

IDENTIFICATION DES INTERACTIONS DE PREDATION ENTRE ARTHROPODES POUR LE DEVELOPPEMENT DE LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LE POU ROUGE

Chiron Geoffrey¹, Zriki Ghais², Taudière Adrien², Barnagaud Jean-Yves², Blatrix Rumsais², Roy Lise²

¹ITAVI - 23 rue Jean Baldassini - 69364 LYON CEDEX 07,

²UMR 5175 CEFÉ, CNRS – UM – UPVM3 – EPHE, MONTPELLIER CEDEX 05

chiron@itavi.asso.fr

RÉSUMÉ

CONTEXTE : *Dermanyssus gallinae*, est un acarien hématophage strict d'importance économique en élevage de poules. Il est une excellente cible pour la lutte biologique puisque ne vivant pas sur l'hôte, il se développe dans des interstices divers où il est susceptible de rencontrer des ennemis naturels qui sont principalement des arthropodes prédateurs. Afin de progresser dans le développement de la lutte biologique, en particulier par conservation (stimulation des populations locales), il est nécessaire de démêler les interactions de prédation qui ont lieu entre les arthropodes naturellement présents. Identifier les ennemis naturels directs du pou et les potentiels ennemis de ceux-ci permettra ensuite d'évaluer leur potentiel suppresseur respectif sur le pou, en association ou non avec d'autres organismes. OBJECTIFS: Afin d'identifier les interactions écologiques à favoriser, une reconstruction des réseaux trophiques et une évaluation des interactions entre populations des différentes espèces en conditions d'élevage ont été initiées. METHODE: Le potentiel de prédation et les préférences alimentaires de plusieurs espèces d'arthropodes ont été évalués par des essais comportementaux *in vitro* associés à des tests de chi². Les corrélations entre abondance des populations d'acariens prédateurs et abondance de poux à partir de données issues de 20 bâtiments de poules alternatifs ont été mesurées grâce à un modèle bayésien hiérarchique sur données d'inventaires directs (acariens du fumier), complété par des tests de corrélation de Spearman appliqués à des données d'analyses d'ADN environnemental (arthropodes du bâtiment complet). RESULTATS: Cinq espèces d'acariens, ainsi qu'un pseudoscorpion et une punaise se sont avérés être capables de prédation répétée sur le pou rouge dans nos conditions de laboratoire. Les résultats expérimentaux sont cohérents avec les mesures de corrélation sur données de terrain. Des différences notoires apparaissent en termes de taux de prédation et de proies préférées selon les espèces de prédateurs. Il apparaît en outre que certaines se mangent entre elles. Les implications de ces différents éléments en matière de contrôle biologique sont discutées.

ABSTRACT

Identification of the predation interactions of arthropods for the biological control of the poultry red mite

CONTEXT: The poultry red mite (PRM), *Dermanyssus gallinae*, is a hematophagous mite of economic importance in the poultry industry. PRM is an excellent target for biological control because it lives off-host in habitats potentially shared by many micropredators (arthropods mainly) and these biocontrol agents have potential to regulate this pest in poultry buildings. In order to progress in conservation biological control, it is necessary to disentangle predatory interactions which occur between arthropods naturally present in hen houses. This will allow identifying direct natural enemies of PRM, their potential enemies and evaluating the respective suppressive potential on PRM associated or not with other organisms. OBJECTIVES: In order to identify the ecological interactions to favor, a reconstruction of trophic networks and an evaluation of interactions between the different species populations in farming conditions were initiated. METHOD: the predatory potential and food preference of several arthropod species were evaluated with behavioral trials *in vitro* associated with chi² tests. Using a Bayesian hierarchical model, correlations between putative predators' and PRM's abundance were measured with data collected on 20 hen houses (barn, free range or organic): direct inventory data (manure mites) and Spearman correlation applied to environmental DNA data (arthropod communities of the whole building). RESULTS: In lab conditions, five mite species, a pseudoscorpion and a bug were found to be capable of repeated predation on PRM. The experimental results are consistent with correlation measures on field data. Furthermore, it appears that some predatory species feed on each other. The implications of this information are discussed in relation to biological control.

INTRODUCTION

Le pou rouge *Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778) est un acarien d'importance économique et sanitaire qui pose problème en élevage de poules partout dans le monde (Sparagano et al. 2014). Il s'agit d'un acarien hématophage strict, mais ses habitudes permettent de le classer parmi les micro-prédateurs *sensu* Lafferty et Kuris (2002). En effet, il ne recherche son hôte que pour de rapides repas, ponctuels, effectués sur différents hôtes et réalise toutes les étapes de son développement dans des micro-habitats disponibles dans le bâtiment. *D. gallinae* est ainsi confiné à l'intérieur des bâtiments d'élevage et est fortement soumis aux interactions avec les organismes qui peuplent les micro-habitats où ses populations se développent (nids, fientes sèches, litière, fumier ...).

L'importante disparité dans la dynamique temporelle des populations du microprédateur observée sur le terrain entre bâtiments similaires, parfois dans la même exploitation (L. Roy, observation personnelle), permet de soupçonner des interactions biotiques fortes. En effet, la dynamique des populations de *D. gallinae* intègre dans la plupart des bâtiments des événements récurrents de pullulation massive (engendrant des dégâts problématiques pour l'éleveur), alors que dans d'autres, elle se réduit à une présence maintenue à bas bruit (présence du microprédateur connue ou non de l'éleveur, absence de dégâts constatés). Si des interactions biotiques expliquent ces disparités, la lutte biologique, qui s'appuie sur l'adage « l'ennemi de mon ennemi est mon ami », pourrait être très prometteuse. En particulier, la Lutte Biologique par Conservation (LBC) consiste à intensifier *in situ* (dans le bâtiment d'élevage) l'activité des ennemis naturellement présents à travers des actions locales.

Pour ce faire, il est nécessaire de déterminer les processus écologiques qui favoriseront l'activité des ennemis du pou rouge. Cependant, si l'adage fondamental peut sembler simple lorsque l'on considère seulement notre « ennemi » (le pou rouge) et l'un de ses ennemis (ex. un prédateur), la situation est en réalité extrêmement complexe puisque de nombreuses espèces cohabitent. Ainsi, les interactions dans les écosystèmes des bâtiments d'élevages, comme dans tout écosystème, peuvent être représentées par une pelote de fils emmêlés. En effet, d'autres ennemis (différents prédateurs et parasites) ainsi que d'autres groupes fonctionnels (ex. détritivores), font partie du réseau d'interactions impliquant le bioagresseur. Les prédateurs sont rarement spécialistes, si bien que les prédateurs du pou rouge peuvent également se nourrir d'autres proies parfois très abondantes en élevage (ex. insectes et acariens détritivores). Cela peut avoir un effet bénéfique en permettant aux populations d'ennemis naturels de se maintenir lorsque la population de pou est très basse. Mais cela peut aussi détourner le prédateur de notre ennemi le pou rouge,

s'il préfère la proie alternative. De plus, il peut exister de la prédation entre prédateurs. Enfin, d'autres organismes peuvent agir en synergie, soit en facilitant l'action des ennemis soit en exerçant une action antagoniste sur le pou (champignons, protozoaires, nématodes, bactéries, ...). Ils peuvent être des parasites du pou rouge et/ou de ses prédateurs, ou encore représenter une nourriture alternative pour ceux-ci.

Le potentiel de LBC contre le pou rouge en élevage de poules a été évalué et validé sur la base d'inventaires d'arthropodes du fumier par El. Adouzi et al. (2017) en s'appuyant sur le cadre défini par Begg et al. (2017). Des arthropodes potentiellement prédateurs d'acariens (insectes, acariens et autres arachnides) ont été montrés susceptibles de percoler depuis les habitats extérieurs dans les bâtiments de poules au sol et de s'y établir. Les pratiques ou aménagements semblent susceptibles d'influencer la composition des communautés d'arthropodes. Afin de définir à terme des recommandations pertinentes pour maximiser l'action bénéfique des ennemis naturels du pou rouge, il nous faut déterminer comment les ennemis potentiels identifiés s'inscrivent dans les réseaux d'interaction en œuvre dans les bâtiments (prédation sur le pou rouge, sur autres invertébrés, entre prédateurs). Les habitudes et préférences alimentaires des espèces d'arthropodes recensées sont globalement mal connues et l'interférence directe ou indirecte d'autres organismes n'a pas été explorée.

Il est impossible d'observer sur le terrain les événements de prédation entre arthropodes et d'en estimer la fréquence et par conséquent l'effet sur les poux. Il est d'autant moins possible d'établir les activités antagonistes ou synergiques des autres petits organismes. De manière à lever ce verrou majeur de l'investigation du service écosystémique « contrôle biologique contre le pou rouge », nous avons développé une approche multi-technique afin de faire émerger des interactions au sein des communautés d'eucaryotes qui se développent en poules. Elle consiste à mettre en convergence des résultats issus d'approches corrélatives sur inventaires terrain et de tests *in vitro* pour reconstruire les réseaux d'interaction entre acariens impliquant le pou. Les premières visent à faire émerger des informations sur les interactions entre espèces sur le terrain à partir de relevés d'abondance. La confrontation de ces propriétés émergentes des communautés d'êtres vivants des bâtiments avec des données biologiques issues de tests de laboratoire permet d'affiner l'information et d'évaluer la robustesse des conclusions. Selon la fréquence des rencontres proie-prédateur et les préférences des prédateurs, l'abondance de ces derniers est susceptible d'être influencée par l'abondance des proies et vice-versa. Des caractéristiques diverses des micro-habitats, des proies et des prédateurs déterminent la fréquence effective des rencontres proie-prédateur (barrières physiques plus ou moins

importantes). Par conséquent, des corrélations sont attendues entre données de comptage de poux et données de comptage des prédateurs qui mangent effectivement le pou dans les bâtiments. Pour s'assurer que les corrélations résultent bien d'interactions de prédation, il est important de s'assurer de la capacité réelle des prédateurs potentiels à se nourrir du pou.

1. MATERIELS ET METHODES

1.1. Plan d'échantillonnage et collecte de matériel biologique

Pour réaliser les inventaires, 20 bâtiments (16 exploitations) d'élevages alternatifs de poules pondeuses (code 0 biologique, 1 plein air ou 2 au sol) ont été sélectionnés pour cette étude. Ils sont répartis sur deux zones géographiques : 10 dans le secteur Nord de Lyon (Ain) et 10 dans le secteur Sud de Lyon (Drôme, Gard, Vaucluse). Quatre campagnes de prélèvements ont été organisées à intervalle de 3 mois. Durant le vide sanitaire, les prélèvements n'étaient pas réalisés. Au cours de chaque visite, 5 prélèvements standards de fumier étaient collectés par bâtiment en 5 points sélectionnés au hasard sous les caillebotis. Un volume fixe de fumier était prélevé grâce à des carottiers-mesures adaptés à des flacons de verre de 250 ml. L'intégrité des communautés prélevées était assurée par le blocage du développement des populations d'arthropodes au moment du prélèvement en produisant une vapeur saturante d'acétate d'éthyle dans le flacon. En outre, 2 prélèvements standards de particules en suspension dans l'air étaient collectés au niveau des caillebotis au cours de chaque visite grâce à un biocollecteur à technologie cyclonique (collecte et concentration des particules biologiques dans un liquide, à un haut débit d'air). Pour les tests *in vitro*, du fumier frais, contenant des arthropodes vivants, ainsi que des agrégats frais de pou rouge ont été prélevés dans un sous-échantillon des 20 bâtiments en fonction des données d'inventaire.

1.2 Inventaires terrains

Les arthropodes contenus dans les prélèvements de fumier étaient extraits et concentrés suivant la méthode décrite par Roy et al. (2017), puis identifiés au niveau de la morpho-espèce et comptés au moyen d'une loupe binoculaire. Un tableau des abondances de chaque morpho-espèce par prélèvement a ainsi été généré. Il représente les données d'inventaire d'arthropodes dans le compartiment fumier des bâtiments. Les séquences d'ADN d'eucaryotes contenues dans les particules en suspension dans l'air ont été analysées par métabarcoding. Une région de l'ADN codant l'ARNr 18S était amplifiée et le produit était séquencé suivant la méthode Illumina. L'ensemble des données obtenues a été analysé grâce à un pipeline bioinformatique spécialement développé pour cela. Un tableau des abondances de chaque OTU (unité taxinomiques

opérationnelles ; i.e. « espèces » moléculaires) dans chaque prélèvement a ainsi été obtenu. Il représente les données d'inventaire d'eucaryotes présents dans les bâtiments, tous compartiments confondus.

1.3. Tests de prédation *in vitro*

Afin de reconstruire le réseau des interactions possibles en l'absence de l'hétérogénéité du terrain (absence de barrière physique entre proies et prédateurs), des tests de prédation *in vitro* ont été réalisés sur les arthropodes les plus susceptibles d'être capables de prédation sur acariens (acariens autres que détritivores, araignées, pseudoscorpions, punaises). Les arthropodes, prélevés avec leur substrat sur le terrain, ont été extraits du fumier par tamisage à sec, puis individualisés dans des microplaques 96 puits en polystyrène transparent à fonds plats recouvertes de parafilm étiré. Ils ont été placés en contact avec 1 ou 2 types de proies (espèces ou stades différents). Les observations sont réalisées 24h après en différenciant les proies vivantes des mortes. Le test de prédation est répété sur plusieurs dizaines d'individus et dans au moins deux séries différentes. Enfin, les données ont été traitées avec le logiciel R au moyen de tests de chi-2 afin d'évaluer la significativité des différences de choix entre proies.

1.4. Approches corrélatives

Afin d'évaluer la force des interactions effectives sur le terrain, les analyses suivantes ont été réalisées au moyen du logiciel R. Les données d'inventaire à partir du fumier ont été analysées au moyen d'un modèle bayésien hiérarchique. Nous avons fait le choix d'analyser ici exclusivement les interactions entre acariens, groupe le plus susceptible de contenir une diversité de prédateurs d'acariens. Ce modèle permet d'évaluer les tailles d'effet entre abondances de proies (pou rouge seul) et de prédateurs potentiels (acariens appartenant à des familles de prédateurs ou d'omnivores d'après la littérature) en prenant en compte l'effet aléatoire ou non de différentes covariables (saison, région, âge de bande, type de conduite, bâtiments). Les morpho-espèces strictement détritivores ou rarement recensées (donc *a priori* peu adaptées aux conditions d'élevage) n'ont pas été intégrées au modèle.

Des tests de corrélation de Spearman (avec des corrections pour test multiple) ont été appliqués aux données de métabarcoding « air » entre abondance de l'OTU *D. gallinae* et abondance des OTUs correspondant à chacune des morpho-espèces d'acariens prédateurs potentiels. Pour ce faire, les OTUs ont été regroupées par entités correspondant à la délimitation taxinomique des morpho-espèces recensées. Des tests similaires ont été appliqués entre abondance de l'OTU *D. gallinae* et abondance des OTUs correspondant à des taxons d'eucaryotes non acariens à l'exception des plantes et des vertébrés (champignons, protozoaires, nématodes ...).

1.5 Estimation de la charge en poux rouges

Un point crucial était de s'assurer que l'infestation du bâtiment était bien représentée par les données d'inventaire. Les mesures réalisées à partir du fumier sont robustes (recensements directs), mais ne représentent qu'un compartiment du bâtiment (partie sous caillebotis). Les mesures réalisées à partir de l'ADN en suspension dans l'air représentent *a priori* la population de pou rouge de l'ensemble du bâtiment, mais sont susceptibles d'être fortement biaisées (non linéarité de la relation entre nombre de séquences d'ADN et nombre d'individus probable). Afin d'évaluer la représentativité de nos mesures, des méthodes empiriques de monitoring ont été mises en œuvre : les présences/absences de poux rouges ont été relevées sur 2 caillebotis, 2 nids et 2 perchoirs par bâtiment au cours de chaque visite (relevés visuels). De plus, un suivi mensuel était effectué à l'aide de 10 SPT (Simple Passive Trap, Chiron et al. 2014) par bâtiment. Les corrélations entre les données pou rouge « fumier » et « air » ont été mesurées, ainsi qu'entre les données « air » et des données de monitoring empirique (moyenne des relevés visuels (0 ou 1) par visite et pourcentage maximum par relevé pour les SPT).

2. RESULTATS ET DISCUSSION

Les données d'inventaires des eucaryotes du bâtiment total (métabarcoding « air ») concordent avec les données d'inventaires « fumier » puisque les abondances de séquences d'OTUs sont dans la majeure partie des cas significativement corrélées positivement à l'abondance des individus comptés dans le fumier (non montré). En outre, des corrélations positives significatives ont été mesurées entre les valeurs associées au pou rouge dans les données quantitatives « fumier » et « air » ($p=0,57$; $p < 0,001$), ainsi qu'entre ces dernières et les données semi-quantitatives du monitoring empirique (max. SPT: $p=0,33$; $p=1,3.10^{-6}$, moyenne des relevés visuels : $p=0,41$; $p=9,7.10^{-10}$). Cela nous permet de considérer (1) que la méthode de métabarcoding « air » (ADN environnemental) permet une quantification satisfaisante de la charge en poux d'un bâtiment, (2) que les données d'inventaire «fumier» sont bien représentatives de la population de poux de l'ensemble du bâtiment.

Les résultats de l'ensemble des analyses sont pleinement concordants, ce qui suggère une certaine robustesse des résultats d'ensemble. Les tests de prédation *in vitro* mettent à jour une capacité de prédation marquée sur le pou rouge chez seulement trois genres d'acariens communs (au moins 5 espèces) en bâtiments d'élevage (*Androlaelaps*, *Macrocheles*, *Cheyletus*), plus une espèce très rarement recensée (*Parasitus fimetorum*). D'autres arthropodes ont été montrés friands de pou rouge *in vitro* : une araignée, un pseudoscorpion et une punaise. Si l'on considère l'ensemble des arthropodes, seuls les trois genres

d'acarien ci-dessus permettent de mesurer des corrélations marquées avec l'abondance du pou rouge, que ce soit dans le compartiment « fumier » (modèle bayésien ; focus sur les acariens, Tab. 1) ou dans le bâtiment total (test de Spearman ; *Androlaelaps casalis* : $\rho=0,39$; $p=0,0009$; *Macrocheles* spp: $\rho=0,27$; $p=0,025$ et *Cheyletus* spp $\rho=0,29$ et $p=0,016$; autres arthropodes: $p>0,05$).

Tableau 1. Ampleur de l'effet de l'abondance de 3 morphoespèces de prédateurs sur *D. gallinae* (modèle bayésien hiérarchique). Les valeurs indiquées représentent les médianes des densités de probabilité postérieure des coefficients de régression (en blanc effet positif, en noir effet négatif, en gris faible effet)

	Fumier		
	<i>Cheyletus</i> sp p	<i>Macrochele</i> s spp	<i>Androlaelap</i> s <i>casalis</i>
Sol	(0,0055)	+ (0.043)	+ (0.040)
Plein air	- (-0.075)	- (0.048)	+ (0.035)
AB	- (-0.025)	(0.0065)	+ (0.037)

Le sens des corrélations est dans l'ensemble essentiellement positif, contrairement à ce que l'on attendrait d'agents de contrôle biologique efficaces. Seuls *Macrocheles* spp et *Cheyletus* spp montrent des corrélations négatives, mais seulement dans certains modes de conduite et uniquement dans le compartiment «sous caillebotis» (Tab. 1). Afin d'interpréter ces résultats, il est important d'avoir à l'esprit que la relation proie-prédateur n'est pas symétrique : plus il y a de prédateurs, moins il y a de proies (du moins si le prédateur est « efficace »), mais aussi plus il y a de proies, plus il y a de prédateurs. Les corrélations négatives dans le compartiment fumier pour *Macrocheles* spp et *Cheyletus* spp permettent de supposer qu'il s'agit de prédateurs intéressants. Cependant, les corrélations positives sont encourageantes aussi, car elles suggèrent que la prédation a bien lieu de manière répétée, bien que de manière insuffisante pour réguler les populations du pou rouge dans les conditions actuelles. Cela suggère une activité de prédation réelle par *Macrocheles* spp, *Androlaelaps casalis* et *Cheyletus* spp sur le pou rouge dans l'ensemble des bâtiments de poudeuses actuels. Sachant que l'on observe des variations conséquentes selon le mode de conduite dans les données «fumier», il est possible que l'on puisse agir localement pour augmenter l'effet des prédateurs *in situ*. Par exemple, l'utilisation d'antiparasitaires digestifs est communément pratiquée pour les élevages plein air (biologique ou non) ce qui n'est pas le cas pour les élevages au sol étudiés. Des effets secondaires non remarqués, tels qu'une mortalité accrue des prédateurs du pou, pourraient éventuellement être levés par des ajustements dans les pratiques. En outre, une exploration plus poussée des exigences et habitudes

des prédateurs pourraient amener à des préconisations permettant d'augmenter la fréquence des rencontres entre pou et prédateur (modification des sites d'agrégation du pou par des modifications structurelles ou par l'usage d'attractants de synthèse).

De plus, les résultats montrent que les prédateurs intéressants identifiés sont également capables de prédation sur d'autres proies (astigmatés ou *Dendrolaelaps* spp), mais tendent à préférer le pou rouge en cas de choix possible entre deux espèces (tests de χ^2 significatif pour les trois genres candidats avec un seuil $\alpha = 5\%$). Cela suggère la présence de proies alternatives utiles, sans effet de détournement des ennemis. Le maintien voire le développement des populations d'ennemis naturels sur ces proies, durant les périodes où les populations de poux sont faibles, sont susceptibles de permettre d'éviter des pullulations de poux lors des périodes favorables. Enfin, de la prédation entre prédateurs a été relevée entre plusieurs espèces d'arthropodes. Par exemple, *Macrocheles penicilliger* et le pseudoscorpion sont capables de prédation sur *Androlaelaps casalis*. De plus, *Macrocheles penicilliger* et le pseudoscorpion sont capables de prédation l'un envers l'autre. Des effets antagonistes vis-à-vis du contrôle biologique pourraient être associés à la présence de ces espèces. Mais le contraire est aussi possible, puisque les études réalisées à ce jour en filières végétales montrent plus souvent des effets neutres ou positifs que négatifs de la prédation entre prédateur sur le contrôle biologique (Janssen et al. 2007).

Si l'on considère l'ensemble des eucaryotes, aucune corrélation significative n'a été mesurée avec des OTUs d'insectes ni d'arachnides non acariens. Cela suggère notamment que les trois autres espèces d'arthropodes montrées capables de prédation répétée sur le pou *in vitro* n'ont pas suffisamment l'occasion de l'y rencontrer. Des amendements sont peut-être à envisager pour favoriser leur rencontre. En outre, 92

OTUs de champignons et 5 OTUs de nématodes montrent des corrélations significatives positives avec le pou rouge. Enfin, 58 OTUs de champignons ont permis de mesurer des corrélations significatives négatives (groupes des *Pezizomycotina* et *Saccharomycotina* ; identification à affiner). Certains champignons pourraient donc constituer des agents biologiques intéressants, à favoriser de concert ou non avec les acariens candidats ci-dessus.

CONCLUSION

Les résultats ont permis de mettre en évidence la présence de 3 genres (au moins 5 espèces) d'acariens prédateurs potentiellement intéressants car capables de se nourrir préférentiellement sur le pou rouge. De manière intéressante, plusieurs espèces d'arthropodes autres qu'acariens ont montré *in vitro* une capacité de prédation marquée sur le pou (une punaise, un pseudoscorpion et une araignée), mais ne semblent pas le rencontrer assez souvent. Enfin, des champignons dont l'identité reste à préciser pourraient constituer des agents de choix pour le contrôle du pou. Tout cela ouvre le champ d'exploration des ennemis naturels à encourager. Les interactions sont cependant très nombreuses et les travaux nécessitent d'être poursuivis afin de déterminer les assemblages les plus prometteurs pour la lutte contre le pou rouge (impact de la présence de proies alternatives au pou rouge, impact de la prédation entre prédateurs, rôle d'autres organismes comme les nématodes ou les champignons dans les interactions).

REMERCIEMENTS

Nous remercions les nombreuses personnes qui ont contribué au projet par leur participation aux prélèvements sur le terrain et aux analyses au laboratoire. Cette étude a été financée par la région Auvergne-Rhône-Alpes via le PEP avicole, par l'Europe (FEADER) et par le CNPO.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M. *et al.*, 2017. Crop Prot. 97,145–158
 Chiron G., Varescon A., Lubac S., Bicout D.J., *et al.*, 2014. TeMA (32), pp 27-34
 El Adouzi M., Chiron G., Le Peutrec G., Gambin T., *et al.*, 2017. 12èmes JRA-JRPFG, pp 274 – 278
 Lafferty, K.D., Kuris, A.M., 2002. Ecol. Evol. 17, 507–513
 Lesna, I., Wolfs, P., Faraji, F., Roy, L., *et al.*, 2009. Exp. Appl. Acarol. 48, 63–80
 Janssen A., Sabelis M.W., Magalhães S., *et al.*, 2007. Ecology, Vol 88 Issue 11, pp 2713-2719
 Roy L., El Adouzi M., Moraza M.L., *et al.*, 2017. Biol. Control 114 (2017) pp176–194
 Sparagano, O.A.E., George, D.R., Harrington, D.W.J., *et al.*, 2014. Annu. Rev. Entomol. 59, 447–466