

Relation entre sources trophiques et capacité de survie chez *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera : Miridae)

Faten Hamdi, Olivier Bonato¹

Résumé—L'influence de différents régimes trophiques sur la capacité de survie et la longévité d'une espèce zoophytophage (*Macrolophus pygmaeus* Rambur ; Hemiptera : Miridae) a été étudiée. Les différentes sources trophiques, présentées seules ou en combinaison étaient de l'eau libre, une plante (tabac), et une proie (œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller ; Lepidoptera : Pyralidae). Le régime trophique a fortement influencé la longévité et la survie des adultes quel que soit leur sexe. L'eau, libre ou apportée par la plante, est une ressource indispensable à la survie. La plante, comparée à l'eau libre, n'a pas eu d'effet significatif sur la longévité mais a influencé positivement la survie. On a observé un effet certain de la présence simultanée de l'eau et des œufs.

Abstract—The influence of trophic/feeding resources on the survival capacity has been studied for the zoophytophagous species *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). The different trophic resources, offered alone or in combination, were: water (direct or via the plant), a plant (tobacco), and a prey (eggs of *Ephestia kuehniella* Zeller; Lepidoptera: Pyralidae). The trophic regime strongly influenced the longevity and the survival of adults of both sexes. The water (direct or via the plant) was necessary for survival. The plant, compared to direct water, did not have a significant effect on the longevity but positively influenced the survival. A positive effect was observed when water and prey were offered simultaneously.

Introduction

Macrolophus pygmaeus Rambur (Hemiptera : Miridae) est un hétéroptère omnivore, abondant en zone méditerranéenne dans les cultures maraîchères lorsqu'elles sont peu ou pas traitées par des insecticides (Alomar *et al.* 2002; Albajes *et al.* 2003; Castané *et al.* 2004; Gabarra *et al.* 2004; Arno *et al.* 2010). D'après Arno *et al.* (2009), l'abondance relative de *M. pygmaeus* représente 74% de l'ensemble des prédateurs que l'on retrouve sur les cultures de tomate sous serres et 59% sur celles de plein champ. Cette abondance varie selon la zone géographique, la saison et le cycle de la culture colonisée. *Macrolophus pygmaeus* peut se nourrir sur une

large gamme d'arthropodes (Albajes et Alomar 1999), mais également sur diverses cultures (Perdikis et Lykouressis 1999, 2000; Lykouressis *et al.* 2001; Perdikis et Lykouressis 2004) ou plantes sauvages (Alomar *et al.* 1994; Perdikis et Lykouressis 1997, 2004; Tavella et Goula 2001; Perdikis *et al.* 2003; Lykouressis *et al.* 2008; Ingegno *et al.* 2011). Plusieurs études se sont intéressées aux avantages et aux limites de la nature d'un régime alimentaire strictement phytophage (Perdikis et Lykouressis 1997, 2000, 2004; Lykouressis *et al.* 2008; Ingegno *et al.* 2011; Portillo *et al.* 2012) ou exclusivement zoophage chez les mirides (Iriarte et Castané 2001; Castané and Zapata, 2005; Castané *et al.* 2011). D'autres travaux ont également montré

Received 17 June 2013. Accepted 20 September 2013. First published online 27 November 2013.

F. Hamdi, IRD, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, Campus International de Baillarguet CS 30 016, 34988 Montferrier/Lez cedex, France

O. Bonato,¹ IRD, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, Campus International de Baillarguet CS 30 016, 34988 Montferrier/Lez cedex, France; and IRD, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry Montpellier III, route de Mende 34199 Montpellier cedex 5

¹Corresponding author (e-mail: Bonato@ird.fr).

Subject editor: Gilles Boiteau

doi:10.4039/tce.2013.73

que quel que soit le régime alimentaire, l'eau restait essentielle chez ce type d'insecte (Naranjo et Gibson 1996; Gillespie et McGregor 2000; Sinia *et al.* 2004).

Macrolophus pygmaeus est un zoophytophage qui occupe une place prépondérante dans l'agrosystème tomate car il est largement utilisé comme agent de lutte contre les ravageurs. Il apparaît donc important de caractériser ses besoins nutritionnels ainsi que l'effet de différents régimes trophiques sur sa biologie, car les relations trophiques sont des éléments fondamentaux structurant l'écosystème. Dans ce travail, nous avons fait le choix d'étudier l'influence de différentes sources trophiques, proposées seules ou en association, sur la longévité et la capacité de survie de *M. pygmaeus*. Ces différentes sources trophiques sont de l'eau libre, une plante et des proies.

Matériel et méthodes

Des plants de tabac (*Nicotiana tabacum* Linnaeus; Solanaceae), provenant de graines germées et cultivées dans la serre du Centre de Biologie pour la Gestion des Population (CBGP), Montpellier, France, ont été utilisés.

Macrolophus pygmaeus

Les expérimentations ont été réalisées à partir d'adultes néo-émergents. Les individus ont été obtenus à partir de jeunes larves du cinquième stade (L5) directement prélevées de l'élevage de masse du CBGP. Cet élevage a été conduit sur des plants entiers de tabac placés dans des cages en plexiglass (50 × 50 × 50 cm) aérées par le haut et comportant deux ouvertures latérales fermées par des manchons de voilage. L'élevage a été maintenu en conditions contrôlées (température 25 ± 2 °C, humidité relative 60 ± 10%, et photophase de 14 heures). Cinq à six jours avant le début des expériences, les L5 ont été placées individuellement dans des boîtes de Pétri (Ø : 55 mm; h : 13 mm) contenant un disque de coton imbibé d'eau, sur lequel était disposé un disque de feuille de tabac et une pincée d'œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae).

Sources trophiques

Sept modalités (M₁ à M₇) contenant une ou plusieurs sources trophiques ont été testées : aucune source trophique (M₁); œufs d'*E. kuehniella*

uniquement (M₂); eau uniquement (abreuvoir) (M₃); plante uniquement (disque de feuille placé sur un gel d'agar pour limiter la dessiccation) (M₄); eau et œufs d'*E. kuehniella* (M₅); œufs d'*E. kuehniella* et plante (M₆); œufs d'*E. kuehniella*, plante et eau (M₇).

Une fois émergés, les adultes ont été sexés, codés et mis à jeûner pour standardiser leur état de faim dans une boîte de Pétri (Ø : 55 mm; h : 13 mm) dont le couvercle ajouré permet d'éviter la condensation. Seule de l'eau, apportée par des abreuvoirs, était disponible. Après 24 heures, les mâles et les femelles ont été transférés individuellement dans de nouvelles des boîtes de Pétri correspondant à l'une des sept modalités. Les boîtes ont été placées dans une chambre climatique dans laquelle les conditions étaient contrôlées et maintenues constantes (température de 25 ± 2 °C, humidité relative de 60 ± 10% et photophase de 14 heures).

Les morts ont été recensés chaque jour jusqu'à la mort de tous les adultes. Afin d'éviter tout biais dû à une dégradation des conditions expérimentales initiales, les ressources testées ont été renouvelées deux fois par semaine. Vingt mâles et vingt femelles ont été testés par modalité.

Analyses statistiques

Les longévités ont été comparées avec une ANOVA unifactorielle et les moyennes ont été comparées avec un test de comparaisons multiples de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les données de survies ont été analysées par la méthode de Limite-Produit de Kaplan-Meier. Les courbes ont été comparées avec un test de Wilcoxon généralisé de Gehan ($\alpha = 0,05$).

Résultats

Longévité

Aucune différence significative n'a été observée ($P > 0.05$) entre la longévité des mâles et celle des femelles à l'intérieur de chaque modalité à l'exception de M₃ ($P = 0.009$), modalité pour laquelle les femelles vivaient en moyenne trois jours de plus que les mâles (Tableau 1). Indépendamment du sexe, les longévités peuvent être regroupées dans trois catégories statistiquement différentes ($P > 0.05$) : 1) longévité courte, deux jours environ, correspondant aux modalités sans eau (M₁ : rien et M₂ : œuf); 2) longévité

Tableau 1. Longévité en jours (\pm IC) des *Macrolophus pygmaeus* mâles et femelles en fonction de la modalité. M₁: aucune source trophique; M₂: uniquement des œufs d'*Ephestia kuehniella*; M₃: uniquement de l'eau; M₄: uniquement la plante de tabac; M₅: eau et œufs d'*E. kuehniella*; M₆: œufs d'*E. kuehniella* et plant de tabac; M₇: œufs d'*E. kuehniella*, plant de tabac et eau. À l'intérieur de chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA et Test de Tukey, $\alpha = 0,05$).

Modalité	♂	♀
M ₁	1,66 \pm 0,24 (a)	2,07 \pm 0,59 (a)
M ₂	1,90 \pm 0,19 (a)	2,50 \pm 0,33 (a)
M ₃	8,00 \pm 0,64 (b)	11,00 \pm 1,10 (b)
M ₄	10,13 \pm 1,77 (b)	14,27 \pm 2,10 (b)
M ₅	44,11 \pm 9,10 (c)	59,11 \pm 11,8 (c)
M ₆	67,92 \pm 11,30 (c)	73,00 \pm 9,01 (c)
M ₇	63,80 \pm 13,70 (c)	54,76 \pm 13,32 (c)

moyenne, de 8–14 de jours, correspondant aux modalités avec uniquement de l'eau, libre ou apportée par la plante (M₃ : eau et M₄ : tabac), et 3) longévité longue, de 44 à 73 jours, correspondant aux modalités avec eau (libre ou apportée par la plante) et œuf (M₅, M₆ et M₇). Ces résultats montrent un effet très positif de l'eau sur l'allongement de la vie des individus qui s'est trouvée multipliée par un facteur huit entre M₁-M₂ et M₃-M₄. Cet effet était amplifié lorsqu'une alimentation animale (œufs) était rajoutée. En revanche, les nutriments apportés via la plante n'ont pas eu d'effet significatif sur la longévité puisque aucune différence n'a été observée entre la durée de vie des adultes en présence d'eau libre et celle de ceux élevés sur disque de feuille.

Survie

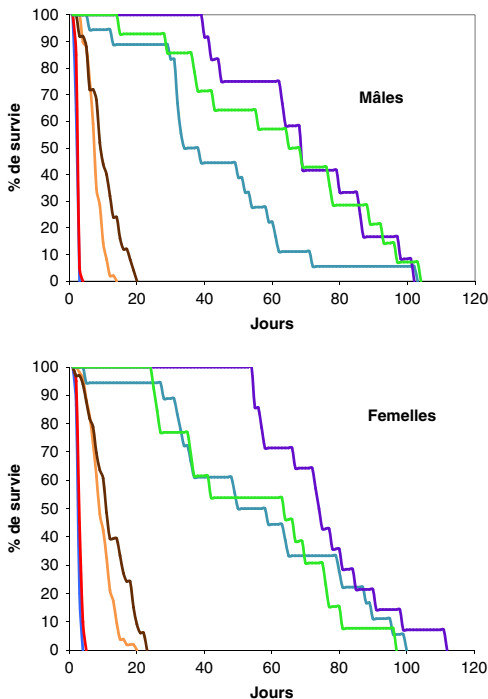
Comme pour la longévité, le régime trophique sous certaines conditions, a fortement influencé la survie des adultes. Sans aucune ressource (ni eau, ni œuf, ni plante : M₁), on a constaté la mort de 64% des mâles après seulement 48 heures. Au 3ème jour d'un tel régime, aucun survivant n'a été retrouvé. Les femelles vivaient sensiblement plus longtemps car 20% étaient encore vivantes après 72 heures. En revanche, aucune femelle n'a survécu au 4ème jour. Les analyses statistiques (Kaplan-Meier et test de Wilcoxon, Tableau 2 et Figs. 1–2) ont montré que l'on ne

Tableau 2. Comparaison deux à deux des courbes de survie des mâles et femelles de *Macrolophus pygmaeus* soumis à différentes sources trophiques (modalités M₁ à M₇) (Test de Wilcoxon généralisé de Gehan, $\alpha = 0,05$). M₁: aucune source trophique; M₂: uniquement des œufs d'*Ephestia kuehniella*; M₃: uniquement de l'eau; M₄: plant de tabac uniquement; M₅: eau et œufs d'*E. kuehniella*; M₆: œufs d'*E. kuehniella* et plant de tabac; M₇: œufs d'*E. kuehniella*, plant de tabac et eau.

Comparaisons	dl	F	P
♂ M ₁ - ♂ M ₂	40–30	1,410	0,163
♂ M ₁ - ♂ M ₃	98–30	9,343	0,000
♂ M ₂ - ♂ M ₃	98–40	7,940	0,000
♂ M ₃ - ♂ M ₄	48–98	2,000	0,002
♂ M ₄ - ♂ M ₇	98–28	2,131	0,018
♂ M ₅ - ♂ M ₆	26–38	2,127	0,017
♂ M ₅ - ♂ M ₇	30–28	2,105	0,015
♂ M ₆ - ♂ M ₇	30–26	1,009	0,493
♀ M ₁ - ♀ M ₂	40–30	1,765	0,054
♀ M ₁ - ♀ M ₃	104–30	9,715	0,000
♀ M ₂ - ♀ M ₃	104–40	8,174	0,000
♀ M ₃ - ♀ M ₄	66–104	2,021	0,001
♀ M ₄ - ♀ M ₇	26–66	4,268	0,000
♀ M ₅ - ♀ M ₆	30–34	1,423	0,159
♀ M ₅ - ♀ M ₇	34–26	1,258	0,275
♀ M ₆ - ♀ M ₇	30–26	1,820	0,062

peut pas classer la survie dans les trois catégories qui ont été définies pour la longévité. Quel que soit le sexe (mâle ou femelle), les courbes de survie étaient les mêmes pour les modalités sans eau (M₁ et M₂), mais la courbe avec eau seule (M₃) était différente de celle avec plante (M₄). Enfin en ce qui concerne les trois dernières modalités (M₅, M₆ et M₇), si pour les femelles il n'y avait pas de différence, on a observé pour les mâles que la courbe de survie de la modalité œuf + eau (M₅) était différente des modalités œuf + plante (M₆) et œuf + eau + plante (M₇). En revanche, il n'y avait pas de différence significative entre la modalité œuf + eau + plante (M₇) et la modalité œuf + plante (M₆) (Tableau 2). Il est difficile d'interpréter biologiquement cette différence constatée car rien ne contre-indique que l'on ne doive pas retrouver ici aussi les mêmes tendances que celles caractérisées pour les femelles. Si nous considérons que pour le traitement M₅ la mortalité observée, anormalement élevée, était la résultante d'un artefact expérimental, les courbes de survies des mâles et des femelles

Figure 1. Courbes de survie de *Macrolophus pygmaeus* (mâles et femelles) soumis à sept régimes trophiques différents (modalités M1–M7). M1 (—) : aucune source trophique; M2 (—) : uniquement des œufs d'*Ephestia kuehniella*; M3 (—) : uniquement de l'eau; M4 (—) : uniquement de la plante de tabac; M5 (—) : eau et œufs d'*E. kuehniella*; M6 (—) : œufs d'*E. kuehniella* et plant de tabac; M7 (—) : œufs d'*E. kuehniella*, plant de tabac et eau.



pourraient être classées dans 4 catégories : 1) survie sans eau, 2) survie avec de l'eau libre, 3) survie avec la plante seule et 4) survie avec de l'eau (libre ou/et plante) et des œufs.

L'étude de la longévité n'avait pas permis de mettre en évidence une influence de la plante différente de celle de l'eau libre. Ce n'est plus le cas ici où l'on a clairement constaté que la survie journalière en présence de plante est significativement supérieure à celle obtenue avec de l'eau libre uniquement. Par contre, comme pour la longévité, on a constaté un effet positif de la présence simultanée de l'eau et des œufs. Soit cet effet a masqué l'effet plante observé en absence d'œufs, soit cet effet l'a annulé puisque les courbes correspondantes à M₅ et M₆ et M₇ n'étaient pas statistiquement différentes.

Nos résultats ont également montré qu'il existe une grande différence entre les modalités pour lesquelles une seule source trophique était proposée comparativement à celles pour lesquelles plusieurs sources étaient présentes. En effet, l'écart entre ces deux groupes, celui des sources monotrophiques (M₁, M₂, M₃ et M₄) et celui des sources multitrophiques (M₅, M₆ et M₇) était, en valeur absolue, très élevé aussi bien pour la longévité que pour la survie. La présence simultanée de plusieurs sources trophiques a donc considérablement augmenté la longévité et la survie.

Discussion

La disponibilité des ressources influence l'organisation et la structure d'un grand nombre de communautés animales (Schoener 1989; Pimm *et al.* 1991; Reice 1994; Paradise 1998). Plusieurs études ont montré que pour les insectes zoophytophages, l'alimentation à base de plante représentait un moyen d'acquérir la plus grande partie de l'eau nécessaire à leur survie et au maintien de leurs fonctions vitales; elles ont également confirmé le rôle primordial joué par l'eau dans la consommation de leurs proies (Cohen et Delbot 1983; Gillespie et McGregor 2000; Sinia *et al.* 2004; Hamdi *et al.* 2013). Dans notre étude, aucune différence entre l'effet de l'eau libre ou de l'eau apportée via la plante sur la longévité des adultes (mâles ou femelles) n'a pu être mise en évidence contrairement à Lucas et Alomar (2001) qui notent un effet plante positivement significatif pour *Dicyphus tamani-nii* Wagner (Heteroptera : Miridae), un autre miride partageant les mêmes écosystèmes que *M. pygmaeus*, ou Margaritopoulos *et al.* (2003) pour lesquels la longévité des mâles de *M. pygmaeus* et de *Macrolophus costalis* Fieber est supérieure à celle des femelles. En revanche, les adultes que nous avons suivis sur la plante ont une survie significativement plus importante que ceux n'ayant reçus que de l'eau libre. On peut raisonnablement supposer que la plante ne soit pas uniquement une source d'eau mais également une source de nutriments, notamment de carbohydrates essentiels (Gillespie et McGregor 2000). En effet, certains hétéroptères élevés exclusivement sur des plantes présentent un développement plus rapide et une survie plus

longue que ceux ne recevant que de l'eau (Naranjo et Gibson 1996; Gillespie et McGregor 2000). Avec un régime trophique phytophage strict de plantes sauvages ou cultivées, *M. pygmaeus* peut se maintenir en vie et mener à terme son développement (Lykouressis *et al.* 2001; Margaritopoulos *et al.* 2003; Perdakis et Lykouressis 2004), bien que ce type d'alimentation rallonge la durée du développement préimaginal et affecte le taux d'émergence et la taille des adultes (Ingegno *et al.* 2011). Chez les hétéroptères omnivores, le végétal diminue la prédation intragilde comme l'ont montré Lucas *et al.* (2009) pour les deux mirides *D. tamaninii* et *Macrolophus caliginosus* Wagner (Heteroptera : Miridae), mais la présence de la plante seule n'est pas suffisante pour éviter le comportement cannibale de *M. pygmaeus* (Hamdi *et al.* 2013). Inversement, un régime exclusivement à base de proies, mais sans eau, ne suffit pas pour assurer la survie de *M. pygmaeus*, car l'eau est nécessaire à la digestion extra-orale des proies (Cohen et Delbot 1983; Gillespie et McGregor 2000; Sinia *et al.* 2004). Comme le montre la différence que nous avons obtenu entre les deux groupes « sources monotrophiques » et « sources multitrophiques », la consommation de proies et l'ingestion d'eau sont liées et *M. pygmaeus* doit trouver le bon équilibre entre ces deux ressources pour se maintenir en vie, se reproduire et faire face aux aléas environnementaux (compétition, manque de ressources, températures basses ou élevées, sécheresse, *etc.*). Le régime zoophytophage de *M. pygmaeus* est une forme d'adaptation essentielle à son maintien.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce au support financier du département Soutien Formation de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD).

Références

- Albajes, R. et Alomar, O. 1999. Current and potential use of polyphagous predators. *In* Integrated pest and disease management in greenhouse crops *Sous la direction de* R. Albajes, M.L. Gullino, J.C. van Lenteren, and Y. Elad. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Pays-Bas. Pp. 265–275.
- Albajes, R., Sarasua, M.J., Avilla, J., Arno, J., et Gabarra, R. 2003. Integrated pest management in the Mediterranean Region: the case of Catalonia, Spain. *In* Integrated pest management in the global arena. *Sous la direction de* K.M. Mareida, D. Dakouo, and D. Mota-Sánchez. CABI Publishing, Wallingford, Royaume-Uni. Pp. 341–355.
- Alomar, O., Goula, M., et Albajes, R. 1994. Mirid bugs for biological control: identification, survey in non-cultivated winter plants, and colonization of tomato fields. *International Organisation for Biological and Integrative Control/West Palaearctic Regional Section Bulletin*, **17**: 217–223.
- Alomar, O., Goula, M., et Albajes, R. 2002. Colonisation of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Heteroptera) in northern Spain. *In* The ecology of field margins in European farming systems. *Sous la direction de* E.J.P. Marshall. Agriculture, Ecosystems & Environment, **89**: 105–116.
- Arno, J., Gabarra, R., Liu, T.X., Simmons, A.M., et Gerling, D. 2010. Natural enemies of *Bemisia tabaci*: predators and parasitoids. *In* *Bemisia bionomics* and management of a global pest. *Sous la direction de* P.A. Stansly et S.E. Naranjo. Springer, Dordrecht, Pays-Bas. Pp. 385–421.
- Arno, J., Sorribas, R., Prat, M., Matas, M., Pozo, C., Rodríguez, D., *et al.* 2009. *Tuta absoluta*, a new pest in IPM tomatoes in the northeast of Spain. *International Organisation for Biological and Integrative Control/West Palaearctic Regional Section Bulletin*, **49**: 203–208.
- Castané, C., Alomar, O., Goula, M., et Gabarra, R. 2004. Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs *Macrolophus caliginosus* and *Dicyphus tamaninii*. *Biological Control*, **30**: 591–597.
- Castané, C., Arno, J., Gabarra, R., et Alomar, O. 2011. Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mired predators. *Biological Control*, **59**: 22–29.
- Castané, C. et Zapata, R. 2005. Rearing the predatory bug *Macrolophus caliginosus* on meat based diet. *Biological Control*, **34**: 66–72.
- Cohen, A.C. et Debolt, J.W. 1983. Rearing *Geocoris punctipes* on insect eggs. *Southwestern Entomologist*, **8**: 61–64.
- Gabarra, R., Alomar, O., Castané, C., Goula, M., et Albajes, R. 2004. Movement of greenhouse whitefly and its predators between in- and outside of Mediterranean greenhouses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **102**: 341–348.
- Gillespie, D.R. et McGregor, R.R. 2000. The functions of plant feeding in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*: water places limits on predation. *Ecological Entomology*, **25**: 380–386.
- Hamdi, F., Chadoeuf, J., Chermiti, B., et Bonato, O. 2013. Evidence of cannibalism in *Macrolophus pygmaeus* a natural enemy of whiteflies. *Journal of Insect Behavior*, **26**: 614–621. doi: 10.1007/s10905-013-9379-3.

- Ingegno, L.B., Pansa, M.G., et Tavella, L. 2011. Plant preference in the zoophytophagous generalist predator *Macrolophus pygmaeus* (Heteroptera: Miridae). *Biological Control*, **58**: 174–181.
- Iriarte, J. et Castané, C. 2001. Artificial rearing of *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae) on a meat-based diet. *Biological Control*, **22**: 98–102.
- Lucas, E. et Alomar, O. 2001. *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an intraguild prey for the zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae). *Biological Control*, **20**: 147–152.
- Lucas, E., Fréchette, B., et Alomar, O. 2009. Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. *Biocontrol Science and Technology*, **19**: 555–572.
- Lykouressis, D., Giatropoulos, A., Perdikis, D., et Favas, C. 2008. Assessing the suitability of noncultivated plants and associated insect prey as food sources for the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Biological Control*, **44**: 142–148.
- Lykouressis, D., Perdikis, D., et Michalaki, M.P. 2001. Nymphal development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae) on two eggplant varieties as effected by temperature and presence/absence of prey. *BioControl*, **20**: 222–227.
- Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A., et Perdikis, D.C. 2003. Biological characteristics of the mirids *Macrolophus costalis* and *Macrolophus pygmaeus* preying on the tobacco form of *Myzus persicae* (Hemiptera : Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, **93**: 39–45.
- Naranjo, S.E. et Gibson, R.L. 1996. Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and population dynamics. *In* Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management. *Sous la direction de O. Alomar et R.N. Wiedenmann*. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, États-Unis. Pp. 57–93.
- Paradise, C.J. 1998. Colonization and development of insects in simulated treehole habitats with distinct resource and pH regimes. *Ecoscience*, **5**: 39–45.
- Perdikis, D. et Lykouressis, D. 1997. Rate of development and mortality of nymphal stages of the predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur feeding on various preys and host plants. *International Organisation for Biological and Integrative Control/West Palaearctic Regional Section Bulletin*, **20**: 241–248.
- Perdikis, D. et Lykouressis, D. 1999. Development and mortality of the nymphal stages of the predatory bug *Macrolophus pygmaeus*, when maintained at different temperatures and on different host plants. *International Organisation for Biological and Integrative Control/West Palaearctic Regional Section Bulletin*, **22**: 137–144.
- Perdikis, D. et Lykouressis, D. 2000. Effects of various items, host plants, and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biological Control*, **17**: 55–60.
- Perdikis, D. et Lykouressis, D. 2004. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *Journal of Economic Entomology*, **97**: 1291–1298.
- Perdikis, D., Margaritopoulos, J.T., Stamatis, C., Mamuris, Z., Lykouressis, D., Tsitsipis, J.A., et Pekas, A. 2003. Discrimination of the closely related biocontrol agents *Macrolophus melanotoma* (Hemiptera: Miridae) and *M. pygmaeus* using mitochondrial DNA analysis. *Bulletin of Entomological Research*, **93**: 507–514.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., et Cohen, J.L. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, **350**: 669–674.
- Portillo, N., Alomar, O., et Wackers, F. 2012. Nectarivory by the plant-tissue feeding predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Heteroptera: Miridae): Nutritional redundancy or nutritional benefit? *Journal of Insect Physiology*, **58**: 397–401.
- Reice, S.R. 1994. Non equilibrium determinants of biological community structure. *American Scientist*, **82**: 424–435.
- Schoener, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, **70**: 1559–1589.
- Sinia, A., Roitberg, B., McGregor, R.R., et Gillespie, D.R. 2004. Prey feeding increases water stress in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **110**: 243–248.
- Tavella, L. et Goula, M. 2001. Dicyphini collected in horticultural areas of northwestern Italy (Heteroptera Miridae). *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura*, **33**: 93–102.