UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

ECOLE DOCTORALE: SCIENCE DE LA VIE DE LA SANTE ET DE L'ENVIRONNEMENT (ED-SEV)

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2018 **N° d'ordre** : **201809**

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Horticulture et Agriculture Urbaine et Périurbaine

Présentée par :

Elhadji Serigne SYLLA

Invasion de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) au Sénégal : dynamique des populations, gamme d'hôtes et potentiel de régulation biologique

Soutenue le 12 Janvier devant le jury composé de :

M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	Professeur, UCAD, Sénégal	Président
M. Kandioura NOBA	Professeur, UCAD, Sénégal	Rapporteur
M. Mbacké SEMBENE	Professeur, UCAD, Sénégal	Rapporteur
Dr. Amadou Bocar BAL	Maître de conférences, UGB, Sénégal	Rapporteur
Dr Thierry BREVAULT	Chercheur, CIRAD-IRD, France	Examinateur
Dr Nicolas DESNEUX	Chercheur HDR, INRA, France	Examinateur
M. Karamoko DIARRA	Professeur, UCAD, Sénégal	Directeur

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

ECOLE DOCTORALE: SCIENCE DE LA VIE DE LA SANTE ET DE L'ENVIRONNEMENT (ED-SEV)

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2018 **N° d'ordre** : 201809

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : **Horticulture et Agriculture Urbaine et Periurbaine**

Présentée par :

Elhadji Serigne SYLLA

Invasion de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) au Sénégal : dynamique des populations, gamme d'hôtes et potentiel de régulation biologique

Soutenue le 12 Janvier devant le jury composé de :

M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	Professeur, UCAD, Sénégal	Président
M. Kandioura NOBA	Professeur, UCAD, Sénégal	Rapporteur
M. Mbacké SEMBENE	Professeur, UCAD, Sénégal	Rapporteur
Dr. Amadou Bocar BAL	Maître de conférences, UGB, Sénégal	Rapporteur
Dr Thierry BREVAULT	Chercheur, CIRAD-IRD, France	Examinateur
Dr Nicolas DESNEUX	Chercheur HDR, INRA, France	Examinateur
M. Karamoko DIARRA	Professeur, UCAD, Sénégal	Directeur

DEDICACES

Gloire et Louanges à ALLAH, Seigneur de l'Univers Que Sa Paix et Son Salut soient éternellement sur Son Prophète MOUHAMMAD ainsi que sur sa Famille et ses Compagnons

Je rends Grâce au Cheikh, AHMADOU BAMBA MBACKE Khadimoul Rassoul de m'avoir rattaché à SERIGNE AHMADOU RAFAHI MBACKÉ mon Guide Spirituel à Qui je réitère mon allégeance et souhaite Longue Vie pleine de Santé

Je dédie ce mémoire :

- **A la mémoire de mon très cher papa MAME MOR SYLLA, l'éducation que j'ai reçue de toi est un bien précieux. Que le paradis soit votre demeure éternelle.**

- **A ma mère PENDA NIANG pour tous les sacrifices consentis à ma réussite. Ceci est le fruit de vos prières. Que DIEU le tout puissant vous accorde longue vie et une santé de fer.**

- **A mon épouse SOKHNA DIARRA BADJI SYLLA. Vous venez combler en moi un creux de solitude, de plaisir et d'amour. Votre présence est pour moi la clé du bonheur pour toujours. Avec vous, j'ai compris qu'on n'a toujours pas besoin du temps et de l'argent pour aimer. Trouve ici tout l'amour équivalent au fruit de ma carrière universitaire.**

- **A mon petit prince, mon fils SERIGNE AHMADOU RAFAHI SYLLA.**

Remerciements

Cette thèse a été réalisée au laboratoire de Biologie des populations et écologie des communautés animales des écosystèmes sahélo-soudaniens (BIOPASS) sur le Campus IRD-ISRA de Bel-Air à Dakar, au Laboratoire de Production et Protection intégrée en agro écosystèmes-L2PIA du Département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences et Techniques de l'UCAD et au Laboratoire Ecologie des Communautés dans les Agro-systèmes (CEA) de l'institut Sophia Agrobiotech (France). II a été financé par l'AIRD (PEERS-BIOBIO), CIRAD (Action incitative), IFS (International Foundation for Science, Sweden) et l'USAID à travers IPM Innovation Lab.

Il est d'usage de commencer la rédaction d'un mémoire par une page de remerciements. Ce n'est pas en ce qui me concerne une simple action symbolique car ce travail n'aurait pu aboutir sans la contribution de nombreuses personnes qui ont toujours répondu à mes sollicitations avec compétence et indulgence, leurs encouragements m'ont permis d'arriver au terme de ce travail de thèse.

Je remercie tout d'abord,

- **Prof. Karamoko DIARRA**, Chef du laboratoire L2PIA et Directeur de cette thèse de votre implication et assistance dans cette thèse, votre disponibilité, vos conseils pertinents, la confiance que vous m'avez témoigné sans oublier les soutiens financiers. Merci encore Professeur, sans vous ce travail n'aurait pas abouti. Soyez assuré de ma parfaite reconnaissance.

- **Dr Thierry Brévault**, (CIRAD, UPR AIDA), mon Maître de Stage qui m'a initié à la recherche en acceptant d'être notre Encadreur scientifique au Master comme en Thèse. Grâce à vous, nous avons pu cultiver et développer une pertinence et une rigueur scientifique sures. Nous vous adressons ici toute notre gratitude et nos remerciements.

- **Dr Nicolas Desneux** (INRA, France) qui a bien voulu nous accueillir dans son laboratoire (INRA, Sophia Antipolis, France) pour la réalisation d'une partie de ce travail. Grâce à vos instructions, nous avons pu cultiver de bonnes habitudes dans le travail. Soyez assuré notre profonde gratitude.

- **Prof Ben Sikini TOGUEBAYE** qui a bien accepté de présider notre jury de thèse. Qu'il trouve ici l'expression de nos distingués remerciements.

- **Prof Kandioura NOBA** pour avoir accepté de participer à notre jury et d'être rapporteur de cette thèse. Ses conseils et instructions nous ont toujours été utiles. Nous lui en adressons toute notre reconnaissance.

- **Prof Mbacké SEMBENE (UCAD),** directeur de l'école doctorale dont nous avons eu la chance de bénéficier des enseignements et qui ne cesse jusqu'ici de répondre à nos sollicitations. Nous le remercions encore pour l'honneur qu'il nous fait en acceptant de juger notre présent travail et d'être rapporteur de cette thèse.

➢ **Prof Amadou Bocar BAL** (UGB), Vous nous avez honorés en acceptant de participer à notre jury et d'être rapporteur de notre thèse malgré toutes vos occupations. Trouvez entre ces lignes l'expression de notre reconnaissance avec tous nos remerciements.

➢ Merci **Dr Anaïs Chailleux**, pour avoir toujours répondu présent lorsque j'avais besoin de réponse à une question scientifique ou d'un conseil.

➢ Toute l'équipe Production et Protection Intégrées en Agro-écosystème Horticole du Département de Biologie Animale sous la direction du Pr. Karamoko DIARRA.

➢ L'ensemble des membres de la Fédération des producteurs maraîchers des Niayes (FPMN) pour leur assistance et franche collaboration.

➢ Un grand merci à mes parents et toute la famille pour leur soutien et motivation de tous les instants.

➢ Merci à tous les ami(e)s, collaborateurs, chercheurs, techniciens, thésards, stagiaires, assistants, secrétaires et responsables de l'IRD, du Département de Biologie Animale de l'UCAD sans oublier les amis de Nice Sophia Agrobiotech, de toutes nationalités confondues avec qui j'ai passé de bons moments inoubliables durant mes séjours.

➢ Merci à la DAHW, je vous témoigne mes sincères reconnaissances pour votre aide multiforme en particulier Mr Cheikh CISSE

➢ Merci à mes amis, mes compagnons, mes jumeaux et confidents Moussa, Baye Mor Cissé, Cheikh Faye, Bara Samboura, Lamine Mar, Abdou Mbaye, Cheikh Fall, Cheikh Diop, Tapha Dione, Sitor Ndour, Moussa Tine, Moussa Sall.

➢ Que tous ceux qui m'ont encouragé et soutenu, par leur aide et leur affection, trouvent ici l'expression de ma reconnaissance. Chacun sait combien je lui dois, et il n'est pas besoin de les nommer pour qu'ils reçoivent mes plus sincères remerciements

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE: SCIENCE DE LA VIE DE LA SANTE ET DE L'ENVIRONNEMENT

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

THESE DE DOCTORAT
Spécialité : Horticulture et Agriculture Urbaine et Périurbaine

Nom et prénom du candidat : Elhadji Serigne SYLLA

Titre de la thèse : Invasion de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) au Sénégal : dynamique des populations, gamme d'hôtes et potentiel de régulation biologique

Date et lieu de soutenance : 12 Janvier à l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar

M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Président**
M. Kandioura NOBA	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Rapporteur**
M. Mbacké SEMBENE	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Rapporteur**
Dr Thierry BREVAULT	**Chercheur, CIRAD-IRD, France**	**Examinateur**
Dr Nicolas DESNEUX	**Chercheur HDR, INRA, France**	**Examinateur**
M. Amadou Bocar BAL	**Maître de conférences, UGB, Sénégal**	**Rapporteur**
M. Karamoko DIARRA	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Directeur**

Résumé

Depuis sa première détection au Sénégal en 2012, la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae), est devenue une sérieuse menace pour la pérennité de la filière « tomate » au Sénégal. Les larves attaquent le parenchyme des feuilles (mines) mais sont également capables de creuser des galeries dans les jeunes tiges et dans les fruits. Le ravageur s'est signalé lors de la campagne 2013 par la destruction de parcelles de tomate plein champ, en particulier dans la zone de production maraîchère des Niayes. L'objectif principal de ce travail était de contribuer à l'amélioration des connaissances sur la dynamique des populations de l'insecte et sur la bio-écologie du ravageur au Sénégal, afin de renforcer la surveillance et proposer des stratégies durables de gestion des populations de la mineuse de la tomate. Cette thèse visait à faire le point sur la progression du ravageur à l'échelle du pays, de suivre la dynamique de ses populations dans la zone la plus infestée (hot spot), de recenser les plantes hôtes qui permettent à ses populations de se maintenir ou de se multiplier, d'identifier les ennemis naturels indigènes et d'analyser en fin l'influence des pratiques agricoles et de l'organisation du paysage sur l'abondance de *T. absolua* et ses ennemis naturels. Le suivi d'un réseau national de 45 pièges à phéromones nous a permis de confirmer sa présence en 2015 sur tout le territoire, même dans des zones où la culture de la tomate n'est pas importante. Dans la zone la plus infestée (Niayes), l'infestation peut atteindre 60% des cultures de tomate en moyenne allant même jusqu'à l'abandon de parcelles. Dans cette zone, les populations de la mineuse sont faibles pendant la saison des pluies, puis se reconstituent pour atteindre un pic en fin de saison sèche. Des dégâts de la mineuse sont observés sur d'autres cultures de Solanacées, comme la pomme de terre, l'aubergine douce, l'aubergine africaine le poivron et le piment. Cependant, l'étude de la gamme d'hôtes faite au laboratoire a montré le rôle des plantes alternatives telles que la pomme de terre, l'aubergine douce, l'aubergine africaine comme plantes « réservoirs » en saison des pluies ou lorsque la tomate n'est pas disponible, le poivron et piment comme plantes accidentelles. Des prospections sur le terrain ont permis d'identifier des ennemis naturels, parasitoïdes à faible pourcentage (0,8%) et des prédateurs dont le plus abondant est Nesidiocoris tenuis (Hemiptera Miridae) et est considéré comme un potentiel agent de lutte biologique contre *T. absoluta*. Notre étude dans la zone sud des Niayes sur 50 parcelles en 2015 et 2016, a montré que les pratiques agricoles avaient un fort effet sur l'infestation larvaire de *T. absoluta*. L'irrigation par lance et la fréquence des traitements insecticides semblent avoir un impact négatif sur l'abondance des larves de *T. absoluta* et sur les prédateurs alors que la densité des plants élevée favorisait l'infestation. Il y avait une corrélation positive et significative entre l'abondance des papillons et la proportion de tomate autour de nos parcelles suivies. Les proportions relatives des habitats semi-naturels et la quantité d'azote appliquée à la culture étaient positivement corrélées avec l'abondance des prédateurs. Cependant, l'irrigation et la fréquence des insecticides impactent sur l'abondance des prédateurs. Ces résultats sont intéressants pour une contribution à la mise au point des méthodes de lutte innovantes et durables.

Mots clés : ***Tuta absoluta,* ennemis naturels, Sénégal, Dynamique des populations, gamme d'hôtes.**

ABSTRACT

Title: Invasion of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Senegal: populations dynamic, host range and potential for biological regulation

Since its first detection in Senegal, tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae) has become a serious threat to the production of tomatoes in Senegal. The larvae attack the parenchyma of the leaves (mines) but are also able to dig galleries in the young stems and in the fruit. In 2013 tomato-production season, pest was marked by the destruction of tomatoes fields, particularly in the Niayes market gardening area. The main objective of this work was to contribute to the improvement of the knowledge on the dynamics of the insect invasion and the bio-ecology of the pest in Senegal, in order to reinforce the surveillance and propose sustainable management strategies of tomato leafminer populations. Objectives of this study were to map current spatial distribution of the pest in Senegal, obtain information on population dynamics and damage in the main tomato-production areas (hot spot), to identify the host plants that allow its populations to maintain or to multiply, to identify indigenous natural enemies and finally, to analyze the influence of agricultural practices and the organization of the landscape on the abundance of *T. absolua* and its natural enemies. The monitoring of a national network of 45 pheromone traps enabled us to confirm its presence in 2015 throughout the country, even in areas where the tomato crop is not important. In the most infested area (Niayes), the infestation can reach an average of 60% of the tomato crops with some fields abandoned by farmers. In this area, incidence of *T. absoluta* was very low during the rainy season and then populations rebuild to a peak at the end of the dry season. Damage to the leafminer was observed on other Solanaceae crops, such as potato, eggplant, african eggplant, pepper and hot pepper. However, the study of host plants in the laboratory showed the role of alternative plants such as potato, eggplant, African eggplant as "reservoir" plants in the rainy season or when tomatoes are not available and pepper and hot pepper as accidental plants. Fields surveys have identified natural enemies, low larval parasitism (0.8%) and predators which the most abundant was *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera Miridae). It was considered as a potential biological control agent against *T. absoluta.* Our study in the southern Niayes in 50 tomato fields in 2015 and 2016 showed that agricultural practices had a strong effect on the larval infestation of *T. absoluta*. Spear irrigation and frequency of insecticide treatments appear to have a negative impact on the abundance of *T. absoluta* larvae and on predators, while important plant density favored infestation. There was a positive and significant correlation between the abundance of leafminer and the proportion of tomatoes around our tomato crops. The relative proportions of semi-natural habitats and the nitrogen quantity applied to the crop were positively correlated with predator abundance. These results are interesting for contributing to the development of innovative and sustainable control methods.

Key words: *Tuta absoluta*, natural enemies, Senegal, Population dynamics, host range.

Liste des sigles et Acronymes

ANACIM	Agence Nationale de l'Aviation Civile et de la Météorologie.
ANOVA	Analyse Of Variance
BIOPASS	Biologie des Populations Animales des écosystèmes Sahélo-Soudaniens
CDH	Centre pour le Développement de l'Horticulture
CIRAD	Centre Internationale de Recherches Agronomiques pour le Développement
ED-SEV	Ecole Doctorale Sciences de la Vie, de la Santé et de l'Environnement
GPS	Global Positioning System
FST	Faculté des Sciences et Techniques
GLM	Modèle Linéaire Généralisé
GLMM	Modèle Linéaire Généralisé à effets Mixtes
HR	Humidité relative
IRD	Institut de Recherches pour le Développement
INRA	Institut national de Recherche Agronomique
ISRA	Institut Sénégalaise de Recherches Agricoles
Km	kilomètre
2PIA	Production et Protection Intégrées en Agro-écosystème Horticole
SIG	système d'information géographique
UCAD	Université Cheikh Anta Diop de Dakar
USAID	Agence des Etats Unis d'Amérique pour le Développement International

Liste des Figures

Figure 1 : Processus d'invasion biologique (Sakai et al., 2001) 6
Figure 2 : Carte de l'aire de répartition actuelle de *T. absoluta* dans le monde (CABI 2017). 17
Figure 3 : Adulte de *T. absoluta* 18
Figure 4 : *Tuta absoluta* a) œufs b) chenille c) adulte d) chrysalide (s sylla) 19
Figure 5 : Cycle de vie de *T. absoluta* observé à 27 °C sur tomate (s sylla) 20
Figure 6 : Dégâts sur feuilles de tomate (s sylla) 22
Figure 7 : Dégâts sur tiges 22
Figure 8 : Dégâts fruits de tomate (Brévault) 23
Figure 9 : Parcelle de tomate infestée par *T. absoluta* (s sylla) 23
Figure 10: Ennemis naturels de *T. absoluta* a) Parasitoide oophage du genre Trichogramma b) Adulte de *Nesidiocoris tenuis* prédateur des œufs de *T. absoluta* c) Prédateur larvaire *Orius* sp d) Parasitoide larvaire *Necremnus artynes* 26
Figure 11 : Piège à phéromone sexuelle d'adultes de *T. absoluta* en papier 30
Figure 12 : Piège à phéromone sexuelle d'adultes de *T. absoluta* en plastique 31
Figure 13 : Piège phéromone sexuelle à eau d'adultes de *T. absoluta* (Koppert) 31
Figure 14: Répartition géographique des parcelles d'études dans la zone des niayes 39
Figure 15 : Piège de type Delta en plastique sur parcelle de tomate (gauche) Adultes mâles de *T. absoluta* capturés par le piège (droite) 40
Figure 16 : Réseau de piégeage avec les différents types de végétation au Sénégal 41
Figure 17 : Localisation du site d'étude 42
Figure 18 : Incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate dans la région de 'Niayes' (octobre 2012 à mai 2014). 45
Figure 19 : Abondance des papillons de *T. absoluta* dans trois régions du Sénégal («Mbour», «Dakar» et «Kayar») de mars 2014 à août 2015. 46
Figure 20 : Evolution des populations d'adultes de la mineuse, *T. absoluta* pendant la période d'étude (du 14 juin au 1er novembre 2016). Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±se) 47
Figure 21 : Incidence (proportion de plants présentant au moins une mine avec larve) de la mineuse de tomate, *T. absoluta* sur culture de tomate et d'aubergine. Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±SE). Les chiffres placés en haut des barres d'erreur indiquent le nombre de parcelles échantillonnées. 48

Figure 22 : Evolution de l'abondance des prédateurs de la mineuse dans les parcelles de tomate (5 battages par parcelle). Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±SE). 49
Figure 23 : Evolution des surfaces cultivées en Solanaceae dans les périmètres étudiés. La flèche indique la date à laquelle les premières pluies sont enregistrées (26 juillet). 50
Figure 24: Evolution du rapport entre « incidence de la mineuse » et « surface cultivée en tomate » Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±SE). 50
Figure 25: Détection des papillons de *T. absoluta* au Sénégal à l'aide des pièges à phéromone sur une période de six semaines (avril-mai) en 2014. 52
Figure 26 : Détection des papillons de *T. absoluta* au Sénégal à l'aide des pièges à phéromone sur une période de six semaines (avril-mai) en 2015. 53
Figure 27: Elevage en routine de *T. absoluta* dans les cages au laboratoire 64
Figure 28 : Production de plants de solanacéees dans la serre à l'ucad. 65
Figure 29: Test de préférence de ponte dans des microcosmes 66
Figure 30 : Test de performance larvaire sur des plants de solanacées 67
Figure 31 : Acceptation de ponte (Proportion de femelles de *T. absoluta* qui ont pondu au moins un œuf ± SEM) sur différentes plantes hôtes solanacées. 69
Figure 32 : Préférence de ponte (moyenne du nombre d'œufs pondus par les femelles de *T. absoluta* ± SEM) sur différentes plantes hôtes solanacées 70
Figure 33: Corrélation entre l'acceptation de ponte des femelles de *T. absoluta* et la survie de l'œuf à l'adulte sur six solanacées 71
Figure 34: Corrélation entre la préférence de ponte des femelles de *T. absoluta* et la survie de l'œuf à l'adulte sur six solanacées 72
Figure 35 : Dispositif d'étude de la régulation naturelle. 83
Figure 36 : Taux de parasitisme de *T. absoluta* dans l'année. 85
Figure 37 : Parasitoïdes larvaires de *T. absoluta* dans les Niayes du Sénégal 86
Figure 38 : Adulte de *N. tenuis* 87
Figure 39 : Pression parasitaire dans les placettes de tomate non traitées 88
Figure 40 : Régulation naturelle dans les parcelles d'observation 88
Figure 41 : Test sur le temps de développement et survie des stades immatures (gauche) et de performance de reproduction des femelles de *M. pygmaeus* (droite) 94
Figure 42 : Durée moyenne de développement des stades immatures (N1 à N5) (jours ± SEM) de *M. pygmaeus* nourris de nymphes de *M. euphorbiae* de nymphes de *B. tabaci,* d'œufs d'*E. Kuehniella* ou *d'œufs* de *T. absoluta*. 95

Figure 43 : Survie moyenne (± SEM) des stades immatures de *M. pygmaeu*s nourris par des nymphes de *B. tabaci* d'œufs d'*E. Kuehniella* de nymphes de *M. euphorbiae* ou d'œufs de *T. absoluta*. 96
Figure 44:Fertilité moyenne (nombre de nymphe de premier stade ± SEM) de *M. pygmaeus* nourris de nymphes de *M. euphorbiae* de nymphes de *B. tabaci*, d'œufs d'*E. Kuehniella* ou de *T. absoluta.* 96
Figure 45 : Carte de la zone d'étude: A- représente l'emplacement de la zone d'étude dans les Niayes du Sénégal- B- représente la répartition des parcelles sélectionnées : les tampons vides sont ceux de 2015 et remplis ceux de 2016 -C- représente le tampon autour de l'une des 50 parcelles de tomate sélectionnées. 109
Figure 46 : Adultes capturés et incidence de la mineuse sur les deux années d'études 110
Figure 47 : Répartition du nombre moyen de prédateurs par plant 111
Figure 48 : Insecticides utilisés par les producteurs 113
Figure 49 : Cartographie des flux de tomate en contre-saison chaude, Awal (données non publiées) 125

Liste des Tableaux

Tableau 1: Principaux agents de lutte biologique contre *Tuta absoluta* 27
Tableau 2 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives au nombre d'individus capturés par piège par jour et de la proportion de plants infestés par des larves de la mineuse. 51
Tableau 3:Gamme de plantes hotes de *T. absoluta* de l'aire d'origine à la région envahie..... 62
Tableau 4: Occurrence et incidence de *T. absoluta* sur les plantes hôtes solanacées dans la zone des Niayes au Sénégal (2014-2015). 68
Tableau 5 : Performance larvaire (survie et temps de développement de l'œuf à l'adulte) sur six cultures de Solanacées 71
Tableau 6 : Parasitoïdes récupérés sur les populations larvaires de *T. absoluta* dans les Niayes du Sénégal 86
Tableau 7 : Pratiques culturales dans les parcelles d'observation (variables qualitatives). ... 112
Tableau 8 : Caractéristiques des parcelles d'observation (variables quantitatives) 114
Tableau 9: Composition du paysage autour des parcelles..... 114
Tableau 10 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives au nombre d'individus capturés par piège par jour. 115
Tableau 11 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives à la proportion de plants infestés par des larves de la mineuse. .. 115
Tableau 12 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives au nombre de prédateurs colléctés dans les parcelles. 116

Table des matières

Introduction générale 1

Synthèse bibliographique 1

I. Les invasions biologiques : Contexte général 3

1. Définition de l'invasion biologique 3

2. Processus d'invasion biologique 4

2.1 Introduction 4

2.2 Établissement 4

2.3 Prolifération 4

3. Impacts écologiques et socio-économiques des invasions biologiques 6

3.1 Impacts sur l'écosystème 6

3.2 Impacts Socio-économiques 7

4. Facteurs biologiques et écologiques affectant le succès d'invasion des insectes ravageurs 8

4.1 Capacité de dispersion 9

4.2 Taux de reproduction 10

4.3 Polyphagie 11

4.4 La pression de propagules (dispersion assistée par l'Homme) 11

4.5 Disponibilité des resources 12

4.6 Une absence d'ennemis naturels 13

4.7 Changement climatique 15

II. La mineuse sud-Américaine de la tomate *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) 16

1. Répartition géographique 16

1.1 Aire d'origine 16

1.2 Aire d'introduction 16

2. Taxonomie 18

3. Description 18

4. Biologie 19

4.1 Cycle Biologique 19

4.2 Mode de reproduction 20

5. Plantes hôtes et dégâts 21

6. Impacts écologiques et socio-économiques 23

7. Principaux ennemis naturels de T. absoluta 24

7.1 Parasitoïdes d'œufs 24

7.2 Parasitoïdes larvaires 24

7.3 Prédateurs 25

7.4 Microorganismes **26**
8. Les différentes méthodes de contrôle de Tuta absoluta **27**
8.1 Contrôle chimique **27**
8.2 Contrôle cultural **28**
8.3 Lutte biotechnique **29**
CHAPITRE I. **32**
Incidence de *T. absoluta* en cultures de tomate dans les Niayes du Sénégal et dynamique d'expansion géographique du ravageur au Sénégal **32**
I. Introduction **35**
II. Matériel et Méthodes **37**
1. Cadre d'étude **37**
1.1 Situation géographique **37**
1.2 Milieu Physique **37**
2. Évaluation de l'incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate **38**
2.1 Comptages des larves de *T. absoluta* dans les parcelles de tomate **38**
3. Dynamique des populations de *T. absoluta* à l'echelle régionale **38**
4. Suivi de la dynamique des populations de *T. absoluta* **39**
4.1 Piégeage des adultes de la mineuse à l'echelle régionale **39**
4.2 Piégeages des adultes de *T. absoluta* à l'échelle nationale en saison sèche **40**
4.3 Piégeage des adultes de *T. absoluta* dans la zone sud des Niayes en saison des pluies **41**
5. Évaluation de l'incidence de *T. absoluta* dans la zone sud des Niayes en saison des pluies **42**
6. Collecte des prédateurs dans la zone sud des Niayes en saison des pluies **42**
7. Suivi des surfaces en cultures de Solanacées **43**
8. Recueil des données climatiques **43**
9. Analyses statistiques des données **43**
III. Résultats **44**
1. Incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate **44**
2. Dynamique des populations adultes de *T. absoluta* à l'échelle régionale **46**
3. Dynamique des populations adultes de la mineuse en saison des pluies. **46**
4. Dynamique des populations larvaires de la mineuse **47**
5. Dynamique des Prédateurs de la mineuse **48**
6. Dynamique des surfaces en solanacées cultivées **49**
7. Facteurs de variation de l'abondance des adultes et de l'incidence de la mineuse de la tomate **51**
8. Dynamique des populations de *T. absoluta* à l'échelle nationale **52**
IV. Discussion **54**

CHAPITRE II. 58

Inventaire de la gamme d'hôtes de *T. absoluta* et détermination du rôle des plantes hôtes alternatives dans la dynamique des populations du ravageur 58

I. Introduction 61

II. Matériel et Méthodes 64

1. Expérimentation au terrain 64

2. Expérimentation au laboratoire 64

2.1 Acceptation et préférence de ponte 65

2.2 Performance larvaire 66

3. Analyses statistiques 67

III. Résultats 68

1. Prospection des cultures de solanacées et plantes sauvages 68

2. Acceptation et préférence de ponte 68

3. Performance larvaire 70

V. Discussion 73

1. Hiérarchisation des plantes hôtes liée à une Préférence –Performance différente 73

CHAPITRE III. 77

Ennemis naturels de *T. absoluta* et determination des traits de vie de *Macrolophus pygmaeus* nourrit par différentes proies 77

Partie 1: Inventaire des ennemis naturels locaux de *T. absoluta*, leur potentiel de régulation biologique 80

I. Introduction 80

II. Matériel et Méthodes 82

1. Collecte des larves de *T. absoluta* 82

2. Suivi du parasitisme au laboratoire 82

3. Suivi des prédateurs 82

4. Évaluation de la prédation de *N. tenuis* au laboratoire 82

5. Régulation naturelle par les prédateurs. 83

6. Analyses statistiques 84

III. Résultats 85

1. Inventaire des parasitoïdes de *T. absoluta* 85

2. Inventaire des prédateurs aux champs et mesure de la capacité de prédation de *N. tenuis* au laboratoire 86

3. Mesure de la pression parasitaire au champ et régulation naturelle par les prédateurs 87

IV. Discussion 89

1. Parasitisme de *T. absoluta* au Sénégal 89

2. Prédation et régulation naturelle de *T. absoluta* au Sénégal 89

Partie 2: Traits de vie de *Macrolophus pygmaeus* nourrit par différentes proies **91**
I. Introduction **91**
II. Matériel et Méthodes **93**
1. Plantes et insectes **93**
2. Temps de développement et survie des stades immatures **93**
3. Performance de reproduction des femelles de *M. pygmaeus* **93**
4. Analyses statistiques **94**
III. Résultats **95**
IV. Discussion **97**
Conclusion du Chapitre III **99**
CHAPITRE IV. **100**
Effet de la composition du paysage et des pratiques culturales sur l'abondance des populations de *T. absoluta* et leurs ennemis naturels dans les parcelles de tomate. **100**
I. Introduction **103**
II. Matériel et Méthodes **106**
1. La zone d'étude **106**
1.1 Les Niayes **106**
1.2 Le site expérimental **106**
1.3 Choix des parcelles **106**
2. Piégeage **106**
3. Collecte des larves de *T. absoluta* **107**
4. Parasitoïdes **107**
5. Analyse du paysage **107**
6. Enquêtes **108**
7. Analyses statistiques des données **108**
III. Résultats **110**
1. Caractérisation des individus collectés **110**
1.1 Colonisation des parcelles **110**
1.2 Incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate **110**
2. Parasitisme larvaire **110**
3. Abondance des prédateurs **111**
4. Pratiques culturales **111**
5. Composition du paysage autour des parcelles **114**
6. Effet du paysage sur la colonisation des parcelles par les adultes de *T. absoluta* **115**
7. Effet des pratiques culturales et du paysage sur les infestations des parcelles de tomate par *T. absoluta* **115**

8. Effet des pratiques culturales et du paysage sur la prédation des larves de *T. absoluta* 116

IV. Discussion 117

1. Effet des pratiques culturales 117

2. Effet du paysage 119

Discussion générale et perspectives 122

1 *Tuta absoluta* : caractéristique d'une expansion nationale rapide et d'une forte incidence sur les cultures de tomate 123

2 Plantes hôtes de *T. absoluta* et leur importance relative dans la dynamique des populations du ravageur 125

3 Les ennemis naturels de *T. absoluta* et leur potentiel en lutte biologique 127

3.1 Très faible impact des parasitoides 127

3.2 Les prédateurs : *N. tenuis* 128

4 Effet des pratiques culturales et du contexte paysager sur l'incidence de *T. absoluta* et la prédation 129

Références bibliographiques 132

Annexes i

Annexes 1 : Communications Scientifiques ii

Annexes 2 : Fiches d'obsevations et d'enquêttes iv

Annexe 2.1 : Fiche piégeage des adultes de *T. absoluta* iv

Annexe 2.2 : Fiche d'observation insectes iv

Annexe 2.3 : Fiche questionnaire sur les pratiques culturales v

Annexe 2.4 : Fiche suivi parasitisme au laboratoire v

Introduction générale

En Afrique, les cultures maraîchères constituent une composante essentielle du développement durable, de par une contribution importante à la sécurité et à l'équilibre alimentaire, mais aussi une source importante de revenus et d'emplois pour les populations les plus pauvres. Au Sénégal, la culture de tomate industrielle a été introduite dans la vallée dans les années 70/71(NAIKA et al, 2005). Le secteur des tomates revêt une importance stratégique dans l'agriculture sénégalaise vu son rôle dans le renforcement des industries alimentaires en plus de la satisfaction de la consommation locale en tomates fraîches, comme il constitue un secteur pourvoyeur d'emplois au niveau de la cueillette de la tomate et de sa transformation. La production de tomate a connu une forte progression depuis 1999 après la période de fluctuation des années 1990. La tomate destinée à la consommation en frais et la tomate industrielle avec environ 20 % des superficies cultivées représentent la seconde spéculation horticole la plus importante du pays après l'oignon. Outre l'intensification de la production dans la zone des Niayes pour répondre à la demande urbaine, on assiste au développement d'unités de production dédiées aux cultures d'exportation. Cependant, les bio-agresseurs, en particulier les insectes ravageurs, sont un frein majeur à l'amélioration de la productivité et de la qualité de la production horticole. La lutte chimique est la principale stratégie de lutte mise en œuvre par les maraîchers pour protéger leurs cultures, avec de fréquentes dérives dans l'utilisation des insecticides. Outre l'augmentation des coûts de production, ces pratiques affectent la sécurité sanitaire des produits (résidus de pesticides) mais aussi la santé des producteurs et de l'environnement (biodiversité).

La détection récente au Sénégal de la mineuse de la tomate, *T. absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae), constitue une sérieuse menace pour la pérennité de la filière tomate en Afrique subsaharienne, aussi bien pour la production locale que pour l'accès aux marchés d'exportation. Probablement déjà établie dans la zone des Niayes, *T. absoluta* s'est déjà signalée lors de la campagne 2012-2013 par la destruction de parcelles de tomate plein champ et l'irruption dans des serres de production de tomate pour l'export (Brévault et al., 2014). Ce ravageur est originaire d'Amérique du sud où il est l'un des principaux ravageurs des cultures de tomate. L'espèce a été détectée pour la première fois en Espagne en 2006, puis s'est propagée dans tout le bassin méditerranéen, en Europe et en Asie (Iran), provoquant d'importants dégâts dans les cultures de tomate (Desneux et al., 2010, 2011) avant d'être tout récemment signalée en Afrique sub-saharienne (Sénégal, Niger et Soudan).

Les stratégies de gestion des ravageurs ont traditionnellement été mises au point à l'échelle du champ et ont souvent compté sur l'utilisation de pesticides à large spectre.

L'élaboration de stratégies de lutte antiparasitaire est devenue une préoccupation majeure et urgente que l'utilisation intensive d'intrants agrochimiques et est reconnue d'avoir des impacts néfastes sur l'environnement (Stoate et al., 2001). Comprendre les interactions plante-insecte et de la dynamique des populations des ravageurs est un prérequis pour l'élaboration de stratégies de protection des cultures novatrices et l'augmentation de la durabilité des agroécosystèmes.

Étudier la dynamique des populations, qui est par définition l'étude de la variation dans l'espace et le temps de la taille et de la densité de la population d'une ou plusieurs espèces (Begon et al., 1986; Juliano, 2007; Cailly, 2011), a pour objectif donc de prévoir les accroissements ou les diminutions des populations et de comprendre les influences environnementales sur les fluctuations des effectifs de populations. Pour concevoir des stratégies de lutte intégrée, il sera essentiel de faire un inventaire de la gamme d'hôte indigène du ravageur, d'évaluer le rôle des plantes hôtes (sources ou puits) dans la dynamique des populations du ravageur. En effet, Pereyra et *al.* (2006) montrent que certaines plantes hôtes sauvages pouvaient être source de réservoirs ou de refuges aux ravageurs. Ainsi sur un test préliminaire, Pereyra et *al.* (2006) démontrent que *T. absoluta* ne pondait pas sur l'aubergine amère signalée comme plante hôte de l'insecte et que les larves forcées à se nourrir d'une feuille d'aubergine ne parvenaient pas à compléter leurs cycles de développement au laboratoire. La tomate est considérée comme l'hôte de prédilection de *T. absoluta* et que la femelle peut y pondre environ 260 œufs en moyenne (Uchôa-Fernandes et al., 1995; Desneux et al., 2010). Awmack et Leather (2002) montrent que le taux de fécondité des insectes herbivores en particulier les lépidoptères est un bon indicateur de la qualité de hôte.

L'utilisation d'ennemis naturels au lieu de pesticides pour lutter contre les ravageurs des cultures pourrait offrir des avantages importants pour la société en réduisant coûts de la santé économique, environnementale et publique (Eskenazi et al. 2007). Tel que rapporté par Ferracini et al. (2012) dans le bassin méditerranéen, l'incidence de *T. absoluta* peut aussi diminuer, en raison de l'augmentation de la connaissance des producteurs des stratégies de lutte antiparasitaire, de l'impact croissant des ennemis naturels à l'échelle du paysage agricole (Rusch et *al.* 2013) et leur potentialité pour la régulation biologique dans la zone nouvellement envahie (Chailleux et al., 2013). Des prédateurs généralistes comme *Macrolophus pygmaeus* et *Nesidiocoris tenius* se sont montrés comme des potentiels agents de lutte contre *T. absoluta* (Arnó et al., 2009; Mollá et al., 2009; Urbaneja et al., 2009). Par les possibilités de contrôler *T. absoluta,* les parasitoïdes d'œufs de la famille des trichogrammes (Hyménoptère) ont un fort potentiel de réduire les dégâts occasionnés par *T. absoluta.* (Cabello et al., 2009a; Desneux et

al., 2010). Les scientifiques reconnaissent maintenant l'importance du paysage dans le maintien des ennemies naturelles et que les pratiques culturales peuvent affecter l'environnement (biodiversité, ennemis naturels, services éco systémiques) (Tscharntke et al., 2005). Des expérimentations en Suède et en Finlande ont montré que les taux d'émergence des 3 principales espèces de parasitoïdes de cette zone étaient 4 fois plus importants sur des essais en jachères ou en semis direct que sur des essais ayant été labourés ou déchaumés et que l'émergence des parasitoïdes de meligethes (*Meligethes aeneus*) du genre Tersilochus était réduite en cas de travail du sol profond (Nilsson, 1985; Hokkanen et al., 1988). Les paysages les plus simples, définis par un pourcentage faible de zones non cultivées, supportaient plus de dégâts de méligèthes et des taux de parasitisme moins importants que les paysages complexes (Thies and Tscharntke, 1999; Thies et al., 2003)

Le sujet de thèse s'inscrit dans le cadre du programme de recherche *Biobio* (Biodiversité et gestion des Bio-agresseurs dans les paysages agricoles) soutenu par l'AIRD (Peers). L'importance économique de la tomate au Sénégal, les conséquences néfastes à la santé humaine et à l'environnement des produits phytosanitaires utilisés, justifient très largement l'intérêt d'identifier et d'analyser des solutions « alternatives » mobilisant plusieurs moyens de lutte. Pour cela, recueillir des informations sur la biologie et les caractéristiques de l'insecte est crucial puis favoriser les processus de régulation biologique du ravageur apparait comme une voie de recherche prometteuse et encore peu explorée. Tout l'enjeu consiste à connaitre la biologie de l'insecte sur son nouveau milieu et comprendre comment favoriser la régulation biologique du ravageur. En d'autres termes, analyser les interactions plantes hôtes *T. absoluta*, connaître et comprendre les paramètres (locales et paysagers) qui favorisent la présence des auxiliaires et celles qui impactent négativement sur la population du ravageur sont des voies privilégiées.

L'**objectif général** de cette thèse est de :

- Améliorer les connaissances sur la dynamique de l'invasion de l'insecte et sur la bio-écologie du ravageur au Sénégal, afin de renforcer la surveillance et proposer des stratégies durables de gestion des populations de la mineuse de la tomate

Les **objectifs spécifiques** sont de:

OS 1) Évaluer l'incidence de *T. absoluta* sur les cultures de tomate dans les Niayes du Sénégal

OS 2) Déterminer la dynamique d'expansion géographique du ravageur au Sénégal

OS3) Déterminer la gamme d'hôtes de l'insecte au Sénégal et évaluer le rôle des plantes hôtes alternatifs de *T. absoluta*

OS 4) Identifier les ennemis naturels locaux et leur potentiel de régulation biologique

OS 5) Évaluer l'effet des pratiques agricoles et du contexte paysager sur la dynamique de populations du ravageur et le potentiel de régulation biologique par conservation.

Les travaux présentés dans cette thèse ont permis la réalisation de **8** articles dont **03** parus en 2016 et **01** en 2017 dans des revues à impact facteur, **02** soumis pour publication dans crop protection et Ecology et Evolution et **03** en préparation.

Afin d'éviter les redondances, les références bibliographiques sont présentées à la fin du manuscrit.

J'aborde cette thèse par une **introduction générale** visant à déterminer les facteurs biologiques et écologiques succès d'invasion des insectes ravageurs et une étude détaillée sur mon modèle biologique *T. absoluta* en particulier sur les facteurs biologiques et écologiques favorisant son succès d'invasion dans les régions tropicales.

Le **Chapitre I** vise à approfondir les connaissances sur la dynamique d'expansion du ravageur à l'échelle nationale et de la dynamique spatio-temporelle de l'insecte à l'échelle régionale, les Niayes. Pour cette dernière il s'agit d'identifier les accroissements ou les diminutions des populations, d'avoir une idée du niveau des dégâts sur les cultures de tomate et de comprendre les influences environnementales sur les fluctuations des populations en saison d'hivernage.

Le **Chapitre II** aborde la question des relations établies entre *T. absoluta* et l'ensemble de ses plantes hôtes. Il s'agit tout d'abord de recenser les plantes hôtes de *T. absoluta* aux champs, puis dans un deuxième temps, de comprendre le rôle des plantes hôtes (sources ou puits) c'est-à-dire l'organisation des populations face à l'hétérogénéité des plantes hôtes.

Le **Chapitre III** est consacré à l'identification des ennemis naturels locaux de *T. absoluta* et en second temps par leur potentiel de régulation biologique. Dans ce chapitre on s'est intéressé également à étudier la qualité nutritionnelle des œufs de *T. absoluta* comparé à d'autres proies sur la fitness d'un prédateur généraliste *Macrolophus Pygmaeus* réputé être un bon agent de contrôle biologique contre *T. absoluta.*

Dans le **Chapitre IV,** nous traitons de l'effet de la composition du paysage et des pratiques culturales sur l'infestation larvaire dans les parcelles de tomate et sur l'abondance des adultes de *T. absoluta* mais également sur les ennemis naturels.

La **Discussion générale** présente une vision d'ensemble des connaissances biologiques de l'espèce, de ses interactions avec les plantes hôtes, les ennemis naturels et des facteurs (paysagers et pratiques agricoles) impliqués dans la dynamique de ses pullulations.

Synthèse bibliographique

L'introduction générale fait l'objet d'une revue scientifique :

Article 1:

Biological and ecological traits affecting invasiveness of insect pests in tropical areas

En préparation pour Scientific Reports

I. Les invasions biologiques : Contexte général

1. Définition de l'invasion biologique

Les invasions biologiques sont actuellement la deuxième cause d'extinctions d'espèces (Elton, 1958; Lodge, 1993; Williamson, 1996; Hobbs, 2000). Elles s'inscrivent dans la dynamique de changement global (Vitouseck et al., 1997) dû à l'augmentation du taux d'introduction d'espèces liée à l'intensification des échanges (Williamson and Fitter, 1996; Hochberg and Gotelli, 2005). La fréquence des invasions biologiques augmente de manière remarquable à la faveur des échanges commerciaux. Ces derniers ont tendance à supprimer les barrières naturelles et par conséquent facilitent la migration des espèces. L'intensification des échanges, notamment commerciaux, avec le développement des activités humaines, est ainsi responsable de nombreuses introductions involontaires d'espèces (Vitouseck et al., 1997; Banks et al., 2015). Le succès d'une espèce introduite rend l'espèce envahissante et devient alors une véritable menace pour la biodiversité de la région envahie provoquant ainsi des pertes de biodiversité par extinctions d'espèces autochtones. Tout organisme vivant est probablement capable de devenir invasif si les caractéristiques dans son nouvel habitat lui sont favorables à son développement.

Les invasions biologiques sont des notions pour lesquelles une multitude de définitions existent (Williamson and Fitter, 1996; Falk-Petersen et al., 2006; Valéry et al., 2008), souvent liées aux processus d'invasion pouvant être extrêmement complexes et spécifiques à chaque contexte et histoire de colonisation (Heger et al., 2013) mais également au qualificatif attribué à l'espèce envahissante : étrangère (Crawley et al., 1996), exotique (Green, 1997), non-indigène (Mack et al., 2000; Pimentel et al., 2000; Kolar and Lodge, 2001), importée (Williamson et Fitter, 1996), introduite (Lonsdale, 1994), non-Native (Davis et al., 2000), immigrante (Bazzaz, 1986), colonisée (Williamson, 1996), naturalisée (Richardson et al., 2000). Proposer une définition applicable à toutes les situations d'invasions (Facon et al., 2006; Blackburn et al., 2009) semble extrêmement compliqué, voire même impossible (Hodges, 2008). Classiquement et en se référant à l'Union internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), une espèce envahissante se définit comme une espèce exotique qui s'implante dans un écosystème ou un habitat naturel ou semi-naturel, qui induit des changements et menace la diversité biologique endémique (Shine et al., 2000).

2. Processus d'invasion biologique

On distingue plusieurs stades pour une invasion biologique : l'introduction de l'espèce exotique dans un nouvel écosystème, l'établissement (ou naturalisation) de l'espèce et la prolifération (expansion de son aire géographique et colonisation de nouvelles aires avec potentiels impacts écologiques sur l'écosystème d'accueil, et d'éventuels impacts économiques et sociaux). Le passage d'une stade à une autre correspond au franchissement de plusieurs types de barrières (Richardson et al., 2000; Sakai et al., 2001; Colautti et al., 2004) (Figure 1).

2.1 Introduction

Les individus introduits issus de l'aire d'origine de la population doivent être à mesure de survivre durant le transport et d'acceder à la nouvelle région. Cette étape du processus d'invasion, très liée aux activités humaines (Lockwood et al., 2009), correspond au franchissement des barrières géographiques (Richardson et al., 2000). Cette phase d'introduction se fait en empruntant au moins une voie de dispersion. Parmi ces voies de dispersion, on note : la dispersion par corridor, la dispersion à très longue distance, la dispersion de masse et l'introduction volontaire (Williamson, 1999)

2.2 Établissement

La deuxième phase du processus d'invasion biologique correspond au franchissement de deux barrières écologiques. Les individus introduits doivent tout d'abord survivre dans leur nouvel environnement. Ensuite, ils doivent être capables de se reproduire naturellement (Richardson et al., 2000). Lorsqu'une espèce introduite a réussi à s'établir avec succès, on parle alors de « naturalisation » de l'espèce (Richardson et al., 2000). Cette phase est très sensible, les nouvelles pressions abiotiques et/ou biotiques auxquelles les espèces introduites sont soumises ne leur permettent pas de survivre dans des environnements peu adaptés (Maron et Vilà, 2001). Dans le cas où l'espèce se reproduit dans sa nouvelle région géographique, mais ne peut pas s'y maintenir à long terme, on parle d'espèce adventice ou occasionnelle. On peut citer l'exemple de la tortue de Floride qui se reproduit dans le bassin Adour-Garonne mais pas dans celui d'Artois-Picardie où sa présence est pourtant signalée (Nepveu et Saint-Maxent, 2002).

2.3 Prolifération

La dernière phase du processus d'invasion est caractérisée par une explosion démographique et une expansion géographique des populations naturalisées dans leur nouvel

environnement. Après une première phase de colonisation dans des milieux anthropiques (ex : milieu agricole) ou milieux naturels, on observe souvent une expansion spatiale très rapide (Williamson and Fitter, 1996; Richardson et al., 2000; Duncan et al., 2003). Cette dernière phase correspond à une capacité de franchissement des barrières démographiques (croissance et dispersion) (Kowarik, 1995; Richardson et al., 2000; Duncan et al., 2003). Cependant, la plupart des espèces introduites ne parviennent pas à se reproduire dans leur nouveau milieu et celles qui réussissent à s'établir et maintenir leurs effectifs ne prolifèrent pas. Ainsi, parmi les espèces établies, toutes n'ont pas forcément d'impacts écologiques et économiques majeurs. Selon un constat statistique (Williamson et Fitter, 1996), la «règle des dix», une espèce introduite sur dix réussit à s'établir, et une espèce établie sur dix devient invasive. Une fois l'espèce envahissante est établie, la propagation subséquente est liée à la dispersion et à la capacité de colonisation de l'envahisseur. Les espèces envahissantes qui réussissent sont généralement des espèces avec un taux reproduction rapide. Ils sont souvent des espèces à stratégie r caractérisés par une croissance rapides, la maturation sexuelle rapide et un taux de fécondité élevé (Lodge, 1993; Williamson and Fitter, 1996; Sakai et al., 2001)

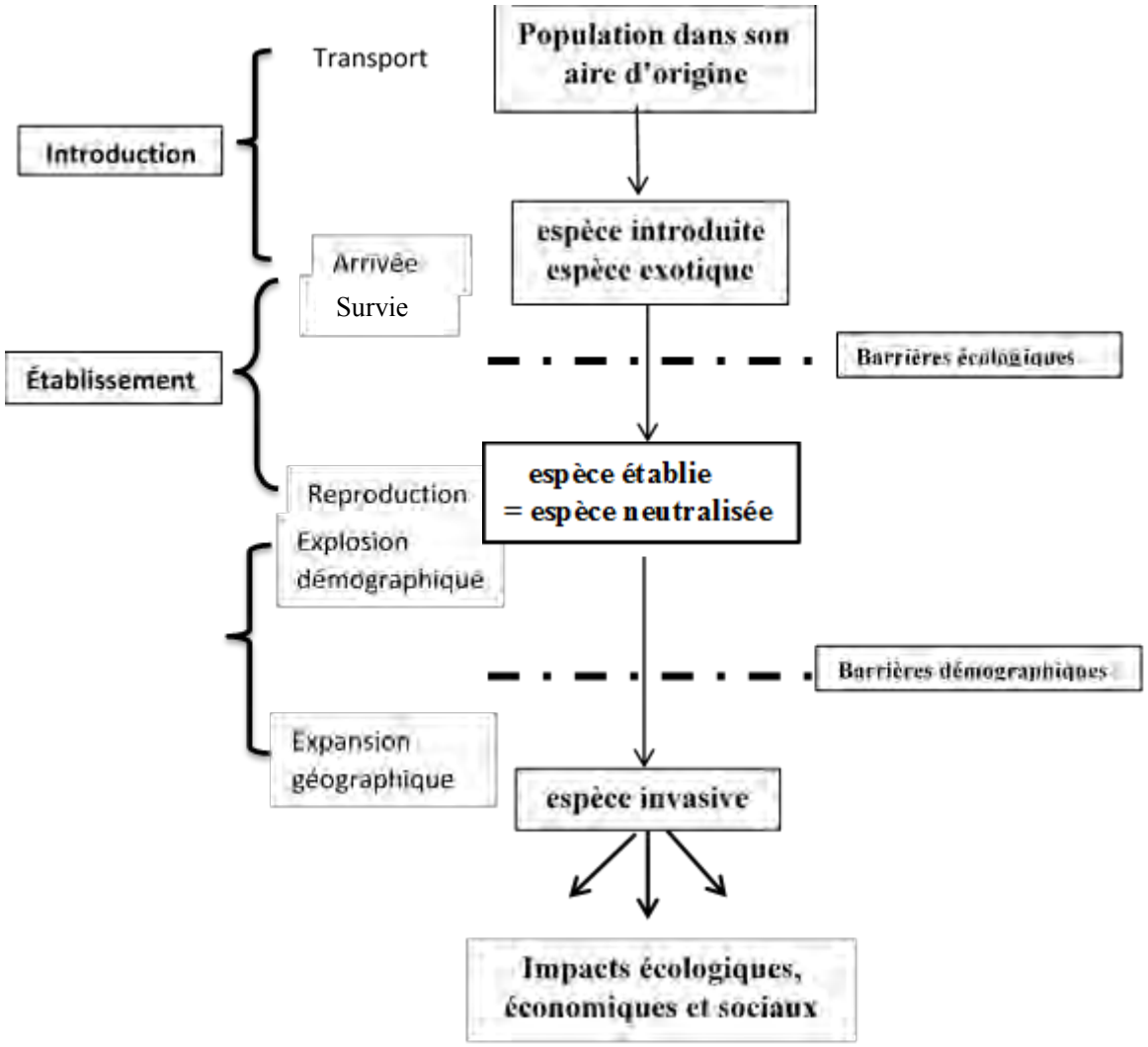

Figure 1 : Processus d'invasion biologique (Sakai et al., 2001)

3. Impacts écologiques et socio-économiques des invasions biologiques

Les invasions biologiques peuvent avoir des conséquences écologiques et économiques, par des effets sur les propriétés des écosystèmes, mais aussi économiques, sanitaires et sociaux (Mack et al., 2000; Hautier, 2003; Holmes et al., 2009; Simberloff et al., 2013).

3.1 Impacts sur l'écosystème

Les espèces introduites sont actuellement considérées comme la deuxième cause d'extinction d'espèces, derrière la dégradation des habitats. L'introduction, dans les années 1899 aux États-Unis du ragondin en provenance d'Amérique du Sud, *Myocastor coypus* pour la production de vêtements en fourrure suite à la crise qu'a connue ce secteur, a causé d'important dégâts dans l'écosystème. L'espèce a colonisé 22 états et dégradé des habitats qui sont devenus des niches pour les oiseaux d'eau ainsi que des frayères de crevettes, de crabes, d'huîtres et de nombreuses espèces de poissons. (Carter et al., 1999; Carter et Leonard, 2002).

L'algue tueuse, *Caulerpa taxifolia*, originaire des lagons du Pacifique, qui colonise la mer Méditerranée en est un parfait exemple. Cette algue s'est dispersée dans cet environnement à partir d'aquariums de la région de Monaco (France). Actuellement, elle modifie considérablement les peuplements végétaux de l'étage infralittoral. L'espèce contient des toxines (caulerpényne), jouant un rôle de défense contre les autres organismes (brouteurs, épiphytes, compétiteurs). Les poissons se nourrissant de cette algue accumulent ces toxines et deviennent impropre à la consommation. Une espèce présentant de telles caractéristiques potentiellement néfastes pour les peuplements indigènes n'a été jamais introduite en Méditerranée. Les espèces exotiques peuvent entrainer une concurrence pour les ressources (Feeny et al 1985), affectant la survie de certaines espèces indigènes à travers la prédation ou la phytophage (Browne et al., 2009). On peut citer l'exemple de la Perche du Nil (*Lates niloticus*) introduite dans le lac Victoria à la fin des années 1950 pour la pêche sportive. Son introduction a radicalement modifié l'écosystème (Kaufman, 1992) et a entraîné une disparition de plus 50% des 600 espèces endémiques de Cichlidés (Balirwa et al., 2003; Kaufman, 1992). Les espèces invasives peuvent être également à l'origine de réorganisations des interactions au sein des écosystèmes. Les espèces natives peuvent présenter une évolution rapide en réponse à l'espèce invasive. Carroll et Dingle (1996) indiquent que les populations de la punaise à épaules rouges (*Jadera haematoloma*) (Rhopalidae) ont évolué à différentes tailles de pièce buccales en réponse à l'introduction de nouveaux hôtes invasifs, en seulement 50 ans. De même, Singer et al. (1988) ont montré une évolution rapide dans les préférences alimentaires du papillon (*Euphydryas phaeton*, Nymphalidae) pour l'espèce invasive *Plantago lanceolata* L, le Plantain lancéolé.

3.2 Impacts Socio-économiques

L'invasion d'espèces exotiques aux États-Unis cause des dommages environnementaux estimées presque à plus de 120 milliards de dollars par an (Pimentel et al., 2005). Dans les pays du sud, les coûts sont respectivement estimés à 7 milliards pour l'Afrique du Sud, 50 milliards pour le Brésil et 117 milliards pour l'Inde (Pimentel et al., 2000). En Afrique, l'exemple le plus flagrant est l'envahissement des eaux en Afrique du sud par l'espèce fougère indigène *Azolla filiculoides* (fougère d'eau rouge). Native d'Amérique du Sud, l'espèce a envahi les écosystèmes aquatiques en Afrique du Sud. Lorsqu'elle est présente dans son nouveau milieu, elle peut former des colonies épaisses et denses flottant à la surface des mares et des barrages. Des études ont montré que parmi les utilisateurs de l'eau, les agriculteurs sont les plus touchés (71%). Aux États unis, les insectes ravageurs invasifs détruisent 13% de la production agricole

soit environ 33 milliards $ par année (Pimentel, 1993). Un montant de 1,2 milliard $ est destiné chaque année à l'achat de pesticides pour lutter contre ces ravageurs (Pimentel et al., 2000). Considérant que 40% des insectes ravageurs sont exotiques, les pertes engendrés par ces derniers sont estimées environ 500 millions $ par an. Des rapports préliminaires sur la menace des espèces exotiques sur la biodiversité, suggèrent que la Chine pourrait connaître des pertes économiques annuelles d'environ 14,5 milliards de dollars américains, causées par les plantes et les insectes envahissants (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique, 2009). De plus, les espèces exotiques envahissantes peuvent être des réservoirs de maladies. Leur introduction peut favoriser la transmission de certains micro-organismes nuisibles à la santé humaine et animale. Ils peuvent être véhiculés par des vecteurs tels que les moustiques et les animaux domestiques. Parmi les exemples les plus tristement célèbres, l'introduction de moustiques vecteurs de la malaria, de la fièvre jaune ou du Chikungunya et l'introduction de rongeurs qui constituent un réservoir important pour des infections comme la leptospirose ou la salmonellose (Matsumoto et al., 2001). Certaines plantes peuvent poser des problèmes de même nature. Ainsi, dans le Sud de la France, le développement de l'ambroisie à feuilles d'armoise est responsable du développement d'allergies oculaires et respiratoires graves (Chauvel and Martinez, 2013). La berce du Caucase peut provoquer, quant à elle, de graves brûlures par simple contact avec la peau (Lavoie et al., 2013).

4. Facteurs biologiques et écologiques affectant le succès d'invasion des insectes ravageurs

L'établissement et la croissance d'une espèce exotique est fonction généralement de ses capacités à augmenter en abondance sa population dans la zone envahie. Ainsi, les facteurs favorisant ou limitant l'invasion dépendent des opportunités que la communauté envahie offre à la population envahissante notamment l'envahisseur en question. Peu de communautés résistent à l'invasion par des espèces exotiques (Lodge, 1993; Gordon, 1998), et les communautés diffèrent par leur sensibilité à l'invasion, ainsi que dans leurs réponses écologiques et évolutives à ces invasions. Au sein des communautés, l'invasion est déterminée par les propriétés des espèces envahissantes, les espèces indigènes (par exemple, les capacités concurrentielles relatives, capacité à résister à la perturbation) et l'environnement (Lonsdale, 1999). Une espèce peut être invasive, parce qu'elle partage des traits avec des espèces indigènes résidentes ou bien des traits différents aux espèces indigènes mais occupe des «niches vides» (Mack, 1996; Levine et Antonio, 1999). Trois facteurs principaux, variables dans le temps et dans l'espace contribuent à la fluctuation du taux de croissance d'une espèce invasive: la

disponibilité des ressources (Petren et Case, 1996; Sher et Hyatt, 1999; Davis et al., 2000; Jefferies, 2000), la presence d'ennemis naturels (Settle et Wilson, 1990; Torchin et al., 1996; Mack et al., 2000) et le milieu physique (Moyle et Light, 1996). La plupart des espèces envahissantes montrent également une association étroite avec l'homme (pression de propagules), ainsi que de grandes capacités de dispersion et un régime alimentaire généraliste de l'insecte (Ehrlich, 1989; Travis et Dytham, 2002; Lockwood et al., 2005; Battisti et al., 2006; Colautti et al., 2006; Lockwood et al., 2009; Simberloff, 2009). Dans de nombreux cas d'invasion, l'espèce exotique n'a été découverte que bien après l'événement d'invasion (Williamson, 1996). Par conséquent, les réponses écologiques à l'invasion peuvent passer inaperçues pendant une longue période, et le mécanisme d'invasion et les causes de son succès peuvent ne jamais être élucidés. Un grand nombre de travaux scientifiques sont consacrés à la recherche de règles générales du succès de l'invasion. Les espèces qui sont introduites dans de nouveaux habitats rencontrent de nombreux obstacles abiotiques et biotiques (Colautti et al., 2006). Elles doivent être en mesure de s'adapter à leurs nouveaux habitats. Ces espèces entrent aussi en interaction avec différentes espèces indigènes dans la nouvelle communauté (Lodge, 1993; Sakai et al., 2001). De nombreuses tentatives ont été faites pour identifier les caractéristiques des espèces invasives (Lodge, 1993; Williamson and Fitter, 1996; Kolar et Lodge, 2001; Sakai et al., 2001).

4.1 Capacité de dispersion

Certaines caractéristiques spécifiques de l'espèce exotique, telles que la variabilité génétique, la taille du corps, la tolérance physiologique et la stratégie de reproduction jouent un rôle important dans le succès des invasions biologiques (Ehrlich, 1989; Elton, 1958; Lodge, 1993; Rejmánek and Richardson, 1996). La capacité de dispersion permet à un individu ou un groupe d'individus de traverser une barrière physique et d'atteindre ainsi un nouveau milieu potentiellement favorable. Ce type de déplacement peut se faire activement lorsque les capacités migratoires sont élevées (certains oiseaux par exemple), mais elle se fait passivement par l'utilisation de courants marins ou aériens, ou par l'utilisation de « véhicules » (ex. une autre espèce ou un débris flottant) (Drake, 2004; Richardson et al., 2000). Les paramètres de dispersion peuvent avoir un impact énorme sur la vitesse d'invasion. L'étude de la capacité de dispersion du charançon des racines *Diaprepes abbreviatus* L. (*Coleoptera: Curculionidae*), un organisme nuisible aux cultures d'agrumes introduit aux USA, est un exemple d'espèce invasive à très longue distance de dispersion. De même, les herbivores dotés d'une forte capacité de dispersion sont de plus, susceptibles de coloniser de nouveaux habitats et fonder de nouvelles

populations (Travis and Dytham, 2002). Sur la même étude, Travis (2002) indique que l'évolution de la dispersion peut altérer les progrès de l'invasion en augmentant l'aire d'expansion de l'espèce, et peut également augmenter la probabilité de réussite d'une invasion : plus rapidement une population envahissante augmente son aire de répartition, moins elle est probable pour elle de succomber à l'extinction stochastique. Dans le cas des insectes, des espèces ailées se dispersent généralement plus rapidement que des espèces aptères. De même, des espèces dites « voiliers » capables de se disperser facilement sur de longues distances du fait de caractéristiques morphologiques particulières, auront une capacité d'expansion plus importante et seront plus à même de trouver les ressources nécessaires à la survie et au développement même dans le cas d'espèces monophages ou oligophages (Ighil et al., 2011).

4.2 Taux de reproduction

Une forte capacité des espèces peut contribuer aux succès des invasions biologiques. De nombreuses études ont tenté de définir les traits d'histoire de vie sur lesquels pouvaient reposer le succès invasif (Newsome et Noble, 1986; Williamson et Fitter, 1996). Ces études ont consisté en des comparaisons interspécifiques (entre espèces envahissantes et espèces non envahissantes par exemple) ou intra-spécifiques (entre des populations natives et envahissantes de la même espèce). On a longtemps pensé que les envahisseurs étaient plutôt des espèces à stratégie r c'est-à-dire présentant une durée de vie courte basée sur la production d'un grand nombre de descendants, le plus tôt possible (Lodge, 1993). Cependant, on considère désormais que les traits déterminant le succès d'invasion sont très dépendants de l'environnement envahi (Facon et al., 2006) et peuvent même être différents au cours du processus d'invasion lui-même (Sakai et al., 2001). Ainsi, des traits liés aux stratégies r (ex : petite taille, forte fécondité, reproduction précoce…) seront avantageux dans les phases initiales de l'invasion. Au contraire, des traits liés aux stratégies K (ex : faible fécondité, taille élevée…) seraient favorisés dans les stades finaux de l'invasion, c'est-à-dire lorsque l'envahisseur commence à entrer en interaction (surtout compétitive) avec la communauté envahie (Duyck et al., 2007; Facon et al., 2008). D'autre part, une méta-analyse réalisée par Sol et al. (2012) met en avant l'importance des stratégies de production des descendants dans le succès invasif. En se basant sur une analyse comparative reprenant plus de 2700 événements d'introduction d'oiseaux, cette étude montre que la stratégie r (au sens d'une reproduction forte et précoce) n'est pas la plus avantageuse. Au contraire, les envahisseurs ayant le plus de succès présentent une stratégie de vie favorisant la reproduction future par rapport à la reproduction présente. Etaler sa reproduction sur une plus

grande période permettrait de mieux répondre à des pressions écologiques nouvelles dans l'environnement d'introduction.

4.3 Polyphagie

La polyphagie, c'est-à-dire la capacité de l'espèce à s'établir sur une large gamme de plantes hôtes est un facteur important du succès de l'invasion. Chez les arthropodes, la polyphagie des espèces introduites est un facteur déterminant de la capacité de survie, et donc à l'expansion de l'espèce introduite (Morse et Hoddle, 2006; Berkvens et al., 2008). En effet, la majorité des insectes phytophages sont monophages (une seule famille de plantes consommée) ou oligophages (quelques familles de plantes consommées), ce qui réduit les réussites d'invasions (Ward et Masters, 2007). Ainsi, la probabilité de trouver une ressource favorable sera d'autant plus grande que l'espèce est polyphage. Par exemple *Metcalfa pruinosa* (Flatidae), la Cicadelle blanche ou Cicadelle pruineuse de la vigne et des arbres fruitiers est capable de s'alimenter à partir de beaucoup d'espèces végétales appartenant à des familles différentes (Vitaceae, Pinaceae, Rosaceae ...). Cette polyphagie explique en grande partie le succès et la rapidité de l'invasion de cette espèce introduite en Amérique du Nord dans les années 1980 en Europe (Strauss, 2010).

4.4 La pression de propagules (dispersion assistée par l'Homme)

Le principal déterminant du succès des invasions biologiques est sans aucun doute la pression propagules ou le nombre d'individus introduits (Lockwood et al., 2005, 2009). La pression des propagules se définit comme une mesure composite du nombre d'individus introduits dans une nouvelle région (Carlton, 1997). Il est basé sur une estimation du nombre absolu d'individus impliqués dans chaque évènement d'introduction (taille de propagules) et du nombre de ces événements (nombre de propagules) (Lockwood et al., 2009; Simberloff, 2009). La sensibilité des habitats aux invasions et le succès des espèces envahissantes ont souvent été associés à la pression des propagules (Williamson, 1996). Ainsi, une forte pression de propagules peut permettre d'augmenter et de maintenir la taille démographique (nombre de propagules) et la taille efficace des populations introduites (taille de propagules) (Colautti et al., 2006). Les introductions multiples (nombre de propagules) sont souvent en corrélation avec d'éventuels succès d'établissement et d'invasivité des espèces non indigènes (Barrett et Husband, 1990). Par exemple, l'invasion de la chrysomèle des racines du maïs *Diabrotica virgifera* famille des Chrysomélidés résulte de plusieurs introductions à partir d'Amérique du Nord vers l'Europe (Ciosi et al., 2008; Bermond et al., 2012). Les facteurs tels que le

développement socio-économiques influencent directement l'introduction et la propagation d'espèces exotiques (Jenkins, 1996). Par exemple, des auteurs comme Chaloupka et Domm (1986) et Lonsdale (1999) ont constaté que le pourcentage d'espèces exotiques est lié au nombre de visiteurs des aires protégées. De fortes corrélations ont été aussi démontrées entre l'intensité des marchandises importées et le nombre d'espèces non indigènes envahissantes (Levine et D'Antonio, 2003; Vilà et Pujadas, 2001). Un autre exemple: La Chine a connu un énorme essor économique au cours des 25 dernières années, essentiellement en raison de l'accroissement du commerce international (Ding et al., 2008). Il y a plus de 400 espèces exotiques envahissantes enregistrées en Chine, la majorité y est devenue envahissante dans les derniers 25-30 ans. Le nombre total d'espèces exotiques interceptées à la frontière de la Chine a décuplé de 1990 à 2005 (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique, 2009). L'hypothèse la plus probable d'introduction de l'insecte invasif *Tuta absoluta* au Sénégal en 2012 (Pfeiffer et al., 2013) découle d'une quantité croissante de tomate fraîche importée chaque année du Maroc, là où *T. absoluta* a été signalé deux ans avant (Desneux et al., 2010, 2011). La mondialisation avec l'augmentation des échanges commerciaux augmente significativement la pression de propagules via le «nombre de propagules», c'est-à-dire la multiplication des individus issus de populations sources distinctes. Ce phénomène augmente la diversité génotypique et phénotypique des populations envahissantes mais également favorise l'émergence de nouveaux génotypes (via des processus de recombinaison) présentant des capacités de reproduction, de compétition et/ou d'adaptations supérieures à celles de leurs parents. Par exemple, l'introduction multiple de la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (coccinellidae) provenant de son aire d'origine (Asie) et d'une population Ouest américaine en Europe, a, en effet mis en évidence l'existence de plusieurs populations génotypiquement différentes (Lombaert et al., 2010, 2011). La diversité génétique intra-populationnelle est plus élevée dans l'aire d'introduction que dans l'aire d'origine, et de nouvelles combinaisons d'allèles y sont présentes (Ciosi et al., 2008). Ces résultats indiquent que des individus, éloignés en Europe, se sont retrouvés en sympatrie en Amérique du Nord, permettant des hybridations avec recombinaisons. Enfin, les génotypes invasifs (pour la plupart recombinants) se sont montrés plus performants (meilleures vitesse de développement, aptitude à la dispersion, croissance) (Lavergne et Molofsky, 2007).

4.5 Disponibilité des resources

Le succès d'une espèce exotique à envahir un nouveau milieu est favorisé par la disponibilité des ressources et l'absence de compétition trophique avec une espèce indigène.

Lorsque les ressources sont limitées, l'espèce exotique peut entrer en compétition avec une espèce locale, conduisant à l'échec de l'invasion de l'espèce exotique (Jefferies, 2000; Petren et Case, 1996). Généralement, l'espèce exotique n'est pas plus performante que les espèces résidentes avec lesquelles elles partagent les mêmes ressources, mais elle peuvent avoir une réponse plus forte à une ressource particulière (Chesson, 2000). Certaines espèces provoquent des perturbations dans le système ou modifient même leur régime alimentaire, ce qui libère des ressources, facilitant ainsi leur propre invasion ou bien celle d'autres espèces (Huston, 1994; Mack et D'Antonio, 1998; Sher et Hyatt, 1999; Simberloff et Von Holle, 1999). La disponibilité des ressources comme facteur de succès des invasions biologiques a été soutenue par beaucoup d'auteurs (Hobbs et Huenneke1996; Stohlgren et al. 1999). Tonnang et al. (2015), dans son modèle prédictif des zones à risque d'invasion par *T. absoluta* en Afrique soutiennent que le facteur irrigation affecte à la fois la croissance et la survie de *T. absoluta* en permettant aux populations de persister et de se maintenir dans la saison et de la région avec des conditions climatiques sub-optimales. Les cultures de tomate principalement irriguées dans les régions chaudes telles que le nord du Soudan pourraient contribuer à un établissement réussi et à une potentielle propagation de *T. absoluta* dans ce pays.

4.6 Une absence d'ennemis naturels

L'absence d'ennemis naturels dans la communauté d'accueil est souvent proposé comme une raison de la prolifération rapide des espèces introduites (Williamson et Fitter, 1996; Keane et Crawley, 2002; Liu et al., 2006). L'introduction de l'espèce exotique peut être couronnée de succès par perte de ces ennemis naturels de son aire d'origine au cours du processus d'introduction hypothèse « enemy release » ou relâchement de la pression parasitaire (Torchin et al., 1996). Elle est l'une des explications les plus citées pour le succès indésirable des espèces envahissantes introduites dans le monde (Crawley et al., 1996; Maron and Vilà, 2001; Keane and Crawley, 2002). A l'absence de son cortège parasitaire, l'insecte introduit s'adapte à de nouveaux hôtes plus facilement dans un nouveau milieu. Par exemple, L'introduction en Amérique du Nord du Thrips calcaratus (UZEL) (Thysanoptera: Thripidae), un insecte européen, a occasionné des dégâts sévères sur le tilleul autochtone *Tilia americana* alors qu'il causait peu de dégâts sur son hôte naturel *Tilia cordata* (MILL.) (Raffa et al., 1992). Il semble que l'absence d'ennemis naturels et de compétiteurs en Amérique du Nord, permet à *T. calcaratus* d'échapper à la régulation biologique de ses populations et par conséquent d'élargir son aire géographique (Werner et al., 2006).

Les espèces exotiques peuvent aussi introduire certains de leurs parasites ou pathogènes dans leur nouvelle aire de distribution, au détriment d'espèce d'hôtes natives hypothèse du « spill over » ou introduction de parasites (Strauss et al., 2012). L'introduction de l'espèce avec ses prédateurs et ou des parasitoïdes dans son nouveau milieu peut également faciliter l'installation de ces derniers sur l'hôte natif et augmenter le succès d'invasion de l'espèce introduite. Les parasites non indigènes peuvent passer de leurs hôtes d'origine et s'attaquer aux espèces indigènes de manière phylogénétique et ou écologique similaires avec des conséquences potentiellement dévastatrices (Secord et Kareiva, 1996; Mitchell et al., 2000; Barse et Secor, 2011). Par exemple, le parasitoïde du puceron *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson), mis en place dans la région méditerranéenne pour contrôler *Aphis spiraecola* (Patch), est devenu un parasitoïde dominant d'autres espèces de pucerons, dont *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe), (Tremblay et al., 1978; Tomanović et al., 2009). De même, Schellhorn et al. (2015) ont rapporté que le parasitoïde exotique *Aphidius ervi* (Haliday), introduit en Amérique du Nord pour contrôler le puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* (Harris), a causé le déclin du puceron indigène *Praon pequadorum* (Viereck).

Les espèces introduites peuvent aussi jouer le rôle de réservoir et/ou d'amplificateur pour des parasites natifs de l'aire d'introduction, au détriment des espèces d'hôtes natives (hypothèse de spill back ou amplification de la dynamique des parasites natifs); (Kelly, et al., 2009). Un exemple empirique d'un système plante-pathogène illustre bien le rôle d'amplificateur de la dynamique des parasites natifs ainsi que l'impact que pourrait également avoir l'espèce introduite sur les populations indigènes. Malmstrom et al. (2005) ont étudié le rôle des graminées annuelles *Avena fatua* introduites et du «Barley yellow dwarf» Virus de la jaunisse nanisante de l'orge transmis par des pucerons sur les herbes indigènes vivaces en Californie (États-Unis). Sur le terrain, on observe que l'incidence du virus dans la plante native est doublée lorsque les plantes sont cultivées avec les espèces non indigènes (*A. fatua*). La population du puceron vecteur du virus était significativement plus élevée dans les parcelles où l'espèce introduite était présente. Des essais au laboratoire ont montré que les pucerons ont une préférence pour les graminées non indigènes, et une fécondité nettement plus élevée lors qu'ils se nourrissaient de ces dernières. De même, l'étude classique sur la compétition trophique et apparente, fournit un soutien supplémentaire de l'impact du « spill back » sur l'insecte indigène et sur le succès d'invasion des insectes exotiques. Leurs observations de terrain ont montré que le déclin des populations de la cicadelle des feuilles de vigne *Erythroneura elegantula* (GLH), l'espèce indigène dans les vignobles californiens, coïncide avec l'introduction et la propagation

de la cicadelle panachée de la vigne (VLH), *E. variabilis*, l'espèce invasive. Ce phénomène est également rencontré chez les prédateurs. Selon Bompard et al. (2013), *T. absoluta* peut avoir un impact négatif sur *Bemisia tabaci*, hôte local, par compétition apparente quand elles sont toutes deux présentes sur tomate. Ainsi, la présence de *T. absoluta* a augmenté l'efficacité de la prédation de *Macrolophus pygmaeus* (Miridae) sur *B. tabaci* à long terme.

4.7 Changement climatique

Les changements climatiques, y compris les événements climatiques extrêmes (à savoir, les inondations, les incendies), peuvent favoriser les processus d'invasion, de l'introduction initiale à l'établissement et la propagation (Walther et al., 2007; Diez et al., 2012). En effet, certaines espèces invasives sont incapables de survivre dans une région juste après leur introduction. Cependant, elles peuvent réussir à survivre et coloniser ces nouvelles régions suite aux changements climatiques. Par exemple, Lee et Chown (2007) ont montré que des populations d'une moule invasive, *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck), ont été retrouvées sur des navires en Antarctique. L'espèce provenant de l'Afrique du sud a été introduite en Antarctique. Même si elle n'a pas pu encore se reproduire dans cette région à températures basses, le réchauffement climatique pourrait bien augmenter la probabilité d'établissement de cette espèce. Les changements climatiques peuvent mettre en péril les espèces indigènes auparavant bien adaptés. Sous ces conditions, des espèces indigènes peuvent être déplacées, rendant la compétition trophique moins importante. Ainsi, les espèces introduites qui peuvent tolérer les perturbations climatiques peuvent avoir une plus grande chance de surmonter les contraintes biotiques et d'établir des populations persistantes (Byers, 2002). Les insectes sont très fortement influencés par la température. Beaucoup d'espèces dépendent de la chaleur de l'été et / ou des températures extrêmes pour croître, se reproduire et survivre. Le changement climatique est donc susceptible d'affecter les insectes en termes d'expansion ou de contraction de leur étendue géographique. Toutefois, le changement climatique peut avoir des effets complexes et variés en fonction du cycle de vie des espèces d'insectes, des ressources et de la disponibilité de niches. Les insectes qui ont certains traits propices à l'invasion, tels que la polyphagie (se nourrit d'un éventail de denrées alimentaires), la distribution cosmopolite et la capacité d'adaptation physiologique à des conditions nouvelles, pourraient être favorisés par le changement climatique. Par exemple, les températures nocturnes plus élevées augmentent l'activité de vol des femelles du pin d'hiver *Thaumetopoea pityocampa*, et ainsi leur permettre de se disperser sur de plus grandes distances mais également à de hautes altitudes (Battisti et al., 2006). Selon Pollard et Yates (1994), des températures plus élevées réduirait le temps de développement des ravageurs, leur permettant

probablement d'augmenter leur nombre de génération par an. La dispersion et l'expansion géographique sera plus accentuée pour beaucoup d'espèces vers des latitudes et altitudes plus élevées, comme cela a déjà été observé pour un certain nombre d'espèces de lépidoptères (Pollard et al., 1995; Hill et al., 1999; Parmesan et al., 1999).

II. La mineuse sud-Américaine de la tomate *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae)

1. Répartition géographique

1.1 Aire d'origine

Tuta absoluta a été initialement décrite au sud du continent américain, plus précisément au Pérou (Meyrick 1917). L'espèce n'a pas été un objet d'intérêt apparent jusqu'à ce que son statut potentiel comme ravageur de la tomate soit reconnu dans les années 1960 au Pérou puis en Equateur, au Chili, en Colombie et en Argentine (García et al., 2008). Plus tard, l'insecte a envahi la Bolivie, le Brésil, le Paraguay, l'Uruguay et le Vénézuela (Muszinski et al., 1982; Moore, 1983; Barrientos et al., 1998; Estay, 2010). L'établissement et la propagation de cette espèce envahissante dans toutes les zones de production de tomate de ces pays lui ont valu son statut de mineuse Sud-américaine de la tomate. Ainsi, *T. absoluta* a colonisé toute la région sud-américaine à climat tropical et une partie équatoriale avant d'envahir l'Europe.

1.2 Aire d'introduction

Signalée en Espagne en 2006 (Desneux et al., 2010) suite à une probable introduction unique depuis son origine (Guillemaud et al., 2015), elle s'est rapidement étendue vers l'est de l'Europe, en Asie et dans le bassin méditerranéen (Desneux et al., 2011). *T. absoluta*, ravageur invasif, a probablement profité de la mondialisation des échanges commerciaux pour se disperser et coloniser très rapidement de nouvelles régions (Hulme, 2009). Deux ans après sa signalisation au Maroc (Desneux et al., 2010), l'espèce a envahi des pays d'Afrique subsaharienne comme le Sénégal (Pfeiffer et al., 2013), le Niger (Haougui and Basso, 2013), l'Erythrée et le Soudan (Mohamed et al., 2012) et s'est propagée rapidement dans d'autres pays comme l'Ethiopie (Muniappan, 2013), le Kenya (Young, 2015) et la Tanzanie (Tonnang et al., 2015). Le ravageur a également été signalé au Tchad et en Ouganda (Tonnang et al., 2015) et plus récemment au Comores (Mayotte) en Inde (DAAF, 2015; Kalleshwaraswamy et al., 2015), en Afrique du sud (Visser et al., 2017), au Nigeria (Borisade et al., 2017) et au Burkina Faso (Son et al., 2017). (Figure 9)

Figure 2 : Carte de l'aire de répartition actuelle de *T. absoluta* dans le monde (CABI 2017)

2. Taxonomie

La mineuse de la tomate *T. absoluta* autrefois appelée *Phtorimaea absoluta*, est un micro lépidoptère de la famille des Gelechiidae découvert par Edward Meyrick (Meyrick, 1917). La dénomination du genre a pris plusieurs formes, d'abord modifiée en Gnorimoschema en 1962 par Clarke, puis en Scrobipalpula en 1964 et en Scrobipalpuloides en 1987 par Polvony. Ce n'est qu'en 1994 que ce dernier a introduit le nom de *Tuta absoluta*, définitivement adopté depuis (EPPO 2005).

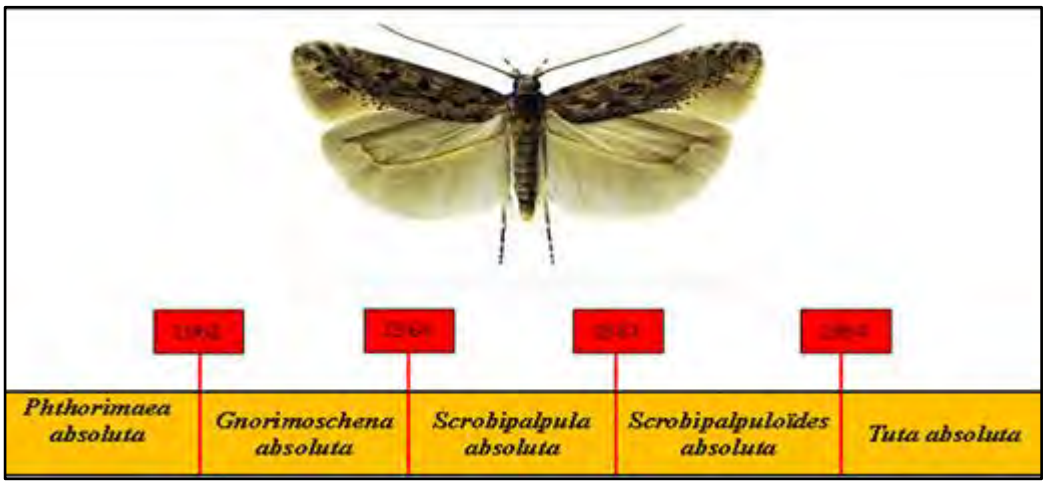

Figure 3 : Adulte de *T. absoluta*

3. Description

Les œufs sont de petite taille (0,36mm de long, 0,22mm de large), de forme cylindrique et de couleur blanc crème à jaunâtre. **Les chenilles ou larves** de *T. absoluta* passent par quatre stades de développement successifs, tous différents et identifiables. Les chenilles sont au départ de couleur crème (1er stade) puis deviennent jaune tirant sur le vert. Une étroite bande noire venant faire son apparition à l'arrière de la tête, sur le pronotum (2nd stade). Le stade L3 mesure 4,5-4,6 mm long et se caractérise par une couleur vert uni avec déjà parfois quelques reflets violacés. Le stade L4 (dernier stade) mesure 7,3-7,7mm. Il est caractérisé par un thorax de couleur rose et par une taille plus grande. **La chrysalide ou nymphe** est de couleur marron qui varie du marron clair au marron foncé. Elle mesure de 5 à 6 mm de longueur. À ce stade, les yeux et les ailes du futur imago sont nettement visibles par transparence. En observant l'extrémité de l'abdomen de la chrysalide, il est possible de différencier les deux sexes. Les deux sexes présentent un sillon. Le sillon génital de la femelle est une fente alors que celui du

mâle comprend de part et d'autre deux boursouflures (Genc, 2016). **Les adultes** mesurent 6-7 mm de long et environ 8 à 10mm d'envergure. Ils sont gris argenté avec des tâches noires sur les ailes antérieures. Les antennes sont filiformes faisant le 5/6 des ailes. Concernant le dimorphisme sexuel existant au sein de l'espèce, on constate principalement au stade adulte, la différence de largeur et de volume au niveau de l'abdomen, couleur crème, celui de la femelle étant habituellement plus imposant que celui du mâle (Desneux et al., 2010).

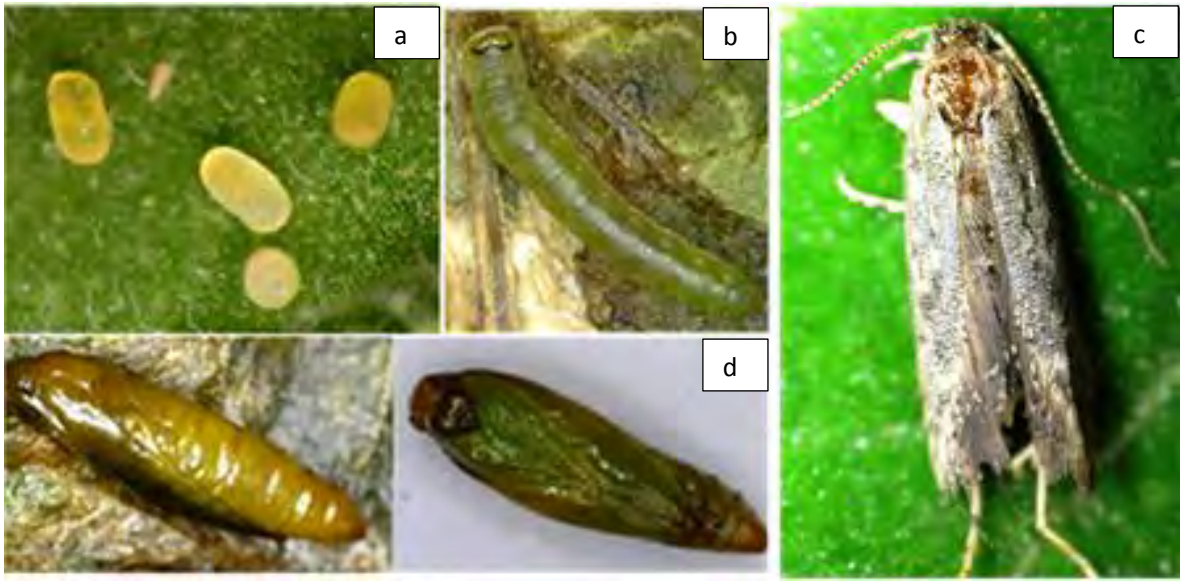

Figure 4 : *Tuta absoluta* a) œufs b) chenille c) adulte d) chrysalide (s sylla)

4. Biologie

4.1 Cycle Biologique

Le cycle biologique dure de 76 (à 14°C) à 24 jours (à 27,1°C) (Barrientos et al., 1998). Il peut y avoir jusqu'à 10 ou 12 générations par an (Barrientos et al., 1998). Chaque femelle peut pondre isolément, de 40 à plus de 260 œufs, de préférence à la face inférieure des feuilles ou au niveau des jeunes tiges tendres et des sépales des fruits immatures. Le papillon s'active tôt le matin et au crépuscule. Le pic de ponte est observé 7 jours après le premier accouplement, période où les femelles pondent plus des trois-quart de leurs œufs (Uchôa-Fernandes et al., 1995). Le papillon s'active tôt le matin et au crépuscule. Après l'éclosion, les jeunes larves pénètrent dans les feuilles, les tiges ou les fruits, selon le stade de développement du plant de tomate. Les chenilles creusent des galeries dans lesquelles elles se développent. Une fois le développement larvaire achevé (4 stades successifs), les chenilles se transforment en chrysalides soit dans les galeries, soit à la surface de la plante hôte ou dans le sol. Cet insecte

ne présente pas de diapause. Les adultes mâles vivent 6-7 jours et les femelles 10-15 jours (Estay, 2010). Les femelles ne peuvent s'accoupler qu'une fois par jour pour une durée de 4-5 h. Elles sont capables de s'accoupler jusqu'à six fois au cours de leur cycle de vie (Desneux et al., 2010).

Figure 5 : Cycle de vie de *T. absoluta* observé à 27 °C sur tomate (s sylla)

4.2 Mode de reproduction

Le mode de reproduction premier de *T. absoluta* est sexué. Cependant, l'absence prolongée de mâles montre le développement d'une reproduction alternative parthénogénétique viable dans des conditions de laboratoire (Caparros Megido et al., 2013). Le cas de la parthénogenèse au sein de l'espèce *T. absoluta* n'a été découvert que très récemment, en 2012, et n'est pas encore totalement élucidé. Cette parthénogenèse est de type deutérotoque, donnant à la fois naissance à des mâles et à des femelles.

5. Plantes hôtes et dégâts

La tomate, *Solanum lycopersicum* L est l'hôte préféré *de T. absoluta*, mais d'autres espèces de Solanaceae cultivées telles que la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.), l'aubergine (*Solanum melongena* L.), le piment (*Capsicum annuum*), le tabac (*Nicotiana tabacum* L.), le haricot (*Phaseolus vulgaris* L.), le pépino (*Solanum muricatum* Aiton), le physalis (*Physalis peruviana* L.) et l'aubergine africaine (*S. aethiopicum*) (Brévault et al., 2014) peuvent être attaqués, ainsi que des plantes sauvages telles que *Solanum nigrum* L., *Datura stramonium* L., *Lycium chinense* Mill. *Malva sp*. (Pereyra et Sánchez, 2006; Desneux et al., 2010; Tropea Garzia et al., 2012)

Les larves de *T. absoluta* minent les feuilles, les fleurs, les tiges et les fruits de la tomate. Des mines sous forme de galeries irrégulières rendent les infestations relativement faciles à repérer. Les fruits peuvent être attaqués peu de temps après leur formation, et les galeries faites par les larves peuvent être colonisées par des agents pathogènes qui provoquent la pourriture des fruits. Les dommages causés par ce ravageur peuvent être très sévères, surtout chez les jeunes plants de tomate.

- ***Feuilles***

Après l'éclosion, les larves extraient le tissu foliaire. Les mines de petite taille augmentent en longueur et en largeur lorsque la larve se développe et se nourrit. Dans certains cas, surtout au début de l'infestation, les mines peuvent être confondues avec celles causées par les mouches mineuses de la famille Agromyzidae. Dans les cas d'attaque sévère, la larve consomme et laisse derrière une feuille squelettisée (Vargas, 1970).

Figure 6 : Dégâts sur feuilles de tomate (s sylla)

❖ ***Tiges***

Les larves sont capables de pénétrer et d'extraire des pousses tendres, gagnant généralement l'entrée par l'extrémité apicale ou à l'angle formé entre les pétioles et les feuilles (Vargas, 1970). Les larves peuvent également réunir de nouvelles pousses en utilisant de la soie produite par des glandes salivaires spécialisées.

Figure 7 : Dégâts sur tiges
(*http://bacteries-champignons.blogspot.sn/2011/12/comment-lutter-contre-tuta-absoluta.html)*

❖ ***Fleurs et fruits***

Les larves de *T. absoluta* peuvent détruire le développement du fruit en exploitant sa chair. Les fruits infestés tombent habituellement au sol. Les larves peuvent attaquer les fleurs, mais les dégâts les plus graves se produisent dans le développement (stade précoce) ou de maturation des fruits (stades ultérieurs). La larve entre généralement dans le fruit sous le calice et les tunnels de la chair, en laissant des galeries bouchées, qui font que les fruits tombent et pourrissent rapidement. Les larves peuvent également pénétrer dans le fruit par l'extrémité terminale ou par d'autres parties de fruits qui sont en contact avec des feuilles.

Figure 8 : Dégâts fruits de tomate (Brévault)

Figure 9 : Parcelle de tomate infestée par *T. absoluta* (s sylla)

6. Impacts écologiques et socio-économiques

En l'absence d'ennemis naturels, *T. absoluta* s'est rapidement installée en Afrique où elle cause des dommages importants aux cultures de tomate. Au Nigeria, qui représente 5% de la

surface plantée en tomate dans le monde (Desneux et al., 2010), plus de 90% de 17 000 hectares de tomate ont été entièrement perdus à Kano en 2016 (Vulser, 2016). Le ravageur a gravement affecté l'agriculture en Egypte et au Soudan en 2012. En Tanzanie, un agriculteur de la région de Morogoro a déclaré que la tomate qui se vendait à 3 dollars le carton a connu une hausse, soit 29,41dollars le carton après l'arrivée de *T. absoluta* (Adams, 2015). Les pertes de rendement ont atteint 76% dans les serres au Soudan en 2010 (Mohamed et al., 2012). En plein champ, des petits producteurs ont abandonné leurs parcelles de tomate durant la campagne de 2014 au Sénégal, suite à des attaques de *T. absoluta* (Brévault et al., 2014). Juste après son établissement en Tanzanie, le pays a ressenti les effets du ravageur, avec une augmentation de 375% du coût des tomates suite aux pertes de rendement enregistrées. La mineuse a fait rebondir le prix des tomates au Nigeria, poussant la marchandise hors de portée de la majorité des gens pauvres en raison de la rareté du produit (Adams, 2015). En 2015, les pertes en tomate fraiche sont estimées à 100 milles tonnes d'une valeur de 411,764 dollars au Nigéria (Adams, 2015).

7. Principaux ennemis naturels de T. absoluta

7.1 Parasitoïdes d'œufs

Trichogramma pretiosum, Trichogramma achaeae et *Trichogrammatoidea bactrae*, parasitent les œufs de *T. absoluta*. Dans une étude, des adultes de *T. absoluta* ont été libérés sur des plants de tomate complètement développés, suivis de la libération de *T. pretiosum* 12 heures plus tard. Après 24 heures, le niveau de parasitisme des œufs variait entre 1,5 et 28 % (Faria et al., 2008). Dans une autre étude, le nombre optimal de *T. Pretiosum* nécessaire pour contrôler *T. absoluta* dans les plantations commerciales de tomate a été déterminé comme étant de 16 parasitoïdes par œuf (Pratissoli et al., 2005). Dans les serres du sud-est de l'Espagne, *T. achaeae* s'est montré efficace au contrôle de *T. absoluta* (Cabello et al., 2009a). Dans les tomates de serre, il y a eu une réduction de 91% des dommages lorsque 30 *T. achaeae* par plante (75 adultes / m2) ont été relâchés tous les 3 à 4 jours (Cabello et al., 2009a). *T. Pretiosum et T. bactrae* sont disponibles dans le commerce aux États-Unis.

7.2 Parasitoïdes larvaires

Les larves de *T. absoluta* passent la majeure partie de leur vie à l'intérieur des mines, cependant, les secondes stades larvaires quittent leurs mines pendant les périodes plus fraîches de la journée qui sont vulnérables aux parasitoïdes et à la prédation (Torres et al., 2001). Parmi les parasitoïdes larvaires, le Braconidae *Pseudapanteles dingus* est fréquemment observé chez

les larves parasites en Amérique du Sud (Sanchez et al., 2009). Des études ont montré que les parasitoïdes femelles attaquent les hôtes quotidiennement et n'ont pas de préférence parmi les stades larvaires. Le taux de parasitisme des larves de *T. absoluta* par *P. dingus* peut atteindre 46 % dans les cultures tardives de tomate (Sanchez et al., 2009). Colomo et al. (2006) rapportent que la collecte de quelques spécimens d'un endoparasitoïde larvaire (Diptera : Tachinidae) solidaire de larves matures (dernier stade) de *T. absoluta* sur des plants de tomate aux environs de Tucumán en Argentine en 2003. Ils affirment qu'aucun Tachinidae n'a jamais été signalé comme parasite des espèces gélechiidiques et que ce dernier est très probablement un parasitoïde généraliste.

7.3 Prédateurs

Le *Nabis pseudoferus* est un prédateur d'œuf efficace et un prédateur larvaire de *T. absoluta* dans les serres espagnole (Cabello et al., 2009b). Dans deux études de terrains, les nymphes de la première étape de *N. pseudoferus* libérées sur des plants de tomate (8 à 12 par plante) ont tué des œufs de *T. absoluta*, réduisant le nombre d'œufs de 92 % et 96%. En outre, des adultes et des nymphes du dernier stade de *N. Pseudoferus* ont également été observés sur des larves de *T. absoluta*, même lorsque celles-ci se trouvaient à l'intérieur des mines (Cabello et al., 2009b). *N. pseudoferus* est largement distribué en Europe et est disponible dans le commerce. La dose recommandée pour les épidémies est de 10 à 15 individus / m^2. Les prédateurs miridés *M. pygmaeus* et *N. tenuis* se nourrissent également d'œufs et de larves de *T. absoluta*. Dans une étude, l'adulte *M. pygmaeus* et *N. tenuis* consommaient plus de 30 œufs et 2 larves de *T. absoluta* (Urbaneja et al., 2009). *M. pygmaeus* et *N. tenuis* sont disponibles dans le commerce. Toutefois, selon Arno et al. (2010), *N. tenuis* est problématique car il peut attaquer les plantes hôtes lorsque les proies sont à court d'approvisionnement. L'alimentation des plantes provoque des anneaux bruns dans le tissu vasculaire et la destruction des points de croissance de la plante (Sanchez, 2008).

Figure 10: Ennemis naturels de *T. absoluta* a) Parasitoide oophage du genre Trichogramma b) Adulte de *Nesidiocoris tenuis* prédateur des œufs de *T. absoluta* c) Prédateur larvaire *Orius* sp d) Parasitoide larvaire *Necremnus artynes*

7.4 Microorganismes

Bacillus thuringiensis a été recommandé pour le contrôle de *T. absoluta*. Plus récemment, le champignon muscadine *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) a été étudié pour le contrôle de *T. absoluta* (Pires et al., 2009). Les femelles adultes infectées par le champignon n'ont pas réduit leur ponte ou leur fécondité; Cependant, l'infection par *M. anisopliae* a entraîné 37 pour cent de mortalité féminine. Les œufs exposés à *M. anisopliae* ont tous été infectés après 72 heures.

Tableau 1: Principaux agents de lutte biologique contre *Tuta absoluta*

Type d'ennemis naturels	Famille	Espèce
Parasitoïdes d'œufs	Hyménoptère: Trichogrammatidae	***Trichogramma achaeae*** Nagaraja & Nagarkatti, ***Trichogrammatoidea bactrae*** Nagaraja, ***T. fasciatum*** (Perkins), ***T. pretiosum*** Riley, ***T. rojasi*** Nagaraja & Nagarkatti, ***T. nerudai*** Pintureau & Gerding
Parasitoïdes larvaires	Hyménoptère: Braconidea	***Agathis sp***., ***Apanteles gelechiidivoris*** Marsh, ***Apanteles sp***., ***Bracon lucileae*** Marsh, ***Bracon sp***., ***Pseudapanteles Dignus*** (Muesenback), ***Earinus sp., Origilus sp***
	Hymenoptère: Eulophidae	***Dineulophus phtorimaeae*** De Santis, ***Neochrysocharis formosa*** (Westwood), ***Cirrospilus sp., Horismenus sp.***
	Hymenoptère: Ichneumonidae	***Temelucha sp., Diadegma sp.***
Parasitoïdes d'œufs et larvaires	Hymenoptère: Braconidae	***Chelones sp.***
	Hymenoptère: Encyrtidae	***Copidosoma sp***
Parasitoïdes larvaires et nymphales	Hymenoptere: Ichneumonidae	***Campoplex haywardi*** Blanchard
Prédateurs	Hemiptère: Miridae	***Macrolophus pygmaeus*** Rambur, ***Nesidiocoris tenuis*** Reuter,
	Hemiptère : Pentatomidae	***Podisus nigrispininus*** (Dallas)
Larval bacterial		***Bacillus thuringiensis***
Larval fungal		***Beauveria bassiana***
Egg fungal	Clavicipitaceae	***Metarhizium anisopliae***

(Botto, 1999; Luna et al., 2007; Polack, 2007; Botto et al., 2009; Cabello et al., 2009b, 2009a)

8. Les différentes méthodes de contrôle de Tuta absoluta

8.1 Contrôle chimique

De nombreux insecticides ont traditionnellement été utilisés pour contrôler les populations de *T. absoluta*. Lorsque les premiers foyers du ravageur sont apparus en Amérique du Sud, des produits organophosphorés (OP) et du cartap ont été utilisés, puis remplacés par des **pyréthroïdes** dans les années 1970 (Desneux et al., 2010). Dans les années 1980, des applications alternatives du cartap et des pyréthroïdes / thiocyclam ont été réalisées (Lietti et al., 2005). De nouveaux insecticides ont été introduits dans les années 90, comme l'acylurée, le spinosad, l'abamectine, le tébufénozide et le chlorofénapyr. En outre, de nouvelles molécules

de pyréthroïdes se sont révélées très efficaces au Brésil (Silvério et al., 2009). L'efficacité des produits organo phosphorés a baissé après 1980 avec le développement de la résistance de *T. absoluta* à ces produits au Brésil et au Chili, ainsi que la résistance au cartap, à l'abamectine et à la perméthrine au Brésil (Siqueira, et al., 2000; Siqueira et al., 2000), aux pyréthroïdes au Chili (Salazar et Araya, 1997) et en Argentine (Lietti et al., 2005). Cette résistance a soulevé des doutes quant à l'utilisation d'insecticides, mais les applications chimiques lourdes pour contrôler *T. absoluta* dans ces pays sont encore communes. Des recherches récentes sur des extraits de plantes ont démontré l'efficacité des extraits de *Trichilia palLens* (Cunha et al., 2005, 2006, 2008) ou neem (Gonçalves-Gervásio et Vendramim, 2007) sur *T. absoluta*, mais ces produits sont rarement utilisés. Dans la région méditerranéenne, la pratique de contrôle la plus courante a été basée sur l'utilisation d'insecticides chimiques (Lino, 2010). Néanmoins, ces traitements peuvent perturber les programmes de IPM existants dans les cultures de tomate basées sur le contrôle biologique (Blom et al., 2009) et peuvent conduire à une résistance (Lino, 2010) comme cela s'est produit dans la zone d'origine de ce parasite. Il était donc urgent de choisir des pesticides qui remplissaient deux objectifs principaux: (i) l'efficacité contre *T. absoluta*; Et (ii) la sélectivité, afin de préserver les ennemis naturels dans les cultures de tomates. En plus du spinosad et de l'indoxacarbe, qui sont les deux premiers insecticides disponibles dans la région méditerranéenne, de nouveaux insecticides efficaces et sélectifs sont actuellement disponibles pour lutter contre *T. absoluta*, comme le flubendiamid, l'emamectine, le rynoxapir, l'abamectine ou l'etofenprox (Araujo-Gonçalves, 2010). De plus, les traitements à l'azadiractine (neem) et au soufre peuvent également contribuer à réduire l'incidence de *T. absoluta*, bien que les efficacités soient beaucoup plus faibles (Monserrat Delgado, 2009). Il est également important de respecter les traitements sur seuil : ne traiter que lorsque c'est nécessaire.

8.2 Contrôle cultural

La prophylaxie est l'un des moyens les plus efficaces et les moins onéreux de réduire l'infestation par les ravageurs (Berlinger et al., 1999). Par conséquent, tel est l'objectif de la plupart des pratiques culturales recommandées pour le control de *T. absoluta.* L'adoption de méthodes prophylactiques pourrait être la clé du succès de la lutte contre ce ravageur (Arnó et al., 2009). Les semis, en particulier, doivent rester protéger de parasites jusqu'àu repiquage. Lorsque les dégâts des ravageurs sont faibles, en particulier au début de la saison de croissance, il est important d'enlever les feuilles, les tiges et les fruits affectés par la présence de larves ou de chrysalides de *T. absoluta*, en plaçant les matériaux dans des sacs en plastique scellés

exposés à la lumière directe du soleil. En outre, avant la plantation, et tout au long de la saison de croissance, l'élimination des mauvaises herbes qui peuvent également accueillir *T. absoluta* est également conseillée. Il est recommandé que les résidus de culture infestés soient enlevés soit pendant la saison de croissance, soit immédiatement après la récolte, en enterrant le résidu ou en plaçant le matériau dans des récipients fermés recouverts d'un film plastique transparent pour permettre la fermentation. Les résidus de culture peuvent également être éliminés par combustion ou broyage combinés à des pulvérisations d'insecticides (Robredo et Cardeoso, 2008), bien que ces méthodes puissent impliquer le coût élevé du broyage. La rotation des cultures avec les cultures non hôtes est également impérative. Dans les exploitations hautement spécialisées où les tomates sont produites intensivement, il est recommandé de vider les serres entre les cycles de culture et de les sceller pendant 4 à 8 semaines, selon la température (Monserrat, 2010). Dans ces conditions, tous les adultes émergeant du sol mourront ou seront capturés par des phéromones ou des pièges légers. Dans certaines situations, des traitements chimiques peuvent être appliqués afin de réduire les niveaux de population de *T. absoluta* dans le sol. La solarisation du sol a été conseillée dans les climats chauds, pour tuer les chrysalides qui restent dans le sol après la récolte. À notre connaissance, l'impact de plusieurs de ces mesures sur le niveau d'infestation de *T. absoluta* n'a pas été quantifié, mais un large consensus indique qu'elles peuvent être utiles en tant que mesures prophylactiques générales. Au Brésil, l'irrigation par aspersion s'est révélée avoir un impact significatif sur les populations d'œufs et de larves de *T. absoluta*. Ce type d'irrigation peut entraîner une réduction de 62% du nombre d'œufs sur la plante, en fonction de l'âge de la plante et de l'intensité de l'irrigation (Costa et al., 1998). Selon les mêmes auteurs, l'eau affecte également négativement le nombre de larves dans les galeries (17-22%).

8.3 Lutte biotechnique

- ***Le piégeage de masse***

L'invasion de *T. absoluta* au Sud de l'Europe et l'Afrique du Nord a augmenté la demande des pièges de surveillance à phéromones, qui ont ensuite été utilisés dans les campagnes de piégeage de masse pour la lutte contre les ravageurs en serre. Le piégeage de masse peut être un outil de gestion efficace dans des espaces isolés et contrôlés comme les serres. Pour *T. absoluta* dans un environnement de serre de tomate, au moins un piège par 500 m^2 a été utilisé pour réduire significativement les populations de papillons dans le cadre d'un programme intégré de lutte antiparasitaire (Urbaneja et al., 2013). Les programmes de piégeage

de masse doivent être déployés au début du cycle de croissance des plantes, lorsque les populations de *T. absoluta* sont présentes à faible densité, sinon le programme risque d'échouer. Les pièges traditionnels en papier et en plastique delta peuvent également être utilisés dans un programme de piégeage de masse. Ces pièges peuvent être préférés dans les opérations plus importantes en raison de leur coût relativement faible, de leur facilité de déploiement et d'élimination. Les pièges de type delta en papier sont livrés avec des parois intérieures collantes et sont conçus pour être utilisés une seule fois. Ils doivent être éliminés une fois que le piège devient saturé (Figure 11). Inversement, les pièges en plastique delta sont livrés avec des revêtements adhésifs amovibles. Les doublures peuvent être remplacées une fois remplies. Un problème avec les pièges collants est que la garniture de colle du piège devient rapidement saturée et nécessite un remplacement fréquent (Figure 12).

Figure 11 : Piège à phéromone sexuelle d'adultes de *T. absoluta* en papier

Figure 12 : Piège à phéromone sexuelle d'adultes de *T. absoluta* en plastique

Afin de réduire le coût du piégeage de masse et d'éviter la saturation des pièges, les producteurs ont commencé à utiliser des pièges à eau dans leurs programmes de piégeage de masse. Les modèles de pièges varient et peuvent être aussi simples que les plateaux en plastique profonds remplis d'eau savonneuse et avec l'attrait de phéromone suspendu au-dessus du centre du plateau, juste au-dessus de la ligne d'eau, de sorte que les papillons attirés sont piégés lorsqu'ils touchent l'eau savonneuse (figure 13).

Figure 13 : Piège phéromone sexuelle à eau d'adultes de *T. absoluta* (Koppert)

CHAPITRE I.

Incidence de *T. absoluta* en cultures de tomate dans les Niayes du Sénégal et dynamique d'expansion géographique du ravageur au Sénégal

Présentation du chapitre I

Ce chapitre s'articule autour de trois axes.

Dans un premier temps, nous avons évalué l'incidence de *T. absoluta* en cultures de tomate dans les Niayes du Sénégal. Il s'agit de mesurer les dégâts de *T. absoluta* et de déterminer la dynamique d'infestation des cultures de tomate.

Dans un deuxième temps, nous avons essayé d'identifier les facteurs qui peuvent expliquer la réduction des populations observée en saison des pluies, ainsi que les plantes hôtes qui peuvent servir de réservoirs aux populations résiduelles.

Enfin, nous nous sommes intéressés à la dynamique d'expansion de l'insecte à l'échelle nationale en suivant un réseau de piègeage des populations adultes. L'étude de l'incidence de *T. absoluta* sur les cultures de tomate nous a fourni des indications sur la fluctuation saisonnière des populations de l'insecte, sur le niveau des dégâts et sur les facteurs susceptibles d'expliquer la réduction des populations de *T. absoluta* durant la saison des pluies. L'étude de la dynamique d'invasion nous a permis de confirmer l'établissement de l'insecte dans tout le territoire du Sénégal.

Ce chapitre fait l'objet de 02 articles scientifiques :

Article 2: Rapid spread of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae), an invasive pest in sub-Saharan Africa

Serigne Sylla, Thierry Brévault, Amadou Bocar Bal, Anaïs Chailleux, Mamadou Diatte, Nicolas Desneux, Karamoko Diarra

Publié dans Entomologia Generalis, Vol. 36 (2016), Issue 3, 001–015
Published in print June 2017

Article 3: Factors affecting seasonal population dynamics of the tomato leafminer, *Tuta absoluta,* in Senegal.

Serigne Sylla[1,2*], Thierry Brévault[2,3], Oumar Seydi[1], Karamoko Diarra[1]

Soumis dans Crop protection

I. Introduction

La mineuse de la tomate, *T. absoluta* est un insecte oligophage qui s'attaque aux cultures de solanacées. Les dégâts sont importants et souvent spectaculaires. La chenille se nourrit du mésophile et, affecte la capacité photosynthétique de la feuille réduisant ainsi le rendement de la culture (Urbaneja et al, 2012). Les premières attaques de *T. absoluta* sont localisés préférentiellement sur les parties jeunes des plantes; elles se manifestent par l'apparition sur les feuilles de galeries blanchâtres (seul l'épiderme de la feuille subsiste, le parenchyme étant consommé par les chenilles) renfermant chacune une chenille et ses déjections. Les tiges et les fruits sont aussi attaqués, ces derniers étant infectés secondairement par des pathogènes secondaires les rendant impropres à la consommation (Desneux et al., 2010). Le premier suivi effectué dans la zone des Niayes en 2013, principale zone production de légumes au Sénégal, a révélé que quatre des neuf champs suivis ont été abandonnés par les producteurs au cours du cycle de culture Février-Mai, en raison de graves dommages causés par les larves de *T. absoluta.* (Brévault et al., 2014). Jusqu'à présent, la pulvérisation d'insecticide est la principale méthode utilisée par les cultivateurs pour contrôler *T. absoluta,* mais un contrôle efficace est difficile à réaliser en raison du caractère endophytique des larves.

La principale plante hôte de *T. absoluta* est la tomate (*Solanum lycopersicum*) (Pereyra et Sánchez, 2006), mais *T. absoluta* est également capable de se nourrir, se développer et se reproduire sur les solanacées cultivées comme la pomme de terre (*S. tuberosum*) le pepino ou Poire-melon (*S. muricatum*) et l'aubergine (*S. melongena*), le poivron (*Capsicum annumm*) et le tabac (*Nicotiana tabacum*) (Vargas, 1970; Campos, 1976), ainsi que d'autres solanacées adventices telles que la tomate sauvage (*Lycopersicum hirtum*), les morelles telles que la morelle noire (*S. nigrum*) et la morelle jaune (*S. elaeagnifolium*) (García et Espul, 1982). Cependant, la dynamique de la population *de T. absoluta* peut être affectée par la variabilité de la disponibilité des ressources (peu de solanacées) (de Medeiros et al., 2011). En effet, même si l'insecte arrive à changer d'hôte et maintenir sa population dans des conditions peu favorables, une forte réduction des populations est souvent constatée. Celle-ci peut aussi être liée aux facteurs climatiques. Haji et al. (1988) ont montré l'effet négatif de la pluviométrie sur les œufs et les larves de *T. absoluta*. Schotman et Lacayo (1989) rapportent que la température est l'un des facteurs les plus importants pour le développement de ce ravageur dans les pays tempérés et les précipitations dans les régions tropicales. Pour Haji et al. (1988) et Branco et al.

(2001), la pullulation de *T. absoluta* est importante durant les périodes de rareté ou d'absence des précipitations.

La récente détection de *T. absoluta* est une préoccupation réelle pour la production de tomates (Brévault et al., 2014), Pfeiffer et al., 2013). Originaire d' Amérique du Sud, ce ravageur invasif peut causer jusqu'à 80-100% de dommages aux cultures de tomates (Desneux et al., 2010). Il a été détecté pour la première fois en Espagne en 2006 (García et al., 2008) puis propagé dans toute l'Europe et le bassin méditerranéen (Desneux et al., 2010) le Moyen-Orient (Cheraghian and Emamzadeh, 2013), Inde (Kalleshwaraswamy et al., 2015) et Afrique au nord du Sahel (Desneux et al., 2011). L'espèce nuisible s'est rapidement propagée en Afrique subsaharienne, y compris au Niger (Haougui and Basso, 2013), en Érythrée et au Soudan (Mohamed et al., 2012), en Éthiopie (Muniappan, 2013), au Kenya (Young, 2015) et en Tanzanie (Abbes et al., 2012). Il a également été signalé au Nigéria, au Tchad et en Ouganda (Tonnang et al., 2009), et plus récemment aux Comores (Mayotte) dans l'océan Indien (DAAF, 2015). Les pires scénarios de changement climatique indiquent que l'invasion de ce ravageur pourrait entraîner de fortes pertes de récoltes (Lamichhane et al., 2015; Tonnang et al., 2015). La propagation de ce ravageur dans d'autres régions de production de la tomate s'est produite par la commercialisation des fruits et des plants. De nouvelles aires sont aussi colonisées par l'insecte grâce au vol actif ou passif dus aux vents (Desneux et al., 2010). La colonisation du bassin méditerranéen a été extrêmement rapide, avec une extension géographique d'environ 4000 km en cinq ans (Desneux et al., 2011).

Dans cette partie, l'objectif était d'analyser la distribution spatiale et temporelle des larves de *T. absoluta* dans les cultures de tomate le long des Niayes du Sénégal durant la saison sèche et la dynamique temporelle de *T. absoluta* dans trois zones (Mbour, kayar et Dakar) durant toute l'année. Brévault et al (2014) ont montré des dégâts importants de *T. absoluta* sur la tomate au cours de la deuxième phase de la saison sèche (Février en Mai). Cependant, l'étude de la dynamique de *T. absoluta* effectuée (objectif précédent) a montré une chute de la population de *T. absoluta* en saison des pluies. Nous avons alors émis l'hypothèse que les faibles populations de *T. absoluta* observées pendant la saison des pluies (de juin à septembre) sont dues à l'effet des précipitations et à la rareté des ressources alimentaires. Cette étude consistait alors à confirmer la réduction des populations de *T. absoluta* durant l'hivernage ensuite tenté d'identifier les facteurs qui peuvent expliquer cette réduction puis d'identifier les plantes réservoirs des populations de *T. absoluta* durant cette période

II. Matériel et Méthodes

Dans cette partie, nous présentons la zone d'étude, sa localisation et ses caractéristiques physiques justifiant son choix et comme démarche méthodologique le travail qui a été réalisé sur le terrain.

1. Cadre d'étude

1.1 Situation géographique

Ce travail a été effectué dans trois zones (Sud, Centre, Nord) des Niayes au Sénégal, le long d'un transect de Dakar - Saint-Louis. La zone des Niayes s'étend sur une longueur de 180 km bordant la frange maritime du Nord du pays partant de Dakar à Saint-Louis en passant par la bordure Ouest de Thiès et de Louga. Sa largeur varie de 05 à 30 km à l'intérieur des terres. La zone des Niayes est une bande côtière du nord-ouest du Sénégal, constituée de dunes et de dépressions propices aux cultures maraîchères. Quatre-vingt pour cent de la production horticole sénégalaise provient de cette zone qui assure l'approvisionnement de l'agglomération dakaroise en produits frais

1.2 Milieu Physique

La zone des Niayes est caractérisée par un microclimat déterminé par des vents d'origine maritime et continentale dont l'alizé et la mousson. Cette particularité a donné à la région sa vocation agronomique; ce qui est à la base d'une forte migration de travailleurs saisonniers et le développement d'une agriculture urbaine et périurbaine essentiellement horticole (Fall et al., 2001). Le climat est de type sahélien chaud et sec avec deux saisons : une saison pluvieuse de juin à octobre et une saison sèche de novembre à mai. Les précipitations sont peu abondantes et dépassent rarement 500 mm/an (Diallo et al., 2015). Les températures modérées sont influencées par la circulation des alizés maritimes portés par les courants froids du nord (Açores). La température moyenne mensuelle la plus chaude oscille autour de 27,5°C et survient en juillet et août. De novembre à février, la température minimale est inférieure à 18°C. En mai et juin, la présence de l'harmattan peut élever la température à un maximum de 31°C. On peut noter dans ce milieu, un fort taux d'humidité relative qui peut atteindre 90% à partir du mois d'avril (Diallo et al., 2015). Cette humidité est favorisée par la proximité de l'océan.

2. Évaluation de l'incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate

2.1 Comptages des larves de *T. absoluta* dans les parcelles de tomate

Le suivi des larves de *T. absoluta* et les dégâts associés ont été évalués à l'échelle de la zone des Niayes pour mesurer le niveau d'infestation et les dégâts associés dans les parcelles de tomate. Le suivi a été effectué dans trois zones (Sud, Centre, Nord) des Niayes, le long d'un transect de Dakar - Saint-Louis. Dans chaque zone, 7 à 11 parcelles de tomate, distantes de 2 à 3 km l'une de l'autre ont été ciblées. Au total 98 parcelles ont été sélectionnées dans l'étude. Ce travail a été effectué sur quatre cycles de cultures, soit deux cycles par an entre octobre 2012 et mai 2014. Les parcelles d'étude ont été géo référencées par GPS (Figure 14). L'abondance de la population de *T. absoluta* et les dégâts associés ont été suivis trois fois durant le cycle de la culture soit une observation toutes les trois semaines dans chacune des parcelles sélectionnées. Dans chaque parcelle, 24 plants seront observés au hasard, soit trois feuilles par plant suivant les différents étages foliaires (F1: haut, F2: milieu, F3: bas) et le nombre de mines pour chaque feuille est enregistré afin d'évaluer le taux d'infestation de *T. absoluta* ainsi que le nombre de larves sur chaque plant.

3. Dynamique des populations de *T. absoluta* à l'echelle régionale

Un piégeage régional de 18 mois a également été effectué pour surveiller les populations de *T. absoluta* dans une période plus longue (mars 2014 à août 2015) dans les principales zones infestées (ci-après dénommées «hotspot») constituées de «Kayar» dans le sud des Niayes (3 pièges) et 'Mbour' dans la petite côte (3 pièges) (Figure 13). Les pièges ont été placés dans les cultures de tomate jusqu'à la maturité des fruits puis déplacés vers d'autres cultures de tomate au stade végétatif. Deux pièges ont été installés séparément des champs de tomate dans un environnement urbain à Dakar (2 emplacements) avec très peu ou pas de cultures de tomate dans le paysage environnant.

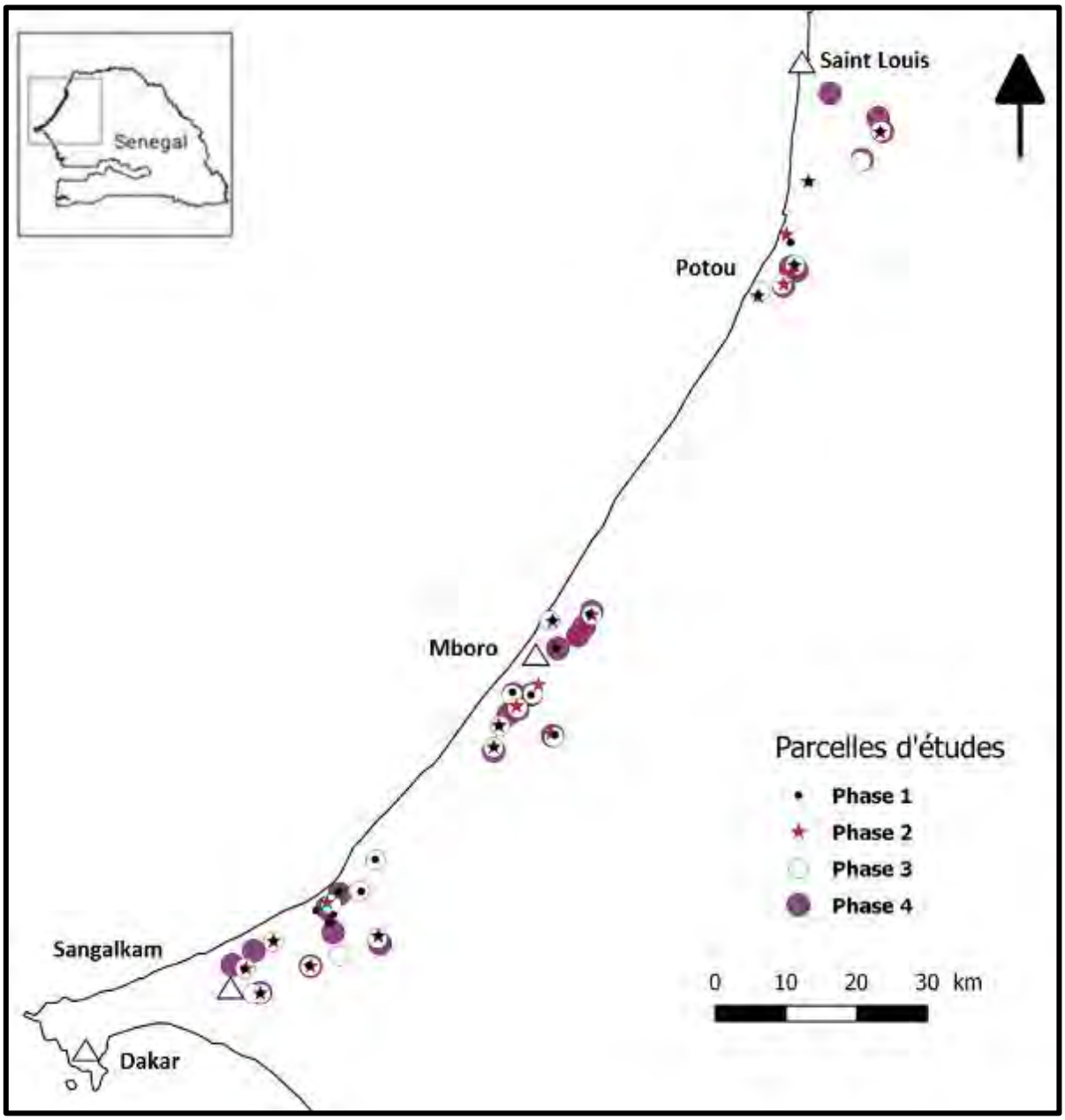

Figure 14: Répartition géographique des parcelles d'études dans la zone des niayes
Phase 1 : oct12-jan13, n=24 parcelles ; Phase 2 : fev13-mai-13n=26 parcelles ; Phase 3 : oct-13 jan-14, n=23 parcelles ; Phase 4 : fév.-14-mai-14, n=25 parcelles.

4. Suivi de la dynamique des populations de *T. absoluta*

4.1 Piégeage des adultes de la mineuse à l'echelle régionale

Le piégeage des adultes s'est effectué avec un piège de type Delta. C'est un piège composé d'une plaque en carton engluée et d'une capsule qui libère l'odeur d'une phéromone sexuelle spécifique qui attire les adultes mâles de *T. absoluta*. Ils restent collés à la plaque et

peuvent y être identifiés et comptés. Le piège à phéromone était suspendu au-dessus des plants de tomate sur un piquet en fer, au milieu de la parcelle. Un piège a été posé sur chacune des parcelles sélectionnées. Le changement de phéromone dans le piège est effectué toutes les quatre semaines (Figure 15).

Figure 15 : Piège de type Delta en plastique sur parcelle de tomate (gauche) Adultes mâles de *T. absoluta* capturés par le piège (droite)

4.2 Piégeages des adultes de *T. absoluta* à l'échelle nationale en saison sèche

Un réseau national de piégeage a été mis en place pour suivre la distribution spatiale de *T. absoluta* au Sénégal (figure 16). Un total de 45 et 49 pièges de phéromone Delta (ISCA, Riverside, USA) ont été placés dans des champs de tomates (sauf dans la zone urbaine, Dakar) de différentes zones agroécologiques du Sénégal en 2014 et 2015, respectivement. Dans chaque piège est déposée une capsule. Cette capsule libère une phéromone sexuelle qui attire les adultes mâles de *T. absoluta.* Le suivi hebdomadaire des pièges a été réalisé pendant six semaines au cours de la saison principale de la culture de la tomate, de février à mai (saison sèche).

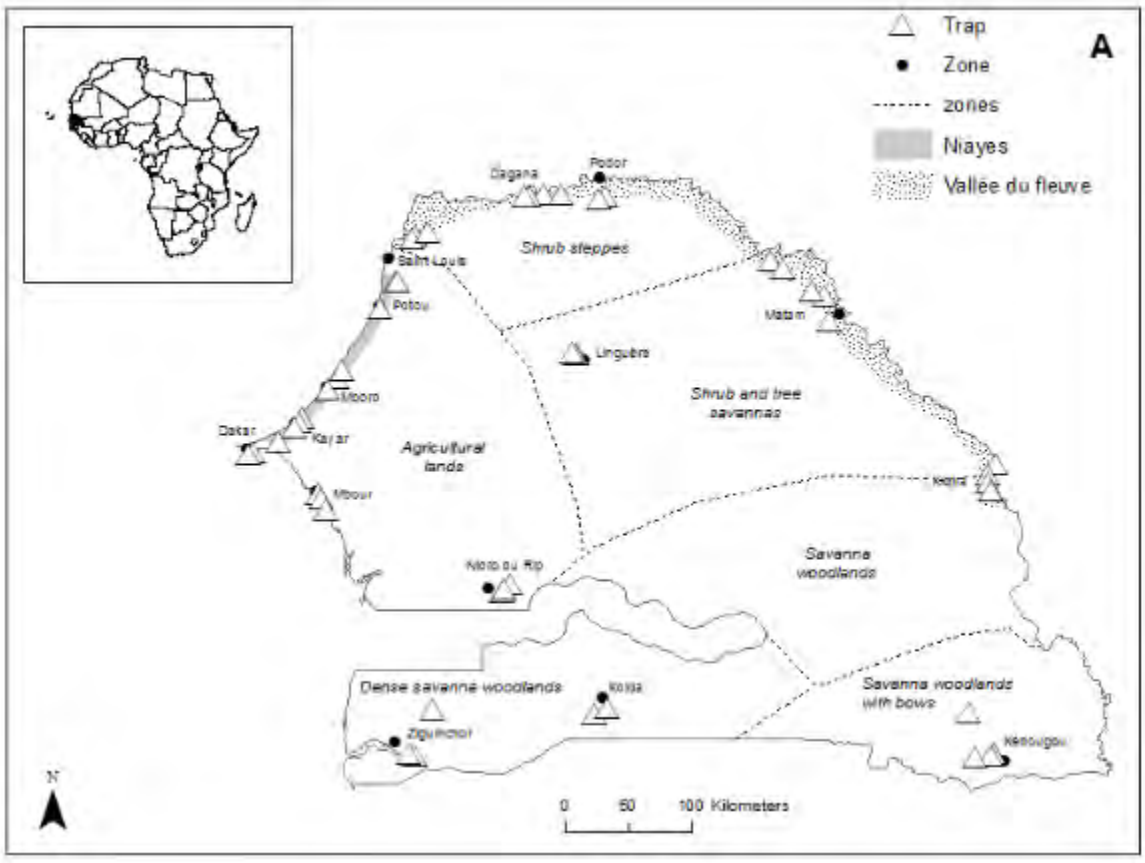

Figure 16 : Réseau de piégeage avec les différents types de végétation au Sénégal

4.3 Piégeage des adultes de *T. absoluta* dans la zone sud des Niayes en saison des pluies

Le suivi de la dynamique des adultes de *T. absoluta* s'est déroulé dans la zone sud des Niayes. Six périmètres maraîchers (Rufisque, Niaga, Deni Biram Ndaw, Keur Mbir Ndao, Tieudème et Ndiéguene) distants d'au moins 4 Km ont été sélectionnés. A l'intérieur de chaque périmètre, deux parcelles de tomate (ou d'une autre Solanacée cultivée lorsqu'il n'y avait pas de parcelle de tomate) ont été sélectionnées au hasard. Lorsqu'une parcelle arrive au stade de la récolte, elle est remplacée par une autre parcelle à l'intérieur du même périmètre (Figur 17). Un piège a été posé sur chacune des parcelles sélectionnées. Un piège témoin (pas de parcelles de Solanacée) a été placé au centre commun d'ISRA-IRD. Le changement de phéromone dans le piège est effectué toutes les quatre semaines.

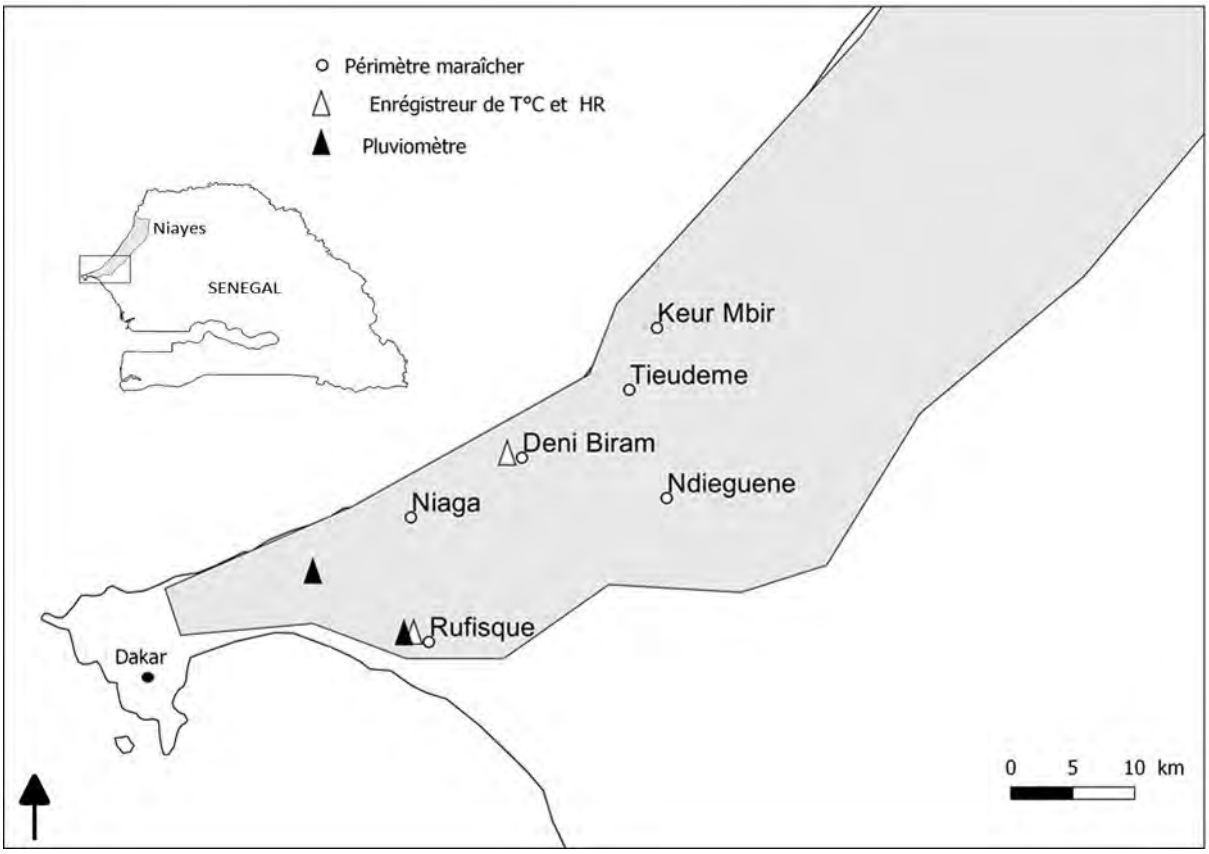

Figure 17 : Localisation du site d'étude

5. Évaluation de l'incidence de *T. absoluta* dans la zone sud des Niayes en saison des pluies

L'incidence et les dégâts de la mineuse ont été observés toutes les deux semaines sur les douze parcelles sélectionnées. Dans chaque parcelle, les folioles minées par *T. absoluta* et le nombre de larves ont été dénombrés sur un échantillon de 30 plants.

6. Collecte des prédateurs dans la zone sud des Niayes en saison des pluies

Lors de l'échantillonnage, les prédateurs de la mineuse ont été collectés par battage et par un aspirateur à bouche pour voir la pression de la prédation sur *T. absoluta*. Le battage consiste à secouer le plant dans un grand sachet plastique et après compter tous les prédateurs de *T. absoluta* qui tombent dans le sachet. Le battage se faisait sur quatre à cinq pieds par parcelle et par quinzaine.

7. Suivi des surfaces en cultures de Solanacées

Pour chaque périmètre, nous avons géo-référencé une fois par mois (de juin à octobre), à l'aide d'un GPS, toutes les cultures de la famille des Solanacées dans un « buffer » de 1 km autour d'une des parcelles sélectionnées au début de la période de suivi. La cartographie des parcelles et le calcul de leur surface ont été effectués en utilisant le logiciel SIG (version 2.16).

8. Recueil des données climatiques

Deux enregistreurs de température et d'humidité relative (Hobo, Prosensor) ont été posés dans deux périmètres maraîchers, Tieudème et Rufisque. Les données pluviométriques de Keur Massar et Rufisque ont été recueillies au niveau de l'ANACIM (Agence nationale de l'aviation civile et de la météorologie).

9. Analyses statistiques des données

Pour determiner les facteurs responsables de la chute des populations de *T. absoluta* durant l'hivernage, le logiciel R (version 3.2) a été utilisé pour l'analyse statistique des données. Les variables à expliquer étaient: le nombre d'adultes capturés par piège par jour et l'incidence du ravageur (proportion de plants présentant au moins une mine avec une larve de *T. absoluta*). Les variables explicatives comprenaient des variables climatiques (profil pluviométrique, humidité relative, température), des variables environnementales (surfaces cultivées en Solanaceae), et des variables locales (culture où le piège était installé ou la culture de la parcelle observée, et le nombre de prédateurs comptés dans la parcelle). Une ou plusieurs variables de chaque catégorie, a été retenue selon sa pertinence au regard des hypothèses testées, ou de son effet significatif sur la variable à expliquer. Les variables retenues ont été intégrées dans le modèle statistique final (Tableau 3). Un Modèle Linéaire Généralisé à effets Mixtes (GLMM) a été construit pour chaque variable à expliquer, en utilisant la fonction (glmer) du package lme4. Chaque modèle a été adapté en utilisant le type de distribution et la fonction de lien appropriés: Poisson pour le nombre d'individus capturés et binomiale pour la proportion de plants infestés. Pour chaque modèle, le périmètre et le piège (ou la parcelle) ont été considérés comme effets aléatoires.

Dans le cas du piégeage national, l'effet année (2014-2015) et du site (15) sur le nombre de papillons piégés ont été analysés à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) basé sur une distribution quasi poisson (lien log).

III. Résultats

1. Incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate

L'évolution des populations larvaires en 2013-14 est détaillée par la Figure 18. Une très faible incidence de *T. absoluta* dans la zone des Niayes a été observée au début de la saison sèche, d'octobre 2013 à janvier 2014. Cependant, des foyers de population de l'insecte ont été enregistrés pendant la fin de la saison sèche, de février 2014 à mai 2014, dans la zone sud des Niayes, où tous les champs surveillés étaient infestés par des larves de *T. absoluta*. La proportion de feuilles infestées était significativement plus élevée dans la zone Sud que dans le Centre ou dans les zones Nord ($F_{2, 45} = 204,9$, $P < 0,001$). On note également un effet significatif de la période saisonnière (début comparé à la fin de la saison sèche) ($F_{1, 44} = 437,5$, $P < 0,001$) et une interaction significative entre la période saisonnière et la zone ($F_{2, 42} = 243,6$, $P < 0,01$)

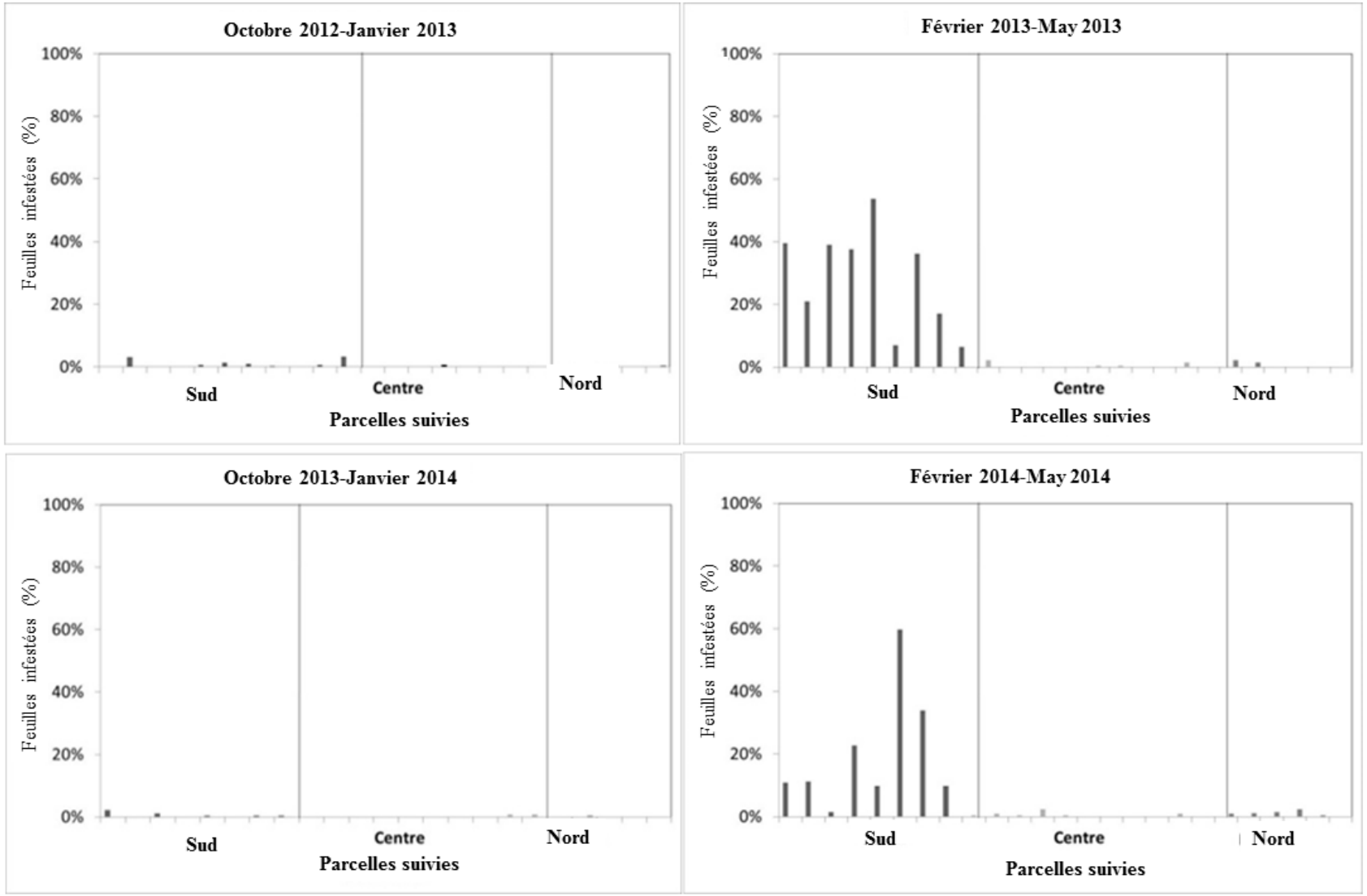

Figure 18 : Incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate dans la région de 'Niayes' (octobre 2012 à mai 2014).

2. Dynamique des populations adultes de *T. absoluta* à l'échelle régionale

Au cours des 18 mois de suivi de la dynamique des populations de *T. absoluta* à l'echelle régionale (mars 2014 à août 2015), le nombre de papillons piégés diffère significativement selon les trois zones étudiées ($F_{2, 194} = 70,4$, $P < 0,001$) (figure 19). Il est plus important à 'Kayar' dans les Niayes 'qu'à' Mbour '($z = 4,3$, $P < 0,001$) et plus abondant à' Mbour 'qu'à Dakar' ($z = 5,5$, $P < 0,001$). Le nombre de papillons piégés été également plus élevé durant la saison sèche comparé à la saison des pluies ($F1, 193 = 27,9$, $P < 0,001$). Les pics de populations ont été observés pendant la deuxième partie de la saison sèche (de février à juin) en 2014 et 2015 (figure 19).

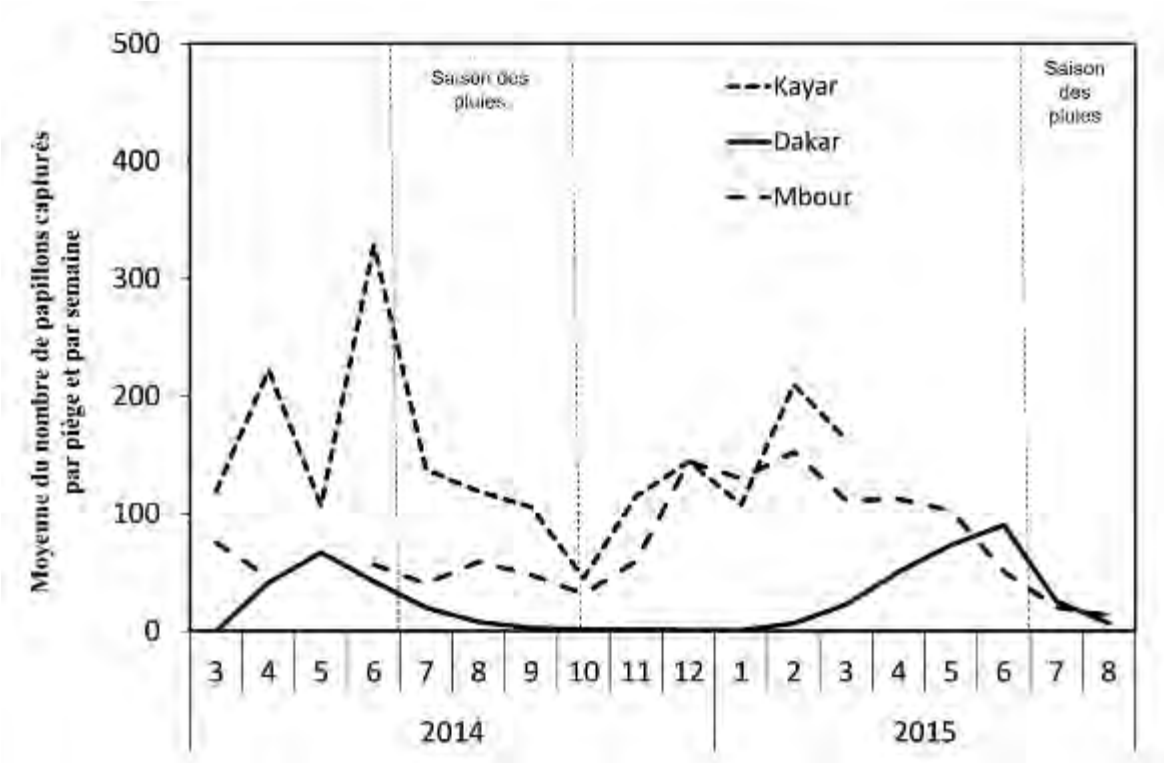

Figure 19 : Abondance des papillons de *T. absoluta* dans trois régions du Sénégal («Mbour», «Dakar» et «Kayar») de mars 2014 à août 2015.

3. Dynamique des populations adultes de la mineuse en saison des pluies.

La dynamique des populations adultes de la mineuse de la tomate a été observée grâce au piégeage du 14 juin au 1er novembre 2016 (Figure 20). On observe une baisse de l'abondance des adultes de 60 à moins de 10 adultes par piège et par jour sur la période considérée, avec une pente plus marquée sur la période du 6 au 20 septembre.

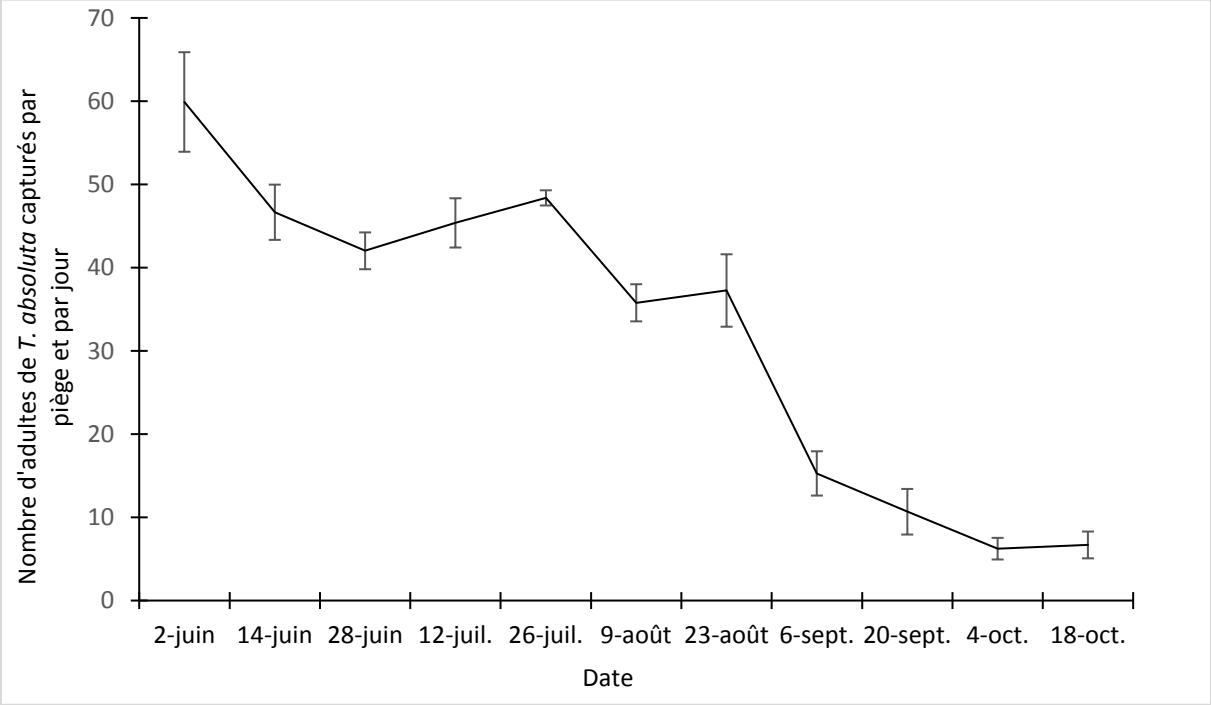

Figure 20 : Evolution des populations d'adultes de la mineuse, *T. absoluta* pendant la période d'étude (du 14 juin au 1er novembre 2016). Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±se)

4. Dynamique des populations larvaires de la mineuse

L'incidence de la mineuse de la tomate sur les cultures de Solanaceae observées est représentée par la proportion de plants présentant au moins une mine avec une larve (Figure 21). Sur les cultures de tomate, on observe une chute brutale de l'incidence de la mineuse après le 06 septembre. A partir du 04 octobre, l'incidence de la mineuse de tomate est pratiquement nulle. A l'opposé, l'incidence de la mineuse sur les cultures d'aubergine augmente après le 06 septembre

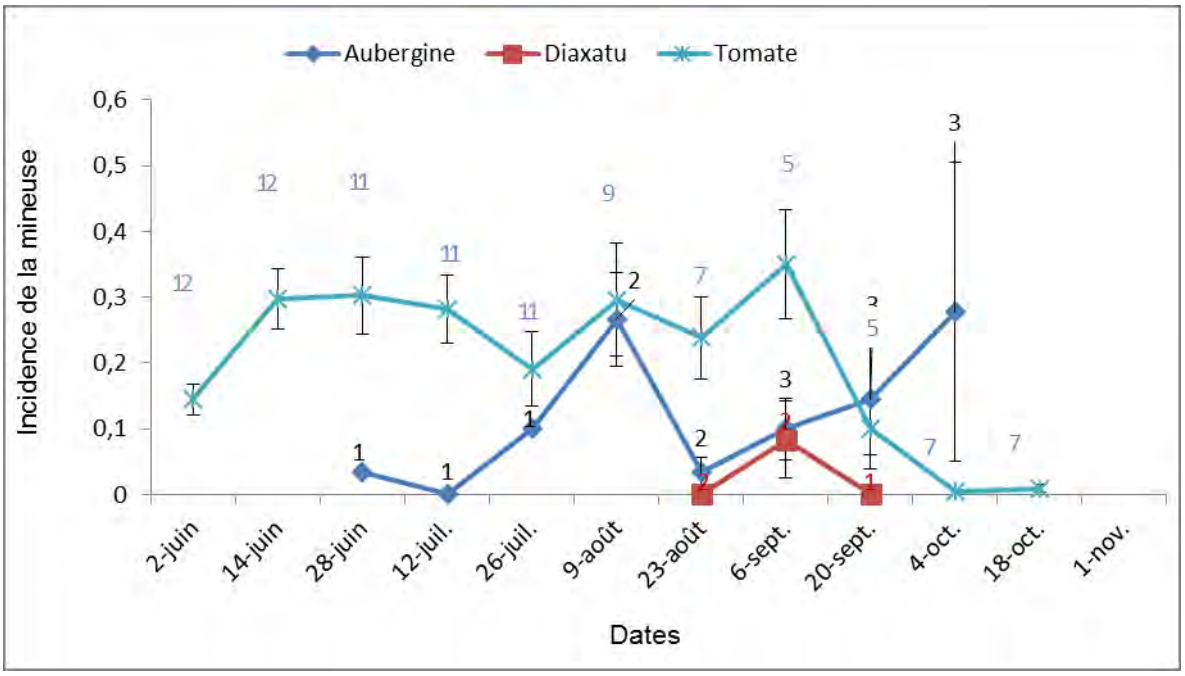

Figure 21 : Incidence (proportion de plants présentant au moins une mine avec larve) de la mineuse de tomate, *T. absoluta* sur culture de tomate et d'aubergine. Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±SE). Les chiffres placés en haut des barres d'erreur indiquent le nombre de parcelles échantillonnées.

5. Dynamique des Prédateurs de la mineuse

L'espèce *N. tenuis* représente 88,3% des prédateurs collectés lors des battages. L'abondance des prédateurs connaît un pic dans la période du 28 juin au 26 juillet. On note, cependant, une chute brutale de cette abondance après le 26 juillet, date correspondant aux premières pluies enregistrées. Les autres prédateurs rencontrés sont : *Orius sp*. (1,4%), les coccinelles (3,1%) et les araignées (7,3%).

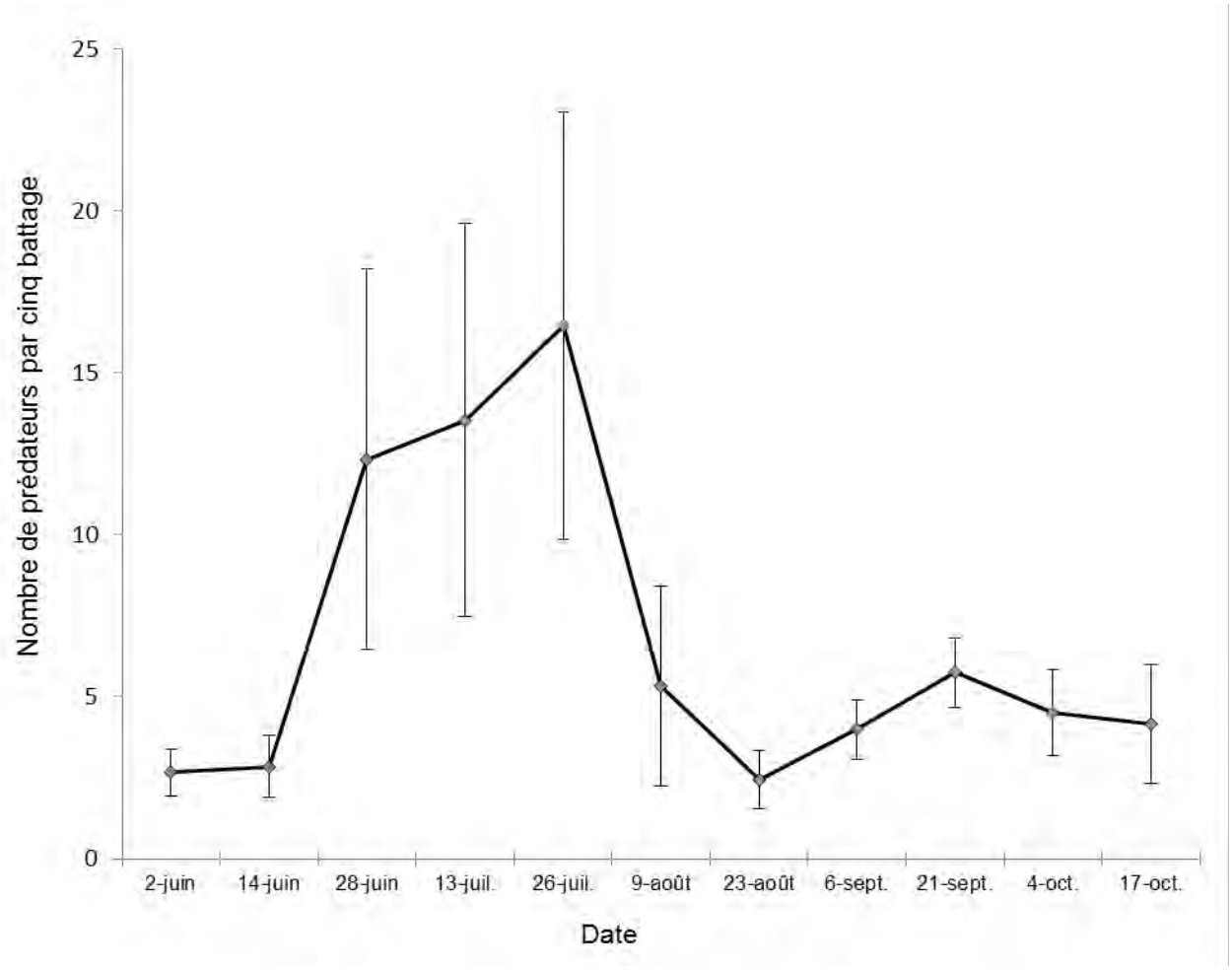

Figure 22 : Evolution de l'abondance des prédateurs de la mineuse dans les parcelles de tomate (5 battages par parcelle). Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±SE).

6. Dynamique des surfaces en solanacées cultivées

Le suivi des surfaces cultivées pendant la saison des pluies nous a permis de confirmer que les surfaces en cultures de Solanaceae diminuent significativement après le début des pluies (Figure 23). Ceci est principalement dû à une diminution importante des surfaces en tomate et aubergine. Le repiquage de la tomate reprend à partir d'octobre.

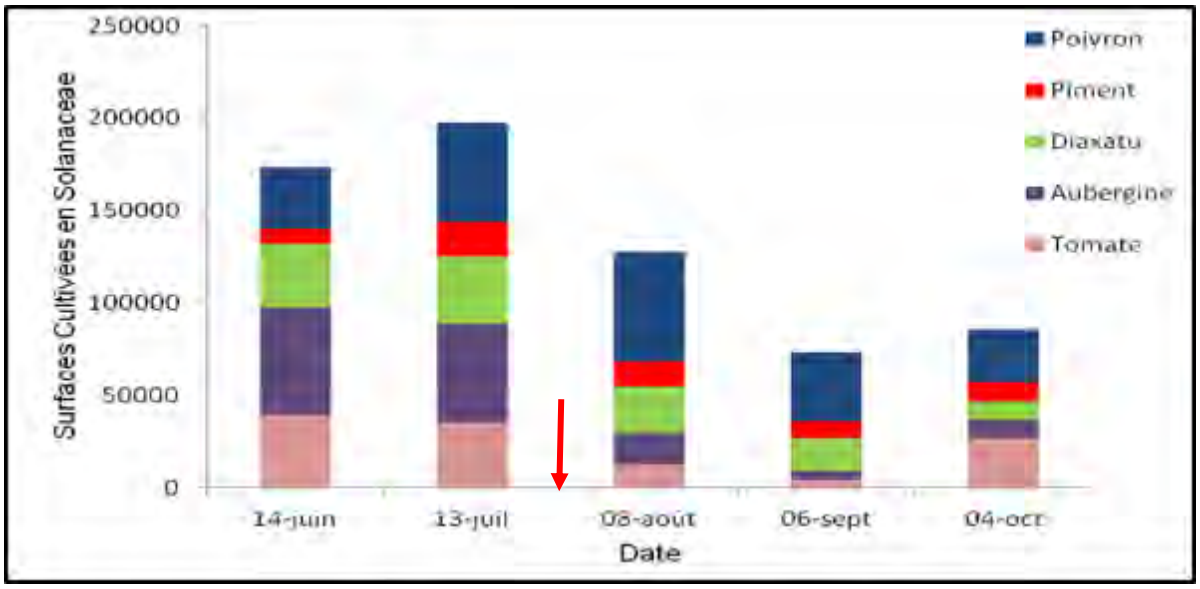

Figure 23 : Evolution des surfaces cultivées en Solanaceae dans les périmètres étudiés. La flèche indique la date à laquelle les premières pluies sont enregistrées (26 juillet).

Lorsque l'on ramène l'incidence de la mineuse (proportion de plants présentant au moins une mine avec larve) dans une parcelle donnée à la surface relative en tomate dans le périmètre concerné, on observe une augmentation importante du ratio dans la période du 26 juillet au 6 septembre, qui traduit une concentration des larves du ravageur sur les parcelles de tomate sur cette période. A partir du 6 septembre, une chute considérable de la surface cultivée en tomate et de l'incidence du ravageur sur tomate a été observée (Figure 24).

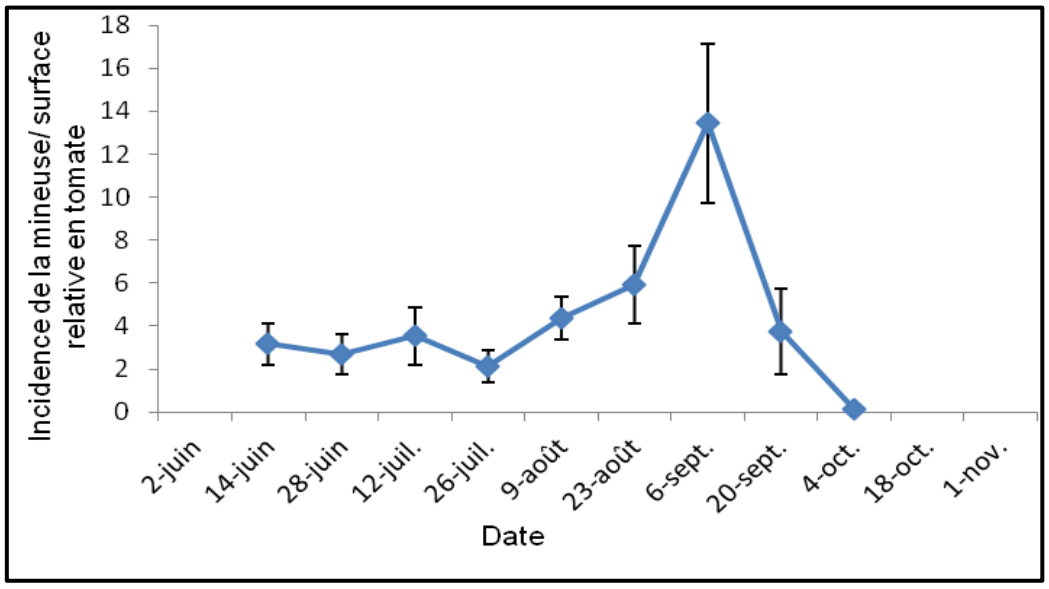

Figure 24: Evolution du rapport entre « incidence de la mineuse » et « surface cultivée en tomate » Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard (moyenne ±SE).

7. Facteurs de variation de l'abondance des adultes et de l'incidence de la mineuse de la tomate

La surface cultivée en tomate dans le périmètre maraîcher a un effet significatif sur le nombre d'individus piégés. Les cultures sur lesquelles les pièges ont été posés n'ont pas été intégrées dans le modèle statistique car elles n'influencent pas significativement le niveau de piégeage. Le nombre de jours de pluies par mois, la surface cultivée en tomate et la surface cultivée en aubergine ont un effet significatif sur l'incidence de la mineuse. Les cultures observées n'influent pas significativement sur l'incidence de la mineuse.

Tableau 2 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives au nombre d'individus capturés par piège par jour et de la proportion de plants infestés par des larves de la mineuse.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr (>|z|)
Adultes piégés				
Surf_tom_mois	2.1751	0.436	4.946	**< 0.001**
Surf_aub_mois	-0.1263	0.2595	-0.487	0.627
Nb_pluies_jour_mois	-0.0045	0.008	-0.747	0.455
Pred_prec	-0.0045	0.002	-2.156	0.065
Incidence larvaire				
Surf_tom_mois	4.7257	1.9998	2.363	**0.016**
Surf_aub_mois	5.2398	1.8685	2.804	**< 0.01**
Nb_pluies_jour_mois	-0.0904	0.0446	-2.025	**0.042**
Pred_prec	-0.0191	0.0230	-0.831	0.406

Nb_pluies_jour_mois: Nombre de jours de pluies par mois. Surf_tom_mois : Surface cultivée en tomate le mois précédent l'observation. Surf_aub_mois : Surface cultivée en aubergine le mois précédent l'observation. Pred_prec : abondance de prédateurs lors du battage précédent l'observation (14 jours avant l'observation).

8. Dynamique des populations de *T. absoluta* à l'échelle nationale

Les Figures 25 et 26 détaillent la dynamique des populations adultes après six semaines de piégeage entre avril-mai en 2014 et 2015. En 2014, les papillons de *T. absoluta* ont été capturés dans 13 des 15 zones suivies (37/45 pièges) (Figure 25). Les papillons n'ont pas été piégés dans la région de 'Kédougou' et 'Matam' (Sénégal oriental). En 2015, les papillons ont été capturés dans toutes les zones surveillées (42/49 pièges) (Figure 26). Le nombre de papillons piégés était significativement plus élevé en 2015 comparé à 2014 ($F_{1, 78}$ = 45,0, P <0,001). Au cours des deux années de suivi, le nombre moyen de papillons piégés par semaine différait significativement d'une région à l'autre ($F_{14, 79}$= 38,9, P <0,001). Cependant, l'abondance des papillons piégés était plus importante sur la partie costale du Sénégal aussi bien en 2014 qu'en 2015, en particulier à Kayar et Mbour. Une interaction significative a été observée entre les zones et les années, en raison de la diminution du nombre de papillons piégés entre 2014 et 2015 à Dakar et Ziguinchor ($F_{14, 64}$ = 2,2, P = 0,017).

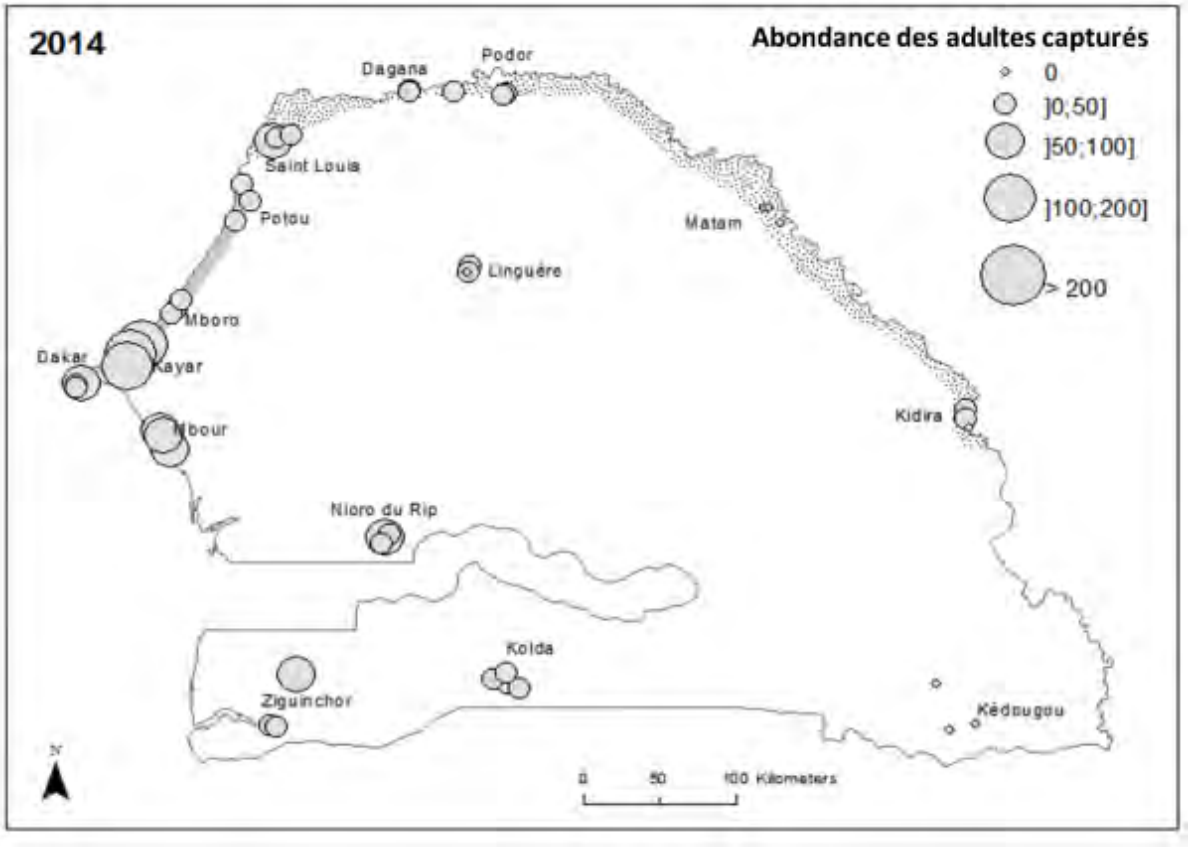

Figure 25: Détection des papillons de *T. absoluta* au Sénégal à l'aide des pièges à phéromone sur une période de six semaines (avril-mai) en 2014.

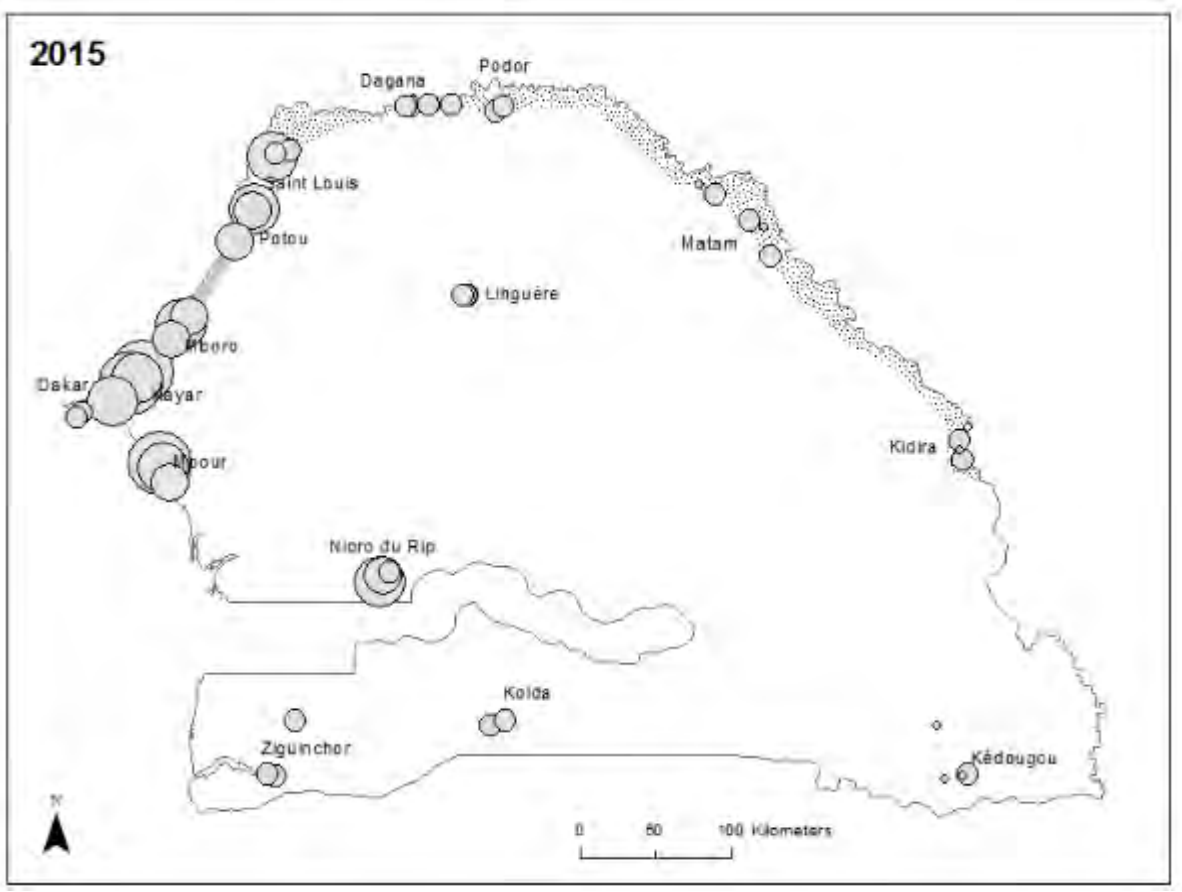

Figure 26 : Détection des papillons de *T. absoluta* au Sénégal à l'aide des pièges à phéromone sur une période de six semaines (avril-mai) en 2015.

IV. Discussion

Le suivi sur le terrain dans les trois zones le long des Niayes («Kayar», «Mboro» et «Potou»), mené sur deux cycles de culture, a montré une très faible incidence de *T. absoluta* au début de la saison sèche, d'octobre 2013 à janvier 2014. Cependant, des foyers de *T. absoluta* ont été enregistrés pendant la fin de la saison sèche, de février à mai en 2014 et 2015, en particulier dans la zone sud de Niayes («Kayar»), où toutes les cultures de tomate étaient infestées par des larves de *T. absoluta.* En outre, 3 champs (sur 9) ont été abandonnés avant la phase de fructification en raison de dommages élevés sur plantes (S. Sylla, données non publiées). Cette même tendance a été observée en Égypte ou Allache Farid (2012) a montré que l'évolution dans le temps des effectifs de *T. absoluta* (adultes, œufs, larves et chrysalides) est plus ou moins importante dans la période allant de 17/03/2011 jusqu'à la fin de la culture 19/5/2011, alors que pendant la première moitié de la saison culturale décembre 2010 – mars 2011 les effectifs étaient faibles. La présence de ce ravageur a été remarquée pendant tout le cycle de développement de la culture de tomate. L'incidence des populations de *T. absoluta* était variable en fonction des champs, ce qui suggère un effet important de la gestion des cultures, probablement de l'utilisation d'insecticide, mais aussi du contexte paysager, par exemple. Le piégeage des adultes de *T. absoluta* et le suivi de l'incidence du ravageur dans les cultures de Solanaceae de six périmètres maraîchers de la zone des Niayes nous a permis d'identifier les facteurs qui affectent la dynamique des populations de la mineuse en saison des pluies.

L'abondance des adultes de la mineuse capturés diminue au cours de la saison des pluies. Ceci peut s'expliquer d'abord par une diminution de la surface cultivée en tomate au cours du mois précédant l'observation. La chute brutale de la population des adultes observée après le 6 septembre, correspond à une baisse importante de la surface cultivée en tomate. La chute de l'abondance des adultes de la mineuse dans les pièges semble provenir principalement de la réduction importante de la disponibilité en ressources (plantes hôtes), en particulier en cultures de tomate.

Pour ce qui est de la dynamique des populations larvaires, les résultats montrent que l'incidence de la mineuse augmente jusqu'au 06 septembre. Cela semble être dû à un effet de concentration des populations larvaires sur les dernières parcelles de tomate, puisque dans la période concernée, le nombre d'adultes capturés dans les pièges a diminué progressivement, en même temps que la surface cultivée en tomate. La chute enregistrée après le 06 septembre peut

être reliée à la diminution importante de la surface cultivée en tomate le mois précédent, qui coïncide avec une période de fortes précipitations enregistrée entre la deuxième quinzaine du mois d'août et la première quinzaine du mois de septembre. Il est difficile de séparer complètement l'effet de ces deux facteurs, la diminution des surfaces en tomate étant liée à l'augmentation des précipitations, qui rend difficile la culture de tomate (Naika et al., 2005). L'impact négatif des précipitations a été également enrégistré sur les populations d'autres micro_lépidoptères comme *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) (Kobori et Amano, 2003). Les données de l'occurrence de *T. absoluta* dans des zones chaudes et sèches comme Zinder (Niger) et Khartoum (Soudan) en Afrique suggèrent que ce ravageur est extrêmement tolérant à la chaleur et pourrait survivre dans les zones où les précipitations annuelles sont nombreuses tant que les plantes hôtes sont disponibles (Tonnang et al., 2015).

Par ailleurs, on observe que lorsque la population larvaire chute sur les cultures de tomate, elle augmente sur les cultures d'aubergine, qui jouent alors le rôle de plante hôte alternative. Les observations des dégâts sur différentes cultures de Solanaceae montrent que l'aubergine douce et l'aubergine africaine constituent des plantes-hôtes alternatives qui pourraient jouer le rôle de réservoir pour les populations de la mineuse en saison des pluies. Par contre, il semble que le piment et le poivron ont un impact non significatif sur la dynamique des populations de la mineuse. Drouai et al. (2016) soutiennent que les plantes hôtes sauvages jouent aussi un rôle sur la propagation de l'insecte, lorsqu'il ya absence des cultures en tomate mais aussi que l'aubergine participe à maintenir les populations de la mineuse. Le fait de trouver une mine sur le *Datura sp* contribue à illustrer cette observation.

Selon Guimapi et al. (2016), les facteurs tels que les hautes températures, l'humidité relative forte, et une production importante de la tomate, facilitent la propagation du ravageur. On ne note pas un effet significatif des prédateurs (dont le représentant majoritaire est *N. tenuis*). Contrairement aux travaux de Desneux et al. (2010) qui rapportent que la prédation peut entrainer 80% de mortalité larvaire de *T. absoluta* au champ. Ce résultat purrait s'expliquer par une chute considérable des populations de prédateurs observée dès l'arrivée de premières pluies.

La distribution spatiale actuelle de la mineuse de la tomate à l'échelle nationale sénégalaise a été cartographiée. En 2014, les pièges à phéromones placés dans 15 zones n'ont pas détecté la présence de papillons de *T. absoluta* dans des zones géographiques éloignées telles que «Kédougou» et «Matam». Cependant, des papillons ont été capturés à 'Kidira', un

carrefour très fréquenté situé sur la route vers le Mali. Il est certain que *T. absoluta* envahisse actuellement les pays voisins, dont la Mauritanie, le Mali, la Guinée Bissau et la Guinée. Cela suggère que le commerce de légumes frais pourrait participer à la dissémination de *T. absoluta*. En 2015, les papillons ont été détectés dans les 15 zones suivies. Au cours de cette période de piégeage de six semaines, l'abondance de papillons piégés a été plus importante sur la partie costale du Sénégal dans l'ensemble de la zone des Niayes et à Mbour. Cette zone peut être particulièrement appropriée en raison de la disponibilité des ressources (production continue de la tomate pour le marché frais) et le climat, avec une température moyenne proche du seuil optimal de développement rapporté à environ 25° C (Tonnang et al., 2015). L'abondance des individus capturés dans la Vallée du fleuve était faible, malgré une grande superficie (4500 ha) de cultures industrielles de tomates à cette période. Cela peut être dûe à une infestation initiale plus faible (une seule saison de culture comparée à une culture continue de tomates dans les Niayes), à des conditions climatiques rigoureuses (température plus élevée et humidité relative moindre) ou à une utilisation intensive d'insecticides (Huat, 2006). De façon inattendue, les papillons de *T. absoluta* ont été piégés dans certaines zones où il n'y a pas de cultures de tomates («Dakar»), ou peu de cultures de tomates («Kidira», «Linguère» et «Kédougou»). La détection des papillons de *T. absoluta* dans les zones arides chaudes telles que «Matam», «Linguère» et «Kidira» confirme que les populations peuvent survivre dans des environnements difficiles. L'espèce semble s'adapter à un large éventail de températures, depuis les températures froides à tempérées jusqu'aux conditions tropicales difficiles, comme au nord du Soudan, où les températures peuvent parfois atteindre jusqu'à 49 ° C en été (Tonnang et al., 2015). *T. absoluta* peut aussi tolérer les environnements secs (Barrientos et al., 1998). Les résultats indiquent également que les populations de *T. absoluta* peuvent persister sur d'autres plantes hôtes, lorsque la tomate, en tant qu'hôte le plus approprié est absent ou rare dans le paysage agricole (Barrientos et al., 1998; Urbaneja et al., 2013). Les pièges à phéromones sexuels se sont révélés efficaces car un grand nombre de papillons ont été piégés en milieu urbain (Dakar). De manière inattendue, les pièges placés à Dakar ont donné une indication constante de la pression globale du ravageur, indépendamment des fluctuations dues à la phénologie des cultures ou aux cultures de tomates dans le paysage environnant. Les pièges à phéromones sont des outils puissants pour la surveillance de la population, mais on peut supposer qu'ils pourraient avoir un effet négatif lorsqu'ils sont placés dans un champ de tomate, en attirant les adultes mâles de *T. absoluta* du milieu environnant.

Conclusion du Chapitre I

Le suivi de la dynamique des populations larvaires de *T. absoluta* entre 2012 et 2014 montre que les infestations sont plus importantes dans la zone sud des Niayes avec de fortes pullulations durant la deuxième moitié de la saison sèche (février-mai). L'incidence s'avère faible dans la première phase de la saison sèche (octobre-janvier).

L'étude confirme que les populations de la mineuse de la tomate sont faibles à la sortie de la saison des pluies. La disponibilité de la ressource en tomate et la pluie sont les principaux facteurs qui affectent la dynamique des populations de la mineuse en saison des pluies. La tomate est l'hôte principal de *T. absoluta* et les cultures d'aubergine douce et d'aubergine africaine sont des hôtes alternatifs qui peuvent constituer un réservoir pour les populations résiduelles de la mineuse en saison des pluies.

Le suivi du ravageur en 2014 et 2015 par piégeage a montré que la mineuse de la tomate, *T. absoluta*, signalée pour la première fois en 2012, s'est rapidement répandue dans tout le Sénégal en 2015. Son abondance locale est principalement tributaire de la production de tomate. Nos résultats confirment le fort potentiel d'invasivité de *T. absoluta* en raison (i) d'une mobilité élevée, (ii) de la capacité à survivre dans des environnements difficiles, (iii) de l'utilisation d'autres plantes hôtes lorsque les cultures de tomate sont rares.

Différentes plantes hôtes cultivées et spontanées ont été signalées, principalement des Solanacées. Ces plantes peuvent agir comme des réservoirs naturels et permettre la persistance des populations de *T. absoluta* dans les zones où les champs de tomate sont absents (Pereyra et Sánchez, 2006; Bawin et al., 2015). Dans une étude antérieure au Sénégal, Brévault et al. (2014) ont détecté la présence de *T. absoluta* sur d'autres espèces comme l'aubergine douce et l'aubergine africaine. Si *T. absoluta* étend sa gamme d'hôtes sur des cultures hôtes non solanacées telles que les Fabacées (niébé ou arachide), son expansion en Afrique de l'Ouest et son impact économique augmenteront drastiquement à l'avenir. Connaitre alors la véritable gamme d'hôtes de l'insecte au Sénégal et le rôle de chaque plante hôte dans la dynamique des populations de l'insecte devient nécessaire, d'où l'objectif du **chapitre II**.

CHAPITRE II.

Inventaire de la gamme d'hôtes de *T. absoluta* et détermination du rôle des plantes hôtes alternatives dans la dynamique des populations du ravageur

Présentation du chapitre II

Ce chapitre est consacré à l'inventaire des plantes hôtes de *T. absoluta* et à leur rôle dans la dynamique des populations du ravageur.

Il s'agit dans un premier temps d'acquérir des données sur les plantes hôtes par observation des dégâts de *T. absoluta* au champ. L'inventaire des plantes hôtes est effectué à partir de prospections dans la zone sud des Niayes.

Dans un deuxième temps, une étude de laboratoire s'attache à préciser le développement et la survie de *T. absoluta* sur différentes plantes hôtes. Il s'agit de vérifier l'hypothèse de Jaenike (1988) selon laquelle la relation «Préférence-Performance» est vérifiée. La performance se définit par l'aptitude des larves à se nourrir et se développer sur une plante donnée et la préférence par le choix de la femelle à déposer ses œufs sur une espèce de plante. Tester cette hypothèse, nous a permis de connaitre la gamme d'hôte de *T. absoluta* au Sénégal et le rôle potentiel de source (bonne performance larvaire) ou de puits (performance larvaire faible ou inexistante) des plantes hôtes sur la dynamique des populations de *T. absoluta*. Il nous a permis également de vérifier l'adéquation entre le choix de site de ponte (préférence) et la capacité de développement des larves (performance).

Cela revient à répondre aux questions suivantes:

- Quelle est la gamme d'hôte de *T. absoluta* au Sénégal?

- Le potential de colonisation par *T. absoluta* des différentes espèces hôtes est-elle influencée par la préférence?

- Y'a –t-il une relation de Préférence-Performance ?

Ce chapitre fait l'objet d' 01 article scientifique :

Article 4 Geographic variation of host use by the invasive tomato leafminer *Tuta absoluta*: implications for host range expansion

Serigne SYLLA, Thierry Brévault, Lucie Monticelli, Karamoko Diarra, Nicolas Desneux.

Soumis dans Journal Biological invasions

I. Introduction

La capacité de choisir un site approprié pour le bon développement de sa progéniture affecte le succès reproducteur d'un individu (Bell, 2012). Chez les femelles d'insectes, le choix du site de ponte (plante hôte) est important parce qu'il est habituellement la première ressource à laquelle la progéniture, souvent peu mobile, aura accès. Aux termes, il devrait y avoir une relation étroite entre la préférence des femelles pour certains sites de ponte et la performance larvaire. La relation entre la préférence de ponte des herbivores polyphages ou oligophages (Hypothèse de Préférence-Performance) a été une préoccupation centrale de la théorie de l'évolution (Jaenike, 1978; Thompson, 1988). Cette théorie est basée sur une simple observation d'Elton (1927) selon laquelle les herbivores adultes pondent leurs œufs lorsque la performance des descendants est optimale (Jaenike, 1978; Thompson, 1988). Cette relation n'a pas été observée sur plusieurs espèces phytophages (Mayhew, 1997). En effet, les femelles oligophages sont capables de choisir l'hôte le plus approprié au niveau de la performance larvaire tandis que chez les polyphages, le choix du site de ponte n'est pas forcément lié à la performance larvaire (Thompson, 1988; Gripenberg et al., 2010; Gómez Jiménez et al., 2014).

En général, le comportement de ponte des femelles répond à deux objectifs: pondre les œufs dès que possible et les déposer dans un environnement idéal. Dans certaines conditions, ce comportement est adaptatif. Dans la nature, de nombreux facteurs peuvent influencer ce compromis. Selon Thompson et Pellmyr (1991), la qualité nutritionnelle de l'hôte est l'un des principaux facteurs participant au choix de ponte des femelles dans la mesure où il affecte la performance des larves, mais aussi leurs capacités reproductives une fois adultes (Carriere, 1992; Delisle et Hardy, 1997). Elle peut également affecter indirectement les herbivores en augmentant le taux de mortalité larvaire. Par exemple, une faible quantité d'azote dans les plantes peut réduire le taux de croissance des larves (Rausher, 1981).

Par conséquent, si l'hôte optimal n'est pas disponible, la femelle est obligée de pondre ses œufs sur les plantes moins favorables au développement de sa progéniture lorsque son espérance de vie diminue ou bien pour réduire le temps consacré à la recherche de bonnes cultures et les dépenses énergétiques (Roitberg et al., 1992). Les préférences de ponte des femelles peuvent aussi être influencées par la présence d'ennemis naturels dans l'environnement (Biere et al., 2002; Denno et al., 1990). Certaines plantes refuges,c'est-à-dire des niches sans prédateurs,

ayant une qualité nutritionnelle inférieure peuvent être un choix de site de ponte préféré de femelles lorsqu'elles réduisent le risque de prédation (Williams et al., 1983).

De nombreuses autres plantes hôtes ont été signalées chez *T. absoluta* (tableau 1). Cependant, les préférences de ponte et les performances larvaires sur les principales plantes hôtes ont été partiellement évaluées, en particulier dans les zones récemment envahies. Pereyra et Sánchez (2006) ont montré que la tomate était plus adaptée que la pomme de terre (*S. tuberosum* L.) au développement des larves, mais que *T. absoluta* pourrait devenir un ravageur pour la culture de la pomme de terre en Argentine. La capacité élevée des larves de *T. absoluta* à se développer sur différentes variétés de pomme de terre a été observée en laboratoire (Pereyra et Sánchez, 2006; Caparros Megido et al., 2013). *T. absoluta* a également été signalé dans des expériences en laboratoire à pondre des œufs et se développer sur des espèces sauvages (*S. nigrum* L., *Atropa belladonna* L., *Datura Stramonium* L.) (Bawin et al., 2015).

Tableau 3:Gamme de plantes hotes de *T. absoluta* de l'aire d'origine à la région envahie

Région	Famille	Plante hôte	Common name	Reference	Importance
Native South America	Solanaceae	*Solanum lycopersicum*	Tomate	Vargas (1970)	+++
		Solanum tuberosum	Pomme de terre	Campos (1976)	++
		Solanum melongena	Aubergine	Galarza and al 1984)	++
		Solanum sisymbriifolium	Litchi tomato	Galarza and al (1984)	+
		Capsicum annuum	Poivron	García and Espul (1982)	+
		Nicotiana tabacum	Tabac	Mallea et al. (1974)	+
Invaded Europa	Solanaceae	*Solanum lycopersicum*	Tomato	Urbaneja et al. (2007)	+++
		Solanum tuberosum	Potato	Ferracini et al. (2012)	+++
		Solanum melongena	Aubergine	Ferracini et al. (2012)	++
		Solanum muricatum	Pepino	Fera (2009)	+
		Capsicum annuum	Piment	Portakaldali et al. (2013)	+
		Nicotiana tabacum	Tabac	Desneux et al. (2010)	+
		Physalis peruviana	Cape gooseberry	Tropea Garzia (2009)	+
	Fabaceae	*Phaseolus vulgaris*	Haricot	Fera (2009)	+
Invaded Africa	Solanaceae	*Solanum lycopersicum*	Tomate	Kharroubi (2008)	+++
		Solanum tuberosum	Patate	Guenaoui (2008)	++
		Solanum melongena	Aubergine	Guenaoui (2008)	++
		Solanum aethiopicum	Aubergine africain	Brévault et al. (2014)	+
		Capsicum annuum	Piment	Ouardi et al. (2012)	+

Nous avons mené deux expériences pour répondre aux questions suivantes: (i) les femelles de *T. absoluta* montrent- elles une préférence de ponte pour des plantes hôtes particulières; (ii) les larves qui se nourrissent sur différentes plantes hôtes présentent-elles des performances différentes (survie, taux de croissance des individus de l'œuf à l'adulte), (iii) y'a –t-il une relation de Préférence-Performance de *T. absoluta* sur les différentes plantes hôtes testées.

Beaucoup de plantes sont citées comme plantes hôtes de *T. absoluta* dans la littérature. Cette étude sur la préférence de ponte des femelles et sur le succès du développement larvaire doit permettre d'identifier les plantes hôtes qui participent à la dynamique des populations de de l'insecte au Sénégal.

II. Matériel et Méthodes

1. Expérimentation au terrain

L'étude des plantes hôtes de *T. absoluta* a été abordée par une prospection des plantes spontanées et des cultures de Solanacées, en tant que plantes hôtes potentielles de la mineuse dans la zone la plus infestée, à savoir les Niayes. Le suivi d'un ensemble de 527 parcelles de solanacées et plantes sauvages a été effectué tout au long des campagnes de culture 2014 et 2015 dans la principale zone de production de légumes au Sénégal (Niayes) afin d'évaluer la gamme de plantes hôtes de *T. absoluta*. Dans chaque champ échantillonné, 24 plants ont été sélectionnés au hasard et les mines de *T. absoluta* comptées.

2. Expérimentation au laboratoire

La provenat de collecte de larves sur cultures de tomate dans la zone de Niayes en janvier 2015 a été utilisée dans l'expérimentation au laboratoire. La colonie a été élevée dans des cages à maille (120 x 70 x 125 cm, MegaView Science, Taiwan). Les larves se développent sur des plants de tomate et les adultes sont nourris avec un mélange de miel et d'eau (10%).

Figure 27: Cages d'élevage de *T. absoluta*

Sur la base d'observations de terrain réalisées au Sénégal, six plantes hôtes principales ont été sélectionnées pour évaluer l'acceptation, la préférence de ponte et la performance larvaire de *T. absoluta* au laboratoire: tomate *(S. lycopersicum* cv. Xina), aubergine (*S. melongena* cv Kallenda), aubergine africaine (*S. aethiopicum* cv. Keur Mbir Ndao), pomme de terre (*S.*

tuberosum cv. Alaska), piment (*C. frutescens* cv. Bombardier) et poivron (*C. annuum* cv. Goliath). Les plantes ont été cultivées en serre sous de petits pots (diam. 10 cm, hauteur 9 cm) avec du compost commercial (substrats Jiffy) (Figure 28).

Figure 28 : Plants de solanacéees dans la serre à l'ucad.

2.1 Acceptation et préférence de ponte

L'acceptation (proportion du nombre de femelles ayant pondus sur chaque plante hôte) et la préférence de ponte des femelles (nombre d'œufs pondus sur une plante) pour les six espèces de plantes hôtes sélectionnées ont été évaluées à partir des tests de non choix. Les femelles gravides ont été considérées comme étant accouplées car elles ont été maintenues avec les mâles pendant un minimum de 5 jours avant d'être utilisées. Les tests ont été réalisés dans des cages cylindriques en plastique (10 cm de diamètre et 20 cm de hauteur) contenant une seule plante de quatre semaines. Les œufs ont été comptés sur les plantes 24 heures après l'introduction des femelles. Douze répétitions ont été effectuées pour chaque espèce hôte (Figure 29).

Figure 29: Microcosmes (pots avec des plants de solanacées)

2.2 Performance larvaire

Pour chacune des six plantes hôtes, 2 à 3 œufs par plante (10-15 plantes) ont été placés individuellement sur des feuilles sélectionnées de façon aléatoire parmi les six plantes hôtes sélectionnées et recouverts d'un sac en maille (Figure 30). L'éclosion des œufs, le nombre de larves atteignant le stade pré-pupe et l'émergence des adultes ont été contrôlés tous les jours. L'expérimentation au laboratoire a été réalisée dans une chambres climatique à 25 ± 2° C, 60 ± 10% de R.H. et une photopériode de 16L: 8D (Heures).

Figure 30 : Test de performance larvaire sur des plants de solanacées

3. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant la version R 3.2.3 (R Core Team 2015). L'acceptation et la préférence de ponte sur les six espèces de plantes hôtes testées ont été analysées à partir d'un modèle linéaire généralisé (GLM en stats) avec une distribution binomiale des erreurs (link = logit) et une distribution d'erreur de Poisson (link = log), respectivement. Des comparaisons multiples des valeurs moyennes ont été effectuées avec le test post hoc post-test de différence la plus faible (Tukey) (P <0,05) à l'aide du package «multcomp».

Pour la performance larvaire, un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution binomiale (link = logit) a été utilisé pour analyser l'effet des espèces de plantes hôtes sur la survie des oeufs et des larves. Une fois le résultat significatif, le GLM a été suivi d'un test de comparaisons multiples de Tukey à l'aide du package «multcomp».
La corrélation entre la performance des larves (survie des larves) et l'acceptation des femelles (proportion de femelles ayant pondu) ou la préférence de ponte (nombre moyen d'œufs pondus par femelle par jour) a été évaluée en utilisant la corrélation de Pearson.

III. Résultats

1. Prospection des cultures de solanacées et plantes sauvages

Le tableau 4 représente l'occurrence et l'incidence de *T. absoluta* dans cultures de solanacées. L'occurrence se définit par le pourcentage de parcelles observées avec au moins une plante infestée et l'incidence par le pourcentage de plantes avec au moins une mine de *T. absoluta.* La plupart des cultures de tomate suivies dans les Niayes du Sénégal présentaient des symptômes de présence de *T. absoluta* (> 90% d'occurrence). Les dégâts causés par *T. absoluta,* ont également été fréquemment observés dans les cultures de *S. melongena* et *S. tuberosum* (> 50% d'occurrence). L'incidence de la mineuse a été plus élevée dans les cultures de tomate, avec une moyenne de 54% de plantes infestées. Le ravageur peut également causer des dommages, dans une moindre mesure, à d'autres plantes cultivées de Solanacées telles que la pomme de terre (*S. tuberosum*), l'aubergine (*S. melongena*), l'aubergine africaine (*S. aethiopicum*) et le poivron (*C. annuum*). Peu de symptômes de *T. absoluta* ont été rencontrés sur piment (*C. frutescens)* ou l'incidence est trèsfaible (Tableau 4).

Tableau 4: Occurrence et incidence de *T. absoluta* sur les plantes hôtes solanacées dans la zone des Niayes au Sénégal (2014-2015).

Espèce	Nombre de parcelles prospectées (N)	Occurrence (%)	Moyenne plants infestés (%)	Max plants infestés (%)
S. melongena	123	61,0	17,3	100
S. aethiopicum	45	35,6	7,8	90
C. annuum	69	20,3	3,9	100
S. lycopersicum	226	90,4	53,8	100
C. frutescens	20	25,0	2,8	20
S. tuberosum	40	70,0	24,0	100

2. Acceptation et préférence de ponte

Les femelles de *T. absoluta* ont montré une plus grande acceptation de ponte sur *S. lycopersicum* (11/12) que sur *S. tuberosum* (8/12) et *S. aethiopicum* (7/12) ($\chi^2_{5,66}$ = 65.45, *P* <0.001). L'acceptation de ponte sur *S. melongena* (9/12) a été intermédiaire (Figure 32). L'acceptation des femelles à pondre sur *C. annuum* a été significativement plus faible (3/12) alors qu'aucun œuf n'a été déposé sur *C. frutescens*. La souche a montré une meilleure acceptation de ponte pour *S. lycopersicum* et *S. melongena*.

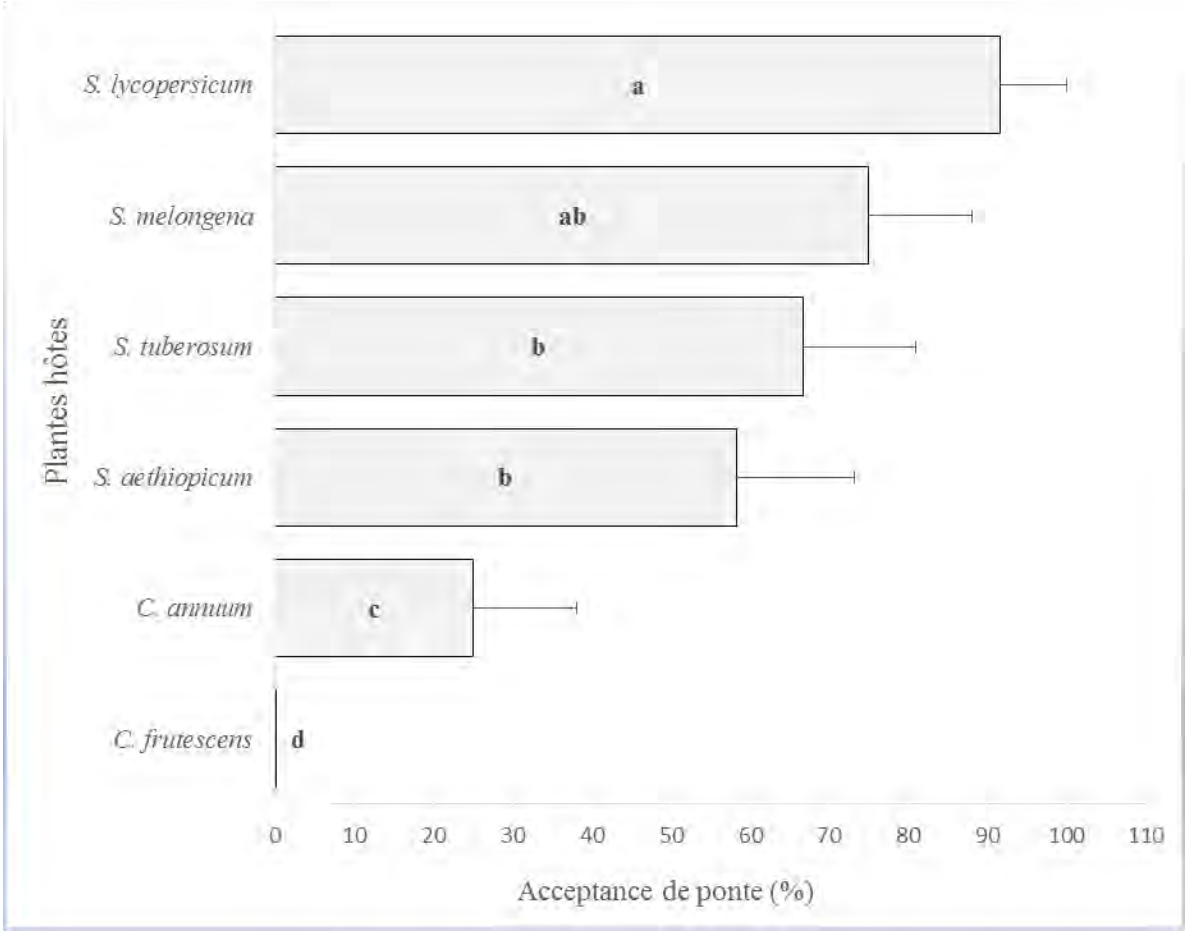

Figure 31 : Acceptation de ponte (Proportion de femelles de *T. absoluta* qui ont pondu au moins un œuf ± SEM) sur différentes plantes hôtes solanacées.

Les femelles ont également montré une préférence plus élevée pour *S. lycopersicum,* (11,3 œufs), suivie de *S. melongena* (5,7 œufs) ($F_{5, 66} = 22{,}93$, $P < 0{,}001$). Peu d'œufs ont été pondus sur *S. tuberosum* (3 œufs) et *S. aethiopicum* (1,8 œuf) ou *C. annuum* (0,5 œuf) alors qu'aucun œuf n'a été pondu sur *C. frutescens. S. lycopersicum* est la plante hôte préférée, suivie de *S. melongena* (Figure 32).

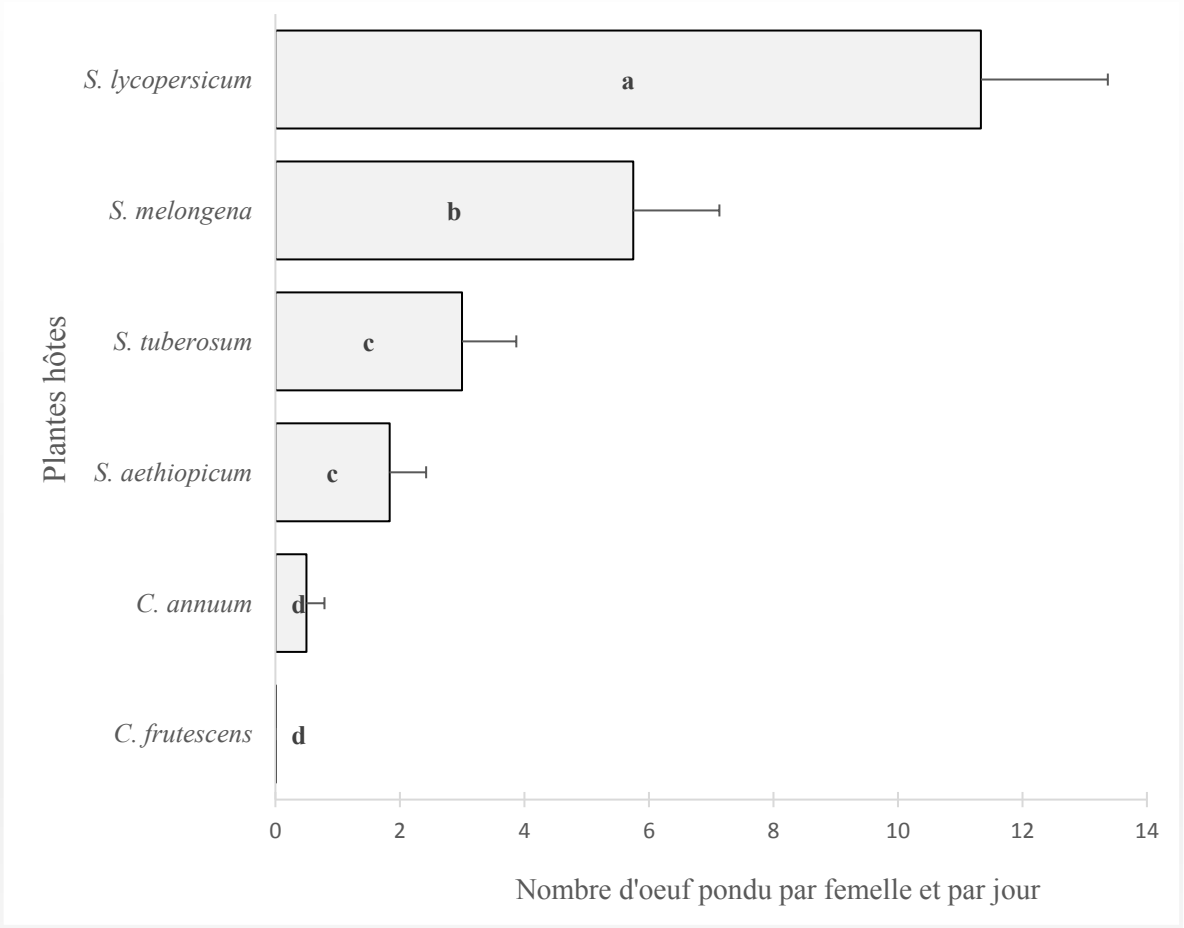

Figure 32 : Préférence de ponte (moyenne du nombre d'œufs pondus par les femelles de *T. absoluta* ± SEM) sur différentes plantes hôtes solanacées

3. Performance larvaire

La proportion d'œufs atteignant le stade adulte varie significativement selon les plantes testées ($\chi_{25,174}$ = 179,09, P <0,001) (tableau 5). Le taux de survie n'est pas significativement différent sur *S. lycopersicum* et *S. melongena*, mais est plus élevé sur *S. lycopersicum* que sur *S. tuberosum* et *S. aethiopicum*. Il y a peu ou pas de survie sur *C. annuum* et *C. frutescens*, respectivement. Le temps de développement de l'œuf à l'adulte diffère également de façon significative selon les plantes hôtes ($\chi_{24,56}$ = 9,24, P < 0,001) (tableau 5). Il est plus court lorsque les larves se nourrissent de *S. lycopersicum*. Le temps de développement de l'œuf à l'adulte n'a pas été mesuré sur le piment car les œufs déposés sur *S. frutescens* n'ont pas éclos.

Tableau 5 : Performance larvaire (survie et temps de développement de l'œuf à l'adulte) sur six cultures de Solanacées

Espèces végétales	Survie (%)	Temps de développement (Jourss)
S. lycopersicum	66,6 *a*	21,2 *a*
S. melongena	50,0 *ab*	25,3 *b*
S. tuberosum	40,0 *bc*	25,1 *b*
S. aethiopicum	36,6 *bc*	28,5 *c*
C. annuum	10,0 *d*	34,0 *d*
C. frutescens	0,0 *e*	–

Une forte corrélation entre l'acceptation de ponte et la survie des adultes (r = 0,98, P <0,001) (figure 33) est observée. La préférence de ponte est significativement corrélée avec la survie des adultes (r = 0,90 ; P = 0,013) (figure 34).

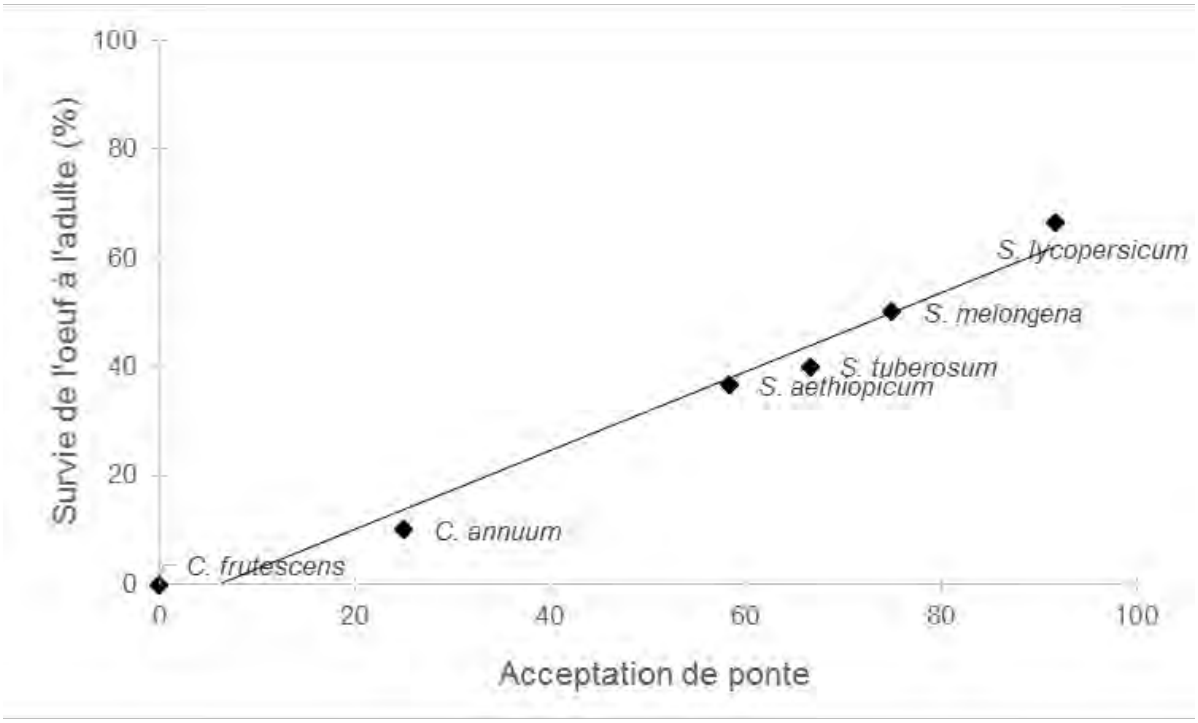

Figure 33: Corrélation entre l'acceptation de ponte des femelles de *T. absoluta* et la survie de l'œuf à l'adulte sur six solanacées

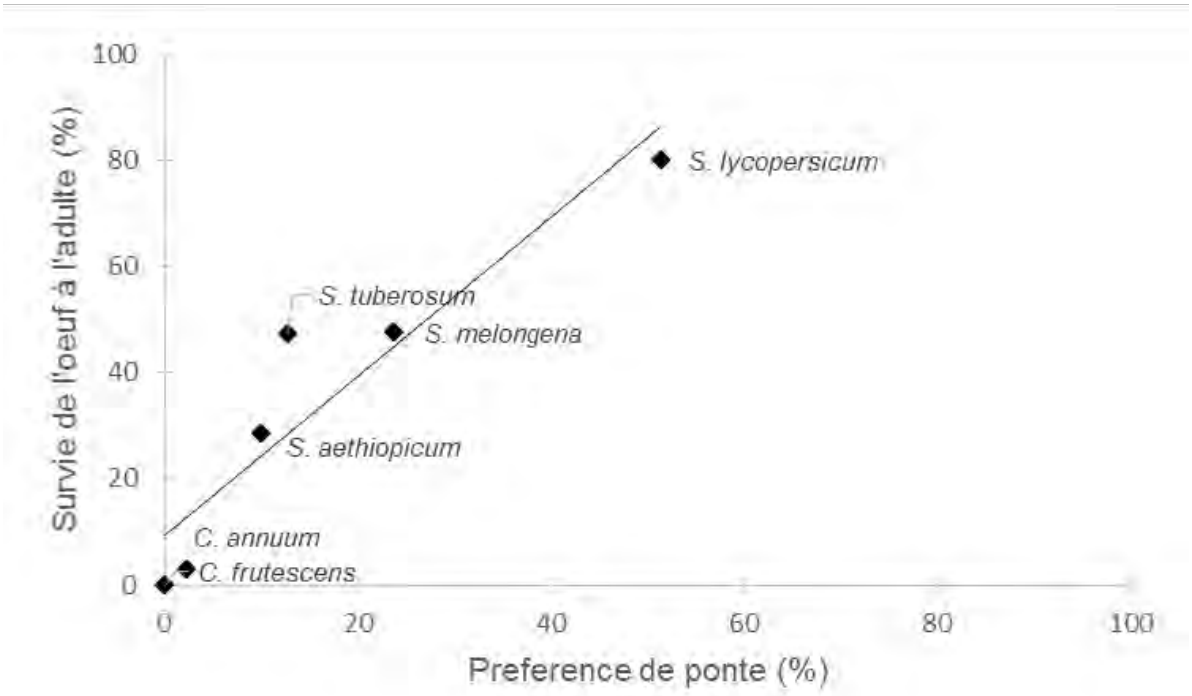

Figure 34: Corrélation entre la préférence de ponte des femelles de *T. absoluta* et la survie de l'œuf à l'adulte sur six solanacées

V. Discussion

1. Hiérarchisation des plantes hôtes liée à une Préférence –Performance différente

Sur une période de deux ans, *Tuta absoluta* a été enregistrée régulièrement dans six cultures de solanacées (*S. lycopersicum, S. melongena, S. tuberosum, S. aethiopicum*, *C. annuum, C. frutescens*) au Sénégal. Ces résultats indiquent que *T. absoluta* préfère la tomate, mais peut aussi coloniser des hôtes alternatifs. L'apparition de *T. absoluta* sur ces hôtes résulte de la préférence de ponte des femelles et du développement larvaire. Il est également remarqué chez les insectes phytophages, des variations saisonnières de l'utilisation des plantes hôtes, c'est-à-dire que les insectes migrent vers une plante hôte secondaire lorsque la qualité et / ou la quantité de la plante hôte primaire diminue dans le milieu (Matsubayashi et Katakura, 2009). Beaucoup de solanacées ont été citées comme plantes-hôtes (Colomo et al., 2006), mais les données sur l'aptitude des larves à boucler leur cycle sur une plante donnée sont rares.

La tomate peut être considérée comme une plante préférée par les femelles et favorisant une bonne performance de la progéniture. En outre, Pereyra et Sánchez (2006) ont démontré que les temps de développement de *T. absoluta* étaient plus courts sur la tomate que sur la pomme de terre. Des paramètres tels que le temps de développement des stades juvéniles, la longévité des adultes et la fécondité des femelles, ont permis de confirmer que la tomate est la plante hôte la plus appropriée pour le ravageur (Abbes et al., 2016). Les plantes alternatives comme l'aubergine douce, l'aubergine amère, la pomme de terre restent des hôtes secondaires de *T. absoluta*. Ils servent à maintenir la population lorsque la tomate n'est pas disponible ou en faible quantité dans le milieu. Ces plantes hôtes peuvent être considérées comme des réservoirs des populations de l'insecte. En Turquie, il a été signalé que la mineuse provoquait des pertes de rendement significatives sur la pomme de terre en l'absence de l'hôte principal, la tomate (Unlu, 2012). De même, Caparros Megido et al. (2013) ont constaté que *T. absoluta* a une grande capacité à se développer sur les cultures de pomme de terre. La forte incidence de *T. absoluta* observé sur le terrain et nos résultats au laboratoire ont montré une forte performance des larves corrélée à un choix de site de ponte des femelles élevé sur aubergine. Ces résultats sont en désaccord avec Pereyra et Sanchez (2006) qui ont précédemment rapporté que les femelles adultes de *T. absoluta* ne pondaient pas sur les feuilles d'aubergine et que les larves n'arrivaient pas à terminer leur cycle de développement. La possibilité d'utiliser des hôtes secondaires permet la présence continue de *T. absoluta* tout au long de l'année en l'absence de

la culture de la tomate et ceci a été observé sur l'aubergine douce et aubergine africaine en saison des pluies (Figure 21).

Chez la plupart des insectes oligophages, la plante hôte consommée par une larve dépend du choix du site de ponte des femelles (Thompson, 1988; Gómez Jiménez et al., 2014). Par conséquent, le site de ponte est un facteur critique pour le développement des larves. Dans la nature, il arrive que *T. absoluta* ponde ses œufs sur des plantes hôtes de faible qualité nutritionnelle comme le piment (*C. frutescens*) et le poivron (*C. annuum*). De telles plantes hôtes pourraient être considérées comme des puits (plantes pièges) pour *T. absoluta*. L'étude montre que l'acceptation de l'hôte et la préférence de ponte sur les plantes hôtes sont assez bien corrélées à la survie de l'œuf à l'adulte. Une forte corrélation de préférence-performance montre que la disponibilité locale de l'aubergine africaine comme plante hôte ne compromet pas la relation de préférence-performance. Cette plante peut servir de réservoir lorsque l'abondance de cultures de tomate est faible.

Une relation de préférence-performance positive ne signifie pas que les femelles ne pondent pas d'œufs sur des hôtes de mauvaise qualité nutritionnelle. Les plantes peuvent avoir des stimuli de ponte appropriés, mais la survie peut être très faible (Gupta et Thorsteinson 1960). Dans la nature, de nombreux facteurs peuvent influencer ce compromis. La performance sur les plantes hôtes doit également inclure les réponses du troisième niveau trophique, comme les ennemis naturels qui peuvent réduire l'incidence sur l'hôte (Zhang et al., 2009). Les préférences de ponte des femelles peuvent être influencées par la présence d'ennemis naturels dans l'environnement (Denno et al., 1990; Biere et al., 2002). Certaines plantes refuges (c'est-à-dire des niches sans prédateurs) ayant une qualité nutritionnelle inférieure peuvent être un choix de site de ponte préféré de femelles lorsqu'elles réduisent le risque de prédation (Williams et al., 1983). Les femelles de *P. xylostella* semblent être moins en mesure de sélectionner un meilleur hôte pour sa progéniture une fois que les plantes hôtes sont pré-infestées par des larves conspécifiques.

La bonne performance des larves correlée à la préférence de ponte de *T. absoluta* sur l'hôte optimal tomate donne un aperçu de la gamme étroite d'hôtes de *T. absoluta*. Cependant, même si l'évolution de sa gamme d'hôtes n'a pas été observée, par exemple sur l'arachide (fabacée) au Sénégal, comme c'est le cas sur un autre fabacée, haricot (*Phaseolus vulgaris*) en Italie (EPPO 2009), le ravageur reste une grande menace pour la production de tomate. Une

forte corrélation entre la préférence et la performance pourrait pousser *T. absoluta* à maximiser son aptitude et à maintenir sa population dans un agroécosystème maraîcher.

Conclusion du Chapitre II

Les prospections au champ visant à identifier les plantes hôtes de la mineuse de la tomate ont mis en évidence 6 espèces hôtes cultivées au Sénégal : tomate, aubergine, aubergine africaine, pomme de terre, poivron et piment. Par ailleurs, l'étude de la préférence de ponte et de la performance larvaire a permis de mieux cerner le rôle des différentes hôtes dans la dynamique des populations de *T. absoluta*. Parmi ces espèces hôtes, la tomate reste l'hôte optimal et la plante « source » tandis que certaines peuvent être considérées comme des hôtes « réservoirs » (aubergine, aubergine africaine, pomme de terre). Les plantes comme le piment et le poivron, accidentellement colonisées, pourraient même jouer un rôle de puits.

La caractérisation de la gamme d'hôtes de ce ravageur nuisible de la tomate est un élément important dans le développement de stratégies de lutte. Elles fournissent des informations essentielles pour une organisation spatiale et temporelle des cultures et pour la gestion des mauvaises herbes, comme hôtes potentiels de la mineuse.

Les programmes de recherche sur la biologie de *T. absoluta* sont généralement justifiés par l'importance économique de cet insecte mais on peut également souligner l'intérêt du modèle biologique *T. absoluta* -plantes hôtes en biologie évolutive. Ces deux aspects sont en fait complémentaires: c'est par la compréhension des phénomènes évolutifs que peuvent être envisagés des moyens de lutte efficaces.

CHAPITRE III.

Ennemis naturels de *T. absoluta* et determination des traits de vie de *Macrolophus pygmaeus* nourrit par différentes proies

Présentation du chapitre III

Dans les chapitres précédents, nous avons pu recenser les plantes hôtes de *T. absoluta* et élucider leur rôle dans la dynamique des populations de *T. absoluta*. La dynamique des populations de *T. absoluta* peut aussi être affectée par les ennemis naturels (système tri-trophique).

Dans ce chapitre, nous nous intéressons aux ennemis naturels de la mineuse de la tomate *T. absoluta,* à l'évaluation du parasitisme et de la prédation, et aux candidats potentiels de contrôle biologique.

Dans une seconde partie, nous étudions à partir d'une expérimentation faite à l'Institut National de Recherche Agronomique (INRA, France) le comportement d'un hémiptère*, Macrolophus pygmaeus,* appartenant à la famille des Miridae, espèce voisine de *N. tenuis*. Ce prédateur, *M. pygmaeus* a montré en Espagne une efficacité assez intéressante en réduisant le niveau des infestations sur feuilles et fruits, en s'attaquant aux œufs et aux différents stades larvaires avec une préférence pour le premier stade (Urbaneja et al., 2009). Il est commercialisé en Europe et actuellement utilisé dans de nombreux programmes de lutte contre *T. absoluta*. Sa forte prédation aux œufs de *T. absoluta* a été mesurée au laboratoire (Mollá et al., 2014). Cependant, aucune donnée n'a été obtenue sur son aptitude biologique quand il se nourrit des œufs de *T. absoluta*, d'où l'objectif de cette partie: déterminer les traits de vie de *M. pygmaeus* quand il se nourrit de différentes proies comparé aux œufs de *T. absoluta*. Les résultats de cette étude sont potentiellement extrapolables à *N. tenuis*. Cette étude montre le complexe des ennemis naturels associés à *T. absoluta* au Sénégal et leur potentiel régulation biologique.

Ce chapitre fait l'objet d' 03 articles scientifiques :

Article 5. Parasitoids Complex of the Tomato Leaf Miner, *Tuta absoluta* (Meyrick 1917), (Lepidoptera: Gelechiidae) in Niayes, Senegal.

S. Sylla, T. Brévault, Delvare & K. Diarra

In prep pour African entomology

Article 6 First record of *Nesidiocorus tenuis* (Reuter) (Heteroptera: Miridae), as a predator on the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae), in Senegal

S. Sylla, T. Brévault, J.-C. Streito & K. Diarra

***Publié dans Egyptian Journal of Biological Pest Control,* 26(4), 857-859 (2016)**

Article 7 Life-history traits of *Macrolophus pygmaeus* with different prey foods

Sylla S, Brévault T, Diarra K, Bearez P, Desneux N

***Publié dans PLoS ONE,* 11(11), (Novembre, 2016)**

Partie 1: Inventaire des ennemis naturels locaux de *T. absoluta*, leur potentiel de régulation biologique

I. Introduction

En raison des aspects négatifs liés à l'utilisation des insecticides (Siquieira, et al., 2000; Lietti et al., 2005; Cabello et al., 2009a), de nouvelles stratégies doivent être envisagées pour lutter contre *T. absoluta*. Depuis 1991, des progrès significatifs ont été accomplis dans la lutte biologique contre ce ravageur mais l'action des populations d'ennemis naturels est souvent réduite par les applications de pesticides (Michereff et al., 2000). Les insectes auxiliaires peuvent jouer un rôle important dans le contrôle des populations de *T. absoluta*. En effet, Miranda et al. (1998) signalent que près de 80% de la mortalité des larves sont dues aux auxiliaires prédateurs. La mise en œuvre d'un programme de lutte intégrée fondé partiellement sur la connaissance et l'efficacité des parasitoïdes indigènes peut aussi contribuer à réduire l'application d'insecticides (Cameron et al., 2006). De nombreux auteurs ont mis en évidence le potentiel d'ennemis naturels de *T. absoluta* dans leur région d'origine (Desneux et al., 2010; Gabarra et al., 2013; Zappalà et al., 2013). En Europe, en Afrique du Nord et au Moyen-Orient, un grand nombre d'espèces de parasitoïdes d'œufs et de larves (plus de 50) ont été enregistrées (Gabarra et al., 2013). Urbaneja et al. (2012) soutiennent que certaines espèces des Hyménoptères Eulophidae et Braconidae pourraient jouer un rôle clé pour la gestion écologique de *T. absoluta* dans les zones nouvellement envahies. Une étude récente de Luna et al. (2007) confirme les résultats de Lenteren et Manzaroli (1999) et suggère que *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera, Braconidae) est un agent potentiel de contrôle biologique de *T. absoluta*.

Les punaises prédatrices, *N. tenuis* et *M. pygmaeus*, sont les plus utilisées en lutte biologique. Elles sont efficaces contre les œufs et les jeunes larves de *T. absoluta.* Une implantation rapide de ces punaises dans les cultures offre une protection optimale. *N. tenuis* (Reuter, 1895) (Heteroptera: Miridae) est une punaise prédatrice rencontrée dans les cultures de tomates, *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) et sur un certain nombre de cultures de légumes (Urbaneja et al., 2005) et de tabac (Perdikis et al., 2011) en Amérique du Sud et en Amérique du Nord, dans les Antilles, en Afrique , y compris le Sénégal, le bassin méditerranéen en Europe, en Asie, en Australasie et dans les îles du Pacifique(CABI, 1971; Arnó et al., 2009; Mollá et al., 2009; Guenaoui et al., 2011). *N. tenuis* est omnivore et parfois même considéré comme un ravageur y compris les cultures de tomate (Wheeler, 2000; Perdikis et al., 2009).

Nesidiocoris tenuis est produit et commercialisé dans le monde entier comme agent de contrôle biologique (van Lenteren, 2012). Il est connu comme un ennemi naturel efficace pour la lutte contre les aleurodes *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) et *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodiade) (Sanchez et Lacasa, 2008; Duarte et al., 2014) et, dans une moindre mesure, les thrips, les mineuses, les pucerons, les acariens et les œufs de lépidoptères (Wei et al., 1997; Perdikis and Lykouressis, 2002, 2004; Urbaneja et al., 2005). Ces données sont les premières sur l'inventaire du complexe des ennemis naturels de *T. absoluta* en Afrique de l'Ouest. Elles visent à déterminer les parasitoïdes et prédateurs de *T. absoluta* dans les cultures de la tomate au Niayes du Sénégal et leur potentiel de régulation biologique.

II. Matériel et Méthodes

1. Collecte des larves de *T. absoluta*

L'expérience a été menée sur trois campagnes successives sur un réseau de 25 parcelles, de Septembre 2014 à Mai 2015, au cours de deux cycles de culture de tomate, durant la saison sèche: septembre-janvier et février-mai. En 2016, le suivi est effectué tout au long de l'année. Les larves au nombre de 24 à 48 seront collectées par observation et par parcelle, depuis le repiquage jusqu'à la première récolte et élevées au laboratoire pour surveiller le parasitisme. L'observation se faisait tous les 15 jours. Au total, 4161 larves ont été collectées sur le terrain et suivies au laboratoire

2. Suivi du parasitisme au laboratoire

Au laboratoire, les larves sont élevées dans des boîtes contenant de l'agar et des feuilles de tomate ont été ajoutées si nécessaire jusqu'au stade chrysalide. Un suivi quotidien de chaque larve est réalisé jusqu'à la mort de l'insecte, la sortie de l'adulte ou du parasitoïde. Les parasitoïdes émergés sont comptés. Les spécimens ont été conservés dans de petits flacons contenant 96% d'alcool et envoyés au CBGP (CIRAD / Montpellier / France) pour confirmer nos identifications préliminaires. Des spécimens ont été conservés dans le laboratoire Biopass IRD.

3. Suivi des prédateurs

A la même période de suivi du parasitisme, les prédateurs de la mineuse ont été collectés par battage de cinq plants par parcelle et par quinzaine. Le battage consiste à recouvrir le plant par un grand sachet plastique ensuite à bien le secouer et après compter tous les prédateurs de *T. absoluta* qui tombent dans le sachet. Les individus sont récoltés à l'aide d'un aspirateur et conditionnés dans un tube, puis comptés.

4. Évaluation de la prédation de *N. tenuis* au laboratoire

L'abondance des populations de *N. tenuis* dans les parcelles de tomates dans les Niayes du Sénégal nous incite à étudier à partir d'un essai biologique la capacité de *N. tenuis* à se nourrir de *T. absoluta.* Des adultes de *N. tenuis* non alimentés ont été placés individuellement pendant 24 h dans des boîtes de Pétri (6 cm de diamètre) avec une petite feuille de tomate à l'intérieur

de chaque traitement. Les traitements sont au nombre de 03 avec 05 répétitions. On leur a offert après du *T. absoluta* comme proie (a) 20 œufs, (b) 10 larves de stade 1, (c) 10 œufs et 5 larves de stade 1.

5. Régulation naturelle par les prédateurs.

Il s'agit de produire des plants de tomate en serre qui serviront de sentinelles. Des œufs pondus la nuit par les femelles de *T. absoluta* sont utilisés le lendemain pour l'expérimentation. Le dispositif s'est tenu sur 25 parcelles en 2015 et répété en 2016. Il comprend trois (3) modalités : 2 plants non protégés munis de 5 œufs chacun et (T1), 2 plants protégés à l'aide d'une cage avec 5 œufs chacun (T) et un plant non infesté et non protégé (T0). Ce dispositif est répété deux (02) fois dans chaque parcelle. Un comptage du nombre de larves au bout de 7 jours après la pose des œufs est effectué.

Figure 35 : Dispositif d'étude de la régulation naturelle.

Pour pouvoir estimer l'impact du contrôle biologique, nous avons utilisé l'index BSI (Biocontrol Service Index) utilisé par Woltz et al. (2012). Le BSI peut être défini comme étant la capacité des ennemis naturels à contrôler la population du ravageur (Chaplin-Kramer et Kremen, 2012). Les valeurs du BSI varient entre 0 et 1, si BSI = 1 cela signifie une élimination totale du ravageur par contre si la valeur du BSI = 0 dans ce cas, il y'a absence totale de contrôle. En supposant qu'après une semaine tous les œufs devraient éclore, le BSI standard est calculé par le nombre de larves dans la modalité (T) sur lequel on soustrait la différence entre le nombre de larves dans la modalité T1 et la modalité T0, le tout divisé par le nombre de larves dans la modalité T. Dans le cas où la différence entre le nombre de larves dans la modalité T1 et la modalité T0 est supérieure à celui de la modalité T, les valeurs de BSI corrigées sont négatives et seront remplacées par 0. En ce moment la régulation naturelle est nulle. Elle est calculée à partir de la formule suivante:

$$BSI = \frac{T - (T1 - T0)}{T}$$

6. Analyses statistiques

Le nombre et l'abondance relative (%) des diverses espèces de parasitoïdes de *T. absoluta* ont été calculés à partir du logiciel Excel. Le taux global de parasitisme larvaire de *T. absoluta* a été calculé en utilisant la formule de McCutcheon (1987).

$$\% \text{ Parasitisme} = \frac{\text{Nombre de larves parasitées}}{(\text{Nombre de larves collectées} - \text{Nombre de larves mortes})}$$

Le taux de parasitisme par an est analysé en utilisant un modèle linéaire généralisé (GLM) famille = Poisson. L'analyse statistique a été effectuée en utilisant le logiciel R (Core Team 2016).

III. Résultats

1. Inventaire des parasitoïdes de *T. absoluta*

Pour les 4161 larves collectées sur le terrain et suivies au laboratoire, seules 34 larves ont été parasitées, soit une moyenne de 0,81%. Cependant, on note une augmentation significative du pourcentage de parasitisme au cours des années. Elle est plus importante en 2016 (1,76 %) qu'en 2014 et en 2015, avec respectivement 0,49 % et 0,33 % de larves parasitées (χ^2 = 12,357, df = 2, P <0,001) (figure 35).

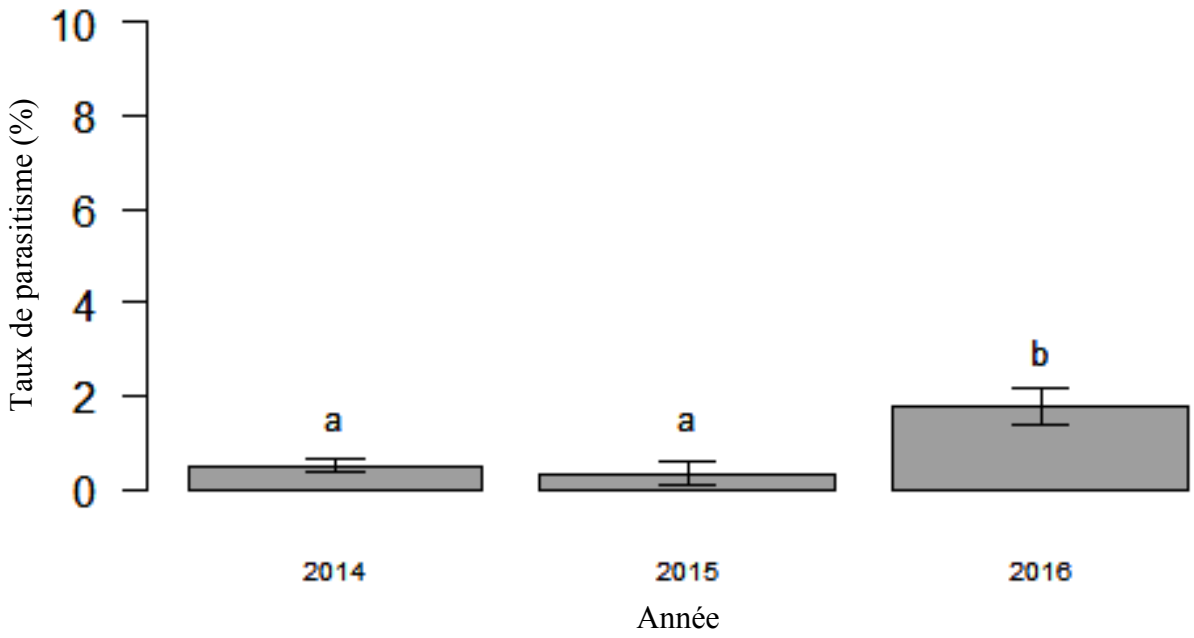

Figure 36 : Taux de parasitisme de *T. absoluta* dans l'année.

L'identification des parasitoïdes a permis d'établir le tableau 6. Au total, trois espèces de parasitoïdes appartenant à la famille Braconidae (*Meteorus sp, Apanteles sp. Chelonus sp*.), Eulophidae (*Elasamus sp*.) et Ichneumonidae (*Pristomerus pallidus*) ont été inventoriées dans la région des Niayes (Figure 36). C*helonus sp* est l'espèce la plus abondante (61,8%), suivie par *Apanteles sp.* (29,4%).

Tableau 6 : Parasitoïdes récupérés sur les populations larvaires de *T. absoluta* dans les Niayes du Sénégal

Ordre	Famille	Espèces	Abondance	Abondance relative %
Hymenoptera	*Braconidae*	*Meteorus sp*	1	2,9
		Apanteles sp	10	29,4
		Chelonus sp	21	61,8
	Eulophidae	*Elasamus sp*	1	2,9
	Ichneumonidae	*Pristomerus pallidus*	1	2,9
Total			34	100

Figure 37 : Parasitoïdes larvaires de *T. absoluta* dans les Niayes du Sénégal

2. Inventaire des prédateurs aux champs et mesure de la capacité de prédation de *N. tenuis* au laboratoire

L'espèce *N. tenuis* est la plus abondante et la plus fréquente sur les cultures de tomate (Figure 38). Elle représente 93,1% des prédateurs collectés lors des battages. Les autres prédateurs rencontrés sont : les cocinelles (4,7%) et les araignées (3,1%) et Orius sp. (2,2%).

Figure 38 : Adulte de *N. tenuis*

La capacité de prédation de *N. tenuis* mesurée au labo montre que le prédateur est capable de se nourrir des œufs et des larves juvéniles de *T. absoluta*. La prédation moyenne a été de 51% au niveau du traitement (a) à 20 œufs de *T. absoluta*. Pour le traitement (b) à 10 larves de stade 1, 14% des larves ont été mangées. 48% des œufs et 8% des larves ont été mangés dans le traitement (c) à 10 œufs et 5 larves de stade 1. Tous les adultes de *N. tenuis* se nourrissent au moins d'un œuf ou d'une larve de premier stade de *T. absoluta*. Ce résultat indique que *N. tenuis* peut consommer des eoufs et des larves de *T. absoluta*, avec une préférence significative pour les œufs sur les larves ($\chi^2 = 8,47$, $P < 0,01$)

3. Mesure de la pression parasitaire au champ et régulation naturelle par les prédateurs

Nos résultats indiquent qu'en dehors de tout contrôle par les insecticides, la pression parasitaire de *T. absoluta* sur les placettes de tomate non traitées peut être importante. Elle est en moyenne 35,4 mines par 100 plants en 2015 et 22,7 mines en 2016 soit une variabilité respective de (2,3 à 150,7 mines) et de (0,6 à 100 mines) selon les parcelles (Figure 39).

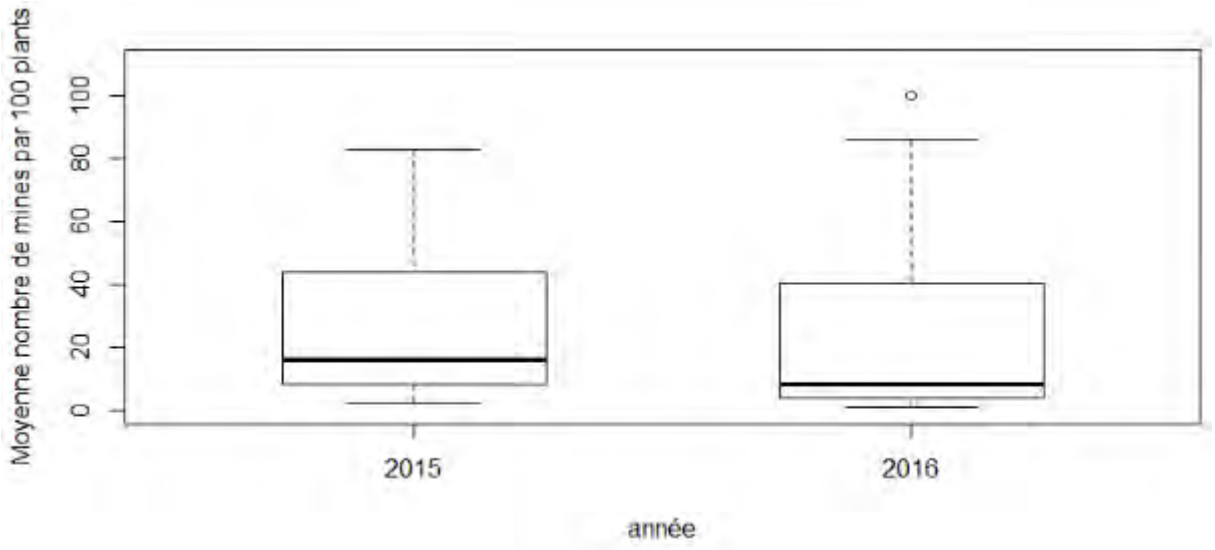

Figure 39 : Pression parasitaire dans les placettes de tomate non traitées

L'impact de la régulation naturelle sur les œufs de *T. absoluta* a été déterminé à partir d'un dispositif portant sur 3 modalités comprenant 2 répétitions par parcelle. Nous avons obtenu en moyenne un taux de régulation naturelle de 0,4 en 2015 et 0,7 en 2016 soit une variabilité de 0 à 1 entre parcelle (Figure 40).

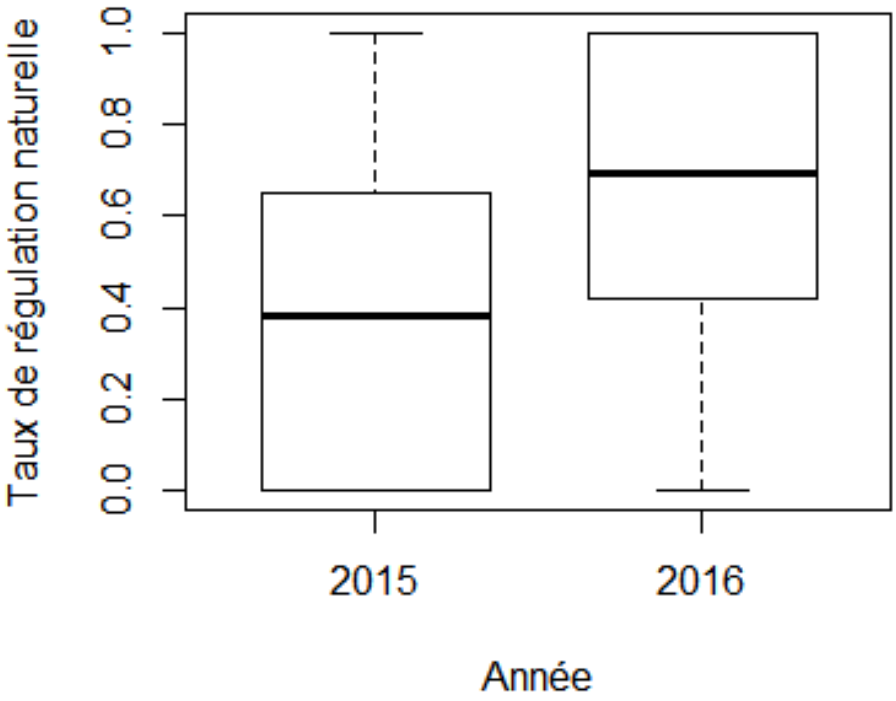

Figure 40 : Régulation naturelle dans les parcelles d'observation

IV. Discussion

1. Parasitisme de *T. absoluta* au Sénégal

Le faible taux de parasitisme larvaire de *T. absoluta* (0,81%) observé au Sénégal corrobore les résultats de Boualem et collaborateurs (Boualem et al., 2012), selon lesquels les parasitoïdes larvaires de *T. absoluta* (hyménoptères) étaient assez faibles avec un taux ne dépassant pas 2,5%. Au Brésil, Marchiori et al. (2004) ont trouvé trois espèces de parasitoïdes de *T. absoluta*: *Bracon sp. Earinus sp et Conura sp*. Les taux de parasitisme observés étaient très faibles avec des valeurs inférieures à 5%. Ces résultats sont similaires à ceux de Miranda et al. (1998) notant que le parasitisme de *T. absoluta* n'a pas dépassé 1% durant son étude. Ce faible taux peut s'expliquer d'une part par le relachement des ennemis naturels, souvent suggéré comme une des raisons du succès des espèces invasives (Williamson et Fitter, 1996). Graben (2004) explique que les insectes nuisibles introduits rencontrent rarement des espèces parasitoïdes indigènes hautement flexibles capables de s'adapter et de devenir des antagonistes importants.

2. Prédation et régulation naturelle de *T. absoluta* au Sénégal

Les résultats obtenus montrent une forte abondance de *N. tenuis* dans les parcelles de tomate (93,11%des prédateurs collectés suite au battage). Son succès dans le contrôle biologique de *T. absoluta* a été démontré par plusieurs auteurs. *N. tenuis* est un prédateur généraliste capable de se nourrir des œufs et des larves juvéniles de *T. absoluta. N. tenuis* est enrégistré comme prédateur de *T. absoluta* en Europe et en Afrique du Nord (Mollá et al., 2009; Al-Jboory et al., 2012; El Arnaouty and Kortam, 2012; Mollá et al., 2014). Le test de prédation effectué au laboratoire indique que *N. tenuis* peut consommer divers stades de *T. absoluta*, avec une préférence significative pour les œufs sur les larves. Les adultes de *N. tenuis* peuvent se nourrir de plus de 100 œufs par jour (Mollá et al., 2014) et moins de 2 larves de premier stade (Urbaneja et al., 2009).

Nos résultats montrent un potentiel de régulation naturelle dans la zone d'étude, de 0,4 en 2015 et 0,7 % en 2016, avec une forte variabilité (0-1) entre parcelle. La grande différence entre le taux de régulation naturelle et le parasitisme indique une importance probable des prédateurs et des facteurs abiotiques dans la régulation naturelle du ravageur. La variabilité enregistrée entre parcelles suggère que des facteurs locaux ou des facteurs liés au paysage affectent cette régulation à l`échelle de la parcelle.

Conclusion de la partie 1 du chapitre III

Ces résultats montrent que les parasitoïdes de *T. absoluta* ne jouent pas encore un grand rôle dans le contrôle de ce ravageur. Le taux de parasitisme est très faible (0,81%). Cependant, une adaptation rapide est possible, avec la présence de 5 espèces (*Meteorus sp, Apanteles sp. Chelonus sp. Pristomerus pallidus Elasamus sp*.), de trois familles différentes (Braconidae, Eulophidae et Ichneumonidae). Les prédateurs dont en majorité *N. tenuis*, sont fréquemment rencontrés dans les parcelles de tomate. Ce prédateur arrive donc en première position comme agent d'une méthode de lutte biologique contre *T. absoluta* au Sénégal

Partie 2: Traits de vie de *Macrolophus pygmaeus* nourrit par différentes proies

I. Introduction

La lutte biologique repose sur l'utilisation d'organismes vivants (ennemis naturels) pour réduire les populations de ravageurs et constitue un élément clé de l'IPM (lutte intégrée contre les ravageurs) (Desneux et al., 2010; Urbaneja et al., 2013; Zappalà et al., 2013). Elle inclut la lutte biologique classique (introduction d'ennemis naturels dans une nouvelle zone), l'augmentation (Lâchers d'ennemis naturels) et la lutte biologique par conservation (habitat géré pour favoriser les ennemis naturels). Cependant, le contrôle biologique n'est pas largement mis en œuvre dans les programmes de lutte antiparasitaire, principalement en raison du manque de connaissances des cultivateurs sur la biologie et l'écologie des ravageurs et de leurs ennemis naturels. Les prédateurs généralistes contribuent grandement au contrôle biologique de nombreux ravageurs des cultures (Symondson et al., 2002). Au cours des cinq dernières années, des études ont documenté la biologie et l'efficacité du zoo phytophage prédateur *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera, Miridae) pour lutter contre divers ravageurs des cultures (Perez-Hedo and Urbaneja, 2015; Perez-Hedo et al., 2015) Ces punaises prédatrices sont des ennemis naturels efficaces pour lutter contre les mouches blanches, les thrips, acariens et lépidoptères (Alomar et al., 2002; Perdikis et al., 2011). Les résultats récents ont montré que *M. pygmaeus* est également un prédateur de la mineuse sud-américaine de la tomate *T. absoluta* (Urbaneja et al., 2009; Desneux et al., 2011; Zappalà et al., 2013; Han et al., 2015). En effet, les prédateurs ont besoin d'autres proies pour établir et augmenter leurs populations (Mollá et al., 2014). Par exemple, des études ont montré que les populations de *M. pygmaeus* augmentent lorsqu'elles se nourrissent d'œufs d'*Ephestia kuehniella* (Lépidoptères, Pyralidae) et de kystes d'Artemia comme sources alimentaires alternatives (Perdikis et al., 2014; Vandekerkhove et al., 2009). De plus, il a été démontré que *T. absoluta* sur les plants de tomate comme source alimentaire exclusive était insuffisante pour obtenir une population significative et stable de *M. pygmaeus*, par rapport à l'alimentation des œufs de *E. kuehniella* sur tomate (Mollá et al., 2014). Cependant, l'association de *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera, Aleyrodidae) et *T. absoluta* comme source de nourriture pour *M. pygmaeus* fournit un contrôle efficace des ravageurs (Bompard et al., 2013; Jaworski et al., 2015). *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) et *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera, Aphididae) sont les rares espèces de pucerons qui peuvent survivre sur les plants de tomate (Perdikis and Lykouressis, 2002). Certaines études indiquent

que *M. basicornis* (Hemiptera: Miridae) peut survivre et se reproduire avec *M. euphorbiae* comme proies, mais que cette source alimentaire affecte négativement la fertilité féminine (DíazI et al., 2014). Des études sur l'abondance saisonnière des pucerons et de leurs ennemis naturels dans les champs de tomate en 1992-1993 en Grèce ont montré que *M. pygmaeus* était le prédateur le plus important des pucerons (Perdikis et al., 1999; Perdikis and Lykouressis, 2002). *M. pygmaeus* se développe aussi bien sur le puceron *M. persicae* sur le poivron et la tomate (Perdikis and Lykouressis, 2002, 2004). Cependant, peu de choses sont connues sur la capacité de *M. pygmaeus* à se nourrir de *M. euphorbiae*. La présente étude vise à comparer le temps de développement, la survie des nymphes et la performance reproductive des adultes lorsque *M. pygmaeus* est nourrit avec des œufs de *T. absoluta*, des œufs *E. kuehniella*, des nymphes de *B. tabaci* ou des pucerons de *M. euphorbiae*.

II. Matériel et Méthodes

1. Plantes et insectes

Les plants utilisés dans les expériences étaient des plants de tomate de 5 semaines, *Solanum lycopersicum* L. (cv Marmande) cultivés dans des chambres climatiques à 24 ± 1 ° C, d'humidité relative (HR) 60 ± 5% et photopériode16L: 8D. Les insectes *B. tabaci* et *T. absoluta* proviennent d'une colonie de laboratoire, respectivement élevés sur des plants de tabac et de tomate dans des grandes cages (120 x 70 x 125 cm). Des pucerons de *M. euphorbiae* ont été prélevés dans les serres de tomate INRA-ISA. Les adultes de *M. pygmaeus* et les œufs de *E. kuehniella* ont été fournis par Biotop (Livron-sur-Drôme, France).

2. Temps de développement et survie des stades immatures

Le temps de développement et la survie des stades immatures de *M. pygmaeus* ont été évalués selon différentes sources alimentaires: (a) œufs de *T. absoluta*, (b) nymphes de *B. tabaci*, (c) nymphes de *M. Euphorbiae* et (d) œufs de *E. kuehniella*. Les nymphes de *M. pygmaeus* nouvellement émergées (au stade N1) ont été transférées individuellement dans des tubes de 10 ml avec une foliole de tomate. Tous les deux jours, les tubes ont été contrôlés, la nourriture était fournie et la quantité offerte dépendait du stade nymphal du prédateur. La quantité de nourriture offerte à chaque stade nymphal a été estimée à la suite d'une expérience préliminaire en laboratoire. Les stades des nymphes de *M. pygmaeus* N1, N2, N3, N4 et N5 ont été respectivement nourris de 10, 18, 24, 32, 36 œufs de *T. absoluta*, 8, 12, 16, 24, 24, 28 œufs de *E. kuehniella* 20, 24, 24, 40, 40 nymphes de *B. tabaci* et 20, 20, 30, 30, 30 nymphes de *M. euphorbiae*. La foliole de tomate a été changée si nécessaire. Le développement et la survie des nymphes ont été contrôlés quotidiennement jusqu'à la mort ou jusqu'à l'âge adulte. Les nymphes qui sont mortes le premier jour de l'expérience ont été remplacées par de nouvelles, car on a supposé que ce n'était pas dû à la nourriture reçue. Chaque test a été reproduit 30 fois (Figure 41).

3. Performance de reproduction des femelles de *M. pygmaeus*

Dix couples de *M. pygmaeus* nouvellement émergés provenant de l'expérimentation précédente ont été transférées dans des gobelets en plastique (7 cm de diamètre, 10 cm de hauteur) contenant des plants de tomate âgés de 5 semaines. Les adultes de *M. pygmaeus* ont été nourris avec leurs proies respectives jusqu'à la mort de la femelle. Chaque couple a été

transféré dans un nouveau gobelet en plastique avec une autre plante de tomate tous les 4 jours. Pour chaque gobelet en plastique, la descendance totale (nymphes du premier stade) produite par femelle a été enregistrée douze jours plus tard en comptant les nymphes, parce que les œufs déposés par *M. pygmaeus* sur les tiges des plantes ne sont pas visibles (Figure 41).

Figure 41 : Test sur le temps de développement et survie des stades immatures (gauche) et de performance de reproduction des femelles de *M. pygmaeus* (droite)

4. Analyses statistiques

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel R version 3.2.2 (R Development Core Team). Avant l'analyse, les données de l'expérience ont été testées pour la normalité (test de Shapiro-Wilk) et l'homogénéité des variances (test de Bartlett). Le temps de développement des nymphes (de N1 à N5) et la fécondité (nombre de nymphes du premier stade produites par femelle) ont été analysés en utilisant des modèles linéaires généralisés (GLM) basés respectivement sur une distribution de Poisson (link = log) et gaussienne. Des comparaisons multiples post hoc de valeurs moyennes ont été effectuées en utilisant la méthode Newman-Keuls (package multcomp). Les taux de survie ont été comparés à l'aide d'un test de survie Kaplan Meier (SPSS).

III. Résultats

Le type de proie consommé par le prédateur a un effet significatif sur le temps de développement (N1 à N5) de *M. pygmaeus* ($F_{3,103}$ = 16.6, P <0.001). *M. pygmaeus* nécessitait plus de temps pour atteindre le stade adulte lorsqu'il est nourri exclusivement d'œufs de *T. absoluta* comparé aux œufs d'*E. Kuehniella*, de *M. euphorbiae* et de *B. tabaci* (Figure 42).

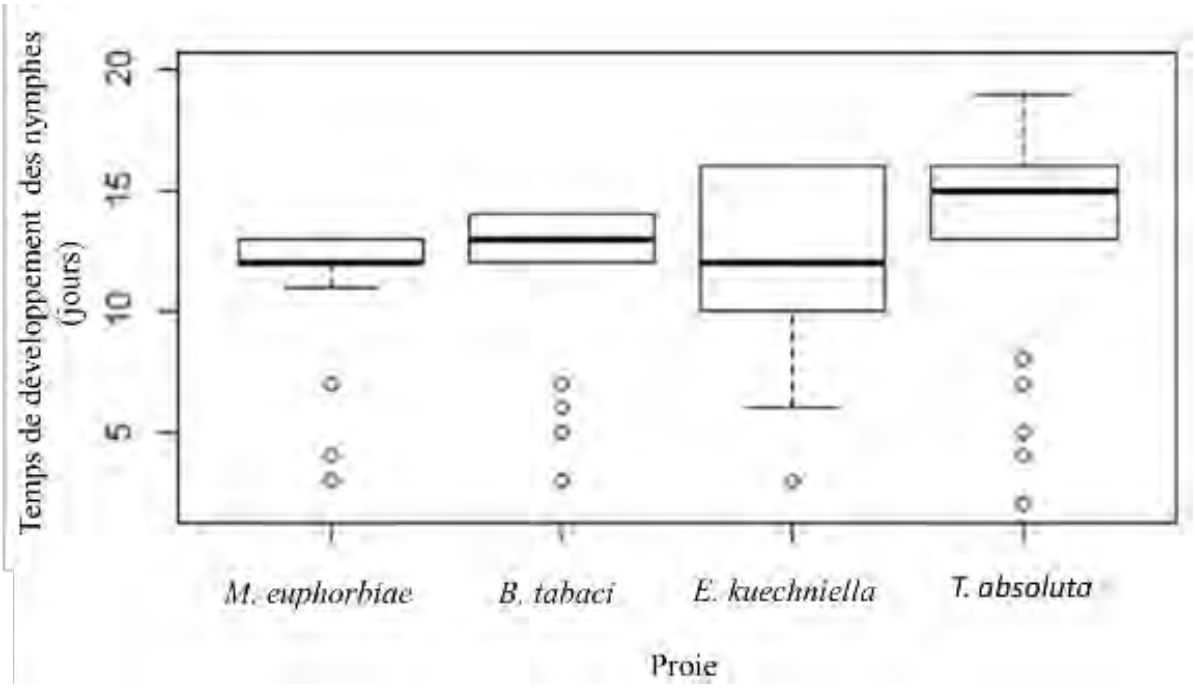

Figure 42 : Durée moyenne de développement des stades immatures (N1 à N5) (jours ± SEM) de *M. pygmaeus* nourris de nymphes de *M. euphorbiae* de nymphes de *B. tabaci,* d'œufs d'*E. Kuehniella* ou *d'œufs* de *T. absoluta*.

Un pourcentage de 80 % des nymphes ont atteint l'âge adulte quand elles reçoivent des œufs de *T. absoluta* comme nourriture, tandis que 93,33% ; 90% et 86,66% des nymphes de *M. pygmaeus* ont survécu respectivement avec l'alimentation des nymphes de *M. euphorbiae*, des nymphes de *B. tabaci* ou à des œufs de *E. kuehniella*. Cependant, la nourriture des proies n'a pas affecté significativement la survie de *M. pygmaeus* Kaplan Meier (test de Wilcoxon généralisé de Breslow); χ^2= 3,182; Df = 3; P = 0,364 (figure 43).

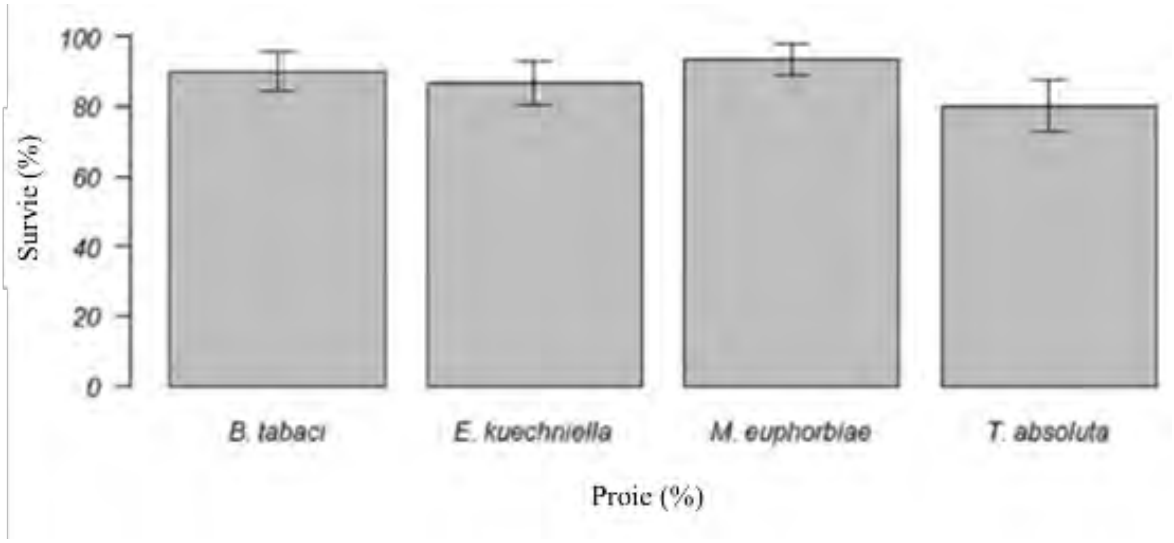

Figure 43 : Survie moyenne (± SEM) des stades immatures de *M. pygmaeu*s nourris par des nymphes de *B. tabaci* d'œufs d'*E. Kuehniella* de nymphes de *M. euphorbiae* ou d'œufs de *T. absoluta*.

Un effet significatif de la nourriture sur le nombre de nymphes du premier stade produites par les femelles a été observé ($F_{3, 36} = 142{,}9$, $P \leq 0{,}001$). La fécondité moyenne des femelles de *M. pygmaeus* était plus élevée lorsqu'on les nourrissait avec des nymphes de *B. tabaci*. Elle était également plus grande en se nourrissant de *M. euphorbiae* et des œufs d'*E. Kuehniella* que lorsqu'on leur offrait des œufs de *T. absoluta* (Fig 44)

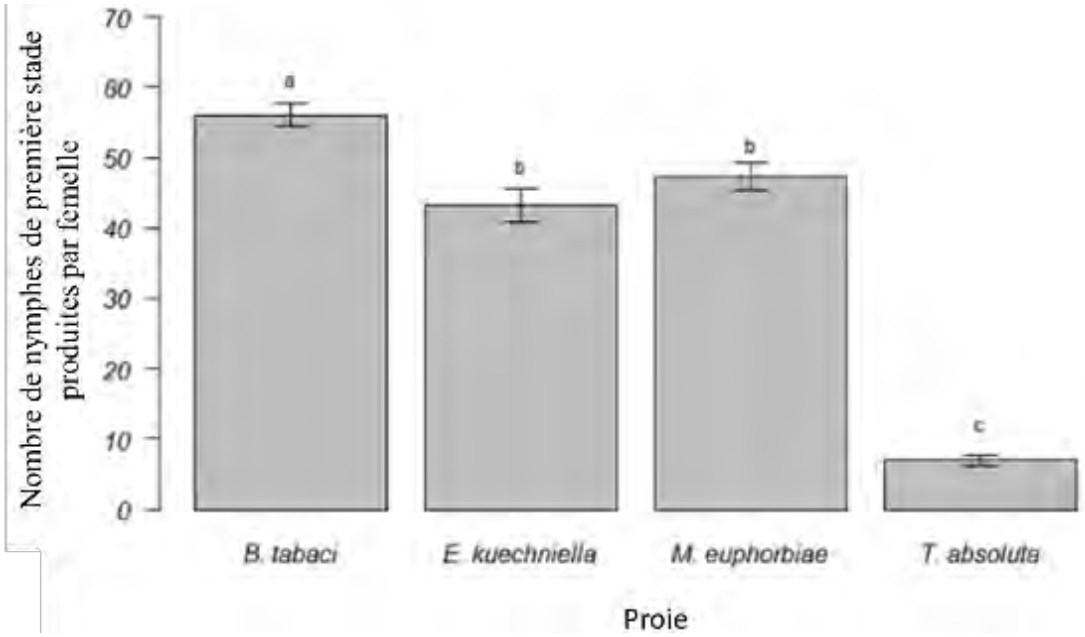

Figure 44:Fertilité moyenne (nombre de nymphe de premier stade ± SEM) de M. pygmaeus nourris de nymphes de *M. euphorbiae* de nymphes de *B. tabaci*, d'œufs d'*E. Kuehniella* ou de *T. absoluta.*

IV. Discussion

La présente étude a montré une durée plus longue de développement nymphal et une fertilité plus faible de *M. pygmaeus* lorsqu'on les a nourris avec des œufs de *T. absoluta*, par rapport à d'autres proies comme les œufs de *E. kuehniella*, les nymphes de *B. tabaci* et les nymphes de *M. euphorbiae*. Nos résultats appuient une étude antérieure montrant que la fécondité était plus faible lorsque *M. pygmaeus* étaient nourris avec des œufs de *T. absoluta* comparés aux œufs d'*E. kuehniella* (Mollá et al., 2014). Cependant, les auteurs n'ont pas montré de différences significatives entre les types de proies en ce qui concerne le temps de développement. Les œufs de *T. absoluta* sont probablement de faible qualité nutritionnelle pour le prédateur généraliste *M. pygmaeus*, et son rôle d'agent de lutte biologique est probablement limité en l'absence d'autres sources alimentaires. D'autres études ont montré que *M. pygmaeus* peut présenter une commutation de proies lors de la recherche de nourriture dans des parcelles avec des densités disproportionnées de *T. absoluta* et *B. tabaci* (Jaworski et al., 2013). Ce comportement particulier pourrait entraîner une régulation efficace des deux populations de proies (Bompard et al., 2013; Jaworski et al., 2015). Le même phénomène a été observé chez un prédateur généraliste *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae), en présence du puceron du soja (Desneux et al., 2006; Desneux and O'Neil, 2008). Ainsi, une proie alternative pourrait fournir un bon contrôle de *T. absoluta* en augmentant la densité de populations de *M. pygmaeus* (Bompard et al., 2013).

Une meilleure aptitude a été observée lorsque *M. pygmaeus* se nourrissait de nymphes de *M. euphorbiae*. Nos résultats corroborent des études antérieures et indiquant que les pucerons en général sont une bonne proie pour *M. pygmaeus* (Perdikis and Lykouressis, 2004; Perdikis et al., 2011; DíazI et al., 2014; Pérez-Hedo and Urbaneja, 2015). Ces auteurs ont montré *que M. persicae* comme source de nourriture augmente la longévité et le taux de reproduction de *M. pygmaeus,* surtout lorsque ces pucerons sont élevés sur des plants de poivron. Ainsi, la valeur nutritive des pucerons est probablement liée à la qualité de la plante hôte ou à l'adaptation des pucerons à la plante hôte. Lykouressis et al. (2008) ont signalé une tendance similaire lorsque *Aphis fabae solanella* (Hemiptera, Aphididae) a été nourri avec *Solanum nigrum* L. comparé à *Dittrichia viscosa* (L.) Greuter, (Asteraceae). L'effet contraire a été observé avec d'autres espèces de pucerons. Par exemple, le développement de *M. pygmaeus* a été ralenti quand on l'a nourri avec *d'A. gossypii* sur le concombre ou avec de *Capitophorus inulae* (Homoptera: Aphididae) sur *D. viscosa* (Perdikis et Lykouressis, 2002). L'aptitude des

prédateurs tels que *M. pygmaeus* pourrait dépendre non seulement du type de proies mais aussi de la plante hôte de la proie. Elle pourrait aussi dépendre à la fois de la plante hôte et du génotype de la proie. Par exemple, l'aptitude d'*A. gossypii* sur différentes plantes hôtes, comme le concombre, le coton, le gombo et l'aubergine, dépend du génotype (races hôtes) (Carletto et al., 2009).

Conclusion de la partie 2 du chapitre III

Macrolophus pygmaeus Rambur (Hemiptera: Miridae) est un prédateur généraliste largement utilisé dans le contrôle biologique augmentatif de divers insectes ravageurs y compris le mineuse de la tomate *T. absoluta*, dans la production de tomate en serre en Europe. Le développement nymphal et la fertilité chez l'adulte de *M. pygmaeus* ont été significativement affectés par le type de proies consommées. Cependant la survie des nymphes ne dépendait pas de l'alimentation reçue. La durée du stade nymphal était plus élevée lorsque *M. pygmaeus* se nourrissait d'œufs de *T. absoluta* comparativement aux autres proies. La fécondité moyenne des femelles de *M. pygmaeus* était maximale lorsqu'on les nourrissait avec des nymphes de *B. tabaci* et était plus grande avec des pucerons de *M. euphorbiae* et des oeufs d *E. kuehniella* que lorsqu'on leur offrait des œufs de *T. absoluta*. Notant la faible qualité des œufs de *T. absoluta*, l'efficacité de *M. pygmaeus* pour contrôler *T. absoluta* peut être limitée en l'absence d'autres sources alimentaires. Les expériences pour évaluer l'efficacité des prédateurs généralistes devraient impliquer l'impact possible de la préférence de prédation ainsi que d'une éventuelle substitution des proies.

Conclusion du Chapitre III

Dans ce travail préliminaire, cinq espèces de parasitoïdes sont associées à *T. absoluta.* Cependant, le taux de parasitisme de *T. absoluta* est très faible. Les programmes de lutte biologique dans les serres basés sur l'utilisation de prédateurs généralites tels que *N. tenuis* et *M. pygmaeus* ont rendu possible la gestion des ravageurs clés de la tomate tels que la mouche blanche, mais aussi le mineuse envahissante de feuilles de la tomate *T. absoluta* (Mollá et al., 2009; Urbaneja et al., 2009; Mollá et al., 2014). Si *N. tenuis* ne cause pas de dommages aux cultures de tomates, sa signalisation au Sénégal comme prédateur de *T. absoluta* constitue une excellente occasion de développer des programmes de lutte biologique contre *T. absoluta* par la gestion de l'habitat et l'utilisation d'insecticides sélectifs.

Nos résultats montrent *que M. euphorbiae*, en tant qu'espèce de puceron capable de coloniser les cultures de tomate, est de bonne qualité nutritionnelle pour *M. pygmaeus*. Ils confirment également que *B. tabaci* et *E. kuehniella* sont de bonne qualité nutritionnelle pour *M. pygmaeus*. Ils pourraient être utiles pour les programmes de lutte intégrée contre le parasite de *T. absoluta* lorsqu'ils sont présents simultanément dans les cultures de tomate. Ces résultats indiquent que les expériences sur la prédation devraient impliquer la préférence et la commutation de proies de *M. pygmaeus* afin d'évaluer l'efficacité des prédateurs généralistes pour contrôler efficacement les infestations de *T. absoluta*.

Il serait judicieux d'opter pour une lutte biologique par conservation, qui protégerait l'influence de la faune des entomophages locaux. Les agriculteurs devraient toujours avoir un comportement protecteur vis-à-vis de ces auxiliaires qui entrent dans la régulation naturelle des ravageurs et qui sont le plus souvent les premières victimes de l'application abusive de pesticides (mauvaises pratiques culturales). Pour cela, les agriculteurs devront favoriser la diversification des cultures afin d'éviter les monocultures et de profiter des atouts qu'offre la biodiversité dans un environnement écologiquement stable d'où l'objectif du chapitre IV. Dans ce chapitre, il sera question de ressortir l'effet des pratiques culturales et du paysage au-tour des parcelles sur l'abondance des ravageurs et des ennemis naturel

CHAPITRE IV.

Effet de la composition du paysage et des pratiques culturales sur l'abondance des populations de *T. absoluta* et leurs ennemis naturels dans les parcelles de tomate.

Présentation du chapitre IV

Les résultats du chapitre 1 montrent une forte variabilité de l'incidence de *T. absoluta* entre parcelles de tomate suivies de 2012 à 2014. Ceci suggère que des facteurs agissant probablement à différentes échelles spatiales affectent l'abondance du ravageur et les dégâts qu'il occasionne à l'échelle de la parcelle.

L'objet de l'étude est d'identifier les différentes variables locales (i.e. les pratiques agricoles) et/ou paysagères (composition du paysage) qui expliquent le mieux la colonisation des parcelles de tomate par les adultes, les dégâts observés, et l'abondance des ennemis naturels.

Pour répondre à cet objectif, nous avons choisi d'adopter une démarche de dianostic agronomique sur un réseau de 50 parcelles (en 2015 et 2016) situées dans la zone sud des Niayes. Nos variables à expliquer sont : le nombre de papillons capturés en moyenne par jour, la proportion de plants présentant au moins une mine avec une larve de *T. absoluta,* et le nombre de prédateurs collectés par parcelle par battage. Nous avons ensuite cherché à identifier les variables explicatives qui relèvent de deux échelles : la parcelle (précédent cultural, travail du sol, type de sol, irrigation, adventices, nombre de traitements insecticides, variété, fertilisation, abondance de prédateurs) et le paysage dans un rayon de 1 km autour de la parcelle (surface relative cultivée en tomate, surface relative cultivée en aubergine, surface relative composée de végétation semi-naturelle).

Cette étude met en lumière que des facteurs agronomiques (pratiques culturales) et paysagers (environnementaux) influencent l'incidence et la régulation de *T. absoluta* dans les cultures de tomate, dans la zone sud des Niayes au Sénégal.

Ce chapitre fait l'objet d' 01 article scientifique :

Article 8: Effect of crop management and landscape context on the incidence of *Tuta absoluta*

Sylla S, Brévault T, Diarra K.

En préparation pour Landscape Ecology

I. Introduction

Le ravageur invasif, *T. absoluta* (Meyrick, 1917) est une véritable menace pour la pérennité de la filière tomate au Sénégal (Pfeiffer et al., 2013; Brévault et al., 2014). En l'absence de stratégies de contrôle efficace, les pertes de rendement en cultures de tomate peuvent atteindre 80 à 100% (Apablaza, 1992; Barrientos et al., 1998). En outre, l'utilisation d'insecticides pour contrôler *T. absoluta* a conduit au développement de problèmes de résistance et d'environnement (Siqueira, et al., 2000; Siqueira et al., 2000). Il est donc primordial de mettre au point des méthodes alternatives de contrôle, reposant sur la mise en œuvre de pratiques agricoles appropriées à l'échelle de la parcelle, mais aussi sur la gestion des habitats à l'échelle du paysage, pour réduire directement l'abondance de *T. absoluta*, ou pour favoriser ses «ennemis naturels» (lutte biologique par conservation). À l'échelle de la parcelle, les pratiques agricoles telles que la rotation des cultures, les cultures associées, , le travail et la couverture du sol influent fortement sur la biodiversité (McLaughlin and Mineau, 1995; Benton et al., 2002; Ammann, 2005) et peuvent ainsi influencer l'abondance des insectes ravageurs. Parmi toutes ces pratiques, la rotation des cultures apparaît comme la pratique agricole qui réduit le plus souvent l'infestation par les ravageurs (Ammann, 2005; Thies et al., 2008; Mock et al., 2012). Par ailleurs, de nombresues études, dont celle Balzan et Moonen (2012), ont montré que l'application fréquente de pesticides a des effets négatifs sur les ennemis naturels et le contrôle biologique de *T. absoluta*. La gestion de la disponibilité en azote et le choix variétal sont également des leviers majeurs pour atténuer l'impact des bioagresseurs. Dans une étude antérieure, Han et al. (2014) ont signalé que la fertilisation azotée à faible dose avait un impact négatif à la survie et le développement de larves de *T. absoluta* en culture de tomate. Les résultats de l'étude de Gharekhani et Salek-Ebrahimi (2014) en Iran, ont montré également que la variété de tomate Cluse comparée aux cultivars Atabay et Perenses, pourrait être désignées comme un hôte inadéquat de la mineuse de la tomate en raison de ses effets négatifs sur les paramètres biologiques du ravageur. L'effet d'autres pratiques agricoles telles que la densité des plants, la présence d'adventices, le labour ou le précédent cultural n'a pas encore été testé pour *T. absoluta* et il n'existe pas d'études qui évaluent les effets conjugués de ces pratiques agricoles adoptées par les petits exploitants et le paysage sur l'incidence de *T. absoluta* en culture de tomate.

De nombreuses études se sont intéressées à l'effet du paysage sur les ravageurs et l'abondance des ennemis naturels ((Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011; Rusch et

al., 2013; Veres et al., 2013; Balzan et al., 2016). La composition du paysage peut affecter directement l'abondance des ravageurs en offrant des habitats appropriés (sites de nourriture ou de ponte) ou indirectement en favorisant les ennemis naturels qui peuvent réguler les ravageurs (Wilkinson and Landis, 2005). Généralement, les paysages complexes réduisent la pression des ravageurs et les habitats non cultivés qui abritent des ennemis naturels améliorent l'efficacité du contrôle biologique des ravageurs. Cependant, ces constats ne sont pas généralisables, car ils dépendent de l'écologie de l'insecte en question. Bianchi et al. (2006) ont quantifié la pression des ravageurs dans 10 études et ont rapporté que dans environ 45% des études, la pression des ravageurs était réduite dans des paysages complexes. Ils ont enregistré que dans 40% des cas, la composition du paysage n'a eu aucun effet sur la pression des ravageurs et enfin que l'abondance des ravageurs a augmenté dans des paysages complexes dans 15% des cas étudiés. Les résultats confirment l'hypothèse de concentration des ressources (Root, 1973), les paysages contenant une couverture élevée de plantes hôtes cultivées étant relativement simples. Bianchi et al. (2006) ont rapporté que dans environ 74% de 24 études sur les ennemis naturels, la population observée d'ennemis naturels était positivement affectée par la complexité du paysage et que dans 21% des cas étudiés, il n'y avait aucun effet du paysage. Il semblerait donc que l'effet de la complexité du paysage soit plus direct sur les ennemis naturels que sur l'abondance des ravageurs. Chaplin-Kramer et al. (2011) ont examiné 46 études et ont conclu que l'effet de la composition du paysage dépend du régime alimentaire des ennemis naturels ou de la population des ravageurs concernés. Ainsi, Balzan et al. (2016) ont constaté que la diversité de la végétation offre une grande disponibilité des ressources qui permet d'augmenter la diversité des ennemis naturels. Aucune étude n'est encore faite conjointement sur les effets des pratiques agricoles et du contexte paysager sur l'incidence de *T. absoluta*. Ce modèle d'étude apparait donc intéressant pour répondre à l'objectif de notre travail qui vise à étudier les pratiques agricoles et l'environnement paysager favorisant l'action de régulation biologique des ennemis naturels indigènes.

Sur la base de la littérature disponible, nous avons construit des facteurs de couverture de paysage que nous avons estimés pouvoir influencer l'abondance des larves de *T. absoluta*. Il s'agissait de paysages contenant des proportions élevées de: i) cultures de tomate, étant donné que la tomate est la première plante hôte de *T. absoluta* et les cultures de tomate autour d'un champ cible de tomate pourraient augmenter l'abondance des larves de *T. absoluta*; ii) aubergine africaine et douce (plantes hôtes alternatives beaucoup cultivées dans la zone); Et iii) la végétation naturelle. Nous considérons la végétation naturelle comme un facteur à deux rôles

potentiels en fournissant un habitat pour les prédateurs et les parasitoïdes qui pourraient réduire l'abondance des larves de *T. absoluta* (Schmidt et Tscharntke, 2005; Tscharntke, 2000; Tscharntke et al., 2005)

II. Matériel et Méthodes

1. La zone d'étude

1.1 Les Niayes

La zone des Niayes est une bande de terre en bordure de littoral sénégalais s'étendant entre Dakar et Saint Louis. Cette bande étroite s'étend sur une longueur de 180 km et une largeur variant entre 25 et 30 km. Dans cette zone, le sol est majoritairement sableux avec une nappe phréatique peu profonde, ce qui explique en partie le développement des activités maraichères en saison sèche malgré le manque d'eau pluviale. Cette bande s'étend d'une part entre la presqu'île du Cap-Vert (occupée par la ville de Dakar au sud) et la frontière mauritanienne (au nord).De plus, 80 % de la production horticole sénégalaise (fruits et légumes) sont concentrés dans les Niayes même si l'aviculture industrielle y est très présente.

1.2 Le site expérimental

Le site expérimental est situé dans la partie Sud des Niayes et s'étend sur une surface de 375 km² environ, à une cinquantaine de kilomètres de Dakar. En plus du Lac Rose indiqué sur la carte (Lac Retba), deux lacs asséchés en saison sèche sont présents sur la zone. Il s'agit du lac Touma et du Lac Mbawane. La présence de ces lacs temporairement secs modifie le paysage en y ajoutant des espaces dépressionnaires et sédimentaires plutôt propices aux cultures.

1.3 Choix des parcelles

L'étude est réalisée sur un réseau de 50 parcelles : 24 parcelles en 2015 et 26 parcelles en 2016. Le choix des parcelles a été conditionné par la distance entre les parcelles qui est d'au moins de 2 km afin d'éviter les phénomènes d'auto-corrélation entre les variables au cours de l'étude paysagère. Il peut être plutôt motivé par l'accessibilité aux informations sur les pratiques culturales auprès du propriétaire de la parcelle.

2. Piégeage

Le piégeage des adultes est effectué avec un piège du type Delta. C'est un piège composé d'une plaque engluée et d'une capsule qui libère une phéromone sexuelle qui attire les adultes mâles de *T. absoluta*. Ils restent collés à la plaque engluée et peuvent y être identifiés et comptés. Le piège à phéromone était suspendu au-dessus de la frondaison sur un piquet en

fer, au milieu de la parcelle. Un piège a été posé sur chacune des parcelles expérimentales de tomate. Les individus piégés étaient comptés après 15 jours.

3. Collecte des larves de *T. absoluta*

Entre Mars et Mai, au moins trois semaines après le repiquage et jusqu'à la première date de récolte, les parcelles de tomate ont été visitées toutes les deux semaines (trois fois au total) pour mesurer l'abondance des larves de *T. absoluta* et les prédateurs. La récolte des insectes a été faite pour une parcelle donnée. Pour chaque visite, 30 plants de tomate ont été sélectionnés au hasard dans chaque parcelle.

Lors de l'échantillonnage, les prédateurs de la mineuse ont été collectés par battage de quatre plants par parcelle et par quinzaine. Les individus sont récoltés dans un sac en plastique et conditionnés dans un tube, puis comptés au laboratoire.

4. Parasitoïdes

Les larves rencontrées sont récoltées puis entreposées individuellement dans des boîtes de douze puits (Nunclon, Fisher Scientific). Les puits contiennent une solution d'1 ml d'agar (la solution est préparée avec 250 ml d'eau pour 5g d'agar en poudre). Cette solution d'agar permet de maintenir humide la feuille de tomate et la chenille pourra la consommer pendant plusieurs jours. L'émergence d'éventuels parasitoïdes est suivie au laboratoire. Pour connaitre le taux de parasitisme, on a effectué le rapport entre « nombre de larves pour lesquelles au moins un parasitoïde a émergé » sur le « nombre total de chenilles récoltées » moins le « nombre de chenilles mortes (hors parasitisme) ». Les parasitoïdes émergés sont comptés et identifiés. L'identification a été faite par le Dr. G. Delvare (CIRAD, UMR CBGP, Montpellier, France).

5. Analyse du paysage

Après les relevés sur le terrain dans un rayon de 1000 m autour de chaque parcelle à l'aide d'un GPS, nous avons digitalisé l'occupation du sol en différentes classes : surface occupée par les cultures de tomate, de poivron, d'aubergine, d'aubergine africaine, de piment, de pomme de terre, autres cultures et de la végétation naturelle à l'aide du logiciel SIG 2.16.3, afin d'extraire les proportions en surface des différents type de couvert végétal (surface cultivée en solanacée, végétation semi naturelle et autres cultures).

6. Enquêtes

Des enquêtes ont été menées au cours des visites de terrain auprès des exploitants des parcelles échantillonnées. Ces enquêtes ont porté sur les caractéristiques agronomiques de la parcelle et l'itinéraire technique détaillé (teneur en matière organique, le précédent cultural, la rotation effectuée, variété, travail du sol, intrants, traitement insecticide, labour, irrigation, association culturale). Le questionnaire d'enquête est disponible en annexe 2.3.

7. Analyses statistiques des données

Pour sélectionner les variables à intégrer dans les modèles, la première étape a été l'analyse des corrélations entre variables explicatives (élimination des variables redondantes), puis entre variables explicatives et à expliquer. Les variables explicatives non corrélées aux variables à expliquer n'ont pas été retenues dans le modèle final ($P < 0.15$). L'année de l'échantillonnage a été traitée comme un effet aléatoire, parce que le taux d'infestation n'était pas le même entre 2015 et 2016. Une ou plusieurs variables de chaque catégorie, ont été retenues selon sa pertinence au regard des hypothèses testées, ou de son effet significatif sur la variable à expliquer. Un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM) a été utilisé pour chaque variable à expliquer en utilisant la fonction (glmer) du package lme4. Chaque modèle a été adapté en utilisant le type de distribution et la fonction des liens appropriés : poisson (lien log) pour le nombre d'adultes capturés par piège par jour (piégeage) et le nombre de prédateurs collectés (Battage) et binomial (lien logit) pour le nombre de plants de tomate infestés par *T. absoluta* en proportion du nombre de plants non infestés. Nous avons effectué le reste de l'analyse en deux étapes: modélisation des variables locales (pratiques agricoles), puis intégration une à une des variables paysagères dans le modèle final (Tableau 9 et 10).

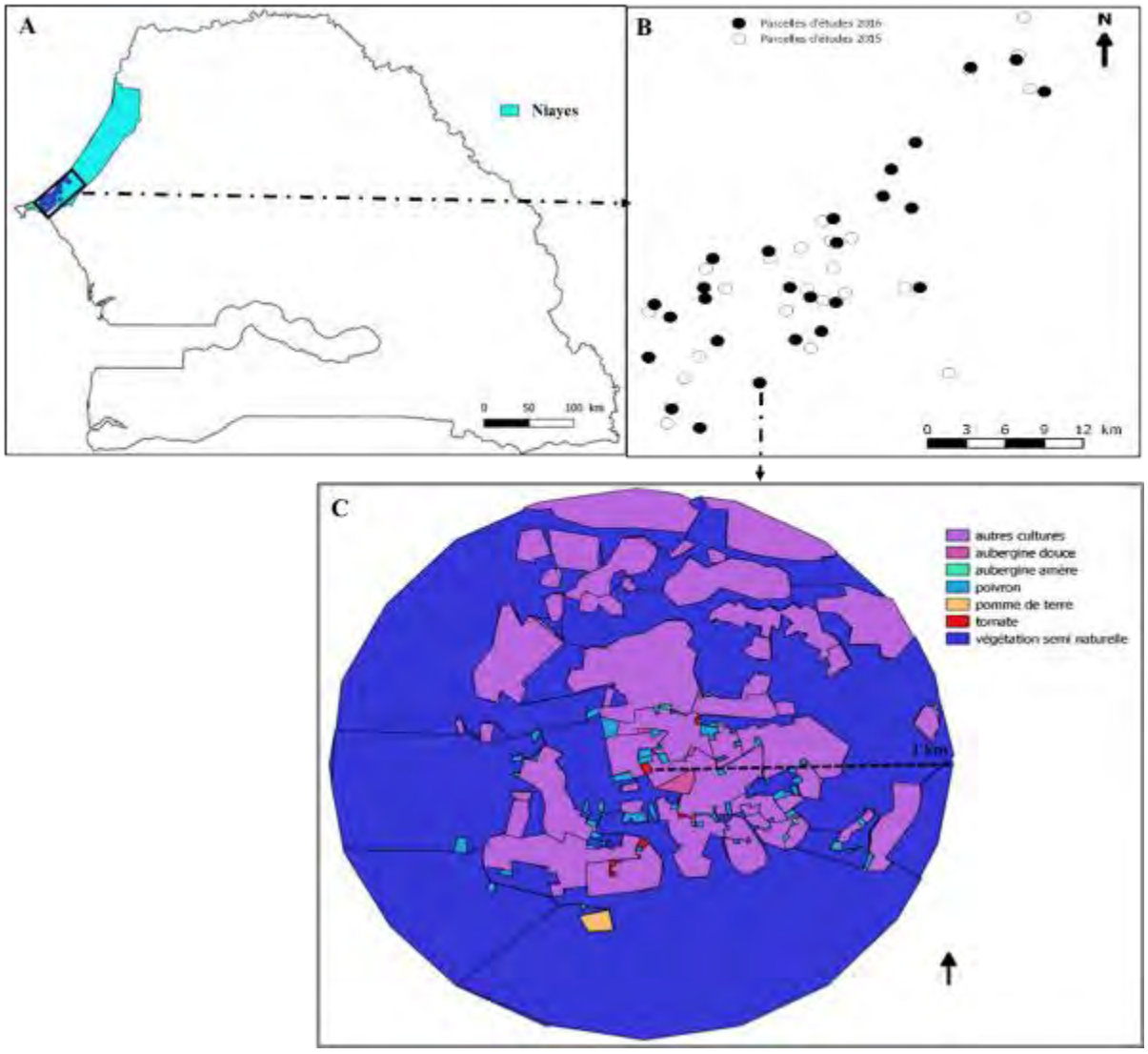

Figure 45 : Carte de la zone d'étude: A- représente l'emplacement de la zone d'étude dans les Niayes du Sénégal- B- représente la répartition des parcelles sélectionnées : les tampons vides sont ceux de 2015 et remplis ceux de 2016 -C- représente le tampon autour de l'une des 50 parcelles de tomate sélectionnées.

III. Résultats

1. Caractérisation des individus collectés

1.1 Colonisation des parcelles

Pour évaluer la pression de colonisation du ravageur, un piégeage des mâles adultes a été réalisé pendant deux semaines dans chque parcelle. Une moyenne de 45,1 et 23,8 individus par jour ont été capturés en 2015 et 2016, respectivement (Figure 46). Le nombre d'individus capturés par jour est très variable selon les parcelles, avec un minimum de 3,4 individus et un maximum de 86,0 individus.

1.2 Incidence de *T. absoluta* dans les cultures de tomate

L'incidence de la mineuse *T. absoluta* sur les parcelles de tomate observées est représentée par la proportion de plants présentant au moins une mine avec une larve (Figure 46). Elle a été plus importante en 2015 (0,44%) qu'en 2016 (0,19 %) (F=2,36 ; dl=1 ; P=0,003). Elle varie de façon importante entre parcelles, avec un maximum de 0,86 et un minimum de 0.

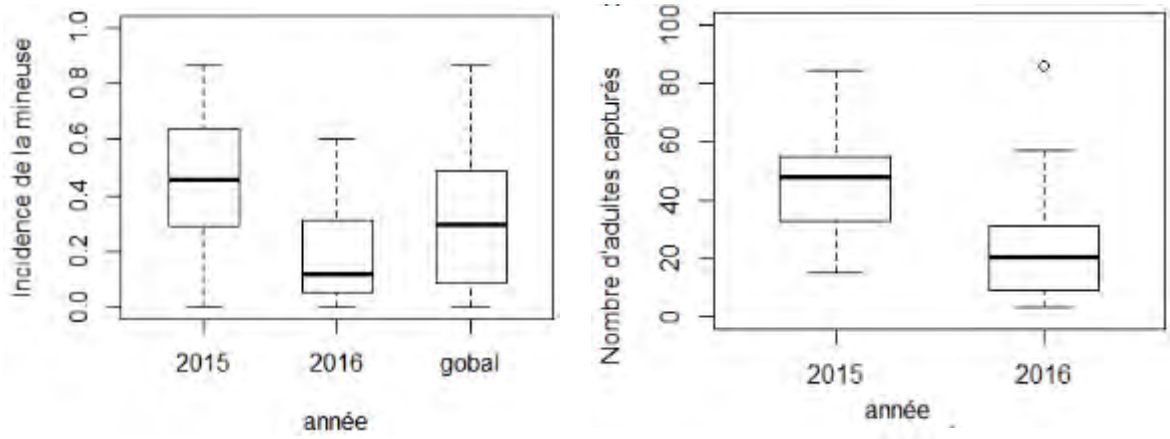

Figure 46 : Adultes capturés et incidence de la mineuse sur les deux années d'études

2. Parasitisme larvaire

Un total de 1110 chenilles a été récolté au champ. Le taux de parasitisme est très faible (0,90%). Parmi les 10 parasitoïdes obtenus, huit appartiennent au genre Chelonus (Hymenoptera, Braconidae), un au genre Apanteles (Hymenoptera, Braconidae) et un autre au genre Meteorus (Hymenoptera, Braconidae).

3. Abondance des prédateurs

L'espèce *N. tenuis* représente 95,6% des prédateurs collectés lors des battages. Les autres prédateurs rencontrés sont : *Orius sp*. (3,0%) et les araignées (1,0%). L'abondance des prédateurs collectés sur les parcelles est en moyenne de 1,7 individu en 2015 et 1,9 individu en 2016 par plant. Ce nombre peut être très élevé sur certaines parcelles avec un maximum respectif de 7 et 13 individus par plant (Figure 47).

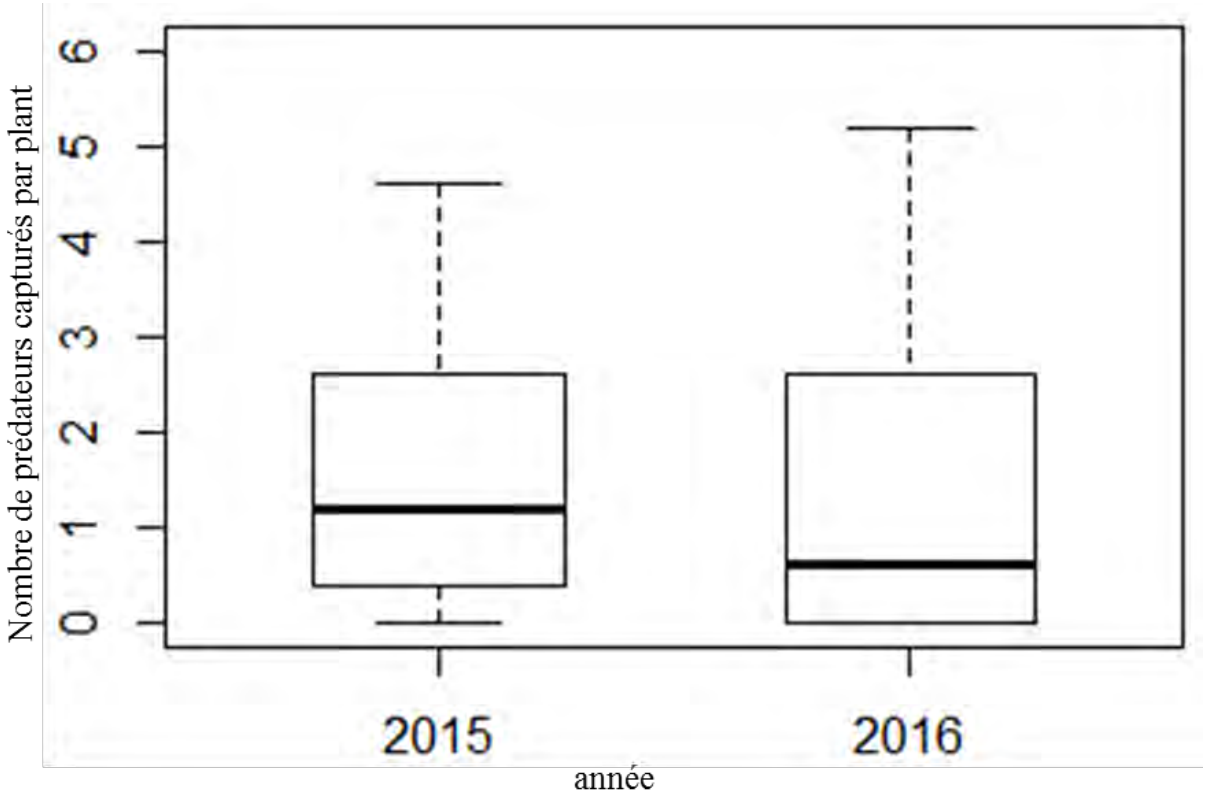

Figure 47 : Répartition du nombre moyen de prédateurs par plant

4. Pratiques culturales

Les pratiques culturales sont assez hétérogènes entre les parcelles d'étude.

Une grande variabilité du précédent cultural est observée. Aussi, cette variable n'a pas été retenue dans l'analyse statistique des données. La préparation du sol motorisée n'est pas fréquente. Seuls 2 % des producteurs des parcelles l'utilisent. Les producteurs sèment préférentiellment des variétés commerciales. On note 8 variétés de tomate cultivées dans la zone au cours de l'étude (acila, ganila, vilmorin, mboro, xer, mongal, xina, xewal). Le désherbage chimique n'est pas pratiqué dans les parcelles enquêtées. L'irrigation par seau ou

arrosoir est majoritairement utilisée par les producteurs. La grande majorité des parcelles suivies a reçu plusieurs apports de fumier ou d'engrais.

Tableau 7 : Pratiques culturales dans les parcelles d'observation (variables qualitatives).

Nb de parcelles suivies		50
Précédent (%)	**Brassicaceae**	20,0
	Solanaceae	24,4
	Malvaceae	10,0
	Jachère	26,0
	autre	12,0
Préparation du sol motorisée (%)		2,0
Nb de variétés de tomate resencées		8
Variétés commerciales (%)		87,5
Désherbage chimique		0,0
Irrigation (%)	**Seau ou arrosoir**	58,0
	Lance	18,0
	Goutte à goutte/aspersion	24,0
Apport de fumure organique (%)		32,0
Apport engrais minéral (%)	**urée**	90,0
	complet (NPK)	76,0

En moyenne la pépinière de tomate est repiquée un mois et quatre jours après semis. En effet sur certaines parcelles, la pépinière est repiquée les uns très tôt, d'autres tard soit un minimum de 15 jours et un maximum de 63 jours. La densité des plants (nb / m^2) est en moyenne 6,8 plants. Certaines parcelles de la zone ne présentent que de trois plants / m^2 alors qu'une parcelle présente 13 plants / m^2. Les adventices présentent une densité faible. Près de 4/5 des parcelles présentent des densités d'adventices inférieures à 10 % (Tableau 8).

Les produits insecticides sont couramment utilisés dans la lutte contre les ravageurs. Les parcelles observées ont reçu en moyenne 3 traitements insecticides. Le nombre de traitements varie entre 0 et 16.

Les différents produits insecticides recensés ont été regroupés en 5 classes selon la matière active principale (i.e. ciblant des ravageurs lépidoptères) (Figure 48). Les matières actives insecticides utilisées par les producteurs au cours de l'étude dans les parcelles

d'observation sont : dimethoate, profenofos et methyl parathion (organophosphorés), cartap et methomyl (carbamate), deltamethrine et cypermethrine (pyréthrinoïdes), abamectine (avermectines), indoxacarb (oxadiazines), acetamiprid (néonicotinoïdes) dicofol (Organochlorés), Chlorantraniliprole (Diamides), azadirachtine (neem) et *Bacillus thuringiensis* (bio-insecticides).

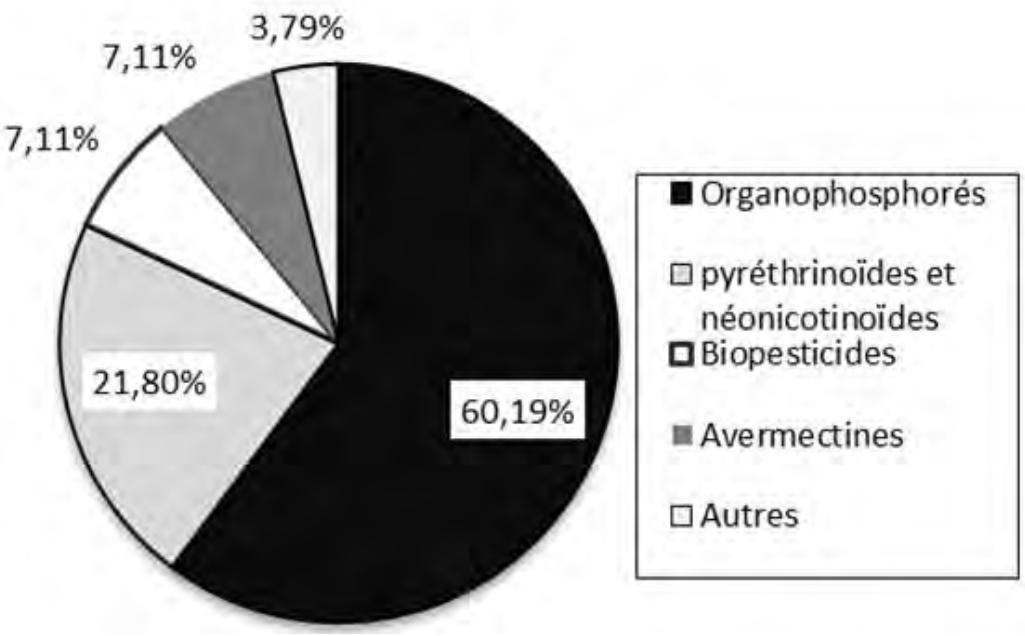

Figure 48 : Insecticides utilisés par les producteurs

La comptabilisation du nombre de traitements insecticides et des matières actives utilisées a permis de calculer le quotient d'impact environnemental (EIQ) pour chaque parcelle.

Tableau 8 : Caractéristiques des parcelles d'observation (variables quantitatives)

Variables	Mean	Min	Max
Durée pépinière (jours)	34	15	63
Densité de plants (nb/m²)	6,8	3,0	13,5
Densité adventices (%)	5,3	0,0	50,0
Durée du cycle (jours)	73	50	113
Minéral équivalent azote (urée+NPK)	3,2	0	14,7
Fumure équivalent azote	0,25	0	1
Total nombre insecticides	3,96	0	16
Quotient d'impact environnemental (EIQ)	70,6	0	76,5

5. Composition du paysage autour des parcelles

Le paysage environnant les parcelles observées (dans un cercle de 1 km de rayon) est composé en moyenne de 18% de cultures, 61% de végétation semi naturelle et 20% de vergers (Tableau 9). Le profil d'occupation des sols est cependant très variable. On observe des parcelles entourées de 67% de cultures, une de 95% de vergers et une à 91% d'espaces de végétation semi naturelle. On s'intéressear ici particulièrement à la surface relative de cultures de solanacées (tomate et aubergine), et à celle des espaces de végétation semi naturelle.

Tableau 9: Composition du paysage autour des parcelles

Variables		Mean	Min	Max
Paysage (%)	**Cultures**	17,3	0,1	67,6
	Vergers	20,0	0,0	94,8
	Habitats semi-naturels	61,1	0,0	91,2

6. Effet du paysage sur la colonisation des parcelles par les adultes de *T. absoluta*

Seule la surface relative cultivée en tomate dans l'environnement des parcelles observées a un effet significatif sur le nombre d'individus piégés. Les cultures sur lesquelles les pièges ont été posés n'ont pas été intégrées dans le modèle statistique car elles n'influencent pas significativement le niveau de piégeage. On ne note pas un effet significatif de la proportion de surface cultivée en aubergine et en habitats semi naturels (Tableau 10).

Tableau 10 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives au nombre d'individus capturés par piège par jour.

Variable explicative	Estimate	Std. Error	z value	Pr (>|z|)
Surface cultivée en aubergine	0,00382	0,006769	0,564	0,5725
Surface cultivée en tomate	0,05506	0,01712	3,216	**0,0013**
Surface habitats semi naturels	-8533	0,010091	-0,846	0,3977

7. Effet des pratiques culturales et du paysage sur les infestations des parcelles de tomate par *T. absoluta*

Seules les variables explicatives pertinentes et avec un effet significatif ont été retenues pour l'analyse.

Tableau 11 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives à la proportion de plants infestés par des larves de la mineuse.

Variable explicative	Estimate	Std. Error	z value	Pr (>|z|)
Irrigation	-0,7694	0,12596	-6,109	**0,001**
Densité de plants	0,0682	0,02192	3,113	**<0,001**
Nb_trait_insect	-0,0696	0,01813	-3,843	**0,001**
Surf_aub	0,0710	0,01009	7,046	**<0,001**

Nb_trait_insect : Nombre de traitements insecticides; Surf_aub : Surface cultivée en aubergine

On observe un effet significatif du type d'irrigation, de la densité des plants, du nombre de traitements insecticides et de la surface cultivée d'aubergine sur le pourcentage de plants attaqués par *T. absoluta* (Tableau 11). Il est important de signaler que la proportion de surface

cultivée en tomate n'a pas d'effet significatif sur l'infestation de nos parcelles suivies (χ^2 = 1,38, *P* =0,23).

8. Effet des pratiques culturales et du paysage sur la prédation des larves de *T. absoluta*

Seules les variables explicatives pertinentes et avec un effet significatif ont été retenues pour le calcul du modèle final.

Le type d'irrigation, le nombre de traitements insecticides, l'apport d'engrais équivalent azote, la fumure équivalente azote et la surface en habitats semi naturels ont un effet significatif sur le nombre de prédateurs capturés dans les parcelles de tomate observées. On observe une diminution des prédateurs sur les parcelles irriguées par lance. L'apport d'engrais minéral ou organique et la proportion de surface d'habitats semi naturels peuvent booster l'abondance des prédateurs dans la parcelle (Tableau 12).

Tableau 12 : Résultats du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (glmm) reliant les variables explicatives au nombre de prédateurs colléctés dans les parcelles.

Variable explicative	Estimate	Std. Error	z value	Pr (>|z|)
Irrigation	-0,652	0,1821	-3,58	**<0,001**
Nombre de traitements insecticides	-0,14869	0,03089	-4,814	**<0,01**
Engrais équivalent azote	0,14067	0,02431	5,787	**<0,001**
Fumure équivalent azote	0,64786	0,18356	3,529	**<0,01**
Surface habitats semi naturels	0,11613	0,04614	2,517	**<0,001**

IV. Discussion

1. Effet des pratiques culturales

❖ Irrigation par lance

Nous avons constaté que les producteurs qui irriguaient par lance avaient moins de larves de *T. absoluta* dans leur parcelle comparés à ceux qui irriguaient par goutte à goutte ou arrosoirs. Haji et al. (1988) ont montré l'effet négatif de la pluie sur les œufs et les larves de *T. absoluta*. Branco et al. (2001) confirment que la pullulation de *T. absoluta* était importante durant les périodes de rareté ou d'absence des précipitations. De nombreux travaux ont montré l'impact du mode d'irrigation sur des populations de ravageurs. Selon Amini et al. (2012), le système d'irrigation par aspersion comparé à l'irrigation par inondation influence la densité de la population de pucerons sur les plantes de colza. Les populations de pucerons étaient plus élevées dans les champs ayant une irrigation par inondation que sur les parcelles avec un système d'irrigation par aspersion. Ces auteurs stipulent que les gouttes d'eau tombent comme des précipitations dans les champs irrigués et font tomber probablement certains pucerons dont beaucoup d'entre eux meurent avant de pouvoir se reproduire (quand ils ne peuvent pas remonter sur les plantes du colza). Talekar et al. (1986) ont etudié également l'influence de la méthode d'irrigation par aspersion et goutte à goutte sur l'infestation du chou par les larves de *Plutella xyllostela.* Ils enrégistrent dans le perimère irrigué par goutte à goutte, 1061 larves alors que le nombre de larves compté dans le système d'irrigation par aspersion est de 609 larves. Selon l'auteur, l'irrigation par aspersion lessive les œufs et noie les larves de *Plutella xylostella* se nourrissant à la surface des feuilles. Les gouttelettes d'eau qui tombent, dérangent, effrayent également les adultes et les obligent à voler hors de la parcelle

Valantin-Morison et al. (2007) ont trouvé une corrélation négative entre la densité des plantes du colza et les dommages causés par la mouche du chou (*Delia radicum*), du coléoptère l'altise du colza *(Psylliodes chrysocephala* L); le charançon de la tige du colza (*Ceutorhynchus napi* Gyl) et du coléoptère du colza (*Meligethes aeneus* F).

❖ Nombre de traitements insecticides

Nous avons trouvé une relation négative et fortement significative entre l'abondance des larves de *T. absoluta*, des prédateurs et les fréquences des traitements insecticides. Plusieurs études ont révélé l'efficacité de certains insecticides à contrôler *T. absoluta*. Par exemple, Ayalew (2015) montre que l'infestation moyenne des fruits dans les parcelles témoins non

traitées variaient entre 54 et 76% alors que dans les parcelles traitées avec des insecticides diamides (chlorantraniliprole), l'infestation des fruits a été significativement plus faible avec un dégât des fruits de 2 à 6%. Les producteurs utilisent un traitement insecticide en moyenne trois fois pendant le cycle de la culture mais combinent plusieurs produits par traitement. Ils ne font pas pour la plupart des cas un bon choix des matières actives et ne tiennent pas compte d'une relative innocuité sur les ennemis naturels potentiels ou présents. La plupart des insecticides disponibles sur le marché local pour la gestion des insectes nuisibles des végétaux sont des insecticides vieux et à large spectre tels que les organochlorés, les organophosphates et les pyréthroïdes (Ayalew, 2011). Nos résultats rejoignent les observations de Basedow et al. (1990) et Koss et al. (2005) qui rapportent que l'utilisation des insecticides à large spectre réduit l'abondance des populations d'ennemis naturels. L'effet non désiré des pesticides sur les ennemis naturels a fait l'objet de plusieurs travaux (Veire et al., 1996; Vogt and Heimbach, 2002; Medina et al., 2003). Des auteurs comme Duan et Prokopy (1995) expliquent que l'utilisation des pesticides est associée à une diminution importante du taux de parasitisme. Arnó et Gabarra (2011) également soulignent que l'indoxacarb induisait sept jours après l'application du traitement aux taux maximaux recommandés, une mortalité de 28% pour les nymphes de *M. pygmaeus* à 77% pour les femelles de *N. tenuis,* deux prédateurs de *T. absoluta*. Également, le spinosad a considérablement réduit la progéniture de *M. pygmaeus* et l'azadirachtin a considérablement réduit la progéniture de *N. tenuis*.

- **Fertilisation azotée**

Nos résultats suggèrent que la quantité d'azote reçue par la culture impacte positivement sur la faune auxiliaire. Des études récentes ont porté sur l'effet de la fertilisation et de la qualité des plantes sur les ennemis naturels. Sarfraz et al. (2009) ont étudié l'effet de la fécondation sur le ravageur du chou *Plutella xylostella* et son parasitoïde *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ils ont démontré que *D. insulare* était meilleur sur les plantes cultivées avec des taux d'engrais élevés et que la proportion de *P. xylostella* qui échappait au contrôle par *D. insulare* était plus élevée chez les plantes à faible teneur en engrais. Ainsi la qualité des plantes sur lesquelles les adultes de *D. insulare* ont été élevés en présence de *P. xylostella* a considérablement affecté leur temps de développement. L'effet négatif de la limitation d'azote sur la culture de tomate a été mis en évidence par Han et al. (2015). Ils montrent que l'approvisionnement d'azote en quantité sous optimale réduisent considérablement le prédateur généraliste de *T. absoluta, M. pygmaeus.*

Cette étude souligne l'importance des pratiques agricoles locales et de la composition du paysage pour l'amélioration des stratégies de gestion naturelle de la mineuse de la tomate *T. absoluta.* Nos résultats montrent que La proportion de cultures d'aubergine augmente l'abondance des larves de *T. absoluta*. Ce résultat soutient l'hypothèse de la «concentration des ressources». Nous avons constaté également l'abondance des adultes de la mineuse quand la surface de la tomate augmentait aux alentours de nos parcelles suivies. L'irrigation par lance et la fréquence des traitements insecticides ont des effets mitigés car affectent à la fois le ravageur mais également sa faune auxiliaire. Les études futures devraient viser à comprendre les exigences des ennemis naturels de *T. absoluta* et sur des insecticides plus sélectifs vis-à-vis de l'insecte. La fertilisation azotée est cependant une pratique de gestion locale qui devrait être encouragée à augmenter les prédateurs de *T. absoluta* dans les parcelles de tomate. L'effet positif de la végétation naturelle sur les prédateurs de l'insecte est également important. Il semble probable que la densité des plants élevés augmentait l'infestation des cultures de tomate.

2. Effet du paysage

❖ Plantes hôtes

Nous avons constaté une relation forte et positive entre la proportion des cultures de tomate et l'abondance des papillons de *T. absoluta* capturés dans la zone. Les parcelles de tomate entourées par plus de parcelles de tomate étaient colonisées par plus d'adultes de la mineuse de la tomate. Ces résultats sont compatibles aux stratégies comportementales des adultes de *T. absoluta*. Il a été montré dans le **Chapitre 2** que *T. absoluta* répondait bien à l'hypothèse de préférence-performance selon laquelle les femelles pondaient plus d'œufs et que les larves se développaient mieux sur l'hôte optimal. On peut émettre donc l'hypothèse de la concentration des populations larvaires dans le peu de parcelles de tomate dans la zone.

Nous avons trouvé une relation positive et significative entre la surface cultivée en aubergine et l'abondance des plants attaqués par *T. absoluta* conformément à l'hypothèse de concentration des ressources (Root 1973). Dans **le chapitre 2**, nous avons pu montrer que l'aubergine fait partie des plantes hôtes alternatives de *T. absoluta* dans la zone d'étude qui pourrait alors maintenir la population de *T. absoluta* quand il n'y a pas de tomate. Ainsi la mise en place d'une nouvelle parcelle de tomate dans la zone ferait migrer la nouvelle génération de *T. absoluta* de l'aubergine vers la tomate à la recherche d'un hôte de meilleure qualité. Ainsi la surface d'aubergine impacte négativement l'infestation des parcelles de tomate par *T. absoluta.* Il est important de montrer que la proportion de surfaces cultivées en tomate n'a pas d'effet

significatif sur l'infestation de nos parcelles suivies. Ce résultat s'explique par le fait que la zone présentait peu de surface de tomate durant l'étude (1 à 15 parcelles de tomate pour un rayon de 1000 m). Le choix temporel de l'étude était basé à la période correspondant au pic de pullulation de *T. absoluta* (Brévault et al., 2014). Paradoxalement, nos enquêtes et constats du terrain ont montré que les producteurs refusaient de cultiver de la tomate à cette période dû aux dégâts causés par la mineuse. Cependant même si la proportion de surface de tomate n'a pas d'effet sur l'infestation des nouvelles parcelles comme signalé dans le modèle, nos résultats du **Chapitre 2** ont montré l'effet de la concentration des larves de *T. absoluta* sur le peu de parcelles de tomate restant dans la zone pendant l'hivernage. En effet, Balzan et al. (2016) montrent que la complexité du paysage avec une abondance des terres cultivables influencent les dommages causés par *T. absoluta* sur les cultures de tomate. Ainsi, dans le cas de notre étude, l'augmentation des terres cultivables est positivement liée à la proportion de surface d'aubergine douce. Etant donné que c'est l'une des principales cultures dans la zone au moment de l'étude, nos résultats indiquent que la pression parasitaire est associée à une plus grande disponibilité des cultures de l'hôte.

- **Végétation naturelle**

Nos résultats montrent une relation positive et significative entre la proportion de la végétation naturelle et l'abondance des prédateurs. Dans la littérature scientifique les paysages « complexes » décrites comme des paysages à pourcentage de terre cultivée inférieur à 80%, entraineraient une plus forte abondance de prédateurs naturels ainsi qu'une pression des ravageurs plus faible que dans les paysages «simples » (Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011). Toujours selon ces auteurs, la fonction de lutte contre les insectes ravageurs serait fortement influencée par la diversification du paysage. Cette végétation naturelle probablement abrite une ou des plantes compagnes réservoirs de prédateurs comme *N. tenuis,* fréquemment rencontré dans la zone. Par exemple l'iule visqueuse *Dittrichia viscosa* L. (W. Greuther) (Asteraceae) est une espèce de plante méditerranéenne pérenne herbacée d'une importante source de nourriture naturelle des prédateurs efficaces tels que les myrides du genre Macrolophus. *Dittrichia viscosa* a probablement un fort potentiel de conservation et d'augmentation de la présence de prédateurs (Alomar et al., 2002; Perdikis et al., 2007).

Conclusion du Chapitre IV

L'étude présentée montre l'importance des pratiques agricoles et de la composition du paysage dans l'incidence du ravageur, et comme leviers potentiels pour l'amélioration des programmes de lutte contre *T. absoluta*. Nous avons montré que les parcelles irriguées par lance ainsi que les plus fréquemment traitées étaient les moins infestées par *T. absoluta* et que la densité de plants élevée favorisait l'infestation. De plus, concernant la composition du paysage, nous avons montré que les parcelles de tomate dont les paysages étaient composés de forte concentration en aubergine étaient les plus infestées. Les parcelles entourées de tomate étaient également plus colonisées par des adultes de *T. absoluta*. Un effet significatif de la fréquence du nombre de traitements insecticides a été observé sur l'abondance des larves de *T. absoluta*. L'irrigation et la fréquence des traitements insecticides réduisent les prédateurs dans la parcelle. A l'inverse, l'abondance de la végétation naturelle et la fertilisation augmente l'abondance des prédateurs.

En conclusion, pour établir un cadre approprié et efficace pour la gestion de *T. absoluta*, il faut tenir compte des pratiques agricoles et du contexte paysager.

Discussion générale et perspectives

1 *Tuta absoluta* : caractéristique d'une expansion nationale rapide et d'une forte incidence sur les cultures de tomate

L'insecte invasif *T. absoluta* est considéré parmi les ravageurs les plus importants des cultures de tomate. En effet, il cause des dégâts considérables au niveau des serres et en plein champ, ayant des répercussions nettes sur le rendement national. La pullulation rapide des populations du ravageur et la vitesse avec laquelle elles se développent sur les cultures ont poussé les agriculteurs à recourir à la lutte chimique de façon massive, Les recherches se sont orientées vers une lutte intégrée se basant sur l'utilisation raisonnée des pesticides et l'intégration d'autres méthodes de lutte (prophylaxie, lutte biologique). Pour mieux maîtriser cette mineuse sud-américaine de la tomate, il est indispensable de mieux connaître sa biologie et la dynamique de ses populations.

Nos travaux de recherche se sont consacrés à l'étude de la dynamique des populations de l'insecte sur la culture de tomate dans les Niayes du Sénégal, son expansion dans le territoire national ainsi que l'identification. Le suivi de la dynamique des populations larvaires de *T. absoluta* montre que l'infestation des cultures de tomate est importante en deuxième phase de la saison sèche (Février en Mai) avec un pourcentage de feuilles infestées pouvant atteindre 60% et des parcelles abandonnées même avant récolte en 2014 et 2015. L'incidence s'avère faible dans la première phase de la saison sèche (octobre-janvier) avec moins de 2 % des feuilles infestées par parcelle.

L'étude conduite en saison des pluies confirme la réduction des populations de la mineuse de la tomate pendant cette période. De nombreux auteurs ont montré que la population des insectes peut être fortement affectée par la disponibilité en ressources (Hobbs et Huenneke, 1996; Stohlgren et al., 1999; Chesson, 2000) et la pluie (Kobori et Amano, 2003; Marouelli et al., 2011; Amini et al., 2012; Mahdi et Doumandji, 2013). Tonnang et al. (2015) et Guimapi et al. (2016) modélisant les zones à risque d'invasion et d'expansion de *T. absoluta* en Afrique ont montré que les ressources, qu'elles soient la tomate ou autres solanacées irriguées peuvent considérablement accélerer une potentielle invasion de *T. absoluta* en Afrique, Asie et Australie. L'effet propre de la pluie sur les populations de *T. absoluta* n'a pas été mesuré. Il est difficile de séparer complètement l'effet des deux facteurs ressources et pluie, car la diminution des surfaces en tomate durant l'hivernage est liée directement à l'augmentation des précipitations, qui rend difficile la culture de tomate (Naika et al., 2005). La pénurie de tomate à la fin du mois de mai dans certaines zones de production au Nigeria est attribuée à deux fortes pluies en avril (Kabuga, 2016).

L'étude a permis de montrer que la tomate est l'hôte principal de *T. absoluta* et les cultures d'aubergine et d'aubergine africaine sont des hôtes alternatifs qui peuvent constituer un réservoir pour les populations résiduelles de la mineuse en saison des pluies. Les travaux de Abbes et al. (2016) ont montré que les plantes hôtes réservoirs de *T. absoluta* peuvent jouer un rôle essentiel dans le maintien et la propagation du ravageur.

Nos travaux ont montré que la mineuse de la tomate, *T. absoluta*, a rapidement colonisé toutes les zones agro écologiques du Sénégal en 2015. L'expansion rapide de *T. absoluta* peut s'expliquer par sa forte capacité de dispersion. Desneux et al. (2011) soulignent que *T. absoluta* est capable de se propager et de coloniser rapidement de nouvelles régions sans l'aide de l'homme. Salama et al. (2015) rapportent que la capacité de dispersion de *T. absoluta* a été déterminée en mesurant la distance de vol des adultes et les observations de terrain et ont clairement indiqué que l'insecte pouvait voler jusqu'à 250 mètres pendant 2 heures et à 400 mètres durant toute une nuit à partir du point de lâcher.

Le nombre d'individus capturés à Kidira, Kédougou, Matam a montré que *T. absoluta* a la capacité de survivre dans des environnements difficiles et à utiliser d'autres plantes hôtes (aubergine douce et aubergine africaine) lorsque les cultures de tomate se font rares (Linguère). Desneux et al. (2010) déclarent que la colonisation des pays méditerranéens par la mineuse de la tomate *T. absoluta* a été exceptionnellement rapide, avec une répartition géographique d'environ 4 000 km en 5 ans environ. Une telle vitesse s'explique peut-être par la dispersion intracontinentale facile due aux échanges commerciaux. En effet, l'hypothèse la plus probable pour expliquer l'expansion rapide de *T. absoluta* est la diffusion passive due au commerce de la tomate (Westphal et al., 2008). Desneux et al. (2010) soutiennent que le commerce de la tomate accidentellement infestée est sans doute la principale voie de propagation du ravageur. De plus, les résultats d'Awal (données non publiées) ont montré que les flux de tomate sont distribués au Sénégal selon une intégration verticale. La tomate en suivant la filière quitte les lieux de production dont en grande partie dans les Niayes du Sénégal (zone la plus infestée par *T. absoluta*) et se diffuse dans l'ensemble du pays et à l'extérieur du pays (Figure 49). Ce phénomène semble être la cause la plus probable d'expansion rapide de *T. absoluta* à l'intérieur du pays.

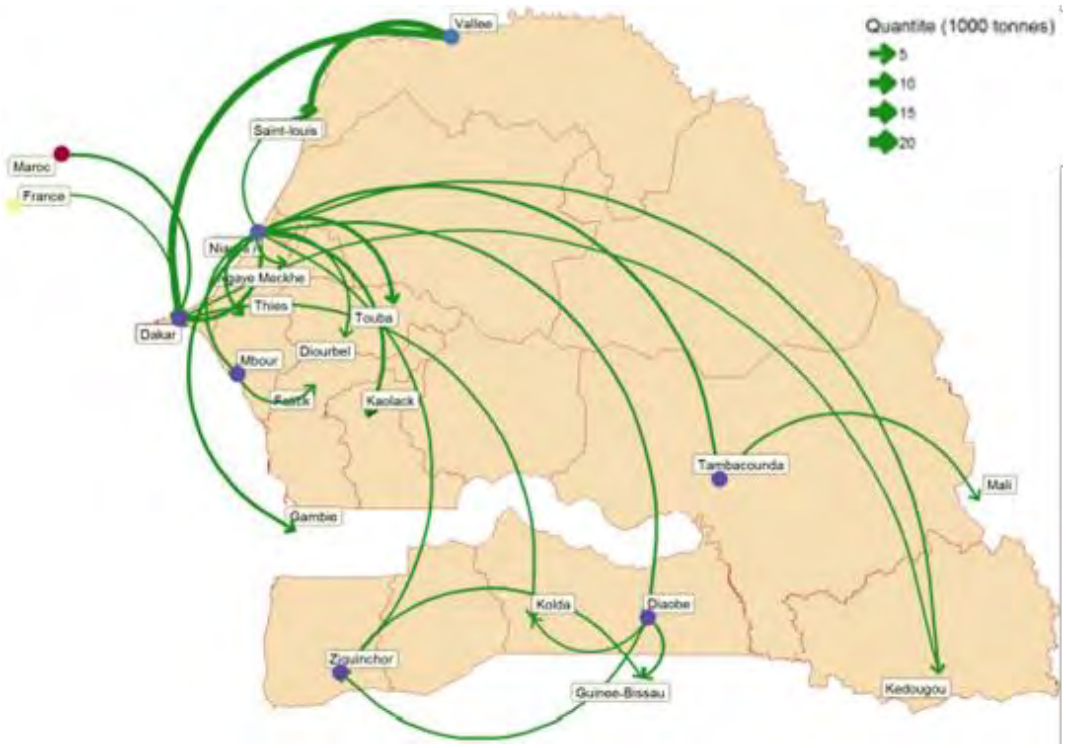

Figure 49 : Cartographie des flux de tomate en contre-saison chaude, Awal (données non publiées)

2 Plantes hôtes de *T. absoluta* et leur importance relative dans la dynamique des populations du ravageur

La prospection au champ visant à déterminer les plantes hôtes de la mineuse de la tomate montre que des dégâts de *T. absoluta* ont été retrouvés sur 6 espèces hôtes cultivées au Sénégal (tomate, aubergine douce, aubergine africaine, poivron, pomme de terre et piment). On sait que *T. absoluta* se développe sur diverses espèces de solanacées cultivées et non cultivées (Vargas, 1970; Campos, 1976; Colomo et al., 2006; Desneux et al., 2010). Cependant, *T. absoluta* a été détecté sur d'autres plantes hôtes autres que les solanacées telles que les haricots communs (*Phaseolus vulgaris*) (Fabaceae) en Italie et les haricots (Vicia faba) le tabac (*Nicotiana tabacum* L.), le coqueret du Pérou (*Physalis peruviana*) (Tropea Garzia, 2009). De nombreuses solanacées ont été citées comme plantes hôtes (Colomo et al., 2002) mais les études concernant la performance des insectes sont peu nombreuses. L'étude de la préférence de ponte et la performance larvaire en conditions contrôlées a permis de préciser la véritable gamme d'hôte de *T. absoluta* et le rôle des différents hôtes dans la dynamique des populations de *T. absoluta*. Une hypothèse fréquente dans le contexte de la théorie de l'histoire de la vie est que la performance larvaire (c'est-à-dire un taux de survie élevé et un temps de développement plus

court) est le principal facteur déterminant de l'adaptation globale des espèces (Krainacker et al., 1987). En effet, chez les insectes herbivores, les taux de survie élevés et les temps de développement plus courts sont considérés comme des indicateurs de meilleure qualité alimentaire (Awmack and Leather, 2002; Greenberg et al., 2002; Pereyra and Sánchez, 2006). Le temps de développement est considéré comme la période entre l'éclosion des œufs et sa métamorphose au stade adulte et le taux de survie est le nombre de survie de tous les stades pendant le temps de développement (Mousseau and Dingle, 1991). Il est également important de montrer que chez la plupart des insectes phytophages, la plante sur laquelle les larves se nourrissent dépend souvent du choix du site de ponte de la femelle (Thompson, 1988; Gripenberg et al., 2010; Gómez Jiménez et al., 2014). Par conséquent, le comportement de ponte de la femelle est un facteur critique au développement de sa progéniture. Il apparait l'hypothèse de Préférence-Performance selon laquelle, les femelles devraient préférer les hôtes qui conviennent le mieux au développement de leurs larves et accepter des espèces végétales moins appropriées lorsque l'hôte préféré est absent ou non trouvé (Jaenike, 1978; Thompson, 1988; Scheirs and Bruyn, 2001; Awmack and Leather, 2002).

L'étude a montré que toutes les espèces hôtes testées n'ont pas la même importance vis-à-vis de *T. absoluta*. La tomate reste l'hôte optimal et la plante « source ». La préférence de ponte des femelles et la performance des larves sont plus importantes sur tomate que sur les autres plantes hôtes. Les résultats ont montré une grande capacité de *T. absoluta* à se développer également sur l'aubergine douce, l'aubergine africaine et la pomme de terre. De telles plantes hôtes peuvent être considérées comme des hôtes « réservoirs ». Le rôle d'aubergine africaine et aubergine amère comme plantes réservoirs en saison des pluies a été démontré dans le **chapitre 1**. La préférence de ponte de *T. absoluta* sur le piment est nulle. Les larves n'arrivent pas non plus à se développer sur la plante. Sur le poivron, la préférence de ponte de même que la performance des larves sont faibles. Cependant, on a observé le contraire dans l'expérimentation au champ, dans laquelle les dégâts de *T. absoluta* étaient observés sur poivron et piment. L'expérimentation sur la préférence de ponte des femelles de *T. absoluta* en olfactomètrie révèle des résultats similaires aux nôtres. Les femelles pondent plus d'œufs sur tomate (moyenne 18,20 œufs), que sur aubergine (moyenne de 6,93 œufs) et poivron (moyenne de 0,53 œuf) (Fadimeuzun et Karaca, 2015). Des travaux ont montré que dans le cas de plantes de mauvaise qualité, un insecte femelle peut améliorer efficacement son comportement de ponte en réduisant le nombre d'œufs posés sur chaque plante (Awmack and Leather, 2002). Cependant, les stratégies de ponte peuvent être régies par un caractère autre que la valeur nutritive de l'hôte, comme la présence de prédateurs et de parasites et la qualité de l'hôte

(Mitchell, 1981). Les plantes comme le piment et le poivron quantitativement moins colonisées sur le terrain sont des plantes accidentelles et peuvent jouer un rôle de puits aux larves.

Des progrès récents dans l'écologie chimique ont démontré que l'attraction et la ponte des femelles de *T. absoluta* sont influencées par des émissions de composés organiques volatiles (COV) des plantes hôtes. Il a été constaté que les odeurs de feuilles de tomate incluant principalement des composés terpénoïdes volatils provoquent des vols orientés de femelles de *T. absoluta* accouplées, puis guident l'atterrissage ainsi que la ponte (Proffit et al., 2011). Des observations similaires ont été faites pour les plants de pomme de terre: les émissions volatiles de *S. tuberosum*, principalement constituées des esquiterpènes sont impliquées dans la sélection de l'hôte par les femelles de *T. absolut*a (Caparros Megido et al., 2014). Une grande variabilité de la préférence de ponte des adultes a été observée chez les plantes testées. Cette variabilité peut être due soit à des caractéristiques morphologiques des plantes, soit à des mécanismes de défense en réponse à la présence d'œufs, ce qui a un impact sur le développement embryonnaire. Par exemple, une faible humidité à la surface de la feuille due à une fermeture stomatique ou une réponse hypersensible (c'est-à-dire la formation de tissu nécrotique au site de dépôt d'œufs) peut conduire à leur dessiccation (Woods, 2010; Hilker and Meiners, 2011). Cette variabilité du choix de ponte chez les femelles s'expliquerait par le fait que les femelles peuvent avoir la capacité de retarder leur ponte, ou de détruire des œufs et de réaffecter les nutriments afin d'accroître leur propre longévité, en attendant de trouver une plante hôte plus appropriée où les performances de la progéniture seront optimisées (Awmack and Leather, 2002).

Les données obtenues en conditions contrôlées et celles obtenues sur la dynamique des populations en conditions naturelles montrent qu'il existe une forte corrélation entre la préférence de ponte et la performance larvaire de *T. absouta* chez les hôtes testés. *T. absoluta* est capable de se reproduire sur aubergine africaine (hôte local), ce qui laisse supposer à un potentiel élargissement de sa gamme d'hôte au Sénégal.

3 Les ennemis naturels de *T. absoluta* et leur potentiel en lutte biologique

3.1 Très faible impact des parasitoides

Les résultats obtenus à partir du suivi des parasitoïdes indigènes de *T. absoluta* menés sur les cultures de tomate dans les Niayes du Sénégal ont fourni des informations nouvelles et pertinentes qui contribuent à la connaissance de ce ravageur exotique au Sénégal. Tout d'abord, quelques parasitoïdes indigènes ont été observés, comme le montre le parasitisme naturel enregistré quelques années après la première détection de la mineuse. Dans l'ensemble, 5

espèces identifiées (*Meteorus sp*, *Apanteles sp; Chelonus sp; Elasamus sp et Pristomerus pallidus*) appartenant à trois familles ont été enregistrées. *Chelonus sp* était plus abondant (61,76%), suivi par *Apanteles sp*. (29,41%). Dans l'ensemble, le faible taux de parasitisme constaté au cours de l'étude ne soutient pas le rôle de la communauté des parasitoïdes indigènes dans le contrôle effectif de *T. absoluta*. La faible richesse spécifique peut s'expliquer par divers facteurs, et en particulier la faible aptitude de *T. absoluta* aux espèces de parasitoïdes indigènes présentes au Sénégal. De plus, un autre facteur qui peut influencer le développement réussi des parasitoïdes immatures est la présence potentielle de toxines dans l'hôte (Desneux et al., 2009). En particulier, certains métabolites secondaires présents dans les plantes solanacées, comme la tomate, sont bien connus pour avoir des propriétés insecticides (Ali et al., 2012) et certains d'entre eux peuvent être séquestrés par des larves de *T. absoluta* et diminuent donc les chances de développement de parasitoïdes immatures. Comme l'ont souligné plusieurs auteurs (Desneux et al., 2007; Silvério et al., 2009; Biondi et al., 2013), l'utilisation des insecticides de manière intensive pourrait causer de nombreux effets secondaires sur les ennemis naturels dans les cultures de tomates. L'impact des insecticides sur les prédateurs de *T. absoluta* a été démontré dans le **chapitre 4**. Selon Biondi et al. (2013), 14 pesticides, couramment utilisés dans les cultures de tomates, ont provoqué de multiples effets sub létaux, notamment des réductions du taux de parasitisme sur *T. absoluta*, la fertilité des femelles et la longévité de la descendance.

3.2 Les prédateurs : *N. tenuis*

Les prédateurs, dont en majorité *N. tenuis,* sont abondants dans les parcelles de tomate. La forte régulation naturelle par les prédateurs 43 % en 2015 et 68% en 2016 avec une forte variabilité (0-100%) entre parcelle peut être probablement attribuée à *N. tenuis*. L'effet négatif des prédateurs sur les larves de *T. absoluta* a été montré dans le **chapitre 4**. Les degrés d'infestation de nos parcelles de tomate suivies diminuent avec l'augmentation du nombre d'individus de *N. tenuis*. Le résultat de la présente étude confirme celui de Mollá et al. (2009) qui démontrent que *N. tenui*s dans une parcelle de tomate réduit de 97% l'infestation des feuilles par la mineuse et celle des fruits de 100 %. Une densité de même ordre de grandeur est obtenue par Arnó et al. (2009) aussi bien sous serre qu'en plein champ soit 4,5 individus par plant de tomate. Sanchez (2008) a étudié l'effet des densités de *N. tenuis* par rapport aux niveaux d'infestation des folioles infestées par *T. absoluta* qui baissaient de 13,2 à 3,9. Mollá et al. (2014) affirment que le developpement des stades immatures de deux espèces prédatrices *N.*

tenuis et *M. pygmaeus* réussit mieux sur les œufs de *T. absoluta* que sur ceux d'*E. kuehniella*, hôte de subtitution. Lins et al. (2014) affirment que *N. tenuis* est attiré par les composés volatils de la tomate infestée par *T. absoluta*. Cabello et al. (2009a) constatent qu'un lâcher sous serre de 50 adultes de *N. tenuis* /m^2, deux fois par semaine réduisent les poulations de *T. absoluta* de 85,6% au début de la phase de croissance de la plante. Si chaque lâcher est de 100 punaises adules /m^2, la réduction du ravageur atteint 91,0%. Calvo et al. (2012) révèlent que l'abondance des populations de la mineuse est nettement réduite en présence de *N. tenuis*. De même, Urbaneja et al. (2009) confirment que *N. tenuis* et *M. pygmaeus* sont les mirides les plus utiles contre *T. absoluta.*

4 Effet des pratiques culturales et du contexte paysager sur l'incidence de *T. absoluta* et la prédation

Les résultats montrent une large diversité des pratiques agricoles au sein des parcelles de tomate de la zone. A l'échelle de la parcelle, Il a été observé que les parcelles les plus fréquemment traitées étaient les moins infestées mais hébergeaient moins de prédateurs. Il a été montré en introduction générale à partir de plusieurs travaux antérieurs que certains insecticides destinés au contrôle de la mineuse de la tomate ont un spectre large et affectent de façon directe les auxiliaires. Ce résultat est bien alarmant si on lutte pour une optimisation de l'utilisation des pesticides tout en favorisant la lutte biologique. Il devient urgent alors de remplacer les insecticides à large spectre par de plus sélectifs. Nous avons montré également que les parcelles irriguées par lance étaient les moins infestées que celles irriguées par arrosoirs ou goutte à goutte. Il est possible que l'effet mécanique de l'eau réduise la survie des œufs et des larves de *T. absoluta*. La fertilisation azotée ou organique augmente l'abondance des prédateurs. Il faut juste noter que l'abondance des prédateurs n'a pas impacté la population de *T. absoluta*. Au chapitre 3, nous avons obtenu avec les plantes sentinelles en moyenne un taux de régulation naturelle de 0,43 en 2015 et 0,7 en 2016, avec une variabilité de 0 à 1 entre parcelle. Cette différence peut être liée à la courte durée de l'expérimentation au champ des plantes sentinelles (une semaine) contrairement à cette étude ou l'effet conjugué d'autres facteurs dans la parcelle pourraient réduire l'impact significatif des prédateurs sur la mineuse. Cependant, il faut noter que les prédateurs, en particulier *N. tenuis*, restent un moyen prometteur de lutte biologique.

Les adultes mâles capturés dans les pièges étaient plus importants si nos parcelles de suivi sont entourées par des parcelles de tomate. Ce résultat confirme celui du **chapitre 2** qui montre une forte attractivité de la tomate aux femelles de *T. absoluta* comparée aux autres solanacées

testés. L'idée de concentration des larves de *T. absoluta* sur la plante optimale (tomate) observée en hivernage quand les ressources sont réduites appuie ce résultat (**chapitre 1**). Ce pendant il faut noter que les prédateurs en particulier *N. tenuis* restent prometteur comme démontré dans le **chapitre 3** en lutte biologique contre la mineuse de la tomate au Sénégal. Pour une lutte biologique par conservation, les résultats montrent que l'abondance de la végétation naturelle augmenterait le nombre de prédateurs. Des études de Anaïs et collaborateurs (données non publiées) ont montré que *N. tenuis* colonisaient 2 plantes compagnes dans la zone sud des Niayes et se développaient bien sur des plants de sésame repiqués à quelques mètres hors des parcelles.

Au terme de cette étude et en fonction des résultats obtenus, nous proposons pour des futurs travaux :

- **D'identifier les routes d'introduction du ravageur à partir des marqueurs moléculaires**

Au Sénégal, l'introduction de *T. absoluta* est probablement liée à l'importation de la tomate marocaine; ce qui laisse supposer de multiples introductions. Des études ont montré que l'invasion du Bassin méditerranéen et de l'Europe par *T. absoluta* dériverait d'une introduction unique depuis le centre du Chili (Guillemaud et al. 2015). De nombreuses questions demeurent concernant l'origine géographique du ravageur, la diversité et la structuration génétique de ses populations en Afrique de l'ouest et au Sénégal en particulier.

- **De s'intéresser aux organismes interagissant avec *T. absoluta*.**

Une partie de notre étude visait à identifier les variables locales défavorables à l'abondance de *T. absoluta*. Il serait intéressant d'intégrer à cette étude d'autres organismes en interaction biologique avec *T. absoluta*. Il s'agirait essentiellement d'étudier les interactions trophiques entre *T. absoluta* et *H. armigera*, ravageur qui a les mêmes plantes hôtes que *T. absoluta* ou du moins qui infestent aussi la tomate et qui a également les mêmes ennemis naturels qu'*H. armigera* (compétions apparente)

Par exemple, une étude menée par Bompard et al. (2013) en serre en France a montré que le contrôle de *B. tabaci* par *M. pygmaeus* a été plus efficace en présence de *T. absoluta*. Ils mettent en évidence également l'interaction négative de *T. absoluta* sur *B. tabaci* à moyen terme en serre. Les résultats combinés de ces études pris en compte renforceraient la gestion intégrée de *T. absoluta*.

- **De combler les gaps sur les facteurs favorisant l'expansion et la dynamique des populations de *T. absoluta***

L'impact des conditions climatiques rencontrées en Afrique Subsaharienne sur ce ravageur et ses ennemis naturels est encore mal connu, pourtant ces paramètres influencent fortement l'importance des dégâts et l'expansion des ravageurs (Guimapi et al., 2016). Nos résultats du chapitre 1 ont montré la présence de *T. absoluta* dans les zones comme Kidira, Kédougou à températures très élevées environ 40° C durant la période de l'étude (Avril-Mai). Le développement de *N. tenuis* en fonction de la température (de 15 à 40°C) a été étudié sur une population espagnole, celle-ci était capable de dérouler son cycle de vie jusqu'à 35°C. Mais il a aussi été montré que les populations de *N. tenuis* venant de la zone subtropicale sont plus adaptées aux températures chaudes que les populations de la zone tempérée (Pazyuk et al. 2013). Il est important alors d'établir les tables de vie des souches sénégalaises de *T. absoluta* et de son ennemi naturel *N. tenuis,* d'évaluer sa capacité de prédation en fonction de la température en prenant en compte l'humidité relative correspondant au climat sénégalais. De telles études auront des implications pour la compréhension des mécanismes d'invasion de *T. absoluta* et de sa persistance dans certains agroécosystèmes dans un contexte de réchauffement climatique.

- **De concentrer les efforts de gestion sur les populations résiduelles en saison des pluies.**

Ceci permettrait de rendre encore plus difficile la reconstitution des populations en saison sèche. L'étude effectuée en saison des pluies a montré une réduction drastique des populations de *T. absoluta* due à la ressource mais également à l'impact indirect de la pluie, et le rôle de l'aubergine comme réservoir.

- **D'inciter en fin les agriculteurs à respecter le plan de lutte et les mesures prophylactiques,** malgré les contraintes, le coût des fongicides, les insecticides et les pertes conséquentes sur les cultures que peut engendrer les ravageurs et particulièrement l'action combiné de *H. armigera* et de *T.absoluta.*

Références bibliographiques

Abbes, K., Harbi, A., and Chermiti, B. (2012). Comparative study of 2 protection strategies against *Tuta absoluta* (Meyrick) in late open field tomato crops in Tunisia. EPPO Bull. *42*, 297–304.

Abbes, K., Harbi, A., Elimem, M., Hafsi, A., and Chermiti, B. (2016). Bioassay of three solanaceous weeds as alternative hosts for the invasive tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) and insights on their carryover potential. Afr. Entomol. *24*, 334–342.

Adams, P. (2015). Tanzania: Tomato price soars 375% due to *Tuta absoluta*.

Ali, A., Ahmad, F., Biondi, A., Wang, Y., and Desneux, N. (2012). Potential for using *Datura alba* leaf extracts against two major stored grain pests, the khapra beetle *Trogoderma granarium* and the rice weevil *Sitophillus oryzae*. J. Pest Sci. *85*, 359–366.

Al-Jboory, I.J., Katbeh-Bader, A., Al-Zaidi, S., and others (2012). First observation and identification of some natural enemies collected from heavily infested tomato by *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Jordan. Middle East J Sci Res *11*, 435–438.

Alomar, Ò., Goula, M., and Albajes, R. (2002). Colonisation of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Heteroptera) in northern Spain. Agric. Ecosyst. Environ. *89*, 105–115.

Amini, B., Madadi, H., Desneux, N., and Lotfalizadeh, H.A. (2012). Impact of irrigation systems on seasonal occurrence of Brevicoryne brassicae and its parasitism by *Diaeretiella rapae* on canola. J Entomol Res Soc *14*, 15–26.

Ammann, K. (2005). Effects of biotechnology on biodiversity: herbicide-tolerant and insect-resistant GM crops. TRENDS Biotechnol. *23*, 388–394.

Apablaza, J. (1992). La polilla del tomate y su manejo. Tattersal *79*, 12–13.

Araujo-Gonçalves, A. (2010). Alverde: la solución BASF para el control de *Tuta absoluta.* Phytoma Esp. Rev. Prof. Sanid. Veg. 21–22.

Arnó, J., and Gabarra, R. (2011). Side effects of selected insecticides on the *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae). J. Pest Sci. *84*, 513–520.

Arnó, J., Sorribas, R., Prat, M., Matas, M., Pozo, C., Rodríguez, D., Garreta, A., Gómez, A., and Gabarra, R. (2009). *Tuta absoluta*, a new pest in IPM tomatoes in the northeast of Spain. (International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants (OIBC/OILB), West Palaearctic Regional Section (WPRS/SROP)), pp. 203–208.

Arno, J., Castane, C., Riudavets, J., and Gabarra, R. (2010). Risk of damage to tomato crops by the generalist zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). Bull. Entomol. Res. *100*, 105–115.

Awmack, C.S., and Leather, S.R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects.-Annu. Rev. ResearchGate *47*, 817–844.

Ayalew, G. (2011). Effect of the insect growth regulator novaluron on diamondback moth, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae), and its indigenous parasitoids. Crop Prot. *30*, 1087–1090.

Balirwa, J.S., Chapman, C.A., Chapman, L.J., Cowx, I.G., Geheb, K., Kaufman, L., Lowe-McConnell, R.H., Seehausen, O., Wanink, J.H., Welcomme, R.L., et al. (2003). Biodiversity and Fishery Sustainability in the Lake Victoria Basin: BioScience *53*, 703–715.

Balzan, M.V., and Moonen, A.-C. (2012). Management strategies for the control of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) damage in open-field cultivations of processing tomato in Tuscany (Italy). EPPO Bull. *42*, 217–225.

Balzan, M.V., Bocci, G., and Moonen, A.-C. (2016). Landscape complexity and field margin vegetation diversity enhance natural enemies and reduce herbivory by Lepidoptera pests on tomato crop. BioControl *61*, 141–154.

Banks, N.C., Paini, D.R., Bayliss, K.L., and Hodda, M. (2015). The role of global trade and transport network topology in the human-mediated dispersal of alien species. Ecol. Lett. *18*, 188–199.

Barrett, S.C.H., and Husband, B.C. (1990). The genetics of plant migration and colonization. In: Plant population genetics, breeding, and genetic resources. Sinauer Assoc. Inc USA 254–277.

Barrientos, Z.R., Apablaza, H.J., Norero, S.A., and Estay, P.P. (1998). Temperatura base y constante térmica de desarrollo de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Cienc. E Investig. Agrar. *25*, 133–137.

Barse, A.M., and Secor, D.H. (2011). An Exotic Nematode Parasite of the American Eel. Fisheries.

Basedow, T. (1990). The frequency of aphids and their natural enemies in sugarbeet fields in relation to different factors of intensive farming. Freq. Aphids Their Nat. Enemies Sugarbeet Fields Relat. Differ. Factors Intensive Farming *19*, 170–176.

Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E., and Larsson, S. (2006). A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. Glob. Change Biol. *12*, 662–671.

Bawin, T., Dujeu, D., Backer, L.D., Fauconnier, M.-L., Lognay, G., Delaplace, P., Francis, F., and Verheggen, F.J. (2015). Could alternative solanaceous hosts act as refuges for the tomato leafminer, *Tuta absoluta*? Arthropod-Plant Interact. *9*, 425–435.

Bazzaz, F.A. (1986). Life History of Colonizing Plants: Some Demographic, Genetic, and Physiological Features. 96–110.

Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., and others (1986). Ecology. Individuals, populations and communities. (Blackwell scientific publications).

Bell, W.J. (2012). Searching Behaviour: The behavioural ecology of finding resources (Springer Science & Business Media).

Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., and Crick, H.Q. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. J. Appl. Ecol. *39*, 673–687.

Berkvens, N., Baverstock, J., De Clercq, P., Majerus, M.E., Pell, J.K., Roy, H.E., Tirry, L., and Wells, P.M. (2008). Good and bad traits of *Harmonia axyridis*: from biological control to invasion. In 3rd International Symposium on Biological Control of Arthropods (ISBCA 3), (USDA Forest Service), pp. 393–402.

Berlinger, M.J., Jarvis, W.R., Jewett, T.J., and Lebiush-Mordechi, S. (1999). Managing the greenhouse, crop and crop environment. In Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops, (Springer), pp. 97–123.

Bermond, G., Ciosi, M., Lombaert, E., Blin, A., Boriani, M., Furlan, L., Toepfer, S., and Guillemaud, T. (2012). Secondary Contact and Admixture between Independently Invading Populations of the Western Corn Rootworm, Diabrotica virgifera virgifera in Europe. PLOS ONE *7*, e50129.

Bianchi, F.J., Booij, C.J.H., and Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. *273*, 1715–1727.

Biere, A., Elzinga, J.A., Honders, S.C., and Harvey, J.A. (2002). A plant pathogen reduces the enemy–free space of an insect herbivore on a shared host plant. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. *269*, 2197–2204.

Biondi, A., Zappala, L., Stark, J.D., and Desneux, N. (2013). Do Biopesticides Affect the Demographic Traits of a Parasitoid Wasp and Its Biocontrol Services through Sublethal Effects? Plos One *8*, e76548.

Blackburn, T.M., Lockwood, J.L., and Cassey, P. (2009). Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds (Oxford University Press).

Blom, J., Robledo, A., Torres, S., Sánchez, J.A., Castañé, C., Perdikis, D., and others (2009). Consequences of the wide scale implementation of biological control in greenhouse horticulture in Almeria, Spain. IOBCWPRS Bull. *49*, 9–13.

Bompard, A., Jaworski, C.C., Bearez, P., and Desneux, N. (2013). Sharing a predator: can an invasive alien pest affect the predation on a local pest? Popul. Ecol. *55*, 433–440.

Borisade, O.A., Kolawole, A.O., Adebo, G.M., and Uwaidem, Y.I. (2017). The tomato leafminer (*Tuta absoluta*) (Lepidoptera: Gelechiidae) attack in Nigeria: effect of climate change on over-sighted pest or agro-bioterrorism? J. Agric. Ext. Rural Dev. *9*, 163–171.

Botto, E.N. (1999). Control biológico de plagas hortícolas en ambientes protegidos. Rev Soc Entomol Argent *58*, 58–64.

Botto, E.N., Riquelme, M.B., and Horny, C.M. (2009). Use of the egg parasitoid Trichogramma in Argentina. Newsl. IOBC-NTRS 25.

Boualem, M., Allaoui, H., Hamadi, R., and Medjahed, M. (2012). Biologie et complexe des ennemis naturels de *Tuta absoluta* à Mostaganem (Algérie). EPPO Bull. *42*, 268–274.

Branco, M.C., França, F.H., Medeiros, M.A., and Leal, J.G.T. (2001). Uso de inseticidas para o controle da traça-do-tomateiro e traça-das crucíferas: um estudo de caso. Hortic Bras *19*, 60–63.

Brévault, T., Sylla, S., Diatte, M., Bernadas, G., and Diarra, K. (2014). *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae): A New Threat to Tomato Production in Sub-Saharan Africa. Afr. Entomol. *22*, 441–444.

Browne, M., Pagad, S., and De Poorter, M. (2009). The crucial role of information exchange and research for effective responses to biological invasions. Weed Res. *49*, 6–18.

Byers, J.E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. Oikos *97*, 449– 458.

Cabello, T., Gallego, J.R., Vila, E., Soler, A., Del Pino, M., Carnero, A., Hernández-Suárez, E., and Polaszek, A. (2009a). Biological control of the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* (Lep.: Gelechiidae), with releases of *Trichogramma achaeae* (Hym.: Trichogrammatidae) in tomato greenhouses of Spain. IOBCWPRS Bull *49*, 225–230.

Cabello, T., Gallego, J.R., Fernandez-Maldonado, F.J., Soler, A., Beltran, D., Parra, A., Vila, E., Castañé, C., Perdikis, D., and others (2009b). The damsel bug *Nabis pseudoferus* (Hem.: Nabidae) as a new biological control agent of the South American Tomato Pinworm, *Tuta absoluta* (Lep.: Gelechiidae), in tomato crops of Spain. IOBCWPRS Bull. *49*, 219–223.

CABI (1971). *Cyrtopeltis tenuis*. [Distribution map]. Distrib. Maps Plant Pests Map 290.

Cailly, P. (2011). Modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population de moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes.

Calvo, F.J., Lorente, M.J., Stansly, P.A., and Belda, J.E. (2012). Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisa tabaci* in greenhouse tomato. Entomol. Exp. Appl. *143*, 111–119.

Cameron, P.J., Walker, G.P., Herman, T.J.B., and Wallace, A.R. (2006). Incidence of the introduced parasitoids *Cotesia kazak* and *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) from *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in tomatoes, sweet corn, and lucerne in New Zealand. Biol. Control *39*, 375–384.

Campos, R.G. (1976). Control químico del "minador de hojas y tallos de la papa" (*Scrobipalpula absoluta* Meyrick) en el valle del Cañete. Rev. Peru. Entomol. *19*, 102–106.

Caparros Megido, R., Brostaux, Y., Haubruge, E., and Verheggen, F.J. (2013). Propensity of the Tomato Leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae), to Develop on Four Potato Plant Varieties. Am. J. Potato Res. *90*, 255–260.

Caparros Megido, R., De Backer, L., Ettaïb, R., Brostaux, Y., Fauconnier, M.-L., Delaplace, P., Lognay, G., Belkadhi, M.S., Haubruge, E., Francis, F., et al. (2014). Role of larval host plant experience and solanaceous plant volatile emissions in *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) host finding behavior. Arthropod-Plant Interact.

Carletto, J., Lombaert, E., Chavigny, P., BréVault, T., Lapchin, L., and Vanlerberghe-Masutti, F. (2009). Ecological specialization of the aphid *Aphis gossypii* Glover on cultivated host plants. Mol. Ecol. *18*, 2198–2212.

Carlton, J.T. (1997). Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. Oceanogr. Lit. Rev. *4*, 339–340.

Carriere, Y. (1992). Host plant exploitation within a population of generalist herbivore, *Choristoneura rosaceana*. Entomol. Exp. Appl. *65*, 1–10.

Carroll, S.P., and Dingle, H. (1996). The biology of post-invasion events. Biol. Conserv. *78*, 207–214.

Carter, J., and Leonard, B.P. (2002). A review of the literature on the worldwide distribution, spread of, and efforts to eradicate the coypu (*Myocastor coypus*). Wildl. Soc. Bull. *30*, 162–175.

Carter, J., Foote, A.L., and Johnson-Randall, A. (1999). Modeling the effects of nutria (*Myocastor coypus*) on wetland loss. Wetlands *19*, 209–219.

Chailleux, A., Bearez, P., Pizzol, J., Amiens-Desneux, E., Ramirez-Romero, R., and Desneux, N. (2013). Potential for combined use of parasitoids and generalist predators for biological control of the key invasive tomato pest *Tuta absoluta*. J. Pest Sci. *86*, 533–541.

Chaloupka, M.Y., and Domm, S.B. (1986). Role of Anthropochory in the Invasion of Coral Cays by *Alien Flora*. Ecology *67*, 1536–1547.

Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., and Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity: Pest and natural enemy response to landscape complexity. Ecol. Lett. *14*, 922–932.

Chauvel, B., and Martinez, Q. (2013). Allergie à l'ambroisie : quels moyens pour empêcher l'invasion ? Rev. Fr. Allergol. *53*, 229–234.

Cheraghian, A., and Emamzadeh, P.J. (2013). First report of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Lep.: Gelechiidae), from Iran. J. Entomol. Soc. Iran *33*, 87–88.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu Rev Eco *31*, 343–366.

Ciosi, M., Miller, N.J., Kim, K.S., Giordano, R., Estoup, A., and Guillemaud, T. (2008). Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* : multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. Mol. Ecol. *17*, 3614–3627.

Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A., and MacIsaac, H.J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? Ecol. Lett. *7*, 721–733.

Colautti, R.I., Grigorovich, I.A., and MacIsaac, H.J. (2006). Propagule Pressure: A Null Model for biological invasions. Biol. Invasions *8*, 1023–1037.

Colomo, M.V., Berta, D.C., and Chocobar, M.J. (2002). El complejo de himenópteros parasitoides que atacan a la "polilla del tomate" *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) en la Argentina. Acta Zool. Lilloana *46*, 81–92.

Colomo, M.V., Berta, D.C., and others (2006). First record of a member of the Exoristini (Diptera, Tachinidae) in *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae). Acta Zool. Lilloanna *50*, 123–124.

Cornell, H.V., and Hawkins, B.A. (1993). Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders. Am. Nat. *141*, 847–865.

Costa, J.S., Junqueira, A.M.R., Silva, W.L.C., and França, F.H. (1998). Impacto da irrigação via pivô-central no controle da traça-do-tomateiro. Hortic. Bras. *16*, 19–23.

Crawley, M.J., Harvey, P.H., and Purvis, A. (1996). Comparative ecology of the native and alien Floras of the British Isles. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. *351*, 1251–1259.

Cunha, U.S. da, Vendramim, J.D., Rocha, W.C., and Vieira, P.C. (2005). Potential of *Trichilia pallida* Swartz (Meliaceae) as a source of substances with insecticidal activity against the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotrop. Entomol. *34*, 667–673.

Cunha, U.S. da, Vendramim, J.D., Rocha, W.C., and Vieira, P.C. (2006). Fractions of *Trichilia pallens* with insecticidal activity against *Tuta absoluta*. Pesqui. Agropecuária Bras. *41*, 1579–1585.

Cunha, U.S. da, Vendramim, J.D., Rocha, W.C., and Vieira, P.C. (2008). Bioactivity of *Trichilia pallida* Swartz (Meliaceae) derived molecules on *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotrop. Entomol. *37*, 709–715.

DAAF (2015). Détection d'un nouveau ravageur des cultures à Mayotte. Préfecture Mayotte - Serv. Commun. Interministérielle.

Davis, M.A., Grime, J.P., and Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J. Ecol. *88*, 528–534.

Delisle, J., and Hardy, M. (1997). Male larval nutrition influences the reproductive success of both sexes of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). Funct. Ecol. *11*, 451–463.

Denno, R.F., Larsson, S., and Olmstead, K.L. (1990). Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. Ecology 124–137.

Desneux, N., and O'Neil, R.J. (2008). Potential of an alternative prey to disrupt predation of the generalist predator, Orius insidiosus, on the pest aphid, Aphis glycines, via short-term indirect interactions. Bull. Entomol. Res. *98*, 631–639.

Desneux, N., O'neil, R.J., and Yoo, H.J.S. (2006). Suppression of population growth of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura, by predators: the identification of a key predator and the effects of prey dispersion, predator abundance, and temperature. Environ. Entomol. *35*, 1342–1349.

Desneux, N., Decourtye, A., and Delpuech, J.-M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. Annu Rev Entomol *52*, 81–106.

Desneux, N., Barta, R.J., Hoelmer, K.A., Hopper, K.R., and Heimpel, G.E. (2009). Multifaceted determinants of host specificity in an aphid parasitoid. Oecologia *160*, 387–398.

Desneux, N., Wajnberg, E., Wyckhuys, K.A.G., Burgio, G., Arpaia, S., Narváez-Vasquez, C.A., González-Cabrera, J., Catalán Ruescas, D., Tabone, E., Frandon, J., et al. (2010). Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. J. Pest Sci. *83*, 197–215.

Desneux, N., Luna, M.G., Guillemaud, T., and Urbaneja, A. (2011). The invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*, continues to spread in Afro-Eurasia and beyond: the new threat to tomato world production. J. Pest Sci. *84*, 403–408.

Diallo, M.D., Ngamb, T., Tine, A.K., Guisse, M., Ndiaye, O., Saleh, M.M., Diallo, A., Diop, A., and Guisse, A. (2015). Caractérisation agropédologique des sols de mboltime dans la zone des niayes (Sénégal). Agron. Afr. *27*, 57–67.

DíazI, H.L.B., LouzadaII, E., MouraII, N., de los Ángeles Martínez, M., and RiveroI, V.E.P.B. (2014). Life table of *Macrolophus basicornis* (Hemiptera: Miridae) preying on *Myzus persicae* (Sulzer) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae). Rev. Protección Veg. *29*, 94.

Diez, J.M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grosholz, E.D., Olden, J.D., Sorte, C.J., Blumenthal, D.M., Bradley, B.A., Early, R., Ibáñez, I., et al. (2012). Will extreme climatic events facilitate biological invasions? Front. Ecol. Environ. *10*, 249–257.

Ding, J., Mack, R.N., Lu, P., Ren, M., and Huang, H. (2008). China's booming economy is sparking and accelerating biological invasions. BioScience *58*, 317–324.

Drake, J.M. (2004). Allee Effects and the Risk of Biological Invasion. Risk Anal. *24*, 795–802.

Drouai, H., Fateh Mimeche, A.Z., Mimeche, H., Belhamra, M., and Biche, M. (2016). New floristic records of *Tuta absoluta* Meyrick 1917, in Zibans's Oasis (Biskra Algeria).

Duan, J.J., and Prokopy, R.J. (1995). Control of apple maggot flies (Diptera: Tephritidae) with pesticide-treated red spheres. J. Econ. Entomol. *88*, 700–707.

Duarte, L., Pacheco, R., Quiñones, M., Martínez, M. de los Á., and Paes Bueno, V.H. (2014). *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) y *Cycloneda sanguinea* limbifer (Casey) (Coleoptera: Coccinellidae): comportamiento y actividad predadora sobre *Myzus persicae* Zulzer (Hemiptera: Aphididae). Rev. Protección Veg. *29*, 99–105.

Duncan, R.P., Blackburn, T.., and Sol, D. (2003). The ecology of bird introductions. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. *34*, 71–-98.

Duyck, P.-F., David, P., and Quilici, S. (2007). Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. Divers. Distrib. *13*, 535–543.

Ehrlich, P.R. (1989). Attributes of invaders and the invading process. John Wiley Sons N. Y. 315–328.

El Arnaouty, S.A., and Kortam, M.N. (2012). First Record of the Mired Predatory Species, *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Heteroptera: Miridae) on the Tomato Leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Egypt. Egypt. J. Biol. Pest Control *22*, 223–224.

Elton, C.S. (1958). The Ecology of Invasions by Animals and Plants (University of Chicago Press).

Estay, P. (2010). Polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) [WWW document]. URL Httpalerce Inia CldocsInformativosInformativo09 Pdf Accesed *2*.

Facon, B., Genton, B., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., and David, P. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. Trends Ecol. Evol. *21*, 130–135.

Facon, B., Pointier, J.-P., Jarne, P., Sarda, V., and David, P. (2008). High Genetic Variance in Life-History Strategies within Invasive Populations by Way of Multiple Introductions. Curr. Biol. *18*, 363–367.

Fadimeuzun, A.K.B., and Karaca, İ. (2015). Determination of oviposition preference of *Tuta absoluta* to tomato, pepper and eggplant. Asian J. Agric. Food Sci. ISSN 2321–1571 *3*.

Falk-Petersen, J., Bøhn, T., and Sandlund, O.T. (2006). On the numerous concepts in invasion biology. Biol. Invasions *8*, 1409–1424.

Fall, A.S., Fall, S.T. (2001). Cités horticoles en sursis? L'agriculture urbaine dans les grandes Niayes au Sénégal (Ottawa [Ont.: Centre de recherches pour le développement international).

Faria, C.A., Torres, J.B., Fernandes, A.M.V., and Farias, A.M.I. (2008). Parasitism of *Tuta absoluta* in tomato plants by *Trichogramma pretiosum* Riley in response to host density and plant structures. Ciênc. Rural *38*, 1504–1509.

Fera (2009). South American tomato moth *Tuta absoluta*. Available http://www.fera.defra.gov.uk/plants/publications/documents/factsheets/ppnTutaAbsoluta.pdf 29 Novemb. 2010 4 pp.

Ferracini, C., Ingegno, B.L., Navone, P., Ferrari, E., Mosti, M., Tavella, L., and Alma, A. (2012). Adaptation of Indigenous Larval Parasitoids to *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Italy. J. Econ. Entomol. *105*, 1311–1319.

Gabarra, R., Arnó, J., Lara, L., Verdú, M.J., Ribes, A., Beitia, F., Urbaneja, A., Téllez, M. del M., Mollá, O., and Riudavets, J. (2013). Native parasitoids associated with *Tuta absoluta* in the tomato production areas of the Spanish Mediterranean Coast. BioControl *59*, 45–54.

Galarza, J., and al (1984). Laboratory assessment of some solanaceous plants. Possible food-plants of the tomato moth *Scrobipalpula absoluta* (Meyr.) (Lepidoptera: Gelechiidae). Idia 30–32.

García, M.F., and Espul, J.C. (1982). Bioecología de la polilla del tomate (*Scrobipalpula absoluta*) en Mendoza, República Argentina. Rev. Investig. Agropecu.-INTA *17*.

García, A.U., Montón, H., Heras, L., Arocas, P.V., Hernández, O.M., and Crespo, F.J.B. (2008). La polilla del tomate,"*Tuta absoluta*", una nueva presa para los míridos"*Nesidiocoris tenuis*" y" *Macrolophus pygmaeus*". Agríc. Vergel Frutic. Hortic. Floric. *27*, 361–367.

Genc, H. (2016). The tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): pupal key characters for sexing individuals. Turk. J. Zool. *40*, 801–805.

Gharekhani, G.H., and Salek-Ebrahimi, H. (2014). Life Table Parameters of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) on Different Varieties of Tomato. J. Econ. Entomol. *107*, 1765–1770.

Gómez Jiménez, M.I., Sarmiento, C.E., Díaz, M.F., Chautá, A., Peraza, A., Ramírez, A., and Poveda, K. (2014). Oviposition, larval preference, and larval performance in two polyphagous species: does the larva know best? Entomol. Exp. Appl. *153*, 24–33.

Gonçalves-Gervásio, R. de C.R., and Vendramim, J.D. (2007). Bioactivity of aqueous neem seeds extract on the *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) in three ways of application. Ciênc. E Agrotecnologia *31*, 28–34.

Gordon, S. (1998). The role of the macrophage in immune regulation. Res. Immunol. *149*, 685–688.

Green, R.E. (1997). The Influence of numbers released on the outcome of attempts to introduce exotic bird Species to New Zealand. J. Anim. Ecol. *66*, 25.

Greenberg, S.M., Sappington, T.W., Sétamou, M., and Liu, T.-X. (2002). Beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host plant preferences for oviposition. Environ. Entomol. *31*, 142–148.

Gripenberg, S., Mayhew, P.J., Parnell, M., and Roslin, T. (2010). A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. Ecol. Lett. *13*, 383–393.

Guenaoui, Y. (2008). Nouveau ravageur de la tomate en Algérie : Première observation de *Tuta absoluta*, mineuse de la tomate invasive, dans la région de Mostaganem, au printemps 2008. Phytoma- Déf. Végétaux 18–19.

Guenaoui, Y., Bensaad, R., and Ouezzani, K. (2011). Importance of native polyphagous predators able to prey on *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) on tomato crop. In

Proceedings of the EPPO/IOBC/FAO/NEPPO Joint International Symposium on Management of *Tuta absoluta*, pp. 16–18.

Guillemaud, T., Blin, A., Le Goff, I., Desneux, N., Reyes, M., Tabone, E., Tsagkarakou, A., Niño, L., and Lombaert, E. (2015). The tomato borer, *Tuta absoluta*, invading the Mediterranean Basin, originates from a single introduction from Central Chile. Sci. Rep. *5*, 8371.

Guimapi, R.Y.A., Mohamed, S.A., Okeyo, G.O., Ndjomatchoua, F.T., Ekesi, S., and Tonnang, H.E.Z. (2016). Modeling the risk of invasion and spread of *Tuta absoluta* in Africa. Ecol. Complex. *28*, 77–93.

Gupta, P.D., and Thorsteinson, A.J. (1960). Food plant relationships of the diamond-back moth (*Plutella maculipennis* (curt.)): I. Gustation and olfaction in relation to botanical specificity of the larva. Entomol. Exp. Appl. *3*, 241–250.

Haji, F.N.P., Parra, J.R.P., Silva, J.P., and de Sordi Batista, J.G. (1988). Biologia da traça do tomateiro sob condições de laboratório. Pesqui. Agropecuária Bras. *23*, 107–110.

Han, P., Lavoir, A.-V., Le Bot, J., Amiens-Desneux, E., and Desneux, N. (2014). Nitrogen and water availability to tomato plants triggers bottom-up effects on the leafminer *Tuta absoluta*. Sci. Rep. *4*.

Han, P., Bearez, P., Adamowicz, S., Lavoir, A.-V., Amiens-Desneux, E., and Desneux, N. (2015). Nitrogen and water limitations in tomato plants trigger negative bottom-up effects on the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus.* J. Pest Sci. *88*, 685–691.

Haougui, A., and Basso, A. (2013). DANGER/ *Tuta absoluta*, un nouveau ravageur de la tomate identifié au Niger, Note d'information / Traitements phytosanitaires et ravageurs n°4. [http://www.recaniger.org/IMG/RECA_intrants_phyto_Note4_Tuta.pdf First report, Bourbourkabé, near Niamey.

Hautier, L. (2003). Impacts sur l'entomofaune indigene d'une coccinelle exotique utilisée en lutte biologique. TFE Univ. Libre Brux. IGEAT Bruss.

Heger, T., Pahl, A.T., Botta-Dukát, Z., Gherardi, F., Hoppe, C., Hoste, I., Jax, K., Lindström, L., Boets, P., Haider, S., et al. (2013). Conceptual frameworks and methods for advancing Invasion Ecology. AMBIO *42*, 527–540.

Hilker, M., and Meiners, T. (2011). Plants and insect eggs: how do they affect each other? Phytochemistry *72*, 1612–1623.

Hill, J.K., Thomas, C.D., and Huntley, B. (1999). Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. *266*, 1197.

Hobbs, R.J. (2000). Invasive Species in a Changing World (Island Press).

Hobbs, R.J., and Huenneke, L.F. (1996). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. In Ecosystem Management, (Springer), pp. 164–180.

Hochberg, M.E., and Gotelli, N.J. (2005). An invasions special issue. TRENDS Ecol. Evol. *20*, 211–211.

Hodges, K.E. (2008). Defining the problem: terminology and progress in ecology. Front. Ecol. Environ. *6*, 35–42.

Hokkanen, H., Husberg, G.-B., Söderblom, M., and others (1988). Natural enemy conservation for the integrated control of the rape blossom beetle *Meligethes aeneus* F. In Annales Agriculturae Fenniae, pp. 281–194.

Holmes, T.P., Aukema, J.E., Von Holle, B., Liebhold, A., and Sills, E. (2009). Economic impacts of invasive species in forests. Ann. N. Y. Acad. Sci. *1162*, 18–38.

Huat, J. (2006). Limitative factors of yields in factory-growing tomato fields in Northern Senegal. Cah. Agric. *15*, 293–300.

Hulme, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. J. Appl. Ecol. *46*, 10–18.

Huston, M. (1994). Biological Diversity, Camb. Univ. Press.

Ighil, E.T.-A., Hullé, M., Dedryver, C.-A., and Chaubet, B. (2011). Les pucerons des grandes cultures: cycles biologiques et activités de vol (Editions Quae).

Jaenike, J. (1978). On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. Theor. Popul. Biol. *14*, 350–356.

Jaworski, C.C., Bompard, A., Genies, L., Amiens-Desneux, E., and Desneux, N. (2013). Preference and prey switching in a generalist predator attacking local and invasive alien pests. PLoS ONE *8*, e82231.

Jaworski, C.C., Chailleux, A., Bearez, P., and Desneux, N. (2015). Apparent competition between major pests reduces pest population densities on tomato crop, but not yield loss. J. Pest Sci. *88*, 793–803.

Jefferies, R.L. (2000). Allochthonous inputs: integrating population changes and food-web dynamics. Tree *1*, 19–22.

Jenkins, P.T. (1996). Free trade and exotic species introductions. Conserv. Biol. *10*, 300–302.

Juliano, S.A. (2007). Population dynamics. J. Am. Mosq. Control Assoc. *23*, 265–275.

Kabuga, A.I. (2016). Scarcity of Tomato in Early Period of May: A Challenge to Sustainable Development in Nigeria. J. Educ. Policy Entrep. Res. *3*, 135–138.

Kalleshwaraswamy, C.M., Murthy, M.S., Viraktamath, C.A., and Kumar, N.K.K. (2015). Occurrence of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in the Malnad and Hyderabad-Karnataka Regions of Karnataka, India. Fla. Entomol. *98*, 970–971.

Kaufman, L. (1992). Catastrophic Change in Species-Rich Freshwater Ecosystems. BioScience *42*, 846–858.

Keane, R.M., and Crawley, M.J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol. Evol. *14*, 164 – 170.

Kelly, D.W., Paterson, R.A., Townsend, C.R., Poulin, R., and Tompkins, D.M. (2009). Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? Ecology *90*, 2047–2056.

Kharroubi, A. (2008). Agriculture: *Tuta absoluta* threatens the Moroccan tomato.

Kobori, Y., and Amano, H. (2003). Effect of rainfall on a population of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). Appl. Entomol. Zool. *38*, 249–253.

Kolar, C.S., and Lodge, D.M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends Ecol. Evol. *16*, 199–204.

Koss, A.M., Jensen, A.S., Schreiber, A., Pike, K.S., and Snyder, W.E. (2005). Comparison of predator and pest communities in Washington potato fields treated with broad-spectrum, selective, or organic insecticides. Environ. Entomol. *34*, 87–95.

Kowarik, I. (1995). Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. J. Veg. Sci. *6*, 853–856.

Krainacker, D.A., Carey, J.R., and Vargas, R.I. (1987). Effect of larval host on life history traits of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. Oecologia *73*, 583–590.

Lamichhane, J.R., Barzman, M., Booij, K., Boonekamp, P., Desneux, N., Huber, L., Kudsk, P., Langrell, S.R.H., Ratnadass, A., Ricci, P., et al. (2015). Robust cropping systems to tackle pests under climate change. A review. Agron. Sustain. Dev. *35*, 443–459.

Lavergne, S., and Molofsky, J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. Proc. Natl. Acad. Sci. *104*, 3883–3888.

Lavoie, C., Lelong, B., Blanchette-Forget, N., and Royer, H. (2013). La berce du Caucase : à l'aube d'une invasion au Québec ? Nat. Can. *137*, 5.

Lee, J.E., and Chown, S.L. (2007). Mytilus on the move: transport of an invasive bivalve to the Antarctic. Mar. Ecol. Prog. Ser. *339*, 307–310.

Lenteren, J.C. van, and Manzaroli, G. (1999). Evaluation and use of predators and parasitoids for biological control of pests in greenhouses. 183–201.

Levine, J.M., and D'Antonio, C.M. (1999). Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos 15–26.

Levine, J.M., and D'Antonio, C.M. (2003). Forecasting biological invasions with increasing international trade. Conserv. Biol. *17*, 322–326.

Lietti, M.M.M., Botto, E., and Alzogaray, R.A. (2005). Insecticide resistance in Argentine populations of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotrop. Entomol. *34*, 113–119.

Lino, P.B. (2010). La resistencia a insecticidas en *Tuta absoluta* (Meyrick). Phytoma Esp. Rev. Prof. Sanid. Veg. 103–106.

Lins, J.C., van Loon, J.J.A., Bueno, V.H.P., Lucas-Barbosa, D., Dicke, M., and van Lenteren, J.C. (2014). Response of the zoophytophagous predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* to volatiles of uninfested plants and to plants infested by prey or conspecifics. Biocontrol *59*, 707–718.

Liu, S.-S., Li, Y.-H., and Lou, Y.-G. (2006). Non-host plant extracts reduce oviposition of *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Plutellidae) and enhance parasitism by its parasitoid *Cotesia plutellae* (Hymenoptera : Braconidae). Bull. Entomol. Res. *96*, 373–378.

Lockwood, J.L., Cassey, P., and Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. Trends Ecol. Evol. *20*, 223–228.

Lockwood, J.L., Cassey, P., and Blackburn, T.M. (2009). The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. Divers. Distrib. *15*, 904–910.

Lodge, D.M. (1993). Biological invasions: Lessons for ecology. Trends Ecol. Evol. *8*, 133–137.

Lombaert, E., Guillemaud, T., Cornuet, J.-M., Malausa, T., Facon, B., and Estoup, A. (2010). Bridgehead Effect in the Worldwide invasion of the biocontrol Harlequin ladybird. PLOS ONE *5*, e9743.

Lombaert, E., Guillemaud, T., Thomas, C.E., Lawson Handley, L.J., Li, J., Wang, S., Pang, H., Goryacheva, I., Zakharov, I.A., Jousselin, E., et al. (2011). Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*: native origin of introduced *Harmonia axyridis*. Mol. Ecol. *20*, 4654–4670.

Lonsdale, W.M. (1994). Inviting trouble: Introduced pasture species in northern Australia. Austral Ecol. *19*, 345–354.

Lonsdale, W.M. (1999). Global patterns of plant Invasions and the concept of invasibility. Ecology *80*, 1522.

Luna, M.G., Sánchez, N.E., and Pereyra, P.C. (2007). Parasitism of *Tuta absoluta*; (Lepidoptera, Gelechiidae) by *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera, Braconidae) Under Laboratory Conditions. Environ. Entomol. *36*, 887–893.

Lykouressis, D., Giatropoulos, A., Perdikis, D., and Favas, C. (2008). Assessing the suitability of noncultivated plants and associated insect prey as food sources for the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). Biol. Control *44*, 142–148.

Mack, R.N. (1996). Predicting the identity and fate of plant invaders: emergentand emerging approches. Biol. Conserv. *78*, 107–121.

Mack, M.C., and D'Antonio, C.M. (1998). Impacts of biological invasions on disturbance regimes. Trends Ecol *13*, 195–198.

Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F.A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. Ecol. Appl. *10*, 689.

Mahdi, K., and Doumandji, S. (2013). Research on temperature: limiting factor of development of tomato leaf miner *tuta absoluta* (meyrik). Int. J. Agric. 81–88.

Mallea, A.R., Mácola, G.S., Garcia, J.G., Bahamondes, L.A., and Suárez, J.H. (1974). Nicotiana tabacum L. var. virginica, nuevo hospedero de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrich) Povolny (Gelechiidae–Lep idoptera). Revista.

Malmstrom, C.M., McCullough, A.J., Johnson, H.A., Newton, L.A., and Borer, E.T. (2005). Invasive annual grasses indirectly increase virus incidence in California native perennial bunchgrasses. Oecologia *145*, 153–164.

Marchiori, C.H., Silva, C.G., and Lobo, A.P. (2004). Parasitoids of *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) collected on tomato plants in Lavras, state of Minas Gerais, Brazil. Braz. J. Biol. *64*, 551–552.

Maron, J.L., and Vilà, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. Oikos *95*, 361–373.

Marouelli, W.A., de Medeiros, M.A., de Souza, R.F., and Resende, F.V. (2011). Production of organic tomatoes irrigated by sprinkler and drip systems, as single crop and intercropped with coriander. Hortic. Bras. *29*, 429–434.

Matsubayashi, K.W., and Katakura, H. (2009). Contribution of multiple isolating barriers to reproductive isolation between a pair of phytophagous ladybird beetles. Evolution *63*, 2563–2580.

Matsumoto, A., Miyama, M., and Murakami, S. (2001). Comparison of Salmonella Isolation Rates in Different Types of Egg-Layer Hen Houses in Chiba, Japan. Avian Dis. *45*, 195.

Mayhew, P.J. (1997). Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. Oikos *79*, 417.

McLaughlin, A., and Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. *55*, 201–212.

De Medeiros, M.A., Sujii, E.R., and de Morais, H.C. (2011). Mortality factors at egg stage of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on organic tomato system and on conventional tomato system. Bragantia *70*, 72–80.

Medina, P., Smagghe, G., Budia, F., Tirry, L., and Vinuela, E. (2003). Toxicity and absorption of azadirachtin, diflubenzuron, pyriproxyfen, and tebufenozide after topical application in predatory larvae of *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). Environ. Entomol. *32*, 196–203.

Meyrick, E. (1917). Descriptions of South American Micro-Lepidoptera. Trans. R. Entomol. Soc. Lond. *65*, 1–52.

Michereff, M.F.F., Vilela, E.F., Michereff, M., and Mafra-Neto, A. (2000). Synthetic sex pheromone use for field trapping of diamondback moth males. Pesqui. Agropecu. Bras. *35*, 1919–1926.

Miranda, M.M.M., Picanço, M., Zanuncio, J.C., and Guedes, R.N.C. (1998). Ecological life table of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Biocontrol Sci. Technol. *8*, 597–606.

Mitchell, R. (1981). Insect behavior, resource exploitation, and fitness. Annu. Rev. Entomol. *26*, 373–396.

Mitchell, A.J., Salmon, M.J., Huffman, D.G., Goodwin, A.E., and Brandt, T.M. (2000). Prevalence and pathogenicity of a heterophyid trematode infecting the Gills of an Endangered Fish, the Fountain Darter, in Two Central Texas Spring-Fed Rivers. J. Aquat. Anim. Health *12*, 283–289.

Mock, V.A., Creech, J.E., Ferris, V.R., Faghihi, J., Westphal, A., Santini, J.B., and Johnson, W.G. (2012). Influence of winter annual weed management and crop rotation on soybean cyst nematode (Heterodera glycines) and winter annual weeds: years four and five. Weed Sci. *60*, 634–640.

Mohamed, E.S.I., Mohamed, M.E., and Gamiel, S.A. (2012). First record of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Sudan. EPPO Bull. *42*, 325–327.

Mollá, Ó., Montón, H., Vanaclocha, P., Beitia, F., and Urbaneja, A. (2009). Predation by the mirids *Nesidiocoris tenuis* and *Macrolophus pygmaeus* on the tomato borer *Tuta absoluta*. (International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants (OIBC/OILB), West Palaearctic Regional Section (WPRS/SROP)), pp. 209–214.

Mollá, O., Biondi, A., Alonso-Valiente, M., and Urbaneja, A. (2014). A comparative life history study of two mirid bugs preying on *Tuta absoluta* and *Ephestia kuehniella* eggs on tomato crops: implications for biological control. BioControl *59*, 175–183.

Monserrat, A. (2010). Estrategias globales en el manejo de *Tuta absoluta* en Murcia. Phytoma Espana *217*, 81–86.

Monserrat Delgado, A. (2009). La polilla del tomate *Tuta absoluta* en la region de Murcia: bases para su control. Murcia Spain Minist. Agric. Water.

Moore, J.E. (1983). Control of tomato leafminer (*Scrobipalpula absoluta*) in Bolivia. Int. J. Pest Manag. *29*, 231–238.

Morse, J.G., and Hoddle, M.S. (2006). Invasion Biology of Thrips. Annu. Rev. Entomol. *51*, 67–89.

Mousseau, T.A., and Dingle, H. (1991). Maternal effects in insect life histories. Annu. Rev. Entomol. *36*, 511–534.

Moyle, P.B., and Light, T. (1996). Fish Invasions in California: Do abiotic factors determine Success? Ecology *77*, 1666–1670.

Muniappan, R. (2013). *Tuta absoluta*: the tomato leafminer. Collaborative Research on Integrated Pest Management, Virginia Tech. [Available at.

Muszinski, T., Lavendowski, I.M., and de Maschio, L.M. (1982). Constatacao de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick, 1917) (*Gnorimoschema absoluta*) (Lepidoptera, Gelechiidae), como praga do tomateiro (Lycopersicon esculentum Mill.), no litoral do Parana. An.-Soc. Entomol. Bras.

Naika, S., Van Lidt de Jeude, J., Goffau, M. de, Hilmi, M., and van Dam, B. (2005). La culture de la tomate: production, transformation et commercialisation.

Nepveu, C., and Saint-Maxent, T. (2002). Les espèces animales et végétales susceptibles de proliférer dans les milieux aquatiques et subaquatiques : bilan à l'échelle du bassin Artois-Picardie. Rapp. – Agence L'eau Artois-Picardi Douai 165pp.

Newsome, A.E., and Noble, I.R. (1986). Ecological and physiological characters of invading species. *54*.

Nilsson, C. (1985). Impact of ploughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation. J. Appl. Entomol. *100*, 302–308.

Ouardi, K., Chouibani, M., Rahel, M.A., and El Akel, M. (2012). Stratégie Nationale de lutte contre la mineuse de la tomate *Tuta absoluta Meyrick*. EPPO Bull. *42*, 281–290.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature *399*, 579–583.

Perdikis, D.C., and Lykouressis, D.P. (2002). Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. Entomol. Exp. Appl. *102*, 261–272.

Perdikis, D.C., and Lykouressis, D.P. (2004). *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) as suitable prey for *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population increase on pepper plants. Environ. Entomol. *33*, 499–505.

Perdikis, D., Favas, C., Lykouressis, D., and Fantinou, A. (2007). Ecological relationships between non-cultivated plants and insect predators in agroecosystems: the case of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae) and *Macrolophus melanotoma* (Hemiptera: Miridae). Acta Oecologica *31*, 299–306.

Perdikis, D., Fantinou, A., Garantonakis, N., Kitsis, P., Maselou, D., Panagakis, S., and others (2009). Studies on the damage potential of the predator *Nesidiocoris tenuis* on tomato plants. Bull. Insectology *62*, 41–46.

Perdikis, D., Fantinou, A., and Lykouressis, D. (2011). Enhancing pest control in annual crops by conservation of predatory Heteroptera. Biol. Control *59*, 13–21.

Perdikis, D., Lucas, E., Garantonakis, N., Giatropoulos, A., Kitsis, P., Maselou, D., Panagakis, S., Lampropoulos, P., Paraskevopoulos, A., Lykouressis, D., et al. (2014). Intraguild predation and sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. Biol. Control *70*, 35–41.

Perdikis, D.C., Lykouressis, D.P., and Economou, L.P. (1999). The influence of temperature, photoperiod and plant type on the predation rate of *Macrolophus pygmaeus* on Myzus persicae. BioControl *44*, 281–289.

Pereyra, P.C., and Sánchez, N.E. (2006). Effect of two solanaceous plants on developmental and population parameters of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotrop. Entomol. *35*, 671–676.

Perez-Hedo, M., and Urbaneja, A. (2015). Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol age

Perez-Hedo, M., Bouagga, S., Jaques, J.A., Flors, V., and Urbaneja, A. (2015). Tomato plant responses to feeding behavior of three zoophytophagous predators (Hemiptera: Miridae). Biol. Control *86*, 46–51.

Petren, K., and Case, T.J. (1996). An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. Ecology *77*, 118–132.

Pfeiffer, D.G., Muniappan, R., Sall, D., Diatta, P., Diongue, A., and Dieng, E.O. (2013). First Record of *Tuta Absoluta* (lepidoptera: Gelechiidae) in Senegal. Fla. Entomol. *96*, 661–662.

Pimentel, D. (1993). Habitat factors in new pest invasions (New York: John Wiley & Sons).

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., and Morrison, D. (2000). Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. BioScience *50*, 53–65.

Pimentel, D., Zuniga, R., and Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. Ecol. Econ. *52*, 273–288.

Pires, L.M., Marques, E.J., Wanderley-Teixeira, V., Teixeira, A.A.C., Alves, L.C., and Alves, E.S.B. (2009). Ultrastructure of *Tuta absoluta* parasitized eggs and the reproductive potential of females after parasitism by *Metarhizium anisopliae.* Micron *40*, 255–261.

Polack, A. (2007). Perspectivas para el control biológico de la polilla del tomate (*Tuta absoluta*). Hortic. Int. *60*, 24–27.

Pollard, E., and Yates, T.J. (1994). Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation: The British Butterfly Monitoring Scheme (Springer Science & Business Media).

Pollard, E., Moss, D., and Yates, T.J. (1995). Population Trends of Common British Butterflies at Monitored Sites. J. Appl. Ecol. *32*, 9.

Portakaldali, M., Öztemiz, S., and Kütük, H. (2013). A new host plant for *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Turkey. J. Entomol. Res. Soc. *15*, 21.

Pratissoli, D., Vianna, U.R., Zago, H.B., and Pastori, P.L. (2005). Dispersion capacity of *Trichogramma pretiosum* in propped up tomato. Pesqui. Agropecu. Bras. *40*, 613–616.

Proffit, M., Birgersson, G., Bengtsson, M., Reis, R., Witzgall, P., and Lima, E. (2011). Attraction and Oviposition of *Tuta absoluta* females in response to tomato leaf volatiles. J. Chem. Ecol. *37*, 565–574.

Raffa, K.F., Hall, D.J., Kearby, W., and Katovich, S. (1992). Seasonal Life History of Introduced Basswood Thrips (Thysanoptera: Thripidae) in Wisconsin, with Observations on Associated Thrips Species. Environ. Entomol. *21*, 771–779.

Rausher, M.D. (1981). Host plant selection by Battus philenor butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. Ecol. Monogr. 2–20.

Rejmánek, M., and Richardson, D.M. (1996). What attributes make some plant species more invasive? Ecology *77*, 1655–1661.

Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., and West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers. Distrib. *6*, 93–107.

Robredo, J.F., and Cardeoso, H.J.M. (2008). Strategies for control of the tomato moth, *Tuta absoluta* Meyrick. Agric Rev Agrop *77*, 70–74.

Roitberg, B.D., Mangel, M., Lalonde, R.G., Roitberg, C.A., van Alphen, J.J., and Vet, L. (1992). Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. Behav. Ecol. *3*, 156–165.

Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecol. Monogr. *43*, 95–124.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., and Roger-Estrade, J. (2013). Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. Agric. Ecosyst. Environ. *166*, 118–125.

Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., et al. (2001). The population biology of invasive specie. Annu. Rev. Ecol. Syst. 305–332.

Salama, E.-R., Abd, H.S., Ismail, I.A.-K., Fouda, M., Ebadah, I., and Shehata, I. (2015). Some Ecological and Behavioral Aspects of the Tomato Leaf Miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Ecol. Balk. *7*.

Salazar, E.R., and Araya, J.E. (1997). Detección de resistencia a insecticidas en la polilla del tomate. Simiente *67*, 22.

Sanchez, J.A. (2008). Zoophytophagy in the plantbug *Nesidiocoris tenuis*. Agric. For. Entomol. *10*, 75–80.

Sanchez, J.A., and Lacasa, A. (2008). Impact of the Zoophytophagous Plant Bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on Tomato Yield. J. Econ. Entomol. *101*, 1864–1870.

Sanchez, N.E., Pereyra, P.C., and Luna, M.G. (2009). Spatial Patterns of Parasitism of the Solitary Parasitoid *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Environ. Entomol. *38*, 365–374.

Sarfraz, R.M., Dosdall, L.M., and Keddie, A.B. (2009). Bottom-up effects of host plant nutritional quality on *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) and top-down effects of herbivore attack on plant compensatory ability. Eur. J. Entomol. *106*, 583.

Scheirs, J., and Bruyn, L.D. (2001). Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant–insect research. ResearchGate *96*, 187–191.

Schellhorn, N.A., Parry, H.R., Macfadyen, S., Wang, Y., and Zalucki, M.P. (2015). Connecting scales: Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies: Connecting scales. Insect Sci. *22*, 35–51.

Schmidt, M.H., and Tscharntke, T. (2005). The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. Agric. Ecosyst. Environ. *105*, 235–242.

Schotman, C., and Lacayo, L.I. (1989). El control natural. Manejo Integrado Plagas Insectiles En Agric. KL JR Quezada Eds El Zamor. Honduras Cent. América.

Secord, D., and Kareiva, P. (1996). Perils and Pitfalls in the Host Specificity Paradigm. BioScience *46*, 448–453.

Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique (2009). Espèces exotiques envahissantes: une menace à la biodiversité té biologique.

Settle, W.H., and Wilson, L.T. (1990). Invasion by the Variegated Leafhopper and Biotic Interactions: Parasitism, Competition, and Apparent Competition. Ecology *71*, 1461–1470.

Sher, A.A., and Hyatt, L.A. (1999). The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for patterns of plant invasion. Biol. Invasions *1*, 107–114.

Shine, C., Williams, N., and Gündling, L. (2000). A guide to designing legal and institutional frameworks on alien invasive species (Gland Cambridge: IUCN).

Silvério, F.O., de Alvarenga, E.S., Moreno, S.C., and Picanço, M.C. (2009). Synthesis and insecticidal activity of new pyrethroids. Pest Manag. Sci. *65*, 900–905.

Simberloff, D. (2009). The Role of propagule pressure in biological invasions. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. *40*, 81–102.

Simberloff, D., and Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? Biol. Invasions *1*, 21–32.

Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., et al. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends Ecol. Evol. *28*, 58–66.

Singer, M.C., Ng, D., and Thomas, C.D. (1988). Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. Evolution *42*, 977.

Siqueira, H.A.A., Guedes, N. C. G, and Picanco, M.C. (2000). Cartap resistance and synergism in populations of *Tuta absoluta* (Lep., Gelechiidae). J Appl Ent 233–238.

Siqueira, H.Á.A., Guedes, R.N.C., and Picanço, M.C. (2000). Insecticide resistance in populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Agric. For. Entomol. *2*, 147–153.

Sol, D., Maspons, J., Vall-llosera, M., Bartomeus, I., Garcia-Pena, G.E., Pinol, J., and Freckleton, R.P. (2012). Unraveling the life history of successful invaders. Science *337*, 580–583.

Son, D., Bonzi, S., Somda, I., Bawin, T., Boukraa, S., Verheggen, F., Francis, F., Legrève, A., and Schiffers, B. (2017). First record of *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Burkina Faso. Afr. Entomol. *25*, 259–263.

Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. de, and Eden, P. (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. J. Environ. Manage. *63*, 337–365.

Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W., Kalkhan, M.A., Schell, L.D., Bull, K.A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M., and Son, Y. (1999). Exotic plant species invade hot spots of native Plant Diversity. Ecol. Monogr. *69*, 25.

Strauss, G. (2010). Pest risk analysis of *Metcalfa pruinosa* in Austria. J. Pest Sci. *83*, 381–390.

Strauss, A., White, A., and Boots, M. (2012). Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. Funct. Ecol. *26*, 1249–1261.

Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., and Greenstone, M.H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? 1. Annu. Rev. Entomol. *47*, 561–594.

Talekar, N.S., Lee, S.T., and Huang, S.W. (1986). Intercropping and modification of irrigation method for the control of diamondback moth. In Proceeding of the 1st International Workshop, Shanhua, Taiwan: Asian Vegetable Research and Development Center, pp. 145–155.

Thies, C., and Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. Science *285*, 893–895.

Thies, C., Steffan-Dewenter, I., and Tscharntke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. Oikos *101*, 18–25.

Thies, C., Steffan-Dewenter, I., and Tscharntke, T. (2008). Interannual landscape changes influence plant–herbivore–parasitoid interactions. Agric. Ecosyst. Environ. *125*, 266–268.

Thompson, J.N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. Entomol. Exp. Appl. *47*, 3–14.

Thompson, J.N., and Pellmyr, O. (1991). Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. Annu. Rev. Entomol. *36*, 65–89.

Tomanović, Ž., Kavallieratos, N.G., Starỳ, P., Stanisavljević, L.Ž., Ćetković, A., Stamenković, S., Jovanović, S., and Athanassiou, C.G. (2009). Regional tritrophic relationship patterns of five aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in agroecosystem-dominated landscapes of southeastern Europe. J. Econ. Entomol. *102*, 836–854.

Tonnang, H.E.Z., Nedorezov, L.V., Owino, J.O., Ochanda, H., and Loehr, B. (2009). Evaluation of discrete host-parasitoid models for diamondback moth and *Diadegma semiclausum* field time population density series. Ecol. Model. *220*, 1735–1744.

Tonnang, H.E.Z., Mohamed, S.F., Khamis, F., and Ekesi, S. (2015). Identification and risk assessment for worldwide invasion and spread of *Tuta absoluta* with a focus on Sub-Saharan Africa: Implications for Phytosanitary Measures and Management. Plos One *10*, e0135283.

Torchin, M.E., Lafferty, K.D., and Kuris, A.M. (1996). Infestation of an Introduced Host, the European Green Crab, *Carcinus maenas,* by a Symbiotic Nemertean Egg Predator, *Carcinonemertes epialti*. J. Parasitol. *82*, 449.

Torres, J.B., Faria, C.A., Evangelista Jr, W.S., and Pratissoli, D. (2001). Within-plant distribution of the leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) immatures in processing tomatoes, with notes on plant phenology. Int. J. Pest Manag. *47*, 173–178.

Travis, J.M., and Dytham, C. (2002). Dispersal evolution during invasions. Evol. Ecol. Res. *4*, 1119–1129.

Tremblay, E., Barbagallo, S., De Biase, L.M., Monaco, R., and Ortu, S. (1978). Sulla presenza in Italia del *Lysiphlebus testaceipes* (Cr.) nemico naturale di afidi dannosi agli agrumi (Hymenoptera Ichneumonoidea). Bollettino.

Tropea Garzia, G. (2009). *Physalis peruviana* L. (Solanaceae), a host plant of *Tuta absoluta* in Italy. *Physalis Peruviana* solanaceae host plant *Tuta Absoluta*. Italy *49*, 231–232.

Tropea Garzia, G., Siscaro, G., Biondi, A., and Zappalà, L. (2012). *Tuta absoluta*, a South American pest of tomato now in the EPPO region: biology, distribution and damage. EPPO Bull. *42*, 205–210.

Tscharntke, T. (2000). Parasitoid populations in the agricultural landscape. Parasit. Popul. Biol. 235–253.

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., and Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol. Lett. *8*, 857–874.

Uchôa-Fernandes, M.A., Della Lucia, T.M.C., Vilela, E.F., and others (1995). Mating, oviposition and pupation of *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyr.)(Lepidoptera: Gelechiidae). An. Soc. Entomol. Bras. *24*, 159–164.

Unlu, L. (2012). Potato: A New Host Plant of *Tuta absoluta* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae) in Turkey. Pak. J. Zool. *44*, 1183–1184.

Urbaneja, A., Tapia, G., and Stansly, P. (2005). Influence of host plant and prey availability on developmental time and surviorship of *Nesidiocoris tenius* (Het.: Miridae). Biocontrol Sci. Technol. *15*, 513–518.

Urbaneja, A., Vercher, R., Navarro, V., García Marí, F., and Porcuna, J.L. (2007). La polilla del tomate, *Tuta absoluta*. Phytoma Espana *194*, 16–23.

Urbaneja, A., Monton, H., and Mollá, O. (2009). Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey for *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. J. Appl. Entomol. *133*, 292–296.

Urbaneja, A., González-Cabrera, J., Arnó, J., and Gabarra, R. (2012). Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. Pest Manag. Sci. *68*, 1215–1222.

Urbaneja, A., Desneux, N., Gabarra, R., Arnó, J., González-Cabrera, J., Mafra Neto, A., Stoltman, L., Pinto, A. de S., Parra, J.R., Peña, J.E., et al. (2013). Biology, ecology and management of the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*. Potential Invasive Pests Agric. Crops *3*, 98.

Valantin-Morison, M., Meynard, J.-M., and Doré, T. (2007). Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (Brassica napus L.). Crop Prot. *26*, 1108–1120.

Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., and Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. Biol. Invasions *10*, 1345–1351.

Vandekerkhove, B., Parmentier, L., Van Stappen, G., Grenier, S., Febvay, G., Rey, M., and De Clercq, P. (2009). *Artemia cysts* as an alternative food for the predatory bug *Macrolophus pygmaeus*. J. Appl. Entomol. *133*, 133–142.

Vargas, H. (1970). Observaciones sobre la biologia y enemigos naturales de la polilla del tomate, *Gnorimoschema absoluta* (Meyrick) (Lep. Gelechiidae). Idesia *1*, 175–170.

Veire, M. van de, Smagghe, G., and Degheele, D. (1996). Laboratory test method to evaluate the effect of 31 pesticides on the predatory bug, *Orius laevigatus* (Het: Anthocoridae). Entomophaga *41*, 235–243.

Veres, A., Petit, S., Conord, C., and Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. Agric. Ecosyst. Environ. *166*, 110–117.

Vilà, M., and Pujadas, J. (2001). Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries. Biol. Conserv. *100*, 397–401.

Visser, D., Uys, V.M., Nieuwenhuis, R.J., and Pieterse, W. (2017). First records of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) in South Africa.

Vitouseck, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M., and Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. N. Z. J. Ecol. *21*, 1–16.

Vogt, H., and Heimbach, U. (2002). San Michele All 'Adige, Trento, Italy 3–6 October, 2001. Bull. OILB Srop Vol *25*.

Vulser, N. (2016). Une larve ruine la production nigériane de tomates. Le Monde.fr.

Walther, G.-R., Gritti, E.S., Berger, S., Hickler, T., Tang, Z., and Sykes, M.T. (2007). Palms tracking climate change. Glob. Ecol. Biogeogr. *16*, 801–809.

Ward, N.L., and Masters, G.J. (2007). Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. Glob. Change Biol. *13*, 1605–1615.

Wei, D., Xian, X., Zhou, Z., Wang, Z., Zhou, X., and Huang, J. (1997). Preliminary Study on the Functional Responses of *Cyrtopeltis tenuis* to *Spodoptera litura*. Acta Agric. Univ. Henanensis *32*, 55–59.

Werner, S.M., Albers, M.A., Cryderman, T., Diminić, D., Heyd, R., Hrašovic, B., Kobro, S., Larsson, S., Mech, R., Niemela, P., et al. (2006). Is the outbreak status of Thrips *calcaratus Uzel* in North America due to altered host relationships? For. Ecol. Manag. *225*, 200–206.

Westphal, M.I., Browne, M., MacKinnon, K., and Noble, I. (2008). The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. Biol. Invasions *10*, 391–398.

Wheeler, A.G. (2000). Plant bugs (Miridae) as plant pests. Heteroptera Econ. Importance CRC Press Boca Raton 37–83.

Wilkinson, T.K., and Landis, D.A. (2005). Habitat diversification in biological control: The role of plant resources. Plant Provid. Food Carniv. Insects Prot. Mutual. Its Appl. Camb. Univ. Press Camb. 305–325.

Williams, K.S., Lincoln, D.E., and Ehrlich, P.R. (1983). The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. II. Maternal and host plant effects on larval growth, development, and food-use efficiency. Oecologia 330–335.

Williamson, M. (1996). Biological invasions (Springer Science & Business Media).

Williamson, M. (1999). Invasions. Ecography *22*.

Williamson, M.H., and Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. Biol. Conserv. *78*, 163–170.

Woltz, J.M., Isaacs, R., and Landis, D.A. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. Agric. Ecosyst. Environ. *152*, 40–49.

Woods, H.A. (2010). Water loss and gas exchange by eggs of Manduca sexta: trading off costs and benefits. J. Insect Physiol. *56*, 480–487.

Young, M. (2015). *Tuta absoluta* finally lands in Kenya. http://www.mkulimayoung.co.ke/resource_article/294-tuta-absoluta-finally-lands-in-kenya.

Zappalà, L., Biondi, A., Alma, A., Al-Jboory, I.J., Arnò, J., Bayram, A., Chailleux, A., El-Arnaouty, A., Gerling, D., Guenaoui, Y., et al. (2013). Natural enemies of the South American moth, *Tuta absoluta*, in Europe, North Africa and Middle East, and their potential use in pest control strategies. J. Pest Sci. *86*, 635–647.

Zhang, P.-J., Shu, J.-P., Wu, Z.-Y., Dicke, M., and Liu, S.-S. (2009). Lack of correlation between constitutive and induced resistance to a herbivore in crucifer plants: real or flawed by experimental methods? Entomol. Exp. Appl. *131*, 58–66.

Annexes

Annexes 1 : Communications Scientifiques

❖ Articles dans les revues internationales

Serigne Sylla, Thierry Brévault, Amadou Bocar Bal, Etienne Tendeng, Mamadou Diatte, Nicolas Desneux, Karamoko Diarra **(2017) :** Rapid spread of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae), an invasive pest in sub-Saharan Africa. ***Publié dans Entomologia Generalis.***

S. Sylla, T. Brévault, J.-C. Streito & K. Diarra (2016) : First record of Nesidiocoris tenuis (Reuter) (Heteroptera: Miridae) as potential predator of the tomato leafminer, Tuta absoluta (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), in Senegal. ***Publié dans Egyptian journal of biological pest control.***

Serigne Sylla, Thierry Brévault, Karamoko Diarra Nicolas Desneux **(2016):** Life history traits of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on various prey foods. **Publié dans Plos ONE**

Mamadou Diatte, Thierry Brévault, **Serigne Sylla**, Etienne Tendeng, Dienaba Sall-Sy, Karamoko Diarra (2016) New insect pest assemblage threatens field-grown tomato production in Senegal. ***Accepté dans International Journal of Tropical Insect Science***

Babacar Labou, Thierry Brévault, **Serigne Sylla**, Mamadou Diatte, Dominique Bordat, Karamoko Diarra (2016) Spatial and temporal incidence of insect pests in farmers' cabbage fields in Senegal. ***Accepté dans International Journal of Tropical Insect Science***

Brévault T, **Sylla S**, Diatte M, Bernadas G, Diarra K. **(2014)** *: Tuta absoluta*: a new threat to tomato production in sub-Saharan Africa? ***Publié dans African Entomology***.

Serigne Sylla, Thierry Brévault, Lucie Monticelli, Karamoko Diarra, Nicolas Desneux. Geographic variation of host preference by the invasive tomato leafminer Tuta absoluta: implications for host range expansion. ***Soumis dans Biological Invasions***

Serigne Sylla, Thierry Brévault, Oumar Seydi, Karamoko Diarra. Factors affecting seasonal population dynamics of the tomato leafminer, *Tuta absoluta*, in Senegal ***Soumis dans Crop protection***.

Serigne Sylla, Thierry Brévault, Anais Chailleux, Cecilia Czepak, Pierre Silvie**,** Karamoko Diarra. Biological and ecological traits affecting invasiveness of insect pests in tropical areas**.** ***En préparation pour Scientific Reports***

S. Sylla, T. Brévault, Delvare & K. Diarra. Parasitoids Complex of the Tomato Leaf Miner, *Tuta absoluta* (Meyrick 1917), (Lepidoptera: Gelechiidae) in Niayes, Senegal. ***En préparation pour African entomology***

Sylla S, Brévault T, Diarra K. Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and his natural ennemies ***En préparation pour Landscape Ecology.***

❖ Communications orales

Sylla S, Brévault T, Desneux N, Diarra K (2016) Invasion of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* in West Africa: Spatial dynamics, ecological niche, and potential for biological control at the **XXV International Congress of Entomology (ICE 2016) September 25 - 30, 2016 Orlando, Florida, USA.**

Sylla S. Brévault T, Diarra K, (2015) **Statut du ravageur « *Tuta absoluta*» au Sénégal** Deuxièmes journées scientifiques du **CAMES 23 - 24 – 25 novembre 2015, UCAD, Dakar, Sénégal.**

Sylla S **Brévault T**, Diarra K, (2015) Invasion de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta*, au Sénégal: dynamique des populations, plantes-hôtes et ennemis naturels. **Divecosys seminaire-Dakar-25/Juin/2015.**

Sylla S, Brévault T, Diarra K (2014) *Tuta absoluta*: une nouvelle menace pour la production de tomate au Sénégal? Atelier de resititution du projet Biobio aux producteurs maraîchers des Niayes. **Sangalkam, 18/01/2014 et Mboro, 25/01/2014.**

❖ Poster

Sylla S, Brévault T, Diarra K, (2015) Invasion de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta*, au Sénégal: dynamique des populations, plantes-hôtes et ennemis naturels. **Doctoriales -06-09/Decembre/2015.**

Annexes 2 : Fiches d'obsevations et d'enquêttes

Annexe 2.1 : Fiche piégeage des adultes de *T. absoluta*

A	B	C	D	E	F	G	H
Zone	Site	Num_piege	Date_pose	Date_relev	Semaine	Nb indiv	Observation
Savoigne	Socas	1	17/02/2014	24/02/2014	1	9	
Savoigne	Socas	1	17/02/2014	03/03/2014	2	5	
Savoigne	Socas	1	17/02/2014	10/03/2014	3	1	
Savoigne	Socas	1	17/02/2014	17/03/2014	4	6	
Savoigne	Socas	1	17/02/2014	24/03/2014	5	5	
Savoigne	Socas	1	17/02/2014	31/03/2014	6	2	
Savoigne	Socas	2	17/02/2014	24/02/2014	1	98	

Annexe 2.2 : Fiche d'observation insectes

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S
1	Date	N parcell	N°obs	village	saison	N° pla	Nb feuille	Plant	Stade phén	Nb_mines _sansla	Nb_mines par pla	nb plan	Nb_mines /feuill	Prop_plan ts au	Prop_plan ts au	Nb mines avec lar	Nb larves_H	Nb mines_Li	Prédateurs Prédateurs
4357	29/05/2016	114	3	Ponty	2	6	11	Branche	fruct	2	2	30	0,1818182	1	0	0	0	7	0
4358	29/05/2016	114	3	Ponty	2	7	15	Branche	fruct	3	3	30	0,2	1	0	0	0	0	0
4359	29/05/2016	114	3	Ponty	2	8	12	Branche	flo	0	0	30	0	0	0	0	0	4	0
4360	29/05/2016	114	3	Ponty	2	9	15	Branche	fruct	13	13	30	0,8666667	1	0	0	0	0	0
4361	29/05/2016	114	3	Ponty	2	10	12	Branche	flo	7	7	30	0,5833333	1	0	0	0	0	0
4362	29/05/2016	114	3	Ponty	2	11	13	Branche	fruct	1	1	30	0,0769231	1	0	0	0	0	0
4363	29/05/2016	114	3	Ponty	2	12	10	Branche	fruct	0	0	30	0	0	0	0	2	3	0
4364	29/05/2016	114	3	Ponty	2	13	18	Branche	fruct	0	0	30	0	0	0	0	0	4	0
4365	29/05/2016	114	3	Ponty	2	14	13	Branche	fruct	2	2	30	0,1538462	1	0	0	0	0	0

Annexe 2.3 : Fiche questionnaire sur les pratiques culturales

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
	N° pe	groupe	village	type_sol	travail_sol	précédent	variété	date_repiq	Obs1_jar	Densite_plts	%adventice1	%adventice	adventice	association	type_irrigat	Fumure	Urée	NPK
1	1	1	Darou_thioub	dior	houe	arachide	xer	16/02/2015	28	6,75	0	0	0		arrosoir	iente volaill	1	1
2	2	2	keur_ndiaye_lo	dior	houe	chou	assila	25/02/2015	26	7	10	0	5		arrosoir	poisson	1	0
3	1	1	lendeng	argileux	houe	jachère	Mongal	16/02/2015	28	5,5	0	0	0		lance	cheval	1	0
4	2	2	Niaga	dior	houe	bissap	Mongal	20/02/2015	24	7,5	0	0	0		seau	rien	0	0
5	1	1	Lac_rose	dior_coquille	houe	chou	mboro	01/02/2015	43	5,75	0	0	0		lance	iente volaill	1	3

Annexe 2.4 : Fiche suivi parasitisme au laboratoire

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
	Date collecte	Zone	N° Parcelle ou site	SP	Stade	N° indiv	Culture	Date nymp	Date adult	Date mortal	Date émerg parasit	Nb_para	sp
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	1	Tomate			05/05/2014		0	
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	18	Tomate			05/05/2014		0	
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	19	Tomate			05/05/2014		0	
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	20	Tomate			05/05/2014		0	
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	23	Tomate			05/05/2014		0	
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	26	Tomate			05/05/2014		0	
	28/04/2014	Sud	319	T.absoluta	L	33	Tomate			05/05/2014		0	

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE: SCIENCE DE LA VIE DE LA SANTE ET DE L'ENVIRONNEMENT

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Horticulture et Agriculture Urbaine et Périurbaine

Nom et prénom du candidat : Elhadji Serigne SYLLA

Titre de la thèse : Invasion de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) au Sénégal : dynamique des populations, gamme d'hôtes et potentiel de régulation biologique

Date et lieu de soutenance : 12 Janvier à l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar

M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Président**
M. Kandioura NOBA	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Rapporteur**
M. Mbacké SEMBENE	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Rapporteur**
M. Amadou Bocar BAL	**Maître de conférences, UGB, Sénégal**	**Rapporteur**
Dr Thierry BREVAULT	**Chercheur, CIRAD-IRD, France**	**Examinateur**
Dr Nicolas DESNEUX	**Chercheur HDR, INRA, France**	**Examinateur**
M. Karamoko DIARRA	**Professeur, UCAD, Sénégal**	**Directeur**

Résumé

Depuis sa première détection au Sénégal en 2012, la mineuse de la tomate, Tuta absoluta (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae), est devenue une sérieuse menace pour la pérennité de la filière « tomate » au Sénégal. Les larves attaquent le parenchyme des feuilles (mines) mais sont également capables de creuser des galeries dans les jeunes tiges et dans les fruits. Le ravageur s'est signalé lors de la campagne 2013 par la destruction de parcelles de tomate plein champ, en particulier dans la zone de production maraîchère des Niayes. L'objectif principal de ce travail était de contribuer à l'amélioration des connaissances sur la dynamique des populations de l'insecte et sur la bio-écologie du ravageur au Sénégal, afin de renforcer la surveillance et proposer des stratégies durables de gestion des populations de la mineuse de la tomate. Cette thèse visait à faire le point sur la progression du ravageur à l'échelle du pays, de suivre la dynamique de ses populations dans la zone la plus infestée (hot spot), de recenser les plantes hôtes qui permettent à ses populations de se maintenir ou de se multiplier, d'identifier les ennemis naturels indigènes et d'analyser en fin l'influence des pratiques agricoles et de l'organisation du paysage sur l'abondance de T. absolua et ses ennemis naturels. Le suivi d'un réseau national de 45 pièges à phéromones nous a permis de confirmer sa présence en 2015 sur tout le territoire, même dans des zones où la culture de la tomate n'est pas importante. Dans la zone la plus infestée (Niayes), l'infestation peut atteindre 60% des cultures de tomate en moyenne allant même jusqu'à l'abandon de parcelles. Dans cette zone, les populations de la mineuse sont faibles pendant la saison des pluies, puis se reconstituent pour atteindre un pic en fin de saison sèche. Des dégâts de la mineuse sont observés sur d'autres cultures de Solanacées, comme la pomme de terre, l'aubergine douce, l'aubergine africaine le poivron et le piment. Cependant, l'étude des plantes hôtes faite au laboratoire a montré le rôle des plantes alternatives telles que la pomme de terre, l'aubergine douce, l'aubergine africaine comme plantes « réservoirs » en saison des pluies ou lorsque la tomate n'est pas disponible, le poivron et piment comme plantes accidentelles. Des prospections sur le terrain ont permis d'identifier des ennemis naturels, parasitoïdes à faible pourcentage (0,8%) et des prédateurs dont le plus abondant est *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera Miridae) et est considéré comme un potentiel agent de lutte biologique contre T. absoluta. Notre étude dans la zone sud des Niayes sur 50 parcelles en 2015 et 2016, a montré que les pratiques agricoles avaient un fort effet sur l'infestation larvaire de *T. absoluta*. L'irrigation par lance et la fréquence des traitements insecticides semblent avoir un impact négatif sur l'abondance des larves de *T. absoluta* et sur les prédateurs alors que la densité des plants élevée favorisait l'infestation. Il y avait une corrélation positive et significative entre l'abondance des papillons et la proportion de tomate autour de nos parcelles suivies. Les proportions relatives des habitats semi-naturels et la quantité d'azote appliquée à la culture étaient positivement corrélées avec l'abondance des prédateurs. Ces résultats sont intéressants pour une contribution à la mise au point des méthodes de lutte innovantes et durables.

Mots clés : ***Tuta absoluta,* ennemis naturels, Sénégal, dynamique des populations, gamme d'hôtes.**