscrivant dans les principes de LAI pour le contrôle du TPF.

Bibliographie

- ABOU-AWAD, A. et ELSAWI, S.A., 1992. Generations and reproduction in the predacious mite *Amblyseius swirskii* Ath.-Hen. (Acari: Phytoseiidae) fed with artificial and natural diets. *Anzeiger fuer Schaedlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 65: 115–117.
- ABOU-SETTA, M.M., FOULY, A.H. et CHILDERS, C.C., 1997. Biology of *Proprioseiopsis rotendus* (Acari: Phytoseiidae) reared on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) or pollen. *Florida Entomologist* 80: 27–34.
- ADDISON, J.A., HARDMAN, J.M. et WALDE, S.J., 2000. Pollen availability for predaceous mites on apple: spatial and temporal heterogeneity. *Experimental and Applied Acarology* 24: 1–18.
- AL-SHAMMERY, K.A., 2011. Plant pollen as an alternative food source for rearing *Euseius scutalis* (Acari: Phytoseiidae) in Hail, Saudi Arabia. *Journal of Entomology* 8: 365–374.
- ALBAJES, R., GULLINO, M.L., VAN LENTEREN, J.C. et ELAD, Y. (Eds.), 1999. *Integrated pest and disease management in greenhouse crops* (Vol. 14). Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, 545 pages.
- ALLEN, W.R. et BROADBENT, A.B., 1986. Transmission of tomato spotted wilt virus Dans Ontario greenhouses by *Frankliniella occidentalis*. *Canadian Journal of Plant Pathology* 8: 33–38.
- ARTHURS, S., MCKENZIE, C.L., CHEN, J., DOGRAMACI, M., BRENNAN, M., HOUBEN, K. et OSBORNE, L., 2009. Evaluation of *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) as biological control agents of chilli thrips, *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) on pepper. *Biological Control* 49: 91–96.
- BAKER, H.G. et BAKER, I., 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar Dans BENTLEY, B. et ELIAS, T. (Eds.), *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York, États-Unis, pages 126–152.
- BAKER, K.F. et LINDERMAN, R.G., 1979. Unique features of the pathology of ornamental plants. *Annual Review of Phytopathology* 17: 253–277.
- BAKKER, F.M. et SABELIS, M.W., 1989. How larvae of *Thrips tabaci* reduce the attack success of Phytoseiid predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 50: 47–51.

- BARRET, D. et KREITER, S. 1995. Morphometrics of some phytoseiid predatory mites and characteristics of their habitat: consequences for biological control Dans KROPCZYNSKA, D., J. BOCZEK, J. et TOMCZYK, A. (Eds.), *The Acari: physiological and ecological aspects of acari-host relationships*, Dabor, Warszawa, Varsovie, pages 461–473.
- BARRETTE, M., WU, G.M., BRODEUR, J., GIRALDEAU, L.A. et BOIVIN, G., 2008. Testing competing measures of profitability for mobile resources. *Oecologia* 158: 757–764.
- BEARD, J.J., 1999. Taxonomy and biological control: *Neoseiulus cucumeris* (Acari : Phytoseiidae), a case study. *Australian Journal of Entomology* 38: 51–59.
- BENNISON, J.A., HOCKLAND, S. et JACOBSON, 1990. Recent developments with integrated control of thrips on cucumber in the United Kingdom. *SROP/WPRS Bulletin* 13: 19–26.
- BERNDT, O., MEYHÖER, R. et POEHLING, H.-M., 2004. The edaphic phase in the ontogenesis of *Frankliniella occidentalis* and comparison of *Hypoaspis miles* and *Hypoaspis aculeifer* as predators of soil-dwelling thrips stages. *Biological Control* 30: 17–24.
- BEST, R.J., 1968. Tomato spotted wilt virus. *Advances in Virus Research* 13: 65–146.
- BIELZA, P., 2008. Insecticide resistance management strategies against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Pest Management Science* 64: 1131–1138.
- BIGLER, F., MEYER, A. et BOSSHART, S., 1987. Quality assessment in *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé reared from eggs of the factitious hosts *Ephestia kuehniella* Zell. and *Sitotroga cerealella* (Olivier). *Journal of Applied Entomology* 104: 340–353.
- Biobest, 2013. Amblyseius-System/Amblyseius-Breeding-System Technical sheet, Westerlo, Belgium, 1^{er} Avril. http://www.biobest.be/images/uploads/public/9681049597_ABS-System.pdf. Accédé: 30 juillet 2013.
- BIRCH, L., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17: 15–26.
- BOLCKMANS, K., VAN HOUTEN, Y. et 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) Dans *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods*, USDA Forest Service, Davos, Switzerland, pages 555–565.

- BROADBENT, A.B. et PREE, D.J., 1997. Resistance to insecticides in populations of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) from greenhouses in the Niagara region of Ontario. *The Canadian Entomologist* 129: 907–913.
- BROADBENT, A.B., ALLEN, W.R. et FOOTIT, R.G., 1987. The association of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) with greenhouse crops and the tomato spotted virus in Ontario. *The Canadian Entomologist* 119: 501–503.
- BRØDSGAARD, H.F. et HANSEN, L.S., 1992. Effect of *Amblyseius cucumeris* and *Amblyseius barkeri* as biological control agents of *Thrips tabaci* on glasshouse cucumbers. *Biocontrol Science and Technology* 2: 215–223.
- BRØDSGAARD, H.F., 2004. Biological control of thrips on ornamental crops Dans HEINZ K.M., VAN DRIESCHE, R.G., PARRELLA, M.P. (Eds), HEINZ, K.M, VAN DRIESCHE, R.G. et PARRELLA, M.P. (Eds.), *Biological Control of Arthropod Pests in Protected Culture*. Ball Publishing, Batavia, États-Unis, pages 253-264.
- BROWN, W. et MURPHY, G., 2011. A profile of the Ontario greenhouse floriculture industry. *Ontario Ministry of Food and Agriculture Report* (OMAFRA). <http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/facts/greenflor.htm#Industry>. Accédé le 7 juillet 2013.
- BRYAN, D.E. et SMITH, R.F., 1956 The *Frankliniella occidentalis* (Pergande) complex in California (Thysanoptera: Thripidae). *University of California Publications in Entomology* 10: 359–410.
- BUITENHUIS, R. et SHIPP, J.L., 2005. Efficacy of entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* (Rhabditida: Steinernematidae) as influenced by *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) developmental stage and host plant stage. *Journal of Economic Entomology* 98: 1480–1485.
- BUITENHUIS, R., SHIPP, J.L., JANDRICIS, S., MURPHY, G. et SHORT, M., 2007. Effectiveness of insecticide-treated and non-treated trap plants for the management of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouse ornamentals. *Pest Management Science* 63: 910–917.
- BUITENHUIS, R., SHIPP, L. et SCOTT-DUPREE, C., 2010a. Intra-guild vs. extra-guild prey: effect on predator fitness and preference of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) and *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of Entomological Research* 100: 167–173.

- BUITENHUIS, R., SHIPP, L. et SCOTT-DUPREE, C., 2010b. Dispersal of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) on potted greenhouse chrysanthemum. *Biological Control* 52: 110–114.
- CADOGAN, B.L. et LAING, J. E., 1977. A technique for rearing the predaceous mite *Balaustium putmani* (Acarina: Erythraeidae), with notes on its biology and life history. *The Canadian Entomologist* 109: 1535–1544.
- CASTAGNOLI M. et SIMONI S., 2003. *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari Phytoseiidae): survey of biological and behavioral traits of a versatile predator. *Redia* 86: 153–164.
- CASTAGNOLI, M. et SIMONI, S., 1990. Biological observations and life table parameters of *Amblyseius cucumeris* (Oud.) reared on different diets. *Redia* 73: 569–583.
- CASTAÑÉ, C., RIUDAVETS, J., et YANO, E., 2002. Biological control of thrips Dans ALBAJES, R. GULLINO, M.L., VAN LENTEREN, J.C. et ELAD, Y. (Eds.), 1999. *Integrated pest and disease management in greenhouse crops*. Volume 14, Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, pages 244–253.
- CHAMBERS, R.J., LONG, S., et HELYER, N.L., 1993. Effectiveness of *Orius laevigatus* (Hem.: Anthocoridae) for the control of *Frankliniella occidentalis* on cucumber and pepper in the UK. *Biocontrol Science and Technology* 3: 295–307.
- CHANT, D.A., 1959. Phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae). Part I. Bionomics of seven species in southeastern England. Part II. A taxonomic review of the Phytoseiidae, with description of 38 new species. *Memoirs of en Entomological Society of Canada* 91: 1–166.
- CHAPMAN, R.F., 1998. *The Insects: Structure and Function*. 4ème Édition, Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, 954 pages.
- CHOW, A., CHAU, A. et HEINZ, K.M., 2010. Compatibility of *Amblyseius (Typhlodromips) swirskii* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae) and *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on roses. *Biological Control* 53: 188–196.
- CHOW, A., CHAU, A. et HEINZ, K.M., 2012. Reducing fertilization: a management tactic against western flower thrips on roses. *Journal of Applied Entomology* 136: 520– 529.

- CLOUTIER, C. et JOHNSON, G.S., 1993a. Interaction between life stages in a phytoseiid predator: western flower thrips prey killed by adults as food for protonymphs of *Amblyseius cucumeris*. *Experimental and Applied Acarology* 17: 441–449.
- CLOUTIER, C. et JOHNSON, S.G., 1993b. Predation by *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthocoridae) on *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae): testing for compatibility between biocontrol agents. *Environmental Entomology* 22: 477–482.
- CLOUTIER, C., ARODOKOUN, D., JOHNSON, S.G. et GELINAS, L., 1995. Thermal dependence of *Amblyseius cucumeris* (Acarina: Phytoseiidae) and *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) in greenhouses Dans PARKER, B.L., SKINNER, M. et LEWIS, T. (Eds.), *Thrips Biology and Management*. Plenum, New York, États-Unis, pages 231–235.
- CLOYD, R. A., 2009. Western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) management on ornamental crops grown in greenhouses: Have we reached an impasse? *Pest Technology* 3: 1–9.
- COHEN, A.C., 2004. *Insect Diets: Science and Technology*. CRC Press, Boca Raton, Floride, États-Unis, 344 pages.
- COLFER, R.G., ROSENHEIM, J.A., GODFREY, L.D. et HSU, C.L., 2003. Interactions between the augmentatively released predaceous mite *Galendromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) and naturally occurring generalist predators. *Environmental Entomology* 32: 840–852.
- COLL, M. et GUERSHON, M., 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Reviews of Entomology* 47: 267–297.
- CROFT, B.A. et CROFT, M.B., 1996. Intra- and interspecific predation among adult female Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae): Effects on survival and reproduction. *Environmental Entomology* 25: 853–858.
- CROFT, B.A., KIM, S.S. et KIM, D.I., 1996. Intra and interspecific predation on four life stage groups by adult females of *Metaseiulus occidentalis*, *Typhlodromus pyri*, *Neoseiulus fallacies* and *Amblyseius andersoni*. *Experimental and Applied Acarology* 20: 435–444.
- CROFT, B.A., PRATT, P.D., KOSKELA, G. et KAUFMAN, D., 1998. Predation, reproduction, and impact of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) on cyclamen mite (Acari: Tarsonemidae) on strawberry. *Journal of Economic Entomology* 91: 1307–1314.

- DAUGHERTY, M.P., HARMON, J.P. et BRIGGS, C.J., 2007. Trophic supplement to intraguild predation. *Oikos* 116: 662–677.
- DE CLERCQ, P., 2008. Culture of natural enemies on factitious foods and artificial diets Dans CAPINERA, J.L. (Ed.), *Encyclopedia of entomology*. 2ème Édition, Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, pages 1133–1136.
- DE CLERCQ, P., BONTE, M., VAN SPEYBROECK, K., BOLCKMANS, K. et DEFORCE, K., 2005. Development and reproduction of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) on eggs of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Phycitidae) and pollen. *Pest Management Science* 61: 1129–1132.
- DE COURCY WILLIAMS, M.E., 2001. Biological control of thrips on ornamental crops: interactions between the predatory mite *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), on Cyclamen. *Biocontrol Science and Technology* 11: 41–55.
- DE COURCY WILLIAMS, M.E., KRAVAR-GARDE, L., FENLON, J.S. et SUNDERLAND, K.D., 2004. Phytoseiid mites in protected crops: the effect 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 KLERK, M.L. et RAMAKERS, P.M.J., 1986. Monitoring population densities of the phytoseiid predator *Amblyseius cucumeris* and its prey after large scale introductions to control *Thrips tabaci* on sweet pepper. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 51: 1045–1048.
- DE MORAES, G.J., MCMURTRY, J.A. et DENMARK, H.A., 1986. *A catalog of the mite family Phytoseiidae. References to taxonomy, synonymy, distribution and habitat*. EMBRAPA - DDT, Brasilia, Brésil, 353 pages.
- DE MORAES, G.J., MCMURTRY, J.A., DENMARK, H.A. et CAMPOS, C.B., 2004. A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa* 434: 1–494.
- DENNO, R.F. et FINKE, D.L., 2006. Multiple predator interactions and food-web connectance: implications for biological control Dans BRODEUR, J. et BOIVIN, G. (Eds.), *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, pages 45–70.

- DENT, D. (Ed.), 1995. *Integrated pest management*. Chapman & Hall, Londres, Royaume-Uni, 356 pages.
- DINTER, A., 2002. Microcosm studies on intraguild predation between female erigonid spiders and lacewing larvae and influence of single versus multiple predators on cereal aphids. *Journal of Applied Entomology* 126: 249–257.
- DUSO, C. et CAMPORESE, P., 1991. Developmental times and oviposition rates of predatory mites *Typhlodromus pyri* and *Amblyseius andersoni* (Acari: Phytoseiidae) reared on different foods. *Experimental and Applied Acarology* 13: 117–128.
- DUSO, C., MALAGNINI, V., PAGANELLI, A., ALDEGHERI, L., BOTTINI, M. et OTTO, S., 2004. Pollen availability and abundance of predatory phytoseiid mites on natural and secondary hedgerows. *BioControl* 49: 397–415.
- EASTERBROOK, M.A., FITZGERALD, J.D. et SOLOMON, M.G., 2001. Biological control of strawberry tarsonemid mite *Phytonemus pallidus* and two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* on strawberry in the UK using species of *Neoseiulus* (*Amblyseius*) (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 25: 25–36.
- EBSSA, L., BORGEMEISTER, C. et POEHLING, H.-M., 2004. Effectiveness of different species/strains of entomopathogenic nematodes for control of western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) at various concentrations, host densities, and temperatures. *Biological Control* 29: 145–154.
- EBSSA, L., BORGEMEISTER, C. et POEHLING, H.-M., 2006. Simultaneous application of entomopathogenic nematodes and predatory mites to control western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Biological Control* 39: 66–74.
- EBSSA, L., BORGEMEISTER, C., BERNDT, O. et POEHLING, H.M., 2001. Efficacy of entomopathogenic nematodes against soil-dwelling life stages of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 78: 119–127.
- EL-ARNAOUTY, S.A., ABDEL KHALEK, S., HASSAN, H., SHAHATA, M., GAMEA, M. et MAHMOUD, N., 1999. Mass rearing of aphidophagous predators *Chrysoperla carnea* spp. (Neuroptera: Chrysopidae) and *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) on eggs of *Ephestia kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) Dans CANERD, M. et BEYSSAT-ARNAOUTY, V. (Eds), *Proceedings of the First Regional Symposium for Applied Biological Control in Mediterranean Countries*, Imprimerie Sacco, Toulouse, France, page 235.

- EMMERT, C.J., MIZELL, R.F., ANDERSEN, P.C., FRANK, J.H. et STIMAC, J.L., 2008. Diet effects on intrinsic rate of increase and rearing of *Proprioseiopsis asetus* (Acari: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 101: 1033–1040.
- EUBANKS, M.D. et DENNO, R.F., 2000. Health food versus fast food: the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species. *Ecological Entomology* 25: 140–146.
- EUBANKS, M.D. et STYRSKY, J.D., 2005. Effects of plant feeding on the performance of omnivorous 'predators' Dans WÄCKERS, F., VAN RIJN, P. et BRUIN, J. (Eds), *Plant-Provided Food and Herbivore-Carnivore Interactions*, Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, pages 148–177.
- EVANS, E.W. et ENGLAND, S., 1996. Indirect interactions in biological control of insects: pests and natural enemies in alfalfa. *Ecological Applications* 6: 920–30.
- EVANS, E.W., 2008. Multitrophic interactions among plants, aphids, alternate prey and shared natural enemies – a review. *European Journal of Entomology* 105: 369–380.
- EVANS, E.W., STEVENSON, A.T. et RICHARDS, D.R., 1999. Essential versus alternative foods of insect predators: benefits of a mixed diet. *Oecologia* 121: 107–112.
- FERREIRA, J.A., ESHUIS, B., JANSSEN, A. et SABELIS, M.W., 2008. Domatia reduce larval cannibalism in predatory mites. *Ecological Entomology* 33: 374–379.
- FERRERO, M., GIGOT, C., TIXIER, M.-S., VAN HOUTEN, Y. et KREITER, S., 2010. Egg hatching response to a range of relative humidities for six species of predatory mites. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 135: 237–244.
- FINKE, D.L. et DENNO, R.F., 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83: 643–652.
- FINKE, D.L. et DENNO, R.F., 2003. Intra-guild interaction relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology* 28: 67–73.
- FLECHTMANN, C.H.W. et MCMURTRY, J.A., 1992. Studies of cheliceral and deutosternal morphology of some Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) by scanning electron microscopy. *International Journal of Acarology* 18: 163–169.

- GAEDE, K., 1992. On the water balance of *Phytoseiulus persimilis* A.-H. and its ecological significance. *Experimental and Applied Acarology* 15: 181–198.
- GAN-MOR, S., RONEN, B. et PALEVSKI, E., 2008. A device and a method for pollen application for enhancing biological control. US patent application No. 61/129, 586.
- GARIBALDI, A. et GULLINO, M.L., 1990. Disease management of ornamental plants: a never ending challenge. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 55: 189–201.
- GAUM, W.G., GILIOMEE, J.H. et PRINGLE, K.L., 1994. Life history and life tables of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), on English cucumbers. *Bulletin of Entomological Research* 84: 219–224.
- GERIN, C., HANCE, T.H. et VAN IMPE, G., 1999. Impact of flowers on the demography of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Thysan., Thripidae). *Journal of Applied Entomology* 123: 569–574.
- GERMAN, T.L., ULLMAN, D.E. et MOYER, J.W., 1992. Tospoviruses: diagnosis, molecular biology, phylogeny, and vector relationships. *Annual review of phytopathology* 30: 315–348.
- GERSON, U. et SMILEY, R.L., 1990. *Acarine Biocontrol Agents*. Chapman & Hall, Londres, Royaume-Uni, 174 pages.
- GERSON, U. et WEINTRAUB, P.G. 2007. Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest Management Science* 63: 658–676.
- GERSON, U., SMILEY, R.L. et OCHOA, R., 2008. *Mites (Acari) for pest control*. Blackwell Science, Oxford, Royaume-Uni, 560 pages.
- GILKESON, L.A., MOREWOOD, W.D. et ELLIOT, D.E., 1990. Current status of biological control of thrips in Canadian greenhouses with *Amblyseius cucumeris* and *Orius tristicolor*. *IOBC/WPRS Bulletin* 13: 71–75.
- GILLESPIE, D.R. et QUIRING, D.J.M., 1992. Competition between *Orius tristicolor* (White) (Hemiptera: Anthocoridae) and *Amblyseius cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae) feeding on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Canadian Entomologist* 124: 1123–1128.
- GILLESPIE, D.R. et RAMEY, C.A., 1988. Life history and cold storage of *Amblyseius cucumeris* (Acarina: Phytoseiidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 85: 71–76.

- GILLESPIE, D.R., 1989. Biological control of thrips (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse cucumber by *Amblyseius cucumeris*. *Entomophaga* 34: 185–192.
- GOLEVA, I. et ZEBITZ, C.P., 2013. Suitability of different pollen as alternative food for the predatory mite *Amblyseius swirskii* (Acari, Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 1–25.
- GREENSTONE, M.H., 1979. Spider behavior optimises dietary essential amino acid composition. *Nature* 282: 501–503.
- GRENIER, S., GUILLAUD, J., DELOBEL, B. et BONNOT, G., 1989. Nutrition et élevage du prédateur polyphage *Macrolophus caliginosus* [Heteroptera, Miridae] sur milieux artificiels. *Entomophaga* 34: 77–86.
- GULLINO, M.L. et WARDLOW, L.R., 1999. Ornamentals Dans ALBAJES, R., GULLINO, M.L., VAN LENTEREN, J.C. et ELAD, Y. (Eds.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*, Kluwer Academic Publishers, Norwell, États-Unis, pages 486–506.
- HAJEK, A., 2004. *Natural Enemies: An Introduction to Biological Control*. Cambridge University Press, New York, États-Unis, 378 pages.
- HAMASAKI, K. et MATSUI, M., 2006. Development and reproduction of an aphidophagous coccinellid, *Propylea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae), reared on an alternative diet, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs. *Applied Entomology and Zoology* 41: 233–237.
- HAO, H., SHIPP, J.L., WANG, K., PAPADOPOULOS, A.P. et BINNS, M.R., 2002. Impact of western flower thrips on growth, photosynthesis and productivity of greenhouse cucumber. *Scientia Horticulturae* 92: 187–203.
- HEINZ, K.M, VAN DRIESCHE, R.G. et PARRELLA, M.P. (Eds.), 2004. *Biological Control of Arthropod Pests in Protected Culture*. Ball Publishing, Batavia, États-Unis, 552 pages.
- HEWITT, L., 2013. *Seasonal climatic variations influence the efficacy of predatory mites used for control of western flower thrips on greenhouse ornamental crops* (Thèse de doctorat). Université de Guelph, Guelph, Ontario, Canada.
- HOCHBERG, M.E., 1996. Consequences for host population levels of increasing natural enemy species richness in classical biological control. *The American Naturalist* 147: 307–318.

- HOLT, R.D. et POLIS, G.A., 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist* 149: 745–764.
- HOOGERBRUGGE, H., VAN HOUTEN, Y., VAN BAAL, E. et BOLCKMANS, K., 2008. Alternative food sources to enable establishment of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) on chrysanthemum without pest presence. *Bulletin OILB/SROP* 32: 79–82.
- HOUTEN, Y.M., STRATUM, P., BRUIN, J. et VEERMAN, A., 1995. Selection for non-diapause in *Amblyseius cucumeris* and *Amblyseius barkeri* and exploration of the effectiveness of selected strains for thrips control. *Entomologia experimentalis et applicata* 77: 289–295.
- HULSHOF, J. et VÄNNINEN, I., 1999. Alternative food sources for thrips predators on cucumber: also a delicacy for the Western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *IOBC/WPRS Bulletin* 22: 113–116.
- HULSHOF, J. et VÄNNINEN, I., 2002. Western flower thrips feeding on pollen, and its implications for control Dans MOUND, L.A. et MORULLO, R., (Eds.), *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera*. CSIRO Entomology, 1-8 July 2001, Reggio Calabria, Italie. Pages 173–179.
- HULSHOF, J., KETOJA, E. et VANNINEN, I., 2003. Life history characteristics of *Frankliniella occidentalis* on cucumber leaves with and without supplemental food. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 108: 19–32.
- JACOBSON, R.J., 1997. Integrated pest management (IPM) in glasshouses. Dans LEWIS, T. (Ed.), *Thrips as crop pests*. CAB International, Wallingford, Royaume-Uni, pages 639–666.
- JACOBSON, R.J., CHANDLER, D., FENLON, J. et RUSSELL, K.M., 2001. Compatibility of *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin with *Amblyseius cucumeris* Oudemans (Acarina: Phytoseiidae) to control *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber plants. *Biocontrol Science and Technology* 11: 391–400.
- JACOBSON, R.J., CROFT, P. et FELON, J., 2001. Suppressing the establishment of *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae) in cucumber crops by prophylactic release of *Amblyseius cucumeris* Oudemans (Acarina: Phytoseiidae). *Biocontrol Science and Technology* 11: 27–34.
- JANSSEN, A., MONTSERRAT, M., HILLERISLAMBERS, R., ROOS, A.M.D., PALLINI, A. et SABELIS, M.W., 2006. Intraguild predation usually does not disrupt biological control

- Dans BRODEUR, J. et BOIVIN, G. (Eds.), *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, pages 21–44.
- JANSSEN, A., PALLINI, A., VENZON, M. et SABELIS, M.W., 1998. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant inhabiting arthropods. *Experimental and Applied Acarology* 22: 497–521.
- JANSSEN, A., SABELIS, M. W., MAGALHAES, S., MONTSERRAT, M., et VAN DER HAMMEN, T., 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88: 2713–2719.
- JANSSEN, A., WILLEMSE, E. et VAN DER HAMMEN, T., 2003. Poor host quality causes omnivore to consume predator eggs. *Journal of Animal Ecology* 72: 478–483.
- JAROSZ, N., LOUBET, B., DURAND, B., MCCARTNEY, H.A., FOUEILLASSAR, X. et HUBER, L., 2003. Field measurements of airborne concentration and deposition of maize pollen. *Agricultural and Forest Meteorology* 119: 37–51.
- JENSEN, S.E., 2000. Insecticide resistance in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Integrated Pest Management Reviews* 5: 131–146.
- JOHNSON, S.G., 1990. Biology and predacious ability of *Amblyseius barkeri* (Hughes) and *A. cucumeris* (Oudemans) (Acarina: Phytoseiidae), predators of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) (Mémoire de maîtrise). Université McGill, Montréal, Canada.
- JONES, T., SCOTT-DUPREE, C., SHIPP, L. et HARRIS, B., 2005. The efficacy of spinosad against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, and its impact on associated biological control agents on greenhouse cucumbers in southern Ontario. *Pest Management Science* 61: 179–185.
- KAJITA, H., 1986. Predation by *Amblyseius* spp. (Acarina: Phytoseiidae) and *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae) on *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). *Applied Entomology and Zoology* 21: 482–484.
- KARNKOWSKI, W. et TRDAN, S., 2002. *Frankliniella occidentalis*: Diagnostic protocols for regulated pests. *OEPP/EPPO Bulletin* 32: 281–292.
- KENNETT, C.E., FLAHERTY, D.L. et HOFFMANN, R.W., 1979. Effect of wind-borne pollens on the population dynamics of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga* 24: 83–98.

- KIRK, W.D.J, 1987. How much pollen can thrips destroy ? *Ecological Entomology* 12: 31–40.
- KIRK, W.D.J. et TERRY, L.I., 2003. The spread of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Agricultural and Forest Entomology* 5: 301–310.
- KOGAN, M., 1998. Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annual review of entomology* 43: 243–270.
- KOSTIAINEN, T.S. et HOY, M.A., 1996. *The Phytoseiidae as biological control agents of pest mites and insects; A bibliography*. Monograph 17, Université de Floride, Gainesville, Etats-Unis, 694 pages.
- KUTUK, H., et YIGIT, A., 2011. Pre-establishment of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae) using *Pinus brutia* (Ten.) (Pinales: Pinaceae) pollen for thrips (Thysanoptera: Thripidae) control in greenhouse peppers. *International Journal of Acarology* 37: 95–101.
- LEE, H.-S. et GILLESPIE, D.R., 2011. Life table and development of *Amblyseius swirskii* (Acari : Phytoseiidae) at different temperatures. *Experimental and Applied Acarology* 53: 17–27.
- LESTER, P.J. et HARMSSEN, R., 2002. Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control: an analysis of two predators in a two-prey system. *Journal of Applied Ecology* 39: 455–468.
- LEWIS, T. (Ed), 1997. *Thrips as Crop Pests*. CAB International, Wallingford, Royaume-Uni, 740 pages.
- LINNAMAKI, M., HULSHOF, J. et VÄNNINEN, I., 1998. Biology and prospects for enhancing biocontrol of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*, in cut flowers. *Proceedings of Brighton Crop Protection Conference – Pests Disease*, BCPC, Farnham, Surrey, Royaume-Uni, pages 187–192.
- LUCAS, E. et ROSENHEIM, J.A., 2011. Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: a review of the evidence and a case study. *Biological Control* 59: 61–67.
- LUNDGREN, J.C., 2009. Relationships of natural enemies and non-prey foods (Vol. 7). Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, 453 pages.

- MACGILL, E.I., 1939. A gamasid mite (*Typhlodromus thripsi* n.sp.), a predator of *Thrips tabaci* Lind. *Annals of Applied Biology* 26: 309–317.
- MADADI, H., ENKEGAARD, A., BROEDSGAARD, H.F., KHARRAZI-PAKDEL, A., ASHOURI, A. et MOHAGHEGH-NEISHABOURI, J., 2009. Interactions between *Orius albidipennis* (Heteroptera: Anthocoridae) and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): Effects of host plants under microcosm condition. *Biological Control* 50: 137–142.
- MAOZ, Y., GAL, S., ABRAHAMS, J., GAN-MOR, S., COLL, M. et PALEVSKY, E., 2008. Pollen provisioning enhance *Euseius scutalis* (Phytoseiidae) populations and improves control of *Oligonychus perseae* (Tetranychidae) Dans MASON, P.G., GILLESPIE, D.R. et VINCENT, C. (Eds.), *Proceedings of the 3rd International Symposium on Biological Control of Arthropods*, Christchurch, Nouvelle Zélande, 8-13 février, pages 339–346.
- MCMURTRY, J.A. et 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. et JOHNSON, H.G., 1965. Some factors influencing the abundance of the predaceous mite *Amblyseius hibisci* in southern California (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 58: 49–56.
- MCMURTRY, J.A. et RODRIGUEZ, J.G., 1987. Nutritional ecology of phytoseiid mites Dans SLANSKY, F. et RODRIGUEZ, J.G. (Eds), *Nutritional ecology of insects, mites spiders and related invertebrates*, John Willey and Son, New York, États-Unis, pages 609–644.
- MCMURTRY, J.A. et SCRIVEN, G.T., 1964. Studies on the feeding, reproduction and development of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae) on various food substances. *Annals of the Entomological Society of America* 57: 649–655.
- MCMURTRY, J.A., 1992. Dynamics and potential impact of ‘generalist’ phytoseiids in agroecosystems and possibilities for establishment of exotic species. *Experimental and Applied Acarology* 14: 371—382.
- MESSELINK, G.J., BLOEMHARD, C.M.J., CORTES, J.A., SABELIS, M.W. et JANSSEN, A., 2011. Hyperpredation by generalist predatory mites disrupts biological control of aphids by the aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Biological Control* 57: 246–252.
- MESSELINK, G.J., VAN MAANEN, R., VAN STEENPAAL, S. et JANSSEN, A., 2008. Biological control of thrips and witheflies by a shared predator: Two pests are better than one. *Biological Control* 44: 372–379.

- MESSELINK, G.J., VAN STEENPAAL, S. et RAMAKERS, M. J., 2006. Evaluation of phytoseiid predators for control of western flower thrips in greenhouse cucumber. *Biocontrol* 51: 753–768.
- MESSELINK, G.J., VAN STEENPAAL, S. et VAN WENSVEEN, W., 2005. *Typhlodromips swirskii* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae): a new predator for thrips control in greenhouse cucumber. *IOBC Bulletin* 28: 183–186.
- MESZAROS, A., TIXIER, M.-S., CHEVAL, B., BARBAR, Z. et KREITER, S., 2007. Cannibalism and intraguild predation in *Typhlodromus exhilaratus* and *T. phialatus* (Acari: Phytoseiidae) under laboratory conditions. *Experimental and Applied Acarology* 41: 37–43.
- MOMEN, F.M. et EL-LAITHY, A.Y., 2007. Suitability of the flour moth *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) for three predatory phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) in Egypt. *International Journal of Tropical Insect Science* 27: 102–107.
- MOMEN, F.M. et EL-SAWAY, S.A., 1993. Biology and feeding behaviour of the predatory mite, *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae). *Acarologica* 33: 199–204.
- MONTERRAT, M., JANSSEN, A., MAGALHAES, S. et SABELIS, M.W., 2006. To be an intra-guild predator or a cannibal: Is prey quality decisive? *Ecological Entomology* 31: 430–436.
- MORAES, G.J., MCMURTRY, J.A. et DENMARK, H.A., 1986. *A catalog of the mite family Phytoseiidae: references to taxonomy, synonymy, distribution and habitat*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, San Pablo, Brésil, 353 pages.
- MORI, H. et CHANT, D.A., 1966. The influence of humidity on the activity of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and its prey, *Tetranychus urticae* (Koch) (Acarina: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Canadian Journal of Zoology* 44:863–71.
- MORSE, J.G. et HODDLE, M.S., 2006. Invasion biology of thrips. *Annual Reviews of Entomology* 51: 67–89.
- NGUYEN, D.T., VANGANSBEKE, D., LÜ, X. et DE CLERCQ, P., 2013. Development and reproduction of the predatory mite *Amblyseius swirskii* on artificial diets. *BioControl* 58: 369–377.

- NOMIKOU, M., JANSSEN, A. et SABELIS, M.W., 2003. Phytoseiid predators of whiteflies feed and reproduce on nonprey food sources. *Experimental and Applied Acarology* 31: 15–26.
- NOMIKOU, M., JANSSEN, A., SCHRAAG, R. et SABELIS, M.W., 2001. Phytoseiid predators as potential biological control agents for *Bemisia tabaci*. *Experimental and Applied Acarology* 25:271–291.
- NOMIKOU, M., JANSSEN, A., SCHRAAG, R. et SABELIS, M.W., 2002. Phytoseiid predators suppress populations of *Bemisia tabaci* on cucumber plants with alternative food. *Experimental and Applied Acarology* 27: 57–68.
- NOMIKOU, M., SABELIS, M.W. et JANSSEN, A., 2010. Pollen subsidies promote whitefly control through the numerical response of predatory mites. *BioControl* 55: 253–260.
- NORTON, A.P., ENGLISH-LOEB, G. et BELDEN, E., 2001. Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. *Oecologia* 126: 535–542.
- OBRIST, L.B., KLEIN, H., DUTTON, A. et BIGLER, F., 2005. Assessing the effects of Bt maize on the predatory mite *Neoseiulus cucumeris*. *Experimental and Applied Acarology* 38: 125–139.
- O'DOWD, D.J. et WILLSON, M.F., 1991. Association between mites and leaf domatia. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 179–182.
- ONZO, A., HANNA, R., NEGLOH, K., TOKO, M. et SABELIS, M.W., 2005. Biological control of cassava green mite with exotic and indigenous phytoseiid predators – effects of intraguild predation and supplementary food. *Biological Control* 33: 143–152.
- OVERMEER, W.P.J., 1985. Chapitre 2.1.3.2, Alternative prey and other food resources. Dans HELLE, W. et SABELIS, M.W. (Eds.), *Spider mites: their biology, natural enemies, and control* (Vol. 1B), Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas, pages 131–140.
- PARK, H-H., SHIPP, L., BUITENHUIS, R. et AHN, J.J., 2011. Life history parameters of a commercially available *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) fed on cattail (*Typha latifolia*) pollen and tomato russet mite (*Aculops lycopersici*). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 14: 497–501.

- PARK, H.H., SHIPP, L. et BUITENHUIS, R., 2010. Predation, development, and oviposition by the predatory mite *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) on tomato russet mite (Acari: Eriophyidae). *Journal of Economic Entomology* 103: 563–569.
- PEDIGO, L.P., et HIGLEY, L.G., 1992. The economic injury level concept and environmental quality: a new perspective. *American Entomologist* 38: 12–21.
- PEDIGO, L.P., HUTCHINS, S.H. et HIGLEY, L.G., 1986. Economic injury levels in theory and practice. *Annual Review of Entomology* 31: 341–368.
- PEDIGO, L.P. et RICE, M.E., 2009. *Entomology and Pest Management*. 6ème édition, Pearson Education Inc., Upper Saddle River, New York, États-Unis, 646 pages.
- PEMBERTON, R.W. et TURNER, C.E., 1989. Occurrence of predatory and fungivorous mites in leaf domatia. *American Journal of Botany* 76: 105–112.
- POLIS, G.A. et HOLT, R.D., 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 151–154.
- POLIS, G.A., 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 225–251.
- POLIS, G.A., MYERS, C.A. et HOLT, R.D., 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297–330.
- PRASAD, R.P. et SNYDER, W.E., 2004. Predator inference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biological Control* 31: 428–437.
- PRASAD, R.P. et SNYDER, W.E., 2006. Diverse trait-mediated interactions in a multi-predator, multi-prey community. *Ecology* 87: 1131–1137.
- PRICE, P.W., BOUTON, C.E., GROSS, P., MCPHERON, B.A., THOMPSON, J.N. et WEIS, A.E., 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 41–65.
- RAMAKERS, P.M.J., 1980. Biological control of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) with *Amblyseius* spp. (Acari: Phytoseiidae). *IOBC/WPRS Bulletin* 3: 203–208.

- RAMAKERS, P.M.J., 1988. Population dynamics of the thrips predators *Amblyseius mckenziei* and *Amblyseius cucumeris* (Acarina: Phytoseiidae) on sweet pepper. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 36: 247–252.
- RAMAKERS, P.M.J., 1990. Manipulation of phytoseiid thrips predators in the absence of thrips. *SROP/WPRS Bulletin* 8: 169–172.
- RAMAKERS, P.M.J., DISSEVELT, M. et PEETERS, K., 1989. Large scale introductions of phytoseiid predators to control thrips on cucumber. *Mededelingen van der Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 54: 923–929.
- RASMY, A.H., ABOU EL-ELLA, G.M. et HUSSEIN, H.E., 2004. Cannibalism and interspecific predation of the phytoseiid mite, *Amblyseius swirskii*. *Journal of Pest Science* 77: 23–25.
- REITZ, S.R., 2009. Biology and ecology of the western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae): The making of a pest. *Florida Entomologist* 92: 7–13.
- RIUDAUVETS, J., 1995. Predators of *Frankliniella occidentalis* (Perg.) and *Thrips tabaci* Lind.: a review. *Wageningen Agricultural University Papers* 95: 43–87.
- ROBB, K.L., PARELLA, M.P. et NEWMAN, J.P., 1988. The biology and control of western flower thrips. Part I. *Ohio Florists Association Bulletin* 699: 2–5.
- RODA, A., NYROP, J., DICKE, M. et ENGLISH-LOEB, G., 2000. Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia* 125: 428–435.
- RODA, A., NYROP, J. et ENGLISH-LOEB, G., 2003. Leaf pubescence mediates the abundance of non-prey food and the density of the predatory mite *Typhlodromus pyri*. *Experimental and applied acarology* 29: 193–211.
- ROMEIH, A.H.M., EL-S AidY, E.M.A. et EL-ARNAOUTY, S.A., 2004. Suitability of *Ephestia kuehneilla* and *Corycera cephalonica* eggs as alternative preys for rearing predatory mites. *Egyptian Society for Biological Control of Pests* 14: 101–105.
- ROSENHEIM, J.A. 1998. Higher order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology* 43: 421–447.
- ROSENHEIM, J.A. et HARMON, J.P., 2006. The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment Dans BRODEUR, J. et

- BOIVIN, G. (Eds.), *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer International, Dordrecht, Pays-Bas, pages 1–20.
- ROSENHEIM, J.A., KAYA, H.K., EHLER, L.E., MAROIS, J.J. et JAFFEE, B.A., 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5: 303–335.
- ROULSTON, T.H. et CANE, J.H., 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 187–209.
- ROULSTON, T.H., CANE, J.H. et BUCHMANN, S.L., 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs* 70: 617–643.
- SABELIS, M.W., JANSSEN, A., BRUIN, J., BAKKER, F.M., DRUKKER, B. et SCUTAREANU, P., 1999. Interactions between arthropod predators and plants: a conspiracy against herbivorous arthropods? Dans BRUIN, J., VAN DER GEEST, L.P.S. et SABELIS, M.W. (Eds), *Ecology and Evolution of the Acari*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Pays-Bas, pages 207–229.
- SABELIS, M.W. et VAN RIJN, P.C.J., 1997. Predation by insects and mites Dans LEWIS, T. (Ed.), *Thrips as crop pest*, CAB-International, Londres, Royaume-Uni, pages 259–354.
- SABELIS, M.W. et VAN RIJN, P.C.J., 2005. When does alternative food promote biological pest control? Dans HODDLE, M.S. (Ed.), *Proceedings of the Second International Symposium on Biological Control of Arthropods*, USDA, pages 428–37.
- SANDERSON, J.P., BRODSGAARD, H.F. et ENKEGAARD, A., 2005. Preference assessment of two *Orius* spp. for *Neoseiulus cucumeris* vs. *Frankliniella occidentalis*. *IOBC/WPRS Bulletin* 28: 221–224.
- SCHAUSBERGER, P., 1998. The influence of relative humidity on egg hatch in *Euseius filandicus*, *Typhlodromus pyri* and *Kampimodromus aberrans* (Acari, Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 122: 497–500.
- SCHAUSBERGER, P. et CROFT, B.A., 2000. Cannibalism and intraguild predation among phytoseiid mites: are aggressiveness and prey preference related to diet specialization? *Experimental and Applied Acarology* 24: 709–725.

- SCHAUSBERGER, P., 1999. Juvenile survival and development in *Euseius finlandicus*, *Typhlodromus pyri* and *Kampimodromus aberrans* (Acari: Phytoseiidae) feeding on conspecific and heterospecific immatures. *Experimental and Applied Acarology* 23: 297–307.
- SEAL, D.R., CIOMPERLIK, M.A., RICHARDS, M.L. et KLASSEN, W., 2006. Distribution of chilli thrips, *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae), in pepper fields and pepper plants on St. Vincent. *Florida Entomologist* 89: 11–320.
- SENGONCA, C. et BENDIEK, J., 1988. Suitability of two predatory mites as a biological control agent of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Nachrichtenblatt der Deutschen Pflanzenschutzdienst* 40: 171–175.
- SENTIS, A., HEMPTINNE, J.-L. et BRODEUR, J., 2013. How functional response and productivity modulate intraguild predation. *Ecosphere* 4: 46.
- SHIPP, J.L. et GILLESPIE, T.J., 1993. Influence of Temperature and Water Vapor Pressure Deficit on Survival of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), *Environmental Entomology* 22: 726–732.
- SHIPP, J.L. et RAMAKERS, P.M.J., 2004. Biological control of thrips on vegetable crops Dans HEINZ, K.M., VAN DRIESCHE, R.G., PARELLA, M.P. (Eds.), *Biocontrol in Protected Culture*. Ball Publishing, Batavia, Illinois, pages 265–276.
- SHIPP, J.L. et VAN HOUTEN, Y.M., 1997. Influence of temperature and vapor pressure deficit on survival of the predatory mite *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental entomology* 26: 106–113.
- SHIPP, J.L. et WHITFIELD, G.H., 1991. Functional response of the predatory mite, *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae), on western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environmental Entomology* 20: 694–699.
- SHIPP, L., JOHANSEN, N., VANNINEN, I. et JACOBSON, R., 2009. Greenhouse climate: an important consideration when developing pest management programs for greenhouse crops. *Acta Horticulturae* 893: 133–143.
- SHIPP, L., KAPONGO, J.P., PARK, H.-H. et KEVAN, P., 2012. Effect of bee-vectored *Beauveria bassiana* on greenhouse beneficials under greenhouse cage conditions. *Biological Control* 63: 135–142.

- SIH, A., ENGLUND, G., et WOOSTER, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 350–355.
- SKIRVIN, D. et FELON, J.S., 2003. The effect of temperature on the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 31: 37–49.
- SKIRVIN, D., KRAVAR-GARDE, L., REYNOLDS, K., JONES, J., et DE COURCY WILLIAMS, M., 2006. The influence of pollen on combining predators to control *Frankliniella occidentalis* in ornamental chrysanthemum crops. *Biocontrol Science and Technology* 16: 99–105.
- SKIRVIN, D.J., KRAVAR-GARDE, L., REYNOLDS, K., JONES, J., MEAD, A. et FENLON, J., 2007. Supplemental food affects thrips predation and movement of *Orius laevigatus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of Entomological Research* 97: 309–315.
- SPECTY, O., FEBVAY, G., GRENIER, S., DELOBEL, B., PIOTTE, C., PAGEAUX, J.F. et GUILLAUD, J., 2003. Nutritional plasticity of the predatory ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): comparison between natural and substitution prey. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 52: 81–91.
- STANLEY, R.G. et LINSKINS, H.F., 1974. *Pollen: Biology, Biochemistry, Management*. Springer, Verlag, Berlin, 307 pages.
- Statistiques Canada, 2012. *Aperçu statistique de l'horticulture canadienne 2010-2011*. Section des analyses et des renseignements sur les marchés, Division de l'horticulture et des enjeux pan sectoriels, Agriculture et Agroalimentaire Canada. Cat# A7123/2011F-PDF, Ottawa, Canada, 98 pages. ISBN: 1925–8747.
- STAVRINIDES, M.C. et SKIRVIN, D.J., 2003. The effect of chrysanthemum leaf trichome density and prey spatial distribution on predation of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) by *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of entomological research* 93: 343-350.
- 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.

- STERN, V.M., SMITH, R.F., VAN DEN BOSCH, R. et HAGEN, K.S., 1959. The integrated control concept. *Hilgardia* 29: 81–101.
- STOBBS, L.W., BROADBENT, A.B., ALLEN, W.R., et STIRLING, A.L., 1992. Transmission of tomato spotted wilt virus by the western flower thrips to weeds and native plants found in southern Ontario. *Plant disease* 76: 23–29.
- SWIRSKI, E. et RAGUSA, S., 1977. Feeding habits, post-embryonic and adult survival, mating, virility and fecundity of the predaceous mite *Amblyseius swirskii* (Acarina: Phytoseiidae) on some coccids and mealybugs. *Entomophaga* 22: 383–392.
- SWIRSKI, E., AMITAI, S. et DORZIA, N., 1967a. Laboratory studies on the feeding, development and oviposition of the predaceous mite *Typhlodromus athiasae* Pritchard and Schuster (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Israel Journal of Agricultural Research* 17: 213–218.
- SWIRSKI, E., AMITAI, S. et DORZIA, N., 1967b. Laboratory studies on the feeding, development and reproduction of the predaceous mite *Amblyseius rubini* Swirski and Amitai and *Amblyseius swirskii* Athias (Acarina: Phytoseiidae) on various kind of food substances. *Israel Journal of Agricultural Research* 17: 101–119.
- SWIRSKI, E., AMITAI, S. et DORZIA, N., 1970. Laboratory studies on the feeding habits, post-embryonic survival and oviposition of the predatory mites, *Amblyseius chilensis* Dosse and *Amblyseius hibsci* Chant (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Entomophaga* 15: 93–106.
- SYMONDSON, W.O.C., SUNDERLAND, K.D. et GREENSTONE, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47: 561–594.
- TANIGOSHI L.K., MÉGEVAND, B. et YANINEK, J.S., 1993. Non-pey food for subsistence of *Amblyseius idaeus* (Acari: Phytoseiidae) on cassava in Africa. *Experimental and Applied Acarology* 17: 91–96.
- TANIGOSHI, L.K., 1981. Advances in the knowledge of the biology of the Phytoseiidae. Dans HOY, M.A. (Ed.), *Recent Advances Advances in Knowledge of the Phytoseiidae*, University of California Press, Berkeley, pages 1–22.
- THOEMING, G. et POEHLING, H.-M., 2006. Integrating soil-applied azadirachtin with *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and *Hypoaspis aculeifer* (Acari: Laelapidae) for

the management of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environnemental Entomology* 35: 746–756.

TOMMASINI, M.G. et MAINI, S., 2001. Thrips control on protected sweet pepper crops: enhancement by means of orius laevigatus releases Dans *Thrips and tospoviruses: proceedings of the 7 th international symposium on thysanoptera*, Reggio Calabria, Italie, pages 249-256.

TUOVINEN, T. et LINDQVIST, I., 2010. Maintenance of predatory phytoseiid mites for preventive control of strawberry tarsonemid mite *Phytonemus pallidus* in strawberry plant propagation. *Biological Control* 54: 119–125.

URBANEJA, A., LEON, F.J., GIMENEZ, A., ARAN, E. et VAN DER BLOM, J., 2003. The interaction of *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* (Oudemans) (Aca.: Phytoseidae) on the installation of *Orius laevigatus* (Fieber) (Hem.: Anthocoridae) in sweet pepper crops. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas* 29: 347–357.

VAN DEN MEIRACKER, R.A.E. et RAMAKERS, E.M.J., 1991. Biological control of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*, in sweet pepper, with the anthocorid predator *Orius insidiosus*. *Mededelingen van de Faculteit der Landbouwwetenschappen van de Rijksuniversiteit Gent* 56: 241–249.

VAN DER HOEVEN, W.A.D. et VAN RIJN, P.C.J., 1990. Factors affecting the attack success of predatory mites on thrips larvae. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* 1: 25–30.

VAN DINH, N., SABELIS, M.W. et JANSSEN, A., 1988. Influence of humidity and water availability on the survival of *Amblyseius idaeus* and *Amblyseius anonymus* (Acarina: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 4: 27– 40.

VAN DRIESCHE, R.G. et HEINZ, K.M., 2004. An overview of biological control in protected culture Dans HEINZ, K.M., VAN DRIESCHE, R.G. et PARRELLA, M.P. (Eds.), *Biocontrol in Protected Culture*. Ball Publishing, Batavia, Illinois, pages 1–24.

VAN DRIESCHE, R.G., LYON, S., STANEK III, E.J., XU, B. et NUNN, C., 2006. Evaluation of efficacy of *Neoseiulus cucumeris* for control of western flower thrips in spring bedding crops. *Biological Control* 36: 203–215.

VAN HOUTEN, Y.M. et VAN STRATUM, P., 1995. Control of western flower thrips on sweet pepper in winter with *Amblyseius cucumeris* (Oudemans) and *A. degenerans* Berlese

- Dans PARKER, B.L., SKINNER, M. et LEWIS, T. (Eds), *Thrips biology and management*, Plenum Press, New York, pages 245–248.
- VAN HOUTEN, Y.M., OSTLIE, M.L., HOOGERBRUGGE, H. et BLOCKMANS, K., 2005. Biological control of western flower thrips on sweet pepper using the predatory mites *Amblyseius cucumeris*, *Iphiseius degenerans*, *A. andersoni* and *A. swirskii*. *IOBC/WPRS Bulletin* 28: 283–286.
- VAN HOUTEN, Y.M., VAN RIJN, P.C.J., TANIGOSHI, L.K., VAN STRATUM, P. et BRUIN, J., 1995b. Preselection of predatory mites to improve year-round biological control of western flower thrips in greenhouse crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74: 225–234.
- VAN HOUTEN, Y.M., VAN STRATUM, P., BRUIN, J. et VEERMAN, A., 1995a. Selection for non-diapause in *Amblyseius cucumeris* and *Amblyseius barkeri* and exploration of the effectiveness of selected strains for thrips control. *Entomologia experimentalis et applicata* 77: 289-295.
- VAN LENTEREN, J.C., 2000. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Protection* 19: 375–384.
- VAN RIJN, P.C. et SABELIS, M.W., 2005. Impact of plant-provided food on herbivore-carnivore dynamics Dans WÄCKERS, F.L., VAN RIJN, P.C.J. et BRUIN, J. (Eds), *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press, Cambridge, pages 223–266.
- VAN RIJN, P.C.J. et SABELIS, M.W., 1990. Pollen availability and its effect on the maintenance of populations of *Amblyseius cucumeris*, a predator of thrips. *Mededelingen van de Faculteit der Landbouwwetenschappen van de Rijksuniversiteit Gent* 55: 335–341.
- VAN RIJN, P.C.J. et SABELIS, M.W., 1993. Does alternative food always enhance biological control? The effect of pollen on the interaction between western flower thrips and its predators. *IOBC/WPRS Bulletin* 16: 123–125.
- VAN RIJN, P.C.J. et TANIGOSHI, L.K., 1999. Pollen as food for the predatory mites *Iphiseius degenerans* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): dietary range and life history. *Experimental and Applied Acarology* 23: 785–802.
- VAN RIJN, P.C.J. et VAN HOUTEN, Y.M., 1991. Life history of *Amblyseius cucumeris* and *Amblyseius barkeri* (Acarina: Phytoseiidae) on a diet of pollen Dans DUSBABEK, F. et BUKVA, V. (Eds), *Modern Acarology*, Vol. 2, Academia, Prague, pages 647–654.

- VAN RIJN, P.C.J., VAN HOUTEN, Y.M. et SABELIS, M.W., 1999. Pollen improves thrips control with predatory mites. *IOBC/WPRS Bulletin* 22: 209–212.
- VAN RIJN, P.C.J., VAN HOUTEN, Y.M. et SABELIS, M.W., 2002a. How plants benefit from providing food to predators even when it is also edible to herbivores. *Ecology* 83: 2664–2679.
- VAN RIJN, P.C.J., VAN STRATUM, P. et SABELIS, M.W., 2002b. How additional food affects the functional and numerical response of a predator Dans VAN RIJN, P.C.J. (Ed), *The impact of supplementary food on a prey–predator interaction* (Thèse de doctorat). Université d’Amsterdam, Pays-Bas, pages 165–180.
- VANCE-CHALCRAFT, H.D., ROSENHEIM, J.A., VONESH, J.R., OSENBURG, C.W. et SIH, A., 2007. The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology* 88: 2689–2696.
- VANTORNHOUT, I., MINNAERT, H.L., TIRRY, L. et DE CLERCQ, P., 2004. Effect of pollen, natural prey and factitious prey on the development of *Iphiseius degenerans*. *Biocontrol* 49: 627–644.
- WÄCKERS, F.L., 2005. Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources Dans WÄCKERS, F.L., VAN RIJN, P.C.J. et BRUIN, J. (Eds.), *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, pages 17–74.
- WÄCKERS, F.L., ROMEIS, J. et VAN RIJN, P., 2007. Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology* 52: 301–23.
- WALZER, A. et SCHAUSBERGER, P., 1998. Predation preference and discrimination between con- and heterospecific prey by the phytoseiid mites *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*. *BioControl* 43: 469–478.
- WALZER, A. et SCHAUSBERGER, P., 1999. Cannibalism and interspecific predation in the phytoseiid mites *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*: Predation rates and effects on reproduction and juvenile development. *Biocontrol* 43: 457–468.

- WEINTRAUB, P.G., KLEITMAN, S., ALCHANATIS, V. et PALEVSKY, E., 2007. Factors affecting the distribution of a predatory mite on greenhouse sweet pepper. *Experimental and Applied Acarology* 42: 23–35.
- WEINTRAUB, P.G., KLEITMAN, S., MORI, R., SHAPIRA, N. et PALEVSKY, E., 2003. Control of the broad mite *Polyphagotarsonemus latus* (Banks) on organic greenhouse sweet peppers (*Capsicum annuum* L.) with the predatory mite, *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans). *Biological control* 27: 300–309.
- WIMMER, D., HOFFMANN, D. et SCHAUSBERGER, P., 2008. Prey suitability of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, and onion thrips, *Thrips tabaci*, for the predatory mite *Amblyseius swirskii*. *Biocontrol Science and Technology* 18: 533–542.
- WITTMANN, E.J. et LEATHER, S.R., 1997. Compatibility of *Orius laevigatus* Fieber (Hemiptera: Anthocoridae) with *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* Oudemans (Acari: Phytoseiidae) and *Iphiseius (Amblyseius) degenerans* Berlese (Acari: Phytoseiidae) in the biocontrol of *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae). *Experimental and Applied Acarology* 21: 523–538.
- WOETS, J., 1973. Integrated control in vegetables under glass in the Netherlands. *IOBC/WPRS Bulletin* 1973: 26–31.
- WYATT, I.J. et WHITE, P.F., 1977. Simple estimation of intrinsic increase rates for aphids and tetranychid mites. *Journal of Applied Ecology* 14: 757–766.
- XU, X. et ENKENGGAARD, A., 2010. Prey preference of the predatory mite, *Amblyseius swirskii* between first instar western flower thrips *Frankliniella occidentalis* and nymphs of the twospotted spider mite *Tetranychus urticae*. *Journal of Insect Science* 10: 149.
- YANO, E., 2006. Ecological considerations for biological control of aphids in protected culture. *Population Ecology* 48: 333–339.
- YANO, E., WATANABE, K. et YARA, K., 2002. Life history parameters of *Orius sauteri* (Poppius) (Het., Anthocoridae) reared on *Ephestia kuehniella* eggs and the minimum amount of the diet for rearing individuals. *Journal of Applied Entomology* 126: 389–394.
- YUE, B. et TSAI, J.H., 1996. Development, survivorship and reproduction of *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) on selected plant pollens and temperatures. *Environnemental Entomology* 25: 488–494.

ZANNOU, I.D., HANNA, R., MORAES, G.J.D. et KREITER, S., 2005. Cannibalism and interspecific predation in a phytoseiid predator guild from cassava fields in Africa: evidence from the laboratory. *Experimental and Applied Acarology* 37: 27–42.

ZHANG, Z.-Q., 2003. *Mites in greenhouses. Identification, biology and control*. CABI publishing, Wallingford, Royaume-Uni, 244 pages.

ZILAHY-BALOGH, G.M.G, SHIPP, J.L., CLOUTIER, C. et BRODEUR, J., 2007. Predation by *Neoseiulus cucumeris* on western flower thrips, and its oviposition on greenhouse cucumber under winter vs. summer conditions in a temperate climate. *Biological Control* 40: 160–167.

