

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ETUDE DE LA BIOÉCOLOGIE DU SYRPHE D'AMÉRIQUE EN VUE
D'ÉVALUER SON POTENTIEL D'AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE
LES PUCERONS

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ(E)

COMME EXIGENCE PARTIELLE

MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

TENE YACINE OUATTARA

OCTOBRE 2020

REMERCIEMENTS

Le présent Mémoire est le couronnement de trente mois d'études et de recherche au cours desquelles plusieurs personnes ont apporté de près ou de loin leur contribution à son accomplissement. À travers ces lignes, je veux leur témoigner ma reconnaissance et leur adresser mes vifs remerciements.

Je voudrais commencer par remercier le Programme Canadien de Bourse de la Francophonie (PCBF), pour m'avoir octroyé une bourse d'étude et sans qui ce mémoire n'aurait jamais vu le jour.

Je voudrais remercier mon directeur de recherche, Éric Lucas pour son encadrement tout au long de ce projet. Merci de m'avoir accueilli dans ton laboratoire, d'avoir cru en moi, de m'avoir toujours encouragé et soutenu dans les moments difficiles. Je voudrais également remercier mon codirecteur de recherche, Santos Rojo, pour sa disponibilité et ses conseils tout au long de cette aventure. Malgré la distance, tu as toujours été disponible pour répondre à mes différentes préoccupations.

Un grand merci à Marc Fournier, pour son aide et son accompagnement tout au long de ce projet. Tu as toujours été disponible pour répondre à toutes mes préoccupations et questions. J'aimerais également remercier Alain Paquette et Olivier Obry, membres du comité d'évaluation de mon proposé de recherche pour leurs avis et conseils qui ont contribué à améliorer la qualité de ce travail. Je voudrais également remercier tous les membres du Laboratoire de Lutte Biologique de l'UQÀM pour leur appui tout au long du projet.

Je tiens également à remercier Chantal Gamache, pour son accompagnement durant mon séjour au Canada. Merci pour ta disponibilité et tes conseils tant académique que sociale. Merci à Jill Vandermeerschen pour ses conseils en statistiques. Un grand merci également à ma famille et à tous mes amis pour leur encouragement et soutien émotionnel tout au long de mon séjour à Montréal.

DÉDICACE

À ma mère, ma plus profonde reconnaissance

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	x
RÉSUMÉ	xi
CHAPITRE I	
INTRODUCTION	13
1.1 Lutte biologique.....	16
1.1.1 Organismes utilisés en lutte biologique	17
1.1.2 Types de lutte biologique	18
1.1.3 Système de plante réservoir	20
1.2 Système biologique.....	21
1.2.1 Pucerons (Hemiptera : Aphididae).....	21
1.2.2 Le syrphe d'Amérique <i>Eupeodes americanus</i> (wiedemann) (Diptera : Syrphidae) : potentiel agent de lutte biologique	28
1.2.3 La cécidomyie du puceron <i>Aphidoletes aphidimyza</i> (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae) : Agent de lutte biologique commercial	36
1.3 Objectifs et hypothèses	38
CHAPITRE II	
LIFE CYCLE OF A POTENTIAL BIOCONTROL AGENT: THE AMERICAN HOVERFLY, <i>EUPEODES AMERICANUS</i> (DIPTERA: SYRPHIDAE) AND COMPARISON WITH THE COMMERCIAL BIOCONTROL AGENT <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE).....	41

2.1	Introduction	43
2.2	Materials and methods.....	45
2.2.1	Predators sources and rearing.....	45
2.2.2	Experiment on pre-imaginal development, survival and sex ratio.....	46
2.2.3	Experiment on adult longevity	47
2.2.4	Statistical analysis	48
2.3	Results	48
2.3.1	Immature development and sex ratio	48
2.3.2	Adult longevity	52
2.3.3	Survival rate	53
2.4	Discussion.....	54
2.5	Aknowlegements	59
2.6	References cited.....	59
CHAPITRE III		
REPRODUCTIVE PARAMETERS OF A POTENTIAL BIOCONTROL AGENT: THE AMERICAN HOVERFLY, <i>EUPEODES AMERICANUS</i> (DIPTERA: SYRPHIDAE) AND COMPARISON WITH THE COMMERCIAL BIOCONTROL AGENT <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE)		
3.1	Introduction	71
3.2	Material and methods	74
3.2.1	Insects rearing	74
3.2.2	Experiment on pre-oviposition period	75
3.2.3	Experiment on fecundity, fertility, oviposition period, egg hatching rate and longevity of females	76
3.2.4	Statistical analysis	76
3.3	Results	77

3.3.1	Pre-oviposition period.....	77
3.3.2	Oviposition period and longevity of females	78
3.3.3	Lifetime fecundity, daily fecundity, egg hatching rate and fertility	79
3.4	Discussion.....	83
3.5	Acknowledgements	88
3.6	References cited.....	88
	CONCLUSION	100
	ANNEXE A	
	COMPARATIF DES CARACTÉRISTIQUES DU SYRPHE D'AMÉRIQUE (OU PARFOIS CARACTÉRISTIQUES COMMUNES AUX SYRPHEs APHIDIPHAGES) ET DE LA CÉCIDOMYIE DU PUCERON. .	105
	APPENDICE A	
	LISTE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE PUCERONS CONSOMMÉS PAR LE SYRPHE D'AMÉRIQUE	107
	RÉFÉRENCES.....	110

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 1.1 Cycle de vie des pucerons (Hemiptera : Aphididae) en régions tempérées	23
Figure 2.1 Mean development times (\pm SE) for Eggs (<i>E. americanus</i> n=58; <i>A. aphidimyza</i> n= 62), Larvae (<i>E. americanus</i> n=35; <i>A. aphidimyza</i> n= 39) and Pupae (<i>E. americanus</i> n=21; <i>A. aphidimyza</i> n= 29). A significant difference (P<0.05) between species is indicated by an asterisk (*).	50
Figure 2.2 Mean development time (\pm SE) of males and females for (a) Eggs, (b) Larvae and (c) Pupa of <i>E. americanus</i> (males n=11; females n= 10) and <i>A. aphidimyza</i> (males n=12; females n= 17). A significant difference (P<0.05) between species is indicated by an asterisk (*).	51
Figure 2.3 Proportion (%) of time spent in each immature stadium in relation to total pre-imaginal development for <i>E. americanus</i> and <i>A. aphidimyza</i> . No significant difference (P<0.05) between species.	52
Figure 2.4 Mean adult longevity (\pm SE) for males (<i>E. americanus</i> n=20; <i>A. aphidimyza</i> n=20) and females (<i>E. americanus</i> n=20; <i>A. aphidimyza</i> n=20). A significant difference (P<0.05) between species is indicated by an asterisk (*).	53

Figure 2.5 Egg hatching rate (*E. americanus* n=81; *A. aphidimyza* n= 75), Larval survival rate (*E. americanus* n=58; *A. aphidimyza* n= 62) and Pupal emergence rate (*E. americanus* n=35; *A. aphidimyza* n=39). No significant difference (P<0.05) between species. 54

Figure 3.1 Mean pre-oviposition period, oviposition period and female adult longevity (\pm SE) for *E. americanus* (n=20) and *A. aphidimyza* (n=15). An asterisk (*) indicates a significant difference between species (P<0.05). 78

Figure 3.2 Mean total fecundity and daily fecundity (\pm SE) for female *E. americanus* (n=20) and female *A. aphidimyza* (n=15). An asterisk (*) indicates a significant difference between species (P<0.05). 79

Figure 3.3 The proportion (%) of number of eggs laid in each third of the oviposition period in relation to lifetime fecundity for *Eupeodes americanus* and *Aphidoletes aphidimyza*. An asterisk (*) indicates a significant difference between species (P<0.05). 80

Figure 3.4 The mean number of eggs (\pm SE) laid in each third of the oviposition period for *Eupeodes americanus* and *Aphidoletes aphidimyza*. An asterisk (*) indicates a significant difference (P<0.05) between species and a different letter indicates a significant difference (P<0.05) between each third in both species. Uppercase letters are for *E. americanus* and lowercase letters are for *A. aphidimyza*. 81

Figure 3.5 (a) Egg hatching rate (*E. americanus* n=258; *A. aphidimyza* n=165) and (b) mean total fertility for *E. americanus* (n=20) and *A. aphidimyza* (n=15). An asterisk (*) indicates a significant difference (P<0.05) between species. 82

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

CM :	Centimètre
°C :	Degré Celsius
L :	Lumière
O :	Obscurité

RÉSUMÉ

Les pucerons (Hemiptera: Aphididae) constituent un problème économique et agricole majeur dans de nombreuses cultures par la transmission de virus, par le développement de la fumagine et par les dommages directs qu'ils infligent aux plantes en se nourrissant de la sève. Au Québec, les pucerons (Hemiptera: Aphididae) sont nuisibles aussi bien dans les serres (le puceron de la digitale, le puceron de la laitue, le puceron du melon, le puceron vert du pêcher) que dans les champs (le puceron du soya). L'utilisation intensive d'insecticides pour contrer ces ravageurs a favorisé non seulement l'émergence de populations résistantes chez plusieurs espèces de pucerons mais aussi potentiellement de nombreux problèmes sur la santé humaine, l'environnement et la faune auxiliaire. La lutte biologique se présente donc comme une option sûre pour réduire la quantité d'insecticides et favoriser la préservation de l'environnement et de la santé humaine.

Le syrpe d'Amérique *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera : Syrphidae) est un prédateur aphidiphage durant son développement larvaire. Il se retrouve en Amérique du Nord donc au Canada et au Québec et peut s'attaquer à près d'une quarantaine d'espèces de pucerons. Cependant, il existe très peu de données sur la bioécologie de l'insecte permettant d'évaluer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique. Le but du présent projet était donc d'évaluer le potentiel du syrpe d'Amérique en tant qu'agent de lutte biologique à travers l'étude de ses paramètres bioécologiques, en vue de la mise en place d'une lutte biologique contre différentes espèces de pucerons ravageurs. Les objectifs spécifiques étaient de déterminer son cycle de vie, sa capacité de reproduction et de les comparer avec ceux d'un autre diptère aphidiphage déjà commercialisé, la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae).

L'étude du cycle de vie de *E. americanus* a démontré que celui-ci présente une durée de développement larvaire significativement plus longue que celle observée chez *A. aphidimyza*. La longévité de *E. americanus* a été significativement plus longue que celle observée chez *A. aphidimyza* mais la durée de développement pré-imaginal (œufs aux adultes) a été similaire pour les deux espèces. La durée de vie complète a été respectivement de 34,77 et 20,49 jours pour *E. americanus* et *A. aphidimyza*. Le taux de survie des stades pré-imaginaux et le ratio des sexes étaient similaires chez les deux espèces.

L'étude portant sur les facteurs de reproduction démontre que la période de pré-oviposition et la période de ponte ont été significativement plus longue chez *E. americanus* que chez *A. aphidimyza*. La fécondité et la fertilité de *E. americanus* ont été significativement supérieures à celles de *A. aphidimyza*. Cependant, le taux de ponte journalier et le pourcentage d'éclosion des œufs étaient similaires pour les deux espèces.

Finalement, cette étude à travers les différents résultats a démontré que le syrpe d'Amérique est nettement supérieur à la cécidomyie du puceron pour les données mesurées ici, et qu'il possède donc un très bon potentiel pour être utilisé en lutte biologique contre les pucerons dans les agrosystèmes et particulièrement dans les serres.

Mots clés : *Eupeodes americanus*, développement, survie, reproduction, *Aphidoletes aphidimyza*, pucerons, Québec

CHAPITRE I

INTRODUCTION

Les plantes cultivées sont généralement soumises à l'action dévastatrice de nombreux ravageurs qui limitent fortement leur potentiel de rendement. Parmi ces ravageurs, les pucerons (appartenant à la famille des Aphididae) occupent une place importante (Eastop, 1977). En Amérique du Nord, ces pucerons sont nuisibles aussi bien en cultures de serre (Lee, 1994; Bellefeuille *et al.*, 2019) qu'en plein champs (Maisonhaute, 2016). Les principales espèces causant plus de dégâts économiques en agriculture en Amérique du Nord, dont le Québec, sont notamment, le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura, le puceron lanigère du pommier, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann), le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* (Sulzer), le puceron de la laitue *Nasonovia ribisnigri* (Mosley), le puceron du cotonnier et du melon *Aphis gossypii* Glover, le puceron de la digitale *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) et le puceron de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera : Aphididae) (Malai et Ravensberg, 2006; Jandricic *et al.*, 2014; Maisonhaute, 2016). Les mesures de lutte disponibles contre ces pucerons sont essentiellement basées sur la lutte chimique et la lutte biologique (Delisle, 2010; Bellefeuille *et al.*, 2019). L'utilisation intensive d'insecticides a favorisé non seulement l'émergence d'individus résistants chez plusieurs espèces de pucerons (Lee, 1994; Kift *et al.*, 2004; Bass *et al.*, 2015), mais aussi de nombreux problèmes sanitaires et environnementaux (Naranjo *et al.*, 2002; Cabrera, 2017). Face à l'effet néfaste des insecticides, il y a de plus en plus de préoccupations pour le devenir

environnemental et une sensibilisation s'est accrue au profit de l'agriculture durable et de la conservation de l'environnement. Ainsi, la lutte biologique est devenue l'une des principales méthodes à prioriser. Cependant, l'efficacité des agents de lutte biologique peuvent être influencé par les conditions environnementales. En effet, les agents de lutte biologique disponibles pour lutter contre les espèces de pucerons dans les serres deviennent moins efficaces lorsque la température est en dessous de 20 °C (Langer *et al.*, 2004; Alotaibi, 2008). Ils deviennent donc inefficaces contre les espèces de pucerons tels que *A. solani* ayant la capacité de se développer à basses températures (Jandricic *et al.*, 2010) et devenu récemment ravageur principal en Amérique du Nord (Jandricic *et al.*, 2014).

Plusieurs études ont montré que les larves des espèces de syrphes appartenant à la sous famille des Syrphinae sont aphidiphages, résistantes aux basses températures et extrêmement voraces (Chambers et Adams, 1986; Chambers, 1988; Honěk et Kocourek, 1988; Hart et Bale, 1997; van Rijn *et al.*, 2013). De ce fait, elles jouent un rôle important en tant qu'agents de lutte biologique (Chambers et Adams, 1986; Rojo *et al.*, 1996; Amorós-Jiménez *et al.*, 2012; Arcaya *et al.*, 2017). En Europe, trois espèces de syrphe sont déjà commercialisées contre les pucerons à savoir le syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus* (De Geer), le syrphe des corolles *Eupeodes corollae* (Fabricius) et *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann), (Diptera : Syrphidae) (van Lenteren *et al.*, 2018; Biobest, 2020). Cependant, en Amérique du Nord, aucune espèce de syrphe n'est encore commercialisée en tant qu'agent de lutte biologique contre les pucerons.

Le syrphe d'Amérique *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) est l'une des espèces présente en Amérique du Nord y compris le Canada et le Québec (Vockeroth, 1992). Il se nourrit d'une quarantaine d'espèces de pucerons, dont la majorité est ravageur dans les agrosystèmes (Rojo *et al.*, 2003). De plus, comme plusieurs syrphes, il est aussi tolérant à basse température (Bellefeuille *et al.*, 2019).

En effet, dans une étude précédente menée par Bellefeuille *et al.*, (2019), *E. americanus* a démontré une bonne capacité de vol actif, de ponte et une bonne voracité larvaire à 12 °C, 15 °C et 18 °C. Aussi, l'efficacité de *E. americanus* associée à un système de plante réservoir a été évaluée dans des serres expérimentales à basse température par Francoeur-Pin (2019). *Eupeodes americanus* a été capable d'utiliser les systèmes de plante réservoir comme sources alimentaires et de se reproduire sur celles-ci. Aussi, les adultes qui émergeaient des systèmes de plantes réservoirs étaient capables de contrôler efficacement les populations de pucerons (Francoeur-Pin, 2019). Ces différents points démontrent déjà le potentiel de *E. americanus* comme agent de lutte biologique.

Cependant, il existe très peu de données sur la bioécologie de l'insecte. Les caractéristiques les plus fondamentales dans l'étude de la bioécologie d'une espèce pour évaluer son potentiel d'agent de lutte biologique sont son cycle de vie, son potentiel reproducteur et son potentiel de voracité (Coppel et Mertins, 1977; Soleyman-Nezhadiyan et Laughlin, 1998; Stiling et Cornelissen, 2005; Hoddle et Van Driesche, 2009). Ces caractéristiques sont très importantes pour l'élaboration d'un plan de lutte biologique efficace et pour la mise en place d'un élevage de masse (Soleyman-Nezhadiyan et Laughlin, 1998; Stiling et Cornelissen, 2005).

Le but de ce projet de recherche est donc d'étudier la bioécologie de *E. americanus* en vue d'évaluer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique. Son cycle de développement ainsi que son potentiel reproducteur seront déterminés et comparés avec ceux de la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), agent de lutte biologique déjà commercialisé contre les pucerons dans les serres (van Lenteren, *et al.*, 2018). Cette espèce a été choisie comme référence puisque, tout comme le syrphé d'Amérique, c'est un diptère dont les larves sont vermiformes et aphidiphages.

1.1 Lutte biologique

La lutte biologique est l'utilisation d'organismes vivants dans le but de maintenir la population d'un ravageur à un niveau ne causant aucun dommage économique (Jourdeuil *et al.*, 1991; Eilenberg *et al.*, 2001; Altieri *et al.*, 2005). L'utilisation d'une méthode de lutte biologique ne vise pas l'éradication de l'espèce cible mais la réduction durable des effectifs de manière à ramener les dommages sous un seuil écologique ou économique acceptable (Suty, 2010).

Les différentes étapes de la lutte biologique selon Suty (2010) sont :

- ✓ Identification du ravageur à contrôler;
- ✓ Inventaire des ennemis naturels du ravageur (auxiliaires potentiels);
- ✓ Étude des possibilités d'élevage des auxiliaires;
- ✓ Étude de la bioécologie des auxiliaires et des ravageurs, de la spécificité d'hôte;
- ✓ Test d'efficacité des auxiliaires en conditions semi-naturelles ou naturelles;
- ✓ Optimisation des conditions d'utilisations des auxiliaires (nombre d'auxiliaires par lâcher, fréquence des lâchers, nécessité d'utiliser des plantes relais);
- ✓ Étude des impacts sur l'écosystème;
- ✓ Procédure d'homologation;

✓ Commercialisation.

Ces différentes étapes peuvent varier en fonction du type de lutte biologique à appliquer. Notons que les trois premières étapes ont déjà été effectuées en ce qui concerne le syrpe d'Amérique *Eupeodes americanus*. Ce projet s'intéresse donc à la quatrième étape, à savoir l'étude de la bioécologie du syrpe d'Amérique. C'est une étape indispensable pour évaluer le potentiel d'un agent de lutte biologique en vue de sa commercialisation.

1.1.1 Organismes utilisés en lutte biologique

En agriculture, quatre groupes d'organismes sont habituellement utilisés pour la lutte biologique contre les insectes ravageurs. Ce sont les micro-organismes, les nématodes, les parasitoïdes et les prédateurs (Boivin, 2001; Altieri *et al.*, 2005; Boller *et al.*, 2006; Huffaker, 2012).

Les micro-organismes regroupent les bactéries, les virus, les champignons et les protozoaires pathogènes aux insectes et sont naturellement présents dans l'environnement (sol, air, eau) (Boivin, 2001).

Les nématodes entomophages exploitent les insectes comme ressource pour se développer et se reproduire (Dib, 2010). Environ 4000 espèces de nématodes entomophages ont été identifiées dans 30 familles différentes (van Driesche et Bellows, 1996).

Les parasitoïdes sont des entomophages qui se développent sur ou dans un autre organisme « hôte » dont ils tirent leur moyen de subsistance et le tuent comme résultat direct ou indirect de leur développement (Altieri *et al.*, 2005; Boller *et al.*,

2006). En lutte biologique, les trois ordres les plus utilisés sont les Hyménoptères (87,3 %), les Diptères (12.5 %) et les Coléoptères (0.2 %) (Boivin, 2001).

Les prédateurs sont des entomophages qui tuent leur proie pour satisfaire leurs besoins nutritifs pendant le stade larvaire ou adulte (Dib, 2010). Ils consomment donc un grand nombre de proies pendant toute leur durée de vie. En lutte biologique, les insectes les plus utilisés appartiennent aux ordres des Coléoptères, des Diptères, des Neuroptères et des Hémiptères (Boivin, 2001).

1.1.2 Types de lutte biologique

Quatre méthodes de lutte biologique ont été principalement identifiées : classique, de conservation, par inondation et par inoculation (Boivin, 2001; Eilenberg *et al.*, 2001; Altieri *et al.*, 2005; Winkler, 2005).

La lutte biologique classique est l'introduction et l'acclimatation d'un ennemi naturel exotique contre un ravageur précédemment introduit d'une autre région (Waage et Greathead, 1988; Bale *et al.*, 2008; Dib, 2010). Le but du contrôle biologique classique est l'établissement permanent d'un agent de lutte biologique pour un contrôle à long terme auto-entretenu (Eilenberg *et al.*, 2001). Cette approche a été utilisée avec succès dans les champs ouverts (Winkler, 2005). Cependant, il peut avoir des risques associés à la lutte biologique classique. En effet, l'agent de lutte exotique pourrait s'attaquer à des espèces indigènes non nuisibles, et favoriser ainsi une perturbation de la biodiversité locale (Bale *et al.*, 2008; Barratt *et al.*, 2010).

La lutte biologique de conservation se définit comme une pratique de modification de l'environnement ou des pratiques existantes pour protéger et favoriser les populations d'ennemis naturels d'autres organismes ravageurs des plantes cultivées, afin d'en

réduire l'impact sur les cultures (Eilenberg *et al.*, 2001; Bale *et al.*, 2008; Scradh, 2010; Simon *et al.*, 2014). Le contrôle biologique de conservation se distingue des autres stratégies par le fait que les ennemis naturels ne sont pas libérés (Eilenberg *et al.*, 2001).

La lutte biologique par inondation vise l'utilisation d'un grand nombre d'agents de lutte biologique pour qu'ils contrôlent directement et de manière immédiate l'organisme cible (Parrella *et al.*, 1999; Suty, 2010). Le succès dépend uniquement de la population relâchée et non de sa progéniture (Eilenberg *et al.*, 2001; Suty, 2010). Cette méthode de lutte biologique est utilisée de façon curative lors de grandes infestations de ravageurs et vise donc un contrôle à court terme (van Lenteren et Woets, 1988; Bale *et al.*, 2008).

La lutte biologique par inoculation est la libération d'un organisme vivant en tant qu'agent de lutte biologique afin qu'il se multiplie rapidement et qu'il contrôle l'organisme cible (Suty, 2010). Le nombre d'insectes libérés est insuffisant pour lutter contre les insectes nuisibles et le succès dépend de la capacité des organismes libérés à se multiplier et à réduire la population cible (Eilenberg *et al.*, 2001). Contrairement à la lutte biologique par inondation, la lutte biologique par inoculation vise un contrôle à plus long terme (van Lenteren et Woets, 1988). Dans les serres, l'utilisation de plantes réservoirs (voir plus bas), suivie de la libération précoce des parasitoïdes et des prédateurs est une technique en lutte biologique par inoculation (Eilenberg *et al.*, 2001). L'objectif de ce projet à long terme vise une lutte biologique par inoculation avec la mise en place d'un système de plante réservoir.

Les luttes biologiques par inondation et par inoculation nécessitent une production de masse commerciale des agents de lutte (Bale *et al.*, 2008; van Lenteren, 2012). Ce sont également des méthodes de lutte qui ne sont pas permanentes, mais visent surtout à protéger une culture pendant une période donnée (Waage et Greathead, 1988;

Eilenberg *et al.*, 2001; Suty, 2010). Elles sont généralement utilisées dans les systèmes agricoles fermés comme les serres (Winkler, 2005). De part ces deux méthodes, plus de 150 agents de lutte biologique sont disponibles commercialement pour lutter contre environ 100 espèces de ravageurs dans le monde (Boller *et al.*, 2006).

1.1.3 Système de plante réservoir

Un système de plante réservoir est défini comme l'utilisation d'une espèce végétale non cultivée infestée d'herbivores non ravageurs de la plante cultivée pour fournir des ressources alimentaires aux ennemis naturels qui sont libérés dans un système de culture pour supprimer une population de ravageurs (Frank, 2010; Avery *et al.*, 2014). Les systèmes de plante réservoir ont pour but d'améliorer l'aptitude, l'abondance et l'efficacité des agents de lutte biologique dans un système de culture (Frank, 2010; Huang *et al.*, 2011).

Ce système a différents avantages qui permettent de le considérer comme une stratégie de lutte efficace contre les ravageurs dans le cadre de la lutte biologique en serres (Goette et Sell, 2002). L'un de ses avantages est qu'il favorise l'introduction des ennemis naturels qui ne sont pas (encore) commercialisés (Schoen, 2000). Aussi, des études ont démontré que les populations de pucerons sont plus faibles dans les serres contenant des systèmes de plante réservoir comparativement aux serres n'en ayant pas (Frank, 2010). La finalité de ce projet est donc la mise en place d'un système de plante réservoir avec le syrphe d'Amérique puisqu'il n'est pas encore commercialisé. De plus, des systèmes de plantes réservoirs ont déjà été développés avec des syrphes contre les pucerons (Frank, 2010; Huang *et al.*, 2011). Par exemple, dans les cultures de poivrons en Espagne, un système de plante réservoir constitué de l'orge *Hordeum vulgare* L. (Poaceae), du puceron vert du maïs *Rhopalosiphum*

maidis (Fitch) (Hemiptera: Aphididae) et du prédateur *E. balteatus* a été développé pour lutter contre *M. persicae*. Cette étude a montré que les populations de syrphes ont été plus abondantes dans les serres contenant des systèmes de plante réservoir comparativement aux serres n'en ayant pas (Pineda et Marcos-Garcia, 2008).

1.2 Système biologique

1.2.1 Pucerons (Hemiptera : Aphididae)

1.2.1.1 Classification et zone de distribution

Les pucerons appartiennent à l'embranchement des Arthropodes, classe des Insectes, sous-classe des Ptérygotes, ordre des Hémiptères, sous ordre des Sternorrhyncha, famille des Aphididae (Blackman et Eastop, 2000; Song *et al.*, 2012). Environ 4700 espèces de pucerons ont été identifiées à travers le monde et se répartissent dans 600 genres taxonomiques (Remaudière et Remaudière, 1997). Les pucerons sont prédominants dans les régions tempérées et se retrouvent principalement en Amérique du Nord, en Europe, en Asie de l'Est et Centrale où elles ont colonisé 25% des espèces de plantes existantes (Dixon, 2012). Néanmoins, en Afrique subsaharienne, on dénombre plus de 220 espèces de pucerons (Autrique et Ntahirera, 1994).

1.2.1.2 Cycle biologique des pucerons

Les pucerons sont des insectes plurivoltins, c'est-à-dire qu'ils présentent plus de deux générations par an (Lopes, 2007). Chez les pucerons, il existe deux types de cycle de vie (Williams et Dixon, 2007). La grande majorité a un cycle de vie hétérogonique, caractérisé par l'alternance entre une génération amphisexuelle (reproduction sexuée) comportant des mâles et des femelles fécondables et une ou plusieurs générations ne comportant que des femelles parthénogénétiques (reproduction asexuée) (Sauvion, 1995). Lorsque ce cycle est respecté, on parle de cycle complet ou holocycle (Garcin, 2009). Cependant, certains pucerons ont perdu totalement ou partiellement l'aptitude de se reproduire par voie sexuée et ne se multiplient durant toute l'année que par parthénogenèse, on parle alors de cycle incomplet ou anholocycle (Dedryver et Ighil, 2011).

Aussi, certaines espèces accomplissent la totalité de leur cycle sur la même espèce de plante ou espèces très voisines, elles sont dites monoïques (Dedryver et Ighil, 2011). Cependant, d'autres espèces ont nécessairement besoin de deux hôtes non apparentés botaniquement pour accomplir leur cycle complet, elles sont dites dioïques (Yattara, 2007). La plante sur laquelle a lieu la reproduction sexuée est appelée hôte primaire et les plantes sur lesquelles les pucerons migrent au cours de la saison hôtes secondaires (Turpeau *et al.*, 2016). L'hôte primaire est généralement une essence ligneuse (arbre ou arbuste) sur laquelle est pondu l'œuf d'hiver et l'hôte secondaire est le plus souvent herbacé (Blackman et Eastop, 2000). Dans les régions tempérées, le cycle vital des pucerons est caractérisé par un cycle complet (holocyclique) à deux hôtes (dioïque) (Figure 1.1) (Benramdane, 2005; Dixon, 2012).

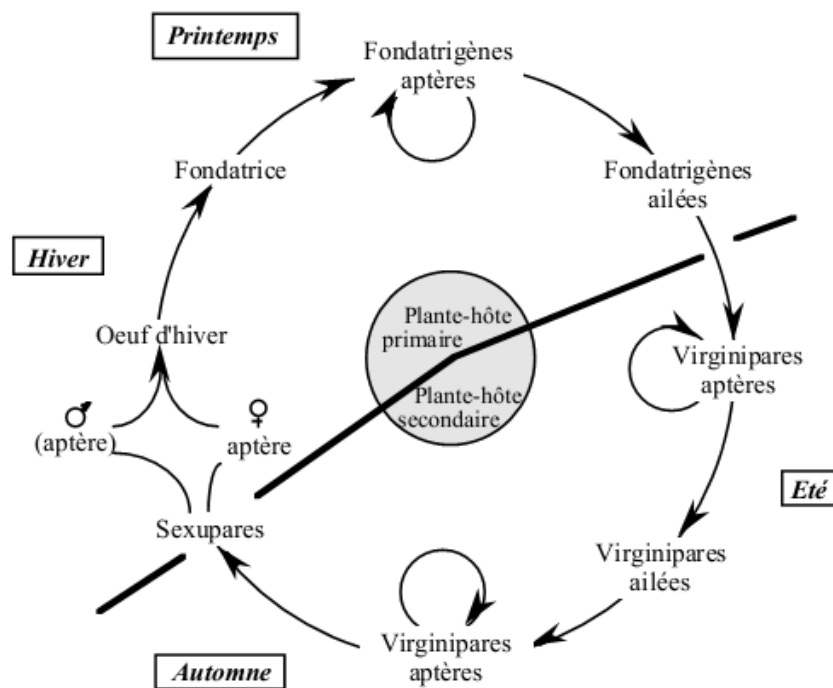


Figure 1.1 Cycle de vie des pucerons (Hemiptera : Aphididae) en régions tempérées
Source : Sauvion, 1995

1.2.1.3 Types de dégâts causés par les pucerons

Les pucerons constituent l'un des problèmes majeurs des cultures dans le monde à cause de leur mode de nutrition et de leur pouvoir de colonisation élevé (reproduction par parthénogenèse et cycle court) (Deraison, 2002). Leur présence sur les plantes induit divers types de dommages.

En se nourrissant de la sève, ils prélèvent directement les nutriments nécessaires à la photosynthèse des plantes tels que les acides aminés (Miles, 1989) qui réduisent la croissance et la reproduction (Dedryver *et al.*, 2010). Aussi, la salive sécrétée lors de

la prise de la nourriture est toxique et provoque une réaction chez les végétaux (Sauvion, 1995). Cela se traduit, selon les espèces de pucerons, par une déformation et une décoloration des feuilles, fleurs ou fruits (Halima-Kamel et Hamauda, 1993), un jaunissement des nervures des feuilles (Sanchez *et al.*, 2007), un enroulement des feuilles (Jandricic *et al.*, 2010) et une formation de galles (Sauvion, 1995). Aussi, la déjection sucrée des pucerons, le miellat, peut couvrir de vastes zones de l'épiderme d'une plante en occultant les stomates et entraver ainsi la photosynthèse et favoriser la sénescence (Bardner et Fletcher, 1974; Lambert, 2005). Il favorise en outre la croissance des champignons saprophytes (fumagine) qui peuvent également avoir un effet négatif sur la photosynthèse et la durée des feuilles (Huang *et al.*, 1983). Les spores des champignons noircissent également les parties consommables de la plante et les rendent, par conséquent, impropres à la commercialisation (Deraison, 2002; Dedryver *et al.*, 2010). Aussi, les pucerons peuvent favoriser la prolifération de maladies fongiques par le transport des spores (Huang *et al.*, 1983). Les exuvies produites lors de leur mue causent des dommages esthétiques sur les plantes en serre et surtout sur les plantes ornementales (Yovkova *et al.*, 2013).

Enfin, ils sont également des vecteurs de transmission d'un grand nombre de virus phytopathogènes (Ng et Perry, 2004). Cette capacité à transmettre et à disséminer des virus représente une nuisibilité bien supérieure à celle des autres dégâts (Deraison, 2002). Environ 50% des virus végétaux sont transmis par les pucerons (Nault, 1997). Au moins 275 virus de plantes sur environ 600 sont transmis par les pucerons (Dedryver, 2010). Les espèces telles que *A. gossypii*, *A. solani* et *M. euphorbiae* peuvent transmettre 40 à 50 maladies virales différentes (Malai et Ravensberg, 2006; Jandricic *et al.*, 2010; Yattara, 2013), alors que *M. persicae* peut inoculer plus de 120 virus (Blackman et Eastop, 2000; Malai et Ravensberg, 2006). Quelques virus les plus dommageables à travers le monde et surtout dans les régions tempérées sont le virus de la mosaïque du concombre (CMV, *Cucumber mosaic virus*), le virus Y de la pomme de terre (PVY, *Potato virus Y*), le virus de la gravure du tabac (TEV, *Tobacco*

etch virus) et le virus de la mosaïque du soya (SMV, *Soybean mosaic virus*) (Lee, 1994; Gallitelli, 2000). Tous ces dégâts ont pour conséquence finale la baisse des rendements et de la qualité marchande des produits (Sauvion, 1995; Angeli et Simoni, 2006), occasionnant ainsi des pertes économiques importantes.

1.2.1.4 Les espèces de pucerons utilisés dans l'étude

Trois espèces de pucerons ont été utilisées dans cette étude : il s'agit du puceron vert du pois *Acyrtosiphon pisum* (Harris), du puceron bicolore du céréale *Rhopalosiphum padi* (L.) et du puceron vert du pêcher *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera : Aphididae). Ils font partie des espèces les plus préjudiciables dans les systèmes de cultures (Blackman et Eastop, 2007; Capinera, 2017). Ces espèces ont une croissance rapide de population et sont toutes polyphages, capables de transmettre un grand nombre de virus aux plantes hôtes (Malai et Ravensberg, 2006; Blackman et Eastop, 2007).

Le puceron du pois, *A. pisum* s'attaque principalement aux cultures de la famille des Fabacées (Légumineuses) (Francis *et al.*, 2001) et est responsable du transfert de plus de 30 maladies virales (Blackman et Eastop, 2007) dont le virus de la mosaïque-énation du pois (PEMV, *Pea enation mosaic virus*), le virus de l'enroulement des feuilles (BLRV, *Bean leaf roll virus*) et le virus de la mosaïque jaune du haricot (BYMV, *Bean yellow mosaic virus*) (Cockbain et Gibbs, 1973; Gadh et Bernier, 1984).

Le puceron vert du pêcher, *M. persicae* est l'espèce la plus polyphage et peut se nourrir sur plus de 40 familles de plantes différentes dont les Solanacées (Blackman et Eastop, 2007). Il est particulièrement problématique à cause de sa capacité à

transmettre un très grand nombre de virus (120) (Blackman et Eastop, 2000; Malai et Ravensberg, 2006) dont le virus de la mosaïque de la laitue (LMV, *Lettuce mosaic virus*) et le virus de l'enroulement de la pomme de terre (PLRV, *Potato leaf roll virus*) (Moreno *et al.*, 2007; Srinivasan et Alvarez, 2007; El-Wahab, 2012).

Le puceron bicolore du céréale *R. padi* est le principal ravageur de la famille des poacées (graminées) tels que les cultures céréalières et fourragères (Quiroz *et al.*, 1997; Blackman et Eastop, 2007). En plus des poacées, il peut coloniser de nombreuses autres plantes monocotylédones et certaines dicotylédones (Blackman et Eastop, 2007). Il est également responsable de la transmission d'un certain nombre de virus chez les cultures céréalières (Blackman et Eastop, 2007). Le principal virus dommageable transmis par *R. padi* est le virus de la jaunisse nanifiant de l'orge (BYDV, *Barley yellow dwarf virus*) (Jiménez-Martínez *et al.*, 2004). Ces différentes espèces présentent également un certain niveau de résistance aux insecticides (Chen *et al.*, 2007; Foster *et al.*, 2007; Bass *et al.*, 2014).

1.2.1.5 Les ennemis naturels des pucerons

Les pucerons sont attaqués par de large gamme d'ennemis naturels tels que les prédateurs, les parasitoïdes et les entomopathogènes.

Parmi les prédateurs, on rencontre une variété d'espèces retrouvées dans les ordres des Coléoptères (Coccinellidae, Carabidae, Staphylinidae, Cantharidae), des Diptères (Syrphidae, Chamaemyiidae et Cecidomyiidae), des Neuroptères (Chrysopidae et Hemerobiidae), des Hémiptères (Miridae, Anthocoridae, Nabidae) et des Dermaptères (Forficulidae) qui s'attaquent aux pucerons (Remaudière, 1985).

Parmi les parasitoïdes, on rencontre essentiellement les Hyménoptères appartenant à la famille des Braconidae et des Aphelinidae (Aslan *et al.*, 2004; Kavallieratos *et al.*, 2004; Völkl *et al.*, 2007) et souvent des Diptères appartenant à la famille des Cecidomyiidae (Boivin *et al.*, 2012). Dans la famille des Braconidae, toutes les espèces appartenant à la sous-famille des Aphidiinae sont des endoparasitoïdes solitaires des pucerons (Mackauer, 1986; Starý, 1988) et certaines espèces sont des agents de contrôle biologique importants pour de nombreuses espèces de pucerons (Van Lenteren *et al.*, 2017). Cependant, dans la famille des Aphelinidae, les genres *Aphelinus*, *Mesidia* et *Mesidiapsis* de la sous famille des Aphelininae sont les seuls à contenir des espèces parasitoïdes des pucerons (Hagen et van Der Bosch, 1968).

Quant aux champignons entomopathogènes, ceux se développant sur les pucerons appartiennent principalement à l'ordre des Entomophthorales (Hullé, 1998; Benoufella-Kitous, 2005; Völkl *et al.*, 2007; André, 2011) et des Hyphomycètes (Fraval, 2006). Une vingtaine d'espèces de champignons s'attaquent aux pucerons et sont principalement du genre *Beauveria* et *Entomophthora* (André, 2011).

Les ennemis naturels des pucerons jouent un rôle important dans la réduction du nombre de pucerons en champ. Leur utilisation en lutte biologique peut être le facteur décisif dans la prévention des dommages causés par les pucerons ravageurs (Lanteigne, 2014).

1.2.1.6 Les agents biologiques commercialisés au Québec et leurs limites

Les principaux agents de lutte biologique commercialisés au Québec pour lutter contre les pucerons dans les serres sont, d'une part, les parasitoïdes tels que *Aphidius colemani* Viereck, *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera : Braconidae), *Aphelinus*

abdominalis Dalman (Hymenoptera : Aphelinidae), d'autre part, le prédateur *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Delisle, 2010). Mais ces agents biologiques deviennent moins efficaces lorsque la température est en dessous de 20 °C (Langer *et al.*, 2004; Alotaibi, 2008). Ils deviennent donc inefficaces contre les espèces de pucerons tels que *A. solani* ayant la capacité de se développer à basses températures (Jandricic *et al.*, 2010). Plusieurs études ont montré que les espèces de syrphes sont résistantes à basse température et sont extrêmement voraces (Chambers, 1988; Honěk et Kocourek, 1988; Hart et Bale, 1997). En Europe, trois espèces de syrphe sont déjà commercialisées contre les pucerons à savoir *E. balteatus*, *E. corollae* et *S. rueppellii* (van Lenteren *et al.*, 2018; Biobest, 2020) et constituent d'excellents aphidiphages. Cependant, en Amérique du Nord, aucune espèce de syrphe n'est suffisamment étudiée pour être utilisée comme un agent de lutte biologique. Ainsi, le potentiel des espèces de syrphe originaires d'Amérique du Nord telles que le syrphe d'Amérique mériterait d'être plus étudié.

1.2.2 Le syrphe d'Amérique *Eupeodes americanus* (wiedemann) (Diptera : Syrphidae) : potentiel agent de lutte biologique

1.2.2.1 Classification et zone de distribution

Le syrphe d'Amérique *Eupeodes americanus* appartient à l'ordre des Diptères, au sous-ordre des Brachycères, à la famille des Syrphidae, à la sous famille des Syrphinae et à la tribu des Syrphini (Shorter et Drew, 1976). Il a été décrit sous plusieurs noms, parmi lesquels on peut citer *Metasyrphus medius* Fluke 1933 (Fluke,

1952), *Syrphus americanus* Wiedemann 1830 (Vockeroth, 1992), *Metasyrphus americanus* Wiedemann, *Eupeodes americanus* Wiedemann (Tooker *et al.*, 2014). Sa zone de distribution s'étend du Canada en passant par le sud de la Californie, le Texas, la Floride et enfin le Mexique (Vockeroth, 1992).

1.2.2.2 Description morphologique

Les œufs du syrphe d'Amérique sont de couleur jaune pâle et de forme cylindrique (Richard et Boivin, 1994) et mesurent environ 0,96 mm de long et 0,26 mm de large (Short et Bergh, 2005). Les larves de certaines espèces de syrphe sont facilement reconnaissables, car l'extrémité postérieure de leur corps possèdent deux siphons respiratoires accolés (Rotheray, 1993). Les larves du syrphe d'Amérique mesurent environ 1,1 cm de long (Bugg *et al.*, 2008).

Les adultes du syrphe d'Amérique mesure environ 9 à 12 mm (Bugg *et al.*, 2008). L'abdomen est muni de bandes de couleur jaune et noire ressemblant aux hyménoptères et plus précisément aux guêpes (Morris, 1998). On parle de mimétisme batésien, c'est à dire d'espèces sans défense chimique contre les prédateurs qui prennent l'apparence d'espèces modèles toxiques (Sommaggio, 1999). Selon une étude, les oiseaux évitent à la fois les hyménoptères et les syrphes qui les miment (Waldbauer *et al.*, 1977). Les yeux de la femelle sont séparés par un front tandis que chez le mâle les yeux sont collés (Dor *et al.*, sd).

1.2.2.3 Cycle de développement

Peu d'informations sont connues sur le cycle de développement de *Eupeodes americanus*. L'objet du chapitre 2 du présent mémoire porte sur cet aspect. Cependant plusieurs autres espèces parmi les syrphidés ont fait l'objet de diverses études. La durée de développement des stades immatures (œuf-larve-pupe) varie entre les espèces et est influencée par le type de proie et la température (Powell et Pell, 2007).

Les œufs éclosent au bout de 2 à 5 jours en fonction des espèces et les larves commencent immédiatement à se nourrir des pucerons qui les entourent (Völkl *et al.*, 2007). La période d'incubation du syrph des corolles *Eupeodes corollae* (Fabricius) (Diptera : Syrphidae) est de 1,8 jours à 25 °C (Asyakin, 1973) et de 1,3 jours à 28 °C (Benestad, 1970). La période d'incubation des œufs de *Allograpta exotica* (Wiedemann) (Diptera : Syrphidae) est de 2 jours à 25 °C (Arcaya *et al.*, 2017). La période d'incubation des œufs de *E. balteatus* est un peu plus longue avec environ 3 jours à 26,6 °C (Hong et Hung, 2010).

Les différentes espèces de syrphes ont trois stades de développement larvaires. La durée du développement larvaire de *Dioprosopa clavata* (*Pseudodorus clavatus*) (Fabricius) (Diptera : Syrphidae), nourri avec le petit puceron des céréales *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera : Aphididae) est de 5,3 jours à 25 °C (Auad, 2003). Chez *E. corollae*, elle est de 7 jours à 25 °C lorsque les larves sont nourries avec *A. pisum* (Asyakin, 1973) et de 10 jours à 18 °C lorsque les larves sont nourries avec *M. persicae* (Benestad, 1970). Cependant, en plus de la température et de l'espèce de proie, la durée du développement larvaire chez les syrphes dépend également de la densité des proies. En effet, la durée larvaire de *E. corollae* a décliné de 9,2 à 7,9 jours avec une augmentation de la quantité de pucerons consommés (Cornelius et Barlow, 1980).

La durée du stade nymphal chez *E. balteatus* est de 7,9 jours à 26,6 °C (Hong et Hung, 2010). Chez *E. corollae*, elle est de 6.4 jours à 25 °C (Asyakin, 1973). Elle est beaucoup plus courte chez *A. exotica* avec 5.7 jours à 25 °C (Arcaya *et al.*, 2017). Elle est cependant plus longue chez *Eupeodes luniger* (Meigen) (Diptera : Syrphidae), avec 16-17 jours à 25 °C (Schneider, 1969).

La durée de développement de l'œuf à l'adulte est de 15.04 jours chez *A. exotica* à 25 °C (Arcaya *et al.*, 2017) et de 21,2 jours chez *E. balteatus* à 26,6 °C (Hong et Hung, 2010).

Les taux de survie des stades immatures chez *E. americanus* sont méconnus. Cependant, le taux de survie larvaire de *D. clavata* est de 56% lorsque les larves sont nourries avec *Aphis spiraecola* Patch (Hemiptera : Aphididae) et le taux de survie général de l'œuf à l'adulte est de 24% à 23 °C (Belluire et Michaud, 2001).

1.2.2.4 Comportements de ponte, fécondité et longévité des adultes

Il existe très peu d'informations sur la reproduction chez *E. americanus*. C'est l'objet du chapitre 3 du présent mémoire. Cependant chez les Syrphinae, les œufs sont généralement déposés dans des colonies de pucerons ou très proche de celles-ci (Tenhumberg et Poehling, 1991; Tenhumberg, 1995; Tenhumberg et Poehling, 1995), bien que certains puissent être pondus sur des plants non infestées (Chandler, 1968). Les femelles pondent des œufs en fonction de l'abondance des pucerons en s'orientant avec l'odeur du miellat ou des sécrétions des cornicules de ceux-ci (Tenhumberg, 1995; Tenhumberg et Poehling, 1995). Aussi, selon Budenberg et Powell (1992), plus le milieu est riche en miellat due à une forte densité de pucerons, plus le nombre d'œufs pondus est important. Ainsi, une diminution de la densité de

pucerons qui entraîne une baisse de la concentration du milieu en miellat favorise une baisse du nombre d'œufs pondus. Les syrphidés sont connus comme ayant une forte capacité de reproduction (Völkl *et al.*, 2007). Une femelle de *Episyrphus balteatus* est capable de pondre 2000 à 4500 œufs en conditions de laboratoire (Branquart et Hemptinne, 2000). La longévité des adultes de *E. corollae* est de 9,6 jours s'ils sont nourris à l'aide d'une solution d'eau et de miel et de 3,5 jours en absence de nourriture à 25 °C (Jalilian *et al.*, 2016). Les femelles de *D. clavata* vivent en moyenne 29 jours et sont capables de pondre environ 421 œufs au cours de leur vie à 23 °C (Belliure et Michaud, 2001). Cependant, les adultes de *Scaeva albomaculata* (Macquart) (Diptera : Syrphidae) peuvent vivre jusqu'à 32 jours mais avec une fécondité nettement inférieure (110 œufs) à 27 °C (Jalilian, 2015).

1.2.2.5 Mode d'alimentation

1.2.2.5.1 Des larves et leur voracité

Les larves de *E. americanus* sont des prédateurs généralistes, c'est-à-dire qu'elles se nourrissent d'une large gamme d'espèces de puceron (Bergh et Short, 2008). Vockeroth (1992) a identifié près de 22 espèces de pucerons et Rojo *et al.* (2003) environ une quarantaine d'espèces consommées par la larve de *E. americanus* (Rojo *et al.*, 2003). De ce fait, elle est considérée importante en lutte biologique (Chambers et Adams, 1986; Chambers *et al.*, 1986; Sommaggio, 1999; Walton *et al.*, 2012). Un tableau des plantes hôtes et des proies consommées par le syrphe d'Amérique est

présenté à l'Appendice A. Peu d'informations sont connues concernant le comportement de prédateur chez *E. americanus*. Cependant, une étude récente vient de démontrer que ce sont des prédateurs furtifs (Meseguer *et al.*, 2019), c'est-à-dire un prédateur ayant une attitude qui lui permettrait de duper les moyens de détection de ses proies et ainsi éviter les réponses défensives qui pourraient s'en suivre (Lucas et Brodeur, 2001). Selon, Chambers (1988), les larves des syrphes s'alimentent plus la nuit que le jour et sont dotées d'une grande voracité et d'une grande mobilité. En effet, les larves de premier stade de Syrphinae peuvent se déplacer plus de 1 m à la recherche de leur première proie (Chandler, 1969). La voracité exacte de *E. americanus* est encore méconnue. Cependant, ce trait a été étudié chez d'autres espèces de syrphe aphidiphage. La larve de *Eupeodes fumipennis* (Thompson) (Diptera : Syrphidae) peut consommer environ 507 individus de *N. ribisnigri* de stade III au cours de sa durée de développement à 19 °C (Hopper *et al.*, 2011). La larve de *E. corollae* peut consommer environ 392 individus du puceron du pommier *Aphis pomi* De Geer (Diptera : Syrphidae) à 25 °C (Jalilian *et al.*, 2016) et 307 individus de *M. persicae* lorsque la température varie entre 8 °C et 28 °C (Benestad, 1970) au cours de son développement larvaire. Une voracité nettement inférieure a été observée chez *Toxomerus marginatus* (Say) (Diptera : Syrphidae), où une larve peut consommer environ 131 individus de *N. ribisnigri* au cours de sa durée de développement à 19 °C (Hopper *et al.*, 2011). Cependant, la larve de *Eupeodes confrater* (Wiedemann) (Diptera : Syrphidae) peut consommer jusqu'à 886 individus de *A. gossypii* au cours de sa durée de développement larvaire (Agarwala et Saha, 1986). Le nombre de pucerons consommés augmente à chaque stade de développement larvaire des syrphes aphidiphages et le troisième stade est le plus vorace avec environ 70% de la consommation totale (Schneider, 1969; Belliure et Michaud, 2001; Fathipour *et al.*, 2006; Powell et Pell, 2007).

1.2.2.5.2 Des adultes

Presque tous les adultes des syrphes sont diurnes et très actifs (Vockeroth, 1992). Ils peuvent se déplacer en grand nombre sur de très longues distances (Vockeroth et Thompson, 1987; Clem, 2020). Les adultes du syrphe d'Amérique comme ceux de toutes les espèces de la sous-famille des Syrphinae se nourrissent essentiellement du pollen et du nectar (Vockeroth et Thompson, 1987; Sadeghi, 2008; Naderloo et Pashaei Rad, 2014) et souvent du miellat (Vockeroth, 1992). Le nectar fournit l'énergie nécessaire au vol et le pollen est essentiel pour assurer la reproduction (Schneider, 1969). En effet, les protéines du pollen sont indispensables à la maturation des gamètes chez les deux sexes (Gilbert, 1981). Le pollen et le nectar contribuent aussi à améliorer la longévité et la fécondité des adultes (Topham et Beardsley, 1975). Par leur mode de nutrition, les adultes jouent un rôle dans la pollinisation (Weems, 1953; Kumar *et al.*, 1987; Vockeroth et Thompson, 1987).

1.2.2.6 Importance des Syrphidae comme agent de lutte biologique

Plusieurs caractéristiques communes aux syrphes prédateurs, les rendent importantes comme ennemis naturels des pucerons. En effet, l'efficacité d'un agent de lutte biologique dépend de sa spécificité au ravageur visé (van Emden, 1965; Coppel et Mertins, 1977). Les larves des espèces de Syrphinae sont des prédateurs spécialisés des pucerons (Völkl *et al.*, 2007). L'efficacité d'un agent de lutte biologique dépend également de sa capacité à localiser le ravageur et de sa capacité de dispersion (van Emden, 1965; Coppel et Mertins, 1977; Murdoch et Briggs, 1996). Les femelles de syrphes prédateurs sont dotées d'une forte mobilité qui leur permet de distribuer des

œufs sur de larges superficies, et de localiser les colonies de pucerons avant les autres prédateurs aphidiphages (Almohamad *et al.*, 2009). Elles déposent donc leurs œufs directement ou à proximité de colonies de pucerons (Tenhumberg et Poehling, 1991; Tenhumberg et Poehling, 1995; Branquart et Hemptinne, 2000). L'efficacité d'un prédateur dépend aussi de son potentiel reproducteur (Coppel et Mertins, 1977). Les espèces de syrphes aphidiphages sont connues comme ayant une forte capacité de reproduction (Völkl *et al.*, 2007). Plusieurs études ont démontré que les espèces de syrphes sont plus voraces que les autres espèces aphidiphages telles que les coccinelles et la cécidomyie du puceron (Agarwala et Saha, 1986; Hopper *et al.*, 2011). Le potentiel d'un prédateur dépend également de sa voracité. Une voracité élevée est une caractéristique importante pour un bon agent de lutte biologique. Aussi, un prédateur doit être à mesure de consommer un grand nombre de proies quand elles sont abondantes et de pouvoir survivre en cas de rareté de la proie (Ng, 1991). Les espèces de syrphes aphidiphages, sont extrêmement voraces et ont la capacité de dévorer un nombre important de pucerons plus que nécessaire à leur développement (Chambers, 1988). L'efficacité d'un agent de lutte biologique dépend également de la stratégie de défense des pucerons (van Emden, 1965). Spécifiquement, le syrphe d'Amérique est un prédateur furtif c'est-à-dire ayant la capacité à inhiber le système de défense des pucerons (Meseguer *et al.*, 2019). Enfin, les espèces de syrphes sont des insectes résistants et actifs au froid (Honěk et Kocourek, 1988; Hart et Bale, 1997), ce qui n'est pas le cas de plusieurs groupes aphidiphages. *Eupeodes americanus* est actif à basse température que ce soit pour l'activité de vol, de la ponte et de la voracité (Bellefeuille *et al.*, 2019).

1.2.3 La cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae) : Agent de lutte biologique commercial

La cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) est notre insecte de référence, c'est-à-dire notre agent de lutte biologique commercialisé avec lequel nous allons comparer le syrphe d'Amérique. Elle appartient à l'ordre des Diptères, au sous-ordre des Nématocères, à la famille des Cecidomyiidae et à la sous famille des Cecidomyiinae (Guénard, 2007). Elle se retrouve en Amérique du Nord, en Europe, en Asie et au Moyen-Orient (Bouchard *et al.*, 1981). *Aphidoletes aphidimyza* a un cycle de développement à métamorphose complète, avec trois à quatre stades larvaires (Lucas, 1998). Le cycle de *A. aphidimyza* dure entre 15 et 20 jours à 23 °C (Bouchard *et al.*, 1988).

Les adultes mesurent environ 2,5 mm et se nourrissent du nectar ou du miellat produit par les pucerons (Völkl *et al.*, 2007). Les mâles ont de longues antennes poilues tandis que les femelles ont des antennes plus courtes et épaisses (Aurore *et al.*, 2013). Chez *A. aphidimyza*, les adultes sont nocturnes (Nijveldt, 1988) et la reproduction se produit surtout dans les périodes crépusculaires (Malai et Ravensberg, 2006). Une femelle est capable de pondre environ 50 à 150 œufs dans les trois jours suivant son émergence (Harris, 1973; Havelka et Zemek, 1999). La fécondité dépend à la fois de la nutrition larvaire et adulte chez *A. aphidimyza* (Havelka et Růžička, 1984). Le nombre d'œufs pondus par les femelles sur la plante hôte est également proportionnel à la densité de pucerons présents (Lucas et Brodeur, 1999).

Les larves sont de petits asticots vermiformes mesurant environ 3,0 mm de long à la fin de leur cycle larvaire (Markkula et Tiittanen, 1985). Ce sont des prédateurs qui se nourrissent exclusivement de pucerons et peuvent se nourrir de plus d'une soixantaine d'espèces (Harris, 1973; Warner et Croft, 1982). Une larve de cécidomyie peut

consommer environ 7 à 80 pucerons au cours de son développement selon l'espèce de puceron et leur taille (Uygun, 1971; Nijveldt, 1988; Harizanova et Ekbohm, 1997). Ainsi, les larves peuvent tuer beaucoup plus de pucerons qu'elles n'en ont besoin pour leur développement (Uygun, 1971; Nijveldt, 1988), ce qui améliore leur succès dans les programmes de lutte biologique, en particulier dans les systèmes de serre (Powell et Pell, 2007). Le développement larvaire varie entre 3 jours à 27°C et environ 7 jours à 15°C (Uygun, 1971).

Les œufs de couleur orangée, mesurant 0,3 mm sont déposés par les femelles directement au sein de la colonie de pucerons (Anatis Bioprotection, sd). La durée d'incubation des œufs varie généralement entre 3 et 4 jours (Harris, 1973).

Aphidoletes aphidimyza est utilisé en serre, en champ et en verger dans le cadre de la lutte biologique (Morse et Croft, 1987; Powell et Pell, 2007). Sa spécificité à ses proies et son comportement furtif assurent, entre autres, son succès comme prédateur de pucerons (Bélanger, 2012). Cependant, *A. aphidimyza* devient moins efficace lorsque la température est en dessous de 20 °C (Alotaibi, 2008). Il reste également vulnérable à la prédation intraguilde (Lucas *et al.*, 1998).

Dans cette étude, *A. aphidimyza* a été notre témoin. En effet, les différents paramètres du syrphé d'Amérique déterminés au cours de cette étude ont été comparés à ceux de *A. aphidimyza*. Le choix de cette espèce comme témoin se justifie par le fait que ces deux espèces sont du point de vue taxonomique et fonctionnel très proches. Elles sont toutes les deux des espèces appartenant à l'ordre des Diptères (Roth, 1980). Elles ont donc le même mode et les mêmes étapes de développement (Œuf-Larve-Nymphe-Adulte) (Roth, 1980). Aussi, elles ne sont aphidiphages qu'au stade larvaire. Enfin, l'espèce *A. aphidimyza* est déjà commercialisée dans le cadre de la lutte biologique contre les pucerons (Van Lenteren *et al.*, 2018).

1.3 Objectifs et hypothèses

Objectif principal : Caractériser la bioécologie du syrphé d'Amérique *Eupeodes americanus* en vue d'évaluer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique et le comparer à un agent de lutte biologique disponible commercialement, la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza*.

Objectif 1 : Déterminer le cycle de vie et le taux de survie du syrphé d'Amérique et les comparer avec ceux de la cécidomyie du puceron.

Hypothèse 1.1 : Le syrphé d'Amérique aura un cycle de vie plus long que celui de la cécidomyie du puceron

Justification : La taille des insectes influence la durée de développement : plus un insecte est grand, plus long sera son cycle de développement (Garcia-Barros, 2000; Šešlija et Tucić, 2003). Le syrphé d'Amérique a une taille supérieure à celle de la cécidomyie du puceron. Ce qui laisse à croire que la tendance sera similaire. De plus, la durée de développement de *A. aphidimyza* est de 20,6 jours à 20 °C (Harizanova et Ekbohm, 1997) et de 16.54 jours à 24 °C (Barriault *et al.*, 2018). Plusieurs espèces de syrphes aphidiphages ont une durée de développement plus longue sous ses mêmes conditions de températures (Benestad, 1970; Hong et Hung, 2010). *Episyrphus balteatus* a une durée de développement de 21,2 jours à 26 °C (Hong et Hung, 2010). Aussi, une longue durée des stades immatures influence positivement la longévité des adultes (Šešlija et Tucić, 2003).

Hypothèse 1.2 : Le syrphé d'Amérique aura un taux de survie plus faible par rapport à la cécidomyie du puceron.

Justification : La durée de développement influence le taux de survie chez les insectes. Plus la durée de développement des stades immatures d'un insecte est longue, plus faible sera son taux de survie (Roff, 1981; Šešlija et Tucić, 2003). Ainsi, la durée de développement plus longue chez le syrpe d'Amérique (voir Hypothèse 1.1) conduira à une réduction de son taux de survie immature par rapport à la cécidomyie du puceron.

Objectif 2 : Déterminer les facteurs de reproduction du syrpe d'Amérique et les comparer avec ceux de la cécidomyie du puceron.

Hypothèse 2.1 : Les femelles du syrpe d'Amérique auront une période de pré-oviposition et une période de ponte plus longue que celles de la cécidomyie du puceron.

Justification : La longue longévité des femelles du syrpe d'Amérique (voir Hypothèse 1.1) favorisera une augmentation de sa période de ponte et de sa période de pré-oviposition par rapport à la cécidomyie du puceron (Jikumaru *et al.*, 1994; Coll, 1996;).

Hypothèse 2.2 : Les femelles du syrpe d'Amérique auront une fécondité supérieure à celle des femelles de la cécidomyie du puceron.

Justification : Plusieurs études ont démontré que la fécondité totale et journalière sont positivement corrélées à la taille du corps chez les insectes (Elgar et Pierce, 1988; Jikumaru *et al.*, 1994; Branquart et Hemptinne, 2000; Garcia-Barros, 2000; Šešlija et Tucić, 2003). Le syrpe d'Amérique ayant une taille supérieure à celle de la cécidomyie du puceron, cela justifie cette hypothèse. De plus, la faible fécondité de la cécidomyie du puceron a été mise en évidence, elle ne pourrait pondre en moyenne plus de 150 œufs (Uygun, 1971; Havelka et Zemek, 1988; Havelka et Zemek, 1999)

au cours de sa vie contrairement à la plupart des syrphidés qui sont connues comme ayant une grande fécondité (Völkl *et al.*, 2007). La femelle du syrphe de la corolle *E. Corollae* est capable de pondre en moyenne 436 œufs au cours de sa vie à 28°C (Benestad, 1970).

CHAPITRE II

LIFE CYCLE OF A POTENTIAL BIOCONTROL AGENT: THE AMERICAN HOVERFLY, *EUPEODES AMERICANUS* (DIPTERA: SYRPHIDAE) AND COMPARISON WITH THE COMMERCIAL BIOCONTROL AGENT *APHIDOLETES APHIDIMYZA* (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE)

Téné Yacine Ouattara¹, Marc Fournier¹, Santos Rojo², Eric Lucas^{1*}

¹Laboratoire de Lutte Biologique, Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal (UQAM), CP 8888, succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada).

²Departamento de Ciencias Ambientales & Recursos Naturales, Universidad de Alicante, Apdo. postal 99, E-03080, Alicante, Spain

Résumé: Les pucerons (Hemiptera: Aphididae) constituent un problème économique majeur dans de nombreuses cultures dont le poivron, le melon, les pommes de terre à travers le monde. Les larves du syrphé d'Amérique *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) sont des ennemis naturels communs des pucerons dans les écosystèmes naturels et agrosystèmes. L'objectif de la présente étude était de caractériser le cycle de vie de cette espèce afin d'évaluer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique. Le cycle de développement, le taux de survie et la longévité de *E. americanus* ont été déterminés et comparés à ceux de la cécidomyie du puceron commercial *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) dans des

conditions de laboratoire en utilisant le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* (Sulzer) comme proie. Malgré la grande taille de *E. americanus*, la durée de développement pré-imaginal (œufs aux adultes) a été similaire pour les deux espèces. La durée d'incubation des œufs a été significativement plus courte et la durée du développement larvaire significativement plus longue chez *E. americanus* que chez *A. aphidimyza*. Le ratio des sexes a été similaire chez les deux espèces. Le taux d'éclosion des œufs, le taux de survie des larves et le taux d'émergence des pupes ont été similaires chez les deux espèces. La longévité des adultes de *E. americanus* a été quatre fois plus longue que celle de *A. aphidimyza*. Plusieurs résultats démontrent un potentiel élevé pour *E. americanus* en tant que nouvel agent de lutte biologique aphidiphage.

Mots-clés: cycle de développement, taux de survie, longévité des adultes, Syrphidae, Aphididae

Abstract : Aphids (Hemiptera: Aphididae) are a major economic problem in numerous crops, including pepper, melon, potatoes around the world. Larvae of the American hoverfly *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) are common natural enemies of aphids in natural systems and agrosystems. The objective of the present study was to characterize the life cycle of this species in order to evaluate its potential as a biocontrol agent. The development cycle, survival rate and adult longevity of *E. americanus* were determined and compared with those of the commercial aphid midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) in laboratory conditions, using the green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer) as a prey. Despite the larger size of *E. americanus*, the preimaginal developmental time (eggs to adults) was similar for both species. Eggs incubation was significantly shorter and larval development significantly longer in *E. americanus* than in *A. aphidimyza*. Sex ratio was similar in both species. Egg hatching rate, larval survival rate and pupal emergence rate were similar in both species. The adult longevity of *E. americanus* was four times longer than that of *A. aphidimyza*. Several results demonstrate a high potential for *E. americanus* as a new aphidophagous biocontrol agent.

Key-words: development cycle, survival rate, adult longevity, Syrphidae, Aphididae

2.1 Introduction

Aphids (Hemiptera: Aphididae) are a major economic problem in many agricultural crops due to the direct impact of sucking plant phloem sap and plant viruses transmission (Ng and Perry, 2004; Blackman and Eastop, 2007). In recent years, increasing levels of aphid resistance to certain groups of insecticides (e.g. carbamate) and impact of these insecticides on environment (Herron *et al.*, 2001; Kift *et al.*, 2004; Bass *et al.*, 2015; Cabrera, 2017) have generated an increased interest for alternative control strategies. Biological control of aphids constitutes an alternative to reduce the amount of insecticides and favor the preservation of environment and human health (van Lenteren, 2012).

The American hoverfly *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae), is a predatory Syrphinae widespread distributed across from North America to Costa Rica (Vockeroth, 1992; Thompson *et al.*, 2010; Skevington *et al.*, 2019). Larvae of *E. americanus* are generalist aphid predators and have been also reported feeding on adelgids (Rojo *et al.*, 2003). They feed on more than 40 aphid species, many of which are many crop pests such as *Aphis glycines* Matsumura (Kaiser *et al.*, 2007; Noma *et al.*, 2010) on soya, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) on apple (Bergh and Short, 2008; Gontijo *et al.*, 2012), *Myzus persicae* (Sulzer) (Vockeroth, 1992), *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) on lettuce (Smith and Chaney, 2007), *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) on pepper (Bellefeuille *et al.*, 2019), *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) on potatoes and *Aphis gossypii* Glover on melon (Heiss, 1938). In a previous study (Bellefeuille *et al.* 2019), *E. americanus* has demonstrated good active flight, oviposition, and larval voracity at low temperatures (12 to 18 °C). Furthermore, the efficacy of *E. americanus* associated with a banker plant system was demonstrated in experimental greenhouses at low temperature by Francoeur-Pin (2019). *Eupeodes*

americanus has been able to use the banker plant systems as food sources and to reproduce on them (Francoeur-Pin, 2019). However, little information exists on the biology and ecology of this species such as its development cycle, reproduction and voracity.

Other studies around the world have shown that several species of the subfamily Syrphinae are able to detect aphid colonies before other aphidophagous predators (Almohamad *et al.*, 2009) and that females of some species such as *Episyrphus balteatus* (De Geer) also have a higher egg-laying capacity than other aphidophagous predators (Branquart and Hemptinne, 2000).

Moreover, several syrphids species (Syrphinae) have been studied specifically as biocontrol agents in agriculture such as *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Tenhumberg, 1995; Putra and Yasuda, 2006), *Eupeodes corollae* (Fabricius) (Putra and Yasuda, 2006), *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann) (Amorós-Jiménez *et al.*, 2012) and *Allograpta exotica* (Wiedemann, 1830) (Arcaya *et al.*, 2017) against aphids. Several studies (Barlow, 1961; Rojo *et al.*, 1996; Sadeghi and Gilbert, 2000; Putra and Yasuda, 2006; Amorós-Jiménez *et al.*, 2012; Arcaya *et al.*, 2017) have shown that these syrphid species can play an important role in the natural and biological controls of aphids in greenhouses and in the fields.

Episyrphus balteatus, *E. corollae* and *S. rueppellii* are already commercialised in Europe against greenhouse aphids pests (van Lenteren *et al.*, 2018; Biobest, 2020). *Sphaerophoria rueppellii* feed on is also used against other pests such as whiteflies, thrips and spider mites (van Lenteren *et al.*, 2018). But no hoverflies are commercially available for North America market. *Eupeodes americanus* would have the potential to be an effective biocontrol agent against aphids in greenhouse.

Our main objective was to characterize the life cycle of *E. americanus* in order to evaluate its potential as a biocontrol agent against aphids in agrosystems. The development time and survival rate of each immature stages as well as adult longevity were observed in *E. americanus* and compared with those of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), a commercially available biocontrol agent. The choice of *A. aphidimyza* as biological model reference was justified by the fact that it is also a dipteran and aphidophagous predator during its larval stage. Research hypothesis was that *E. americanus* will have a longer development cycle than *A. aphidimyza*, since according to Garcia-Barros (2000), large insects usually develop more slowly than smaller ones. Also, a longer development is positively correlated with adult longevity and is correlated with a low survival rate (Šešlija et Tucić, 2003).

2.2 Materials and methods

2.2.1 Predators sources and rearing

All insect rearings were carried out in the biocontrol laboratory (Eric Lucas, <https://www.laboluttebio.uqam.ca>) at the Université du Québec à Montréal (UQÀM). Wild adults of *E. americanus* were collected on *Phlox sp. L.* flowers in Sainte-Agathe-de-Lotbinière (N 46 ° 23'726 "W 71 ° 21'446"), Québec, Canada in 2014. Colonies were refreshed yearly with new wild specimens. Captive rearing was developed according Frazer methodology (Frazer, 1972). Adults were kept in an 81 X 53 X 60 cm rearing cage covered with muslin which was kept in a greenhouse. The greenhouse was set at 22°C during the day, 19°C at night and at 60% RH and 16:8 (L:D) under high pressure sodium lamps.

Adults were fed with an artificial flower that is consisted of a round cotton makeup remover saturated with a honey: water mixture (1:3 v/v) and covered with wildflower bee pollen. They were also fed with a sugar: water mixture (1:10 v/v) in a solo cup with a dental cotton roll protruding from the lid. These were replaced twice a week.

In rearing cage adults, broad bean plant *Vicia faba* L. (Fabaceae) infested with pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae) were introduced two times a week to allow females to lay eggs after mating. Once a week, larvae were collected and transferred in two 35 X 35 X 35 cm rearing cages covered with muslin and put in a growth chamber set at 24° C, 70% RH and 16:8 (L:D). These larval cages contained barley plants *Hordeum vulgare* L. (Poaceae), infested with cereal aphids *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae). The adults were collected and introduced in the adults rearing cage kept in the greenhouse as described previously.

Aphidoletes aphidimyza specimens were obtained as pupae from a commercial supplier, Plant-Products Quebec (Laval, Quebec, Canada). They were reared in the same type of cages and in the same growth chamber as *E. americanus* larvae. *Aphidoletes aphidimyza* were reared on potato plant *Solanum tuberosum* L. (Solanaceae) infested with green peach aphid *M. persicae*. A sugar: water mixture (1:10 v/v) was added as a food source for adults.

2.2.2 Experiment on pre-imaginal development, survival and sex ratio

Tests were done under abiotic conditions of 24° C, 70% RH and 16:8 (L:D). Eggs from both species used for this study were collected on broad bean plants and were less than 24 hours old. These eggs (*E. americanus* n = 81 and *A. aphidimyza* n = 75) were incubated in Petri dishes (diameter = 5 cm) lined with a broad bean on agar gel.

Eggs not individualized were observed daily until larval emergence to measure egg incubation time and egg hatch rate.

Young larvae (*E. americanus* n = 58 and *A. aphidimyza* n = 62) were isolated individually in Petri dish to begin larval development. Larvae were fed *ad libitum* with *M. persicae* and observed every 24h until pupation. New aphids were added into the Petri dish when necessary to keep the resource *ad libitum*. Larval development time and survival rate were determined. Larval development time is the period between the hatching date and the pupation date. Survival rate is the proportion of larvae having reached the pupation stage.

At the beginning of the pupation stage, aphids were discarded from the Petri dishes to remove any possible effects on survival or development. The pupae (*E. americanus* n = 35 and *A. aphidimyza* n = 39) were observed daily (24h) until adult emergence. Pupation time, adult emergence rate and sex ratio were recorded. Each larva has been identified with a number to distinguish the development time of males and females.

2.2.3 Experiment on adult longevity

Adult longevity is the period between the adult emergence and his death. Adults longevity of *E. americanus* and *A. aphidimyza* were determined from unmated adults and emerged less than 24 h. A single adult (male or female) was placed in a ventilated cylindrical plastic cage (diameter = 11.0 cm, height = 14.5 cm) and fed with artificial flowers and sugar water. Adults (*E. americanus* n = 40 and *A. aphidimyza* n = 40) were observed daily until death, measuring mean longevity.

2.2.4 Statistical analysis

A Shapiro-Wilk test was applied to the data in order to determine if they were following a normal distribution before further analysis. A Wilcoxon rank-sum test was used to compare the mean duration of each pre-imaginal life stage (egg-larva-pupa) between predator's species. A Pearson χ^2 analysis was done to compare between predators the proportion of time spent for each pre-imaginal stadium. A two-way ANOVA was used to test the effect of sex and species (independent factors) on mean hatching time, mean larval development time, mean pupation time and mean adult longevity (dependent factors). Sex ratio was compared between predators using a Pearson χ^2 analysis. A Pearson χ^2 analysis was conducted to compare egg hatching rates, larval survival rates, and pupal emergence rates between predators. The R statistical software version 3.4.2 (R Foundation for Statistical Computing Platform, 2017) was used to conduct all statistical analyses.

2.3 Results

2.3.1 Immature development and sex ratio

Hatching time for *E. americanus* was shorter than for *A. aphidimyza* with 2 days and 2.7 days, respectively (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 3045$; $P < 0.001$; Figure 2.1). Egg hatching time was not significantly different between sexes in both species (ANOVA2, $F = 3.24$; $df = 1, 46$; $P = 0.078$), nor interaction between species and sex (ANOVA2, $F = 0.66$; $df = 1, 46$; $P = 0.42$; Figure 2.2a).

Larval development time for *E. americanus* was longer than for *A. aphidimyza* with 6.9 days and 6.3 days, respectively (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 437$; $P < 0.001$; Figure 2.1). Larval development time was not significantly different between sexes in both species (ANOVA, $F = 2.8$; $df = 1, 46$; $P = 0.10$) and there was no interaction between species and sex (ANOVA, $F = 0.3$; $df = 1, 46$; $P = 0.58$; Figure 2.2b). *Eupeodes americanus* has three stages of larval development (L1, L2, L3). L3 development time was almost equal to the sum of L1-L2 development time with respectively 3.17 and 3.74 days.

Pupation time was not significantly different between *E. americanus* and *A. aphidimyza* with 7.14 days and 6.97 days, respectively (ANOVA, $F = 2.0$; $df = 1, 46$; $P = 0.17$). Pupation time was shorter in males of *E. americanus* and *A. aphidimyza* than females (ANOVA $F = 20.7$; $df = 1, 46$; $P < 0.001$) and no interaction between species and sex (ANOVA, $F = 0.03$; $df = 1, 46$; $P = 0.87$; Figure 2.2c).

The total immature development time (egg to imago) was 16.00 days for *E. americanus* and 15.86 days for *A. aphidimyza* and there was no significant difference (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 285.5$; $P = 0.71$).

There was no significant difference in the proportion of time spent in each immature development stage between predators (Pearson, $df = 2$; $\chi^2 = 3.89$; $df = 2$; $P = 0.14$; Figure 2.3).

The female/male ratio was 10/11 (1: 0.91) for *E. americanus* (Pearson, $df = 1$; $\chi^2 = 0.048$; $P = 0.83$) and 17/12 (1: 1.42) for *A. aphidimyza* (Pearson, $df = 1$; $\chi^2 = 0.86$; $P = 0.35$). There was no difference in the adult sex ratio between predators (Pearson, $df = 3$; $\chi^2 = 2.32$; $P = 0.51$).

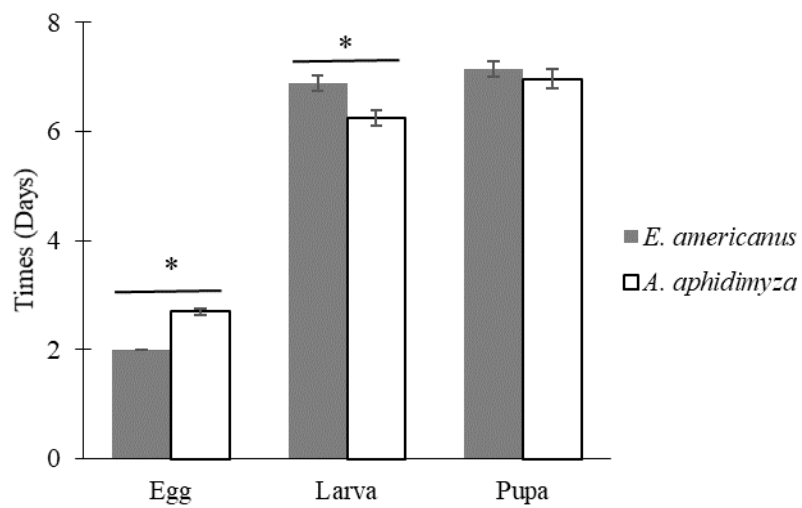


Figure 2.1 Mean development times (\pm SE) for Eggs (*E. americanus* n=58; *A. aphidimyza* n= 62), Larvae (*E. americanus* n=35; *A. aphidimyza* n= 39) and Pupae (*E. americanus* n=21; *A. aphidimyza* n= 29). A significant difference ($P < 0.05$) between species is indicated by an asterisk (*).

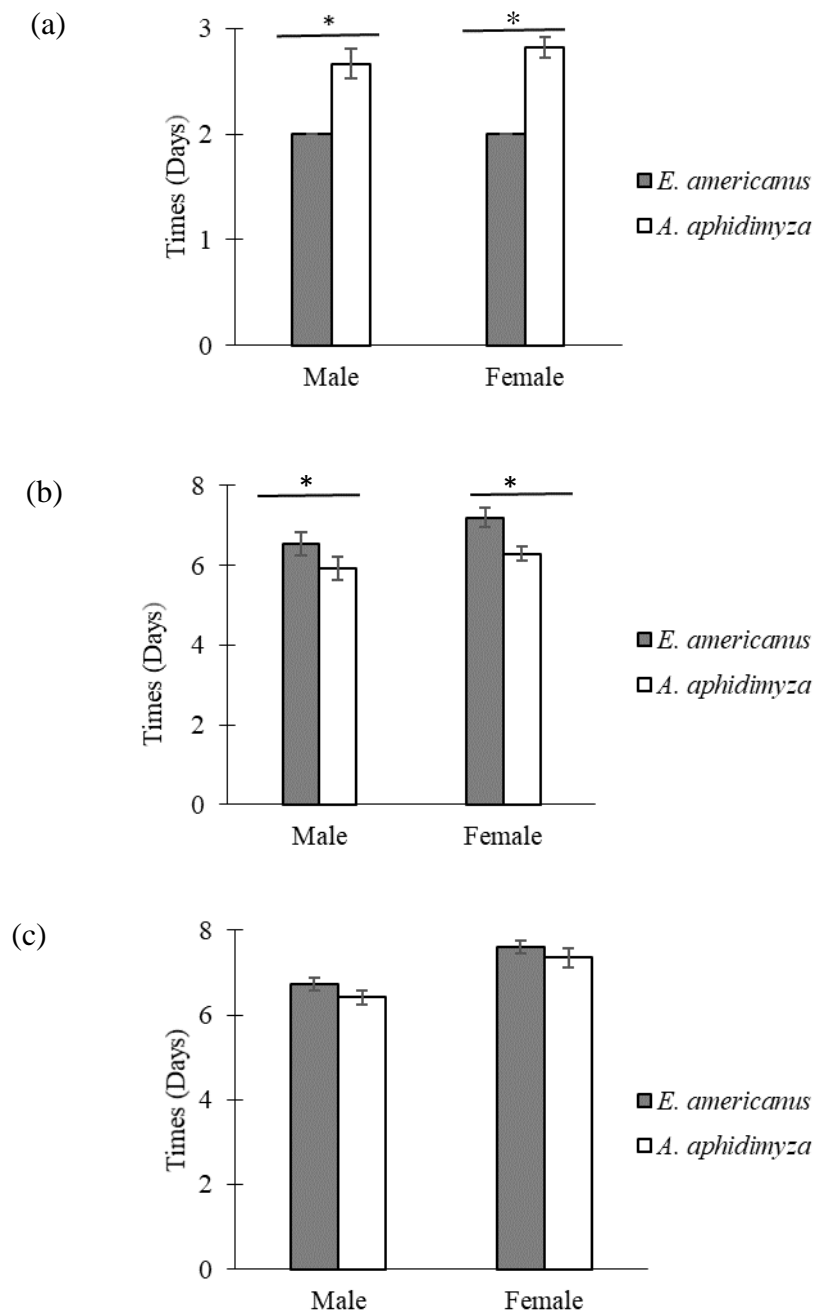


Figure 2.2 Mean development time (\pm SE) of males and females for (a) Eggs, (b) Larvae and (c) Pupa of *E. americanus* (males n=11; A. females n= 10) and *A. aphidimyza* (males n=12; females n= 17). A significant difference ($P < 0.05$) between species is indicated by an asterisk (*).

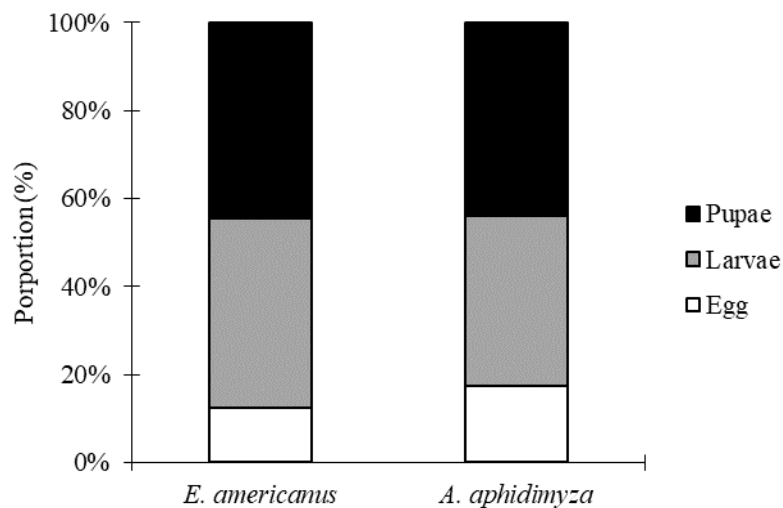


Figure 2.3 Proportion (%) of time spent in each immature stadium in relation to total pre-imaginal development for *E. americanus* and *A. aphidimyza*. No significant difference ($P < 0.05$) between species.

2.3.2 Adult longevity

Adult longevity for *E. americanus* was longer than for *A. aphidimyza* with 18.68 days and 4.63 days, respectively (ANOVA, $F = 133.2$; $df = 1, 76$; $P < 0.001$). Adult longevity was not significantly different between sexes in both species (ANOVA, $F = 0.2$; $df = 1, 76$; $P = 0.65$) and there was no interaction between species and sex (ANOVA, $F = 0.1$; $df = 1, 76$; $P = 0.74$; Figure 2.4).

Total life cycle (egg to death of adult) for *E. americanus* and *A. aphidimyza* was of 34.77 days and 20.49 days respectively (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 20.5$; $P < 0.001$).

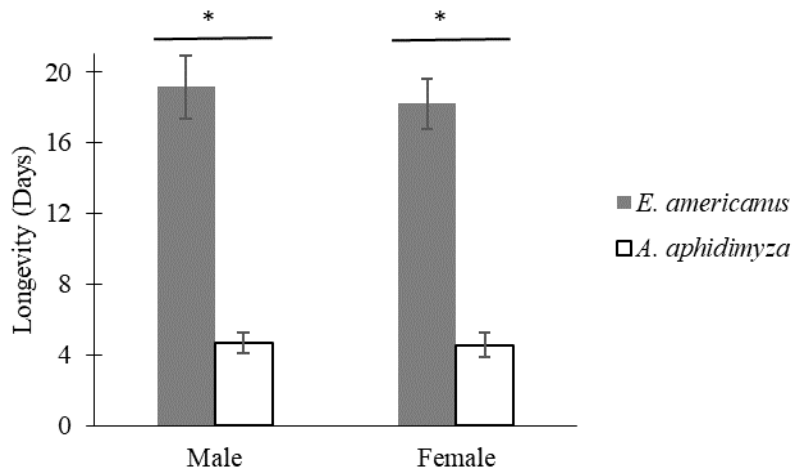


Figure 2.4 Mean adult longevity (\pm SE) for males (*E. americanus* n=20; *A. aphidimyza* n=20) and females (*E. americanus* n=20; *A. aphidimyza* n=20). A significant difference ($P < 0.05$) between species is indicated by an asterisk (*).

2.3.3 Survival rate

There was no significant difference for egg hatch rate between *E. americanus* (71.6%) and *A. aphidimyza* (82.7%) (Pearson, $df = 1$; $\chi^2 = 2.1$; $P = 0.15$; Figure 2.5). Larval survival rate was not significantly different for *E. americanus* (60.34 %) and *A. aphidimyza* (62.9 %) (Pearson, $df = 1$; $\chi^2 = 0.01$; $P = 0.92$; Figure 5). There was no significant difference for pupal emergence rate between *E. americanus* (60,0 %) and *A. aphidimyza* (74.4 %) (Pearson, $df = 1$; $\chi^2 = 0.98$; $P = 0.32$; Figure 5).

The total survival rate (egg-imago) was 25.93% for *E. americanus* and 38.67% for *A. aphidimyza* and there was no significant difference between predators (Pearson, $df = 1$; $\chi^2 = 2.35$; $P = 0.13$).

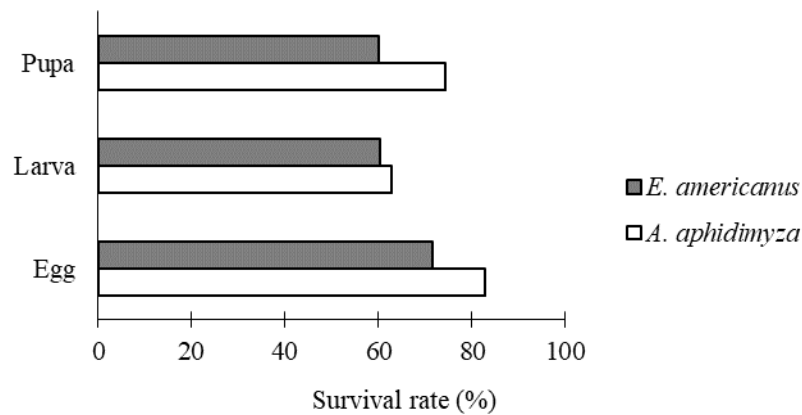


Figure 2.5 Egg hatching rate (*E. americanus* n=81; *A. aphidimyza* n= 75), Larval survival rate (*E. americanus* n=58; *A. aphidimyza* n= 62) and Pupal emergence rate (*E. americanus* n=35; *A. aphidimyza* n=39). No significant difference ($P < 0.05$) between species.

2.4 Discussion

The objective of this study was to determine the life cycle of *E. americanus* and to compare it with *A. aphidimyza* in order to evaluate its potential as a biocontrol agent against aphids. Both dipteran species are functionally similar with a predatory aphidophagous larva. Results showed that immature development time was similar in both species but the adult longevity of *E. americanus* was significantly longer than in *A. aphidimyza*. Survival rates were similar as well as sex ratio in both species.

Immature development time of *E. americanus* was shorter than other predators used for aphid control such as *Hippodamia variegata* (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae) (18.1 days), *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) (19.8 days) at 25 °C and *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) (21.32 days) at 23 °C on *M. persicae* despite its large size (Lanzoni *et al.*, 2004; Jalali *et al.*, 2009). It was also shorter than in other species of hoverflies such as *E. balteatus* (21,2 days) on *A. gossypii* (26.6 °C) (Hong and Hung, 2010), but remains comparable to that of *Sphaerophoria scripta* (L.) (16;25 days) on *Aphis craccivora* Koch (22 °C) (Moetamedinia *et al.*, 2004), *Ischiodon scutellaris* (Fabricius) (17 days) on *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) (Alfiler and Calilung, 1978) and *A. exotica* (15,04 days) on *A. craccivora* (25 °C) (Arcaya *et al.*, 2017). According to Amano and Chant (1977), short development time in a predator favours faster control of the prey population in agrosystems. However, development time is influenced by many environmental factors such as the temperature, prey species, abundance of prey, photoperiod and host plant (Rüzička, 1975; Vanhaelen *et al.*, 2002; Hong and Hung, 2010).

Larval development time was significantly longer in *E. americanus* than in *A. aphidimyza*. This is a positive factor for biocontrol since a long larval development would favor an overall increased voracity (Karl and Fischer, 2008). However, larval development time was faster in *E. americanus* than in other aphidophagous hoverflies species such as *Dioprosopa clavata* (Fabricius) (Belliure and Michaud, 2001). We did not quantify precisely prey consumption, but, according to our observations, the larvae of *E. americanus* were more voracious than those of *A. aphidimyza*. According to Hopper *et al* (2011), different larvae syrphid species such as *Eupeodes fumipennis* (Thomson), *Allograpta obliqua* (Say), *Toxomerus marginatus* (Say) and *Sphaerophoria sulphuripes* (Thomson) (Diptera: Syrphidae) have greater voracity than others aphidophagous predators such as *A. aphidimyza*.

In our study, the third larval instar of *E. americanus* was the longest and according to our observations the most voracious of the three instars. This is the case for several syrphid species such as *D. clavata* and *A. exotica* (Auad, 2003; Arcaya *et al.*, 2017). For biocontrol, this is an important characteristic, because the third larval instar generates the greatest voracity (and impact) (Auad, 2003). More than 70% of consumption in syrphid species occurs during this period (Schneider, 1969; Belliure and Michaud, 2001; Fathipour *et al.*, 2006).

Our study showed that males of *E. americanus* and *A. aphidimyza* had a quicker pupal developmental time than females. A shorter developmental time for male syrphid species has been reported previously for *E. corollae* (Barlow, 1961; Benestad, 1970). Sex ratio obtained in *E. americanus* and *A. aphidimyza* in this study were not significantly different, and the female/male ratio of *E. americanus* is similar to that obtained in *E. balteatus* (1: 0.93) (Geusen-Pfister, 1987). Pupation time was not significantly different between *E. americanus* and *A. aphidimyza*. Thanks to the cold storage of *A. aphidimyza*, *E. balteatus* and *S. rueppellii* pupae they are exported commercially and applied in biological control programs (Alotaibi, 2008; Yukawa *et al.*, 2008; van Lenteren *et al.*, 2018). *Eupeodes americanus* pupae could be conditioned and commercialized as agent biocontrol and larvae or pupae could be also used in banker plants. It is therefore advisable to determine the appropriate temperature for the conservation of pupae before release into greenhouses.

The survival from egg to adult obtained in *E. americanus* and *A. aphidimyza* were not significantly different, and the survival of *E. americanus* is similar to that obtained in *D. clavata* fed *Aphis spiraecola* Patch (24%) (Belliure and Michaud 2001) and *E. balteatus* fed *Aphis craccivora* Koch, 1854 and *A. pisum* (30%) (Geusen-Pfister 1987). These values should increase in commercial mass rearing. There was also no significant difference in larval survival between *E. americanus* and *A. aphidimyza*. The larval survival rate was higher than that obtained in *D. clavata* (36%) fed on *A.*

spiraecola (Belliure and Michaud, 2001). However, it remains low compared to that obtained in *E. balteatus* (77%) (Geusen-Pfister, 1987). In Syrphidae, the prey species and the host plant influence the survival rate (Rüzička, 1975; Du and Chen, 1993; Vanhaelen *et al.*, 2002; Putra and Yasuda, 2006). It varied from 36% to 52% in *D. clavata* when fed respectively with *A. spiraecola* and *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Belliure and Michaud, 2001). *Eupeodes americanus* is a generalist predator feeding on at least 40 aphid species (Rojo *et al.*, 2003). Before using *E. americanus* as a biocontrol agent, it will be necessary to assess nutritional value of other preys of *E. americanus* to select aphid species suitable for mass rearing.

Adult longevity for *E. americanus* was four times longer than for *A. aphidimyza*. Other syrphid species have a longer adult longevity than *A. aphidimyza* (Moetamedinia *et al.*, 2004; Hong and Hung, 2010). Adult longevity is a factor usually correlated with the laying period: the longer the adult longevity is, the longer the laying period is and the greater the number of eggs laid are (Coll, 1996). Fecundity in *E. collarae* is directly related to female's longevity (Scott and Barlow, 1984). Adult longevity is a crucial factor in biological control that determines the dynamics of predator population. Imagoes of *E. americanus* had a long-lived compared to other syrphid species such as *S. scripta* (14,87 days) (Moetamedinia *et al.*, 2004), *E. balteatus* (7,8 days) (Hong and Hung, 2010), *Ischiodon aegyptius* (Wiedemann) (10,25 days), *Betasyrphus serarius* (Wiedemann) (15,2 days) (Xuan, 1993) and *A. exotica* (12,97 days) (Arcaya *et al.*, 2017). The longevity of *E. americanus* was similar to that reported for *E. corollae* (18,4 days) (Huifang and Hanzhong, 1988). However, it was shorter than that obtained for *Scaeva albomaculata* (Macquart) (35,60 days) (Fathipour *et al.*, 2006). There was no significant difference in our study between the longevity of males and females in *E. americanus* and *A. aphidimyza*. However, studies in many syrphids species such as *E. balteatus* (Geusen-Pfister, 1987), *I. scutellaris* (Alfiler and Calilung, 1978) and *D. clavata* (Belliure and Michaud, 2001), showed that females live longer than males.

The unmated status in our study could explain this difference. Mating was linked to a decrease in the longevity of syrphid males and an increase for females (Makhmoor and Verma, 1987). In *E. corollae*, Tawfik *et al.* (1974) also reported that unmated females had a shorter lifespan than reproductive ones. The longevity of females in *E. americanus* could be higher than that obtained in our study. Future studies will determine the mating incidence on the longevity of females in *E. americanus*.

Our study shows that *E. americanus* has clearly a potential as a biocontrol agent against aphids and in our conditions is superior to *A. aphidimyza*. Several points of the present study demonstrate the great value of the American hoverfly: 1) immature development time of *E. americanus* was comparable to that of *A. aphidimyza*, 2) larval development time was significantly longer in *E. americanus* than in *A. aphidimyza*, 3) adult longevity for *E. americanus* was four times longer than for *A. aphidimyza* and finally, rearing of *E. americanus* is functional and a mass rearing is therefore possible. Furthermore, previous study showed that *E. americanus* had a good active flight, oviposition, and larval voracity at low temperatures of 12 °C, 15 °C and 18 °C (Bellefeuille *et al.*, 2019). Also, the efficacy of *E. americanus* associated with a banker plant systems was evaluated in experimental greenhouses at low temperature by Francoeur-Pin (2019). *Eupeodes americanus* has been able to use the banker plant system as food sources and to reproduce on them. Also, adults that emerged from banker plant systems were able to locate infested plants, to lay and effectively control high aphid populations. All these data show that *E. americanus* has a great potential to be used and commercialize as biological control agent against aphids.

However, additional studies on aspects of reproduction and predation of *E. americanus* are needed to fully estimate its potential and efficacy. Voracity is one of the most important factors in evaluating the effectiveness of a biological control agent (Stiling and Cornelissen, 2005). Furthermore, a key question is : will the longer

longevity of the syrphid be correlated with a longer oviposition period, and a higher fecundity/fertility?

2.5 Acknowledgements

We would like to thank the entire team from the biocontrol laboratory of the Université du Québec à Montréal. We would also like to thank Jill Vandermeerschen for statistical advice. This study was funded by the “Programme Canadien de Bourses de la Francophonie” (PCBF) and NSERC-Discovery grant to Éric Lucas.

2.6 References cited

Alfiler, A. and Calilung, V. (1978). The life-history and voracity of the syrphid predator, *Ischiodon escutellaris* (F.) (Diptera: Syrphidae). *Philippine Entomologist*, 4(1/2), 105-117.

Almohamad, R., Verheggen, F. J. and Haubruge, É. (2009). Focus on: Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.

- Alotaibi, S. (2008). Mass production and utilization of the predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for controlling aphids. *Global Journal of biotechnology and biochemistry*, 3(1), 1-7.
- Amano, H. and Chant, D. (1977). Life history and reproduction of two species of predacious mites, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Amblyseius andersoni* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology*, 55(12), 1978-1983.
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. and Marcos-García, M. Á. (2012). Prey availability and abiotic requirements of immature stages of the aphid predator *Sphaerophoria rueppellii*. *Biological Control*, 63(1), 17-24.
- Arcaya, E., Pérez-Bañón, C., Mengual, X., Zubcoff-Vallejo, J. J. and Rojo, S. (2017). Life table and predation rates of the syrphid fly *Allograpta exotica*, a control agent of the cowpea aphid *Aphis craccivora*. *Biological Control*, 115, 74-84.
- Auad, A. M. (2003). Aspectos biológicos dos estágios imaturos de *Pseudodorus clavatus* (Fabricius) (Diptera: Syrphidae) alimentados com *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) em diferentes temperaturas. *Neotropical Entomology*, 32(3), 475-480.
- Barlow, C. A. (1961). On the biology and reproductive capacity of *Syrphus corollae* Fab.(Syrphidae) in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 4(2), 91-100.
- Bass, C., Denholm, I., Williamson, M. S. and Nauen, R. (2015). The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121, 78-87.

- Bellefeuille, Y., Fournier, M. and Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8.
- Belliure, B. and Michaud, J. (2001). Biology and behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera: Syrphidae), an important predator of citrus aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(1), 91-96.
- Benestad, E. (1970). Laboratory Experiments on the Biology of *Syrphus corollae* (Fabr.) (Dipt., Syrphidae). *Norwegian Journal of Entomology* 17(2), 77-85.
- Bergh, J. C. and Short, B. D. (2008). Ecological and life-history notes on syrphid predators of woolly apple aphid in Virginia, with emphasis on *Heringia calcarata*. *BioControl*, 53(5), 773-786.
- Biobest. (2020). Eupeodes-System boost your aphid control programme. Accessed on June 13, 2020 of http://www.biobestgroup.com/public/uploads/files/Flyer-Eupeodes-System-EN.pdf?utm_source=linkedin&utm_medium=download&utm_campaign=flyer-eupeodes-system.
- Blackman, R. and Eastop, V. (2007). Taxonomic issues. In H. F. Van Emden and R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pests* (p. 1-29). London: CAB International.
- Branquart, J.-L. and Hemptinne, E. (2000). Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 97, 165-170.

- Cabrera, L. Y. (2017). Pesticides: A Case Domain for Environmental Neuroethics. *Cambridge Quarterly of Healthcare Ethics*, 26(4), 602-615.
- Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia*, 105(2), 214-220.
- Du, Y. and Chen, X. (1993). Influence of different aphid prey on the development of *Metasyrphus corollae* (Dip.: Syrphidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 9(3), 111-113.
- Fathipour, Y., Jalilian, F. and Talebi, A. A. (2006). Biology and larval feeding rate of *Scaeva albomaculata* (Dip.: Syrphidae) on *Myzus persicae* (Hom.: Aphididae) at laboratory conditions. *Iranian Journal Of Agricultural Sciences*, 37(2), 249-254.
- Francoeur-Pin, Y. (2019). *Évaluation de deux nouveaux agents de lutte biologique contre le puceron de la digitale à basse température* (Mémoire de Maîtrise). Université de Québec À Montréal.
- Frazer, B. D. (1972). A simple and efficient method of rearing aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 69, 23-24.
- Garcia-Barros, E. (2000). Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(2), 251-284.

- Geusen-Pfister, H. (1987). Studies on the biology and reproductive capacity of *Episyrphus balteatus* Deg. (Dipt., Syrphidae) under greenhouse conditions. *Journal of Applied Entomology*, 104(3), 261-270.
- Gontijo, L. M., Cockfield, S. D. and Beers, E. H. (2012). Natural enemies of woolly apple aphid (Hemiptera: Aphididae) in Washington State. *Environmental entomology*, 41(6), 1364-1371.
- Heiss, E. M. (1938). A classification of the larvae and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. *University of Illinois Bulletin (Illinois Biological Monographs)*, 36, 1-142.
- Herron, G. A., Powis, K. and Rophail, J. (2001). Insecticide resistance in *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae), a serious threat to Australian cotton. *Australian Journal of Entomology*, 40(1), 85-91.
- Hong, B. M. and Hung, H. Q. (2010). Effect of temperature and diet on the life cycle and predatory capacity of *Episyrphus balteatus* De Geer (Syrphidae: Diptera) cultured on *Aphis gossypii* (Glover). *Journal of International Society for Southeast Asian Agricultural Sciences*, 16(2), 98-103.
- Hopper, J. V., Nelson, E. H., Daane, K. M. and Mills, N. J. (2011). Growth, development and consumption by four syrphid species associated with the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, in California. *Biological Control*, 58(3), 271-276.
- Huifang, D. and Hanzhong, X. (1988). Rearing of the adults of *Metasyrphus corollae* (F.) (Dipt.: Syrphidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 4(4), 155-158.

- Jalali, M. A., Tirry, L. and De Clerco, P. (2009). Effects of food and temperature on development, fecundity and life - table parameters of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*, 133(8), 615-625.
- Kaiser, M. E., Noma, T., Brewer, M. J., Pike, K. S., Vockeroth, J. and Gaimari, S. D. (2007). Hymenopteran parasitoids and dipteran predators found using soybean aphid after its midwestern United States invasion. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(2), 196-205.
- Karl, I. and Fischer, K. (2008). Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle. *Oecologia*, 155(2), 215-225.
- Kift, N., Mead, A., Reynolds, K., Sime, S., Barber, M., Denholm, I. and Tatchell, G. (2004). The impact of insecticide resistance in the currant - lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, on pest management in lettuce. *Agricultural and Forest Entomology*, 6(4), 295-309.
- Lanzoni, A., Accinelli, G., Bazzocchi, G. G. and Burgio, G. (2004). Biological traits and life table of the exotic *Harmonia axyridis* compared with *Hippodamia variegata*, and *Adalia bipunctata* (Col., Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*, 128(4), 298-306.
- Makhmoor, H. and Verma, A. (1987). Bionomics of major aphidophagous syrphids occurring in mid-hill regions of Himachal Pradesh. *Biological Control* 1(1), 23-31.
- Moetamedinia, B., Sahraghard, A., Salehi, L. and Jalali, S. J. (2004). Biology of *Sphaerophoria scripta* (Dip.: Syrphidae) in laboratory conditions. *Journal of Entomological Society of Iran*, 23(2), 33-43.

- Ng, J. C. and Perry, K. L. (2004). Transmission of plant viruses by aphid vectors. *Molecular Plant Pathology*, 5(5), 505-511.
- Noma, T., Gratton, C., Colunga-Garcia, M., Brewer, M. J., Mueller, E. E., Wyckhuys, K. A., . . . O'Neal, M. E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39(1), 31-41.
- Putra, N. S. and Yasuda, H. (2006). Effects of prey species and its density on larval performance of two species of hoverfly larvae, *Episyrphus balteatus* De Geer and *Eupeodes corollae* Fabricius (Diptera: Syrphidae). *Applied Entomology and Zoology*, 41(3), 389-397.
- R Foundation for Statistical Computing (2017) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Available online at <https://www.R-project.org/>.
- Rojo, S., Gilbert, F., Marcos-García, M. A., Nieto, J. and Mier, M. (2003). *A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their prey*. Alicante, Spa : Compobell, S. L. Murcia.
- Rojo, S., Hopper, K. R. and Marcos - García, M. (1996). Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. *Entomologia experimentalis et applicata*, 81(1), 53-59.
- Rüzička, Z. (1975). The effects of various aphids as larval prey on the development of *Metasyrphus corollae* (Dipt.: Syrphidae). *Entomophaga*, 20(4), 393-402.

- Sadeghi, H. and Gilbert, F. (2000). Oviposition preferences of aphidophagous hoverflies. *Ecological Entomology*, 25(1), 91-100.
- Schneider, F. (1969). Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Annual review of Entomology*, 14(1), 103-124.
- Scott, S. M. and Barlow, C. (1984). Effect of prey availability during development on the reproductive output of *Metasyrphus corollae* (Diptera: Syrphidae). *Environmental Entomology*, 13(3), 669-674.
- Šešlija, D. and Tucić, N. (2003). Selection for developmental time in bean weevil (*Acanthoscelides obtectus*): correlated responses for other life history traits and genetic architecture of line differentiation. *Entomologia experimentalis et applicata*, 106(1), 19-35.
- Skevington, J. H., Locke, M. M., Young, A. D., Moran, K., Crins, W. J. and Marshall, S. A. (2019). *Field Guide to the Flower Flies of Northeastern North America*. oxfordshire, UK : Princeton University Press.
- Smith, H. A. and Chaney, W. E. (2007). A survey of syrphid predators of *Nasonovia ribisnigri* in organic lettuce on the Central Coast of California. *Journal of Economic Entomology*, 100(1), 39-48.
- Stiling, P. and Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological control*, 34(3), 236-246.

- Tawfik, M., Azab, A. and Awadallah, K. (1974). Studies on the life-history and description of the immature forms of the Egyptian aphidophagous Syrphids. 1. *Syrphus corollae* F. (Diptera: Syrphidae). *Bulletin of the Entomological Society of Egypt*, 58, 1-16.
- Tenhumberg, B. (1995). Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environmental Entomology*, 24(3), 687-691.
- Thompson, F. C., Rotheray, G. E. et A, Z. M. (2010). Syrphidae (flower flies). In B. V. Brown *et al.* (dir.), *Manual of Central American Diptera*. (vol. 2, p. 763-792). Ottawa : NRC Research Press
- van Lenteren, J. C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57(1), 1-20.
- van Lenteren, J. C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W. J. and Urbaneja, A. (2018). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 63(1), 39-59.
- Vanhaelen, N., Gaspar, C. and Francis, F. (2002). Influence of prey host plant on development and reproduction of two aphidophagous predators, *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 99(4), 561-564.
- Vockeroth, J. R. (1992). The insects and arachnids of Canada. In J. T. Buckley (dir.), *The Flower Flies of the Subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and*

Greenland (Diptera: Syrphidae) (vol. 1867, chap. 18, p. 1-456). Ottawa, Ca : Agriculture Canada.

Xuan, D. (1993). A preliminary study on rearing of *Syrphus serarius* (Diptera:Syrphidae). *Natural Enemies of Insects*, 2(2), 1-3.

Yukawa, J., Abe, J. and Mizota, K. (2008). Improvement in the practical use of an aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), in greenhouses. *Proceedings of ISBCA*, 3, 77-78.

CHAPITRE III

REPRODUCTIVE PARAMETERS OF A POTENTIAL BIOCONTROL AGENT: THE AMERICAN HOVERFLY, *EUPEODES AMERICANUS* (DIPTERA: SYRPHIDAE) AND COMPARISON WITH THE COMMERCIAL BIOCONTROL AGENT *APHIDOLETES APHIDIMYZA* (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE)

Téné Yacine Ouattara¹, Marc Fournier¹, Santos Rojo², Eric Lucas^{1*}

¹Laboratoire de Lutte Biologique, Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal (UQAM), CP 8888, succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada).

²Departamento de Ciencias Ambientales & Recursos Naturales, Universidad de Alicante, Apdo. postal 99, E-03080, Alicante, Spain

Résumé : Les pucerons constituent d'importants ravageurs de cultures dans le monde. La lutte biologique utilisant des ennemis naturels est un outil majeur pour réduire son impact négatif. Le syrphe d'Amérique *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) est un prédateur aphidiphage pendant son stade larvaire. Cependant, on sait peu de choses sur le potentiel de reproduction de cette espèce pour être utilisé dans les programmes de lutte biologique. L'objectif de la présente étude était de déterminer les facteurs de reproduction de *E. americanus* en vue d'évaluer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique. La période de pré-oviposition, la période de ponte, la longévité, la fécondité totale, le taux d'éclosion, la fertilité, la

ponte journalière ont été déterminés pour les femelles du syrphe d'Amérique et comparés à ceux des femelles d'un agent de lutte biologique commercial, la cécidomyie du puceron, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). Les essais ont été réalisés en laboratoire dans des cages d'élevage recouvertes de mousseline sur des plants de gourgane *Vicia faba* L. (Fabaceae) infestés d'environ 70-100 individus du puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera : Aphididae). Les résultats ont révélé que la période de pré-oviposition, la période de ponte et la longévité ont été significativement plus longue chez *E. americanus* que chez *A. aphidimyza*. La fécondité totale et la fertilité ont été significativement supérieures chez *E. americanus* que chez *A. aphidimyza*. Cependant, la ponte journalière et le taux d'éclosion des œufs ont été similaires chez les deux espèces. Cette étude démontre que la capacité de reproduction de *E. americanus* est hautement supérieure à celle de *A. aphidimyza* et constitue donc un agent de lutte biologique potentiel à être considéré.

Mots clés: *Eupeodes americanus*, période de ponte, longévité, fécondité, fertilité, *Aphidoletes aphidimyza*

Abstract : Aphids are major crop pests around the world. Biological control using natural enemies is a major tool to reduce its negative impact. The American hoverfly *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) is an aphidophagous predator during its larval stage. However, little is known about the reproductive potential of this species to be used in biological control programs. The objective of the present study was to determine the reproductive parameters of *E. americanus* in order to evaluate its potential as a biological control agent. The pre-oviposition period, oviposition period, longevity, lifetime fecundity, egg hatching rate, fertility, daily fecundity were determined in *E. americanus* females and compared with those females of a commercial biological control agent, the aphid midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). Tests were conducted under laboratory conditions in rearing cages covered with muslin on broad bean plant *Vicia faba* L. (Fabaceae) infested with about 70-100 individuals of pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae). The results revealed that the pre-oviposition period, oviposition period and longevity were significantly longer in *E. americanus* than in *A. aphidimyza*. Lifetime fecundity and fertility were significantly higher in *E. americanus* than in *A. aphidimyza*. However, daily fecundity and egg hatching rate were similar in both species. This study demonstrates that the reproductive capacity of *E. americanus* is highly superior to that of *A. aphidimyza* and therefore constitutes a potential biological control agent to be considered.

Keywords: *Eupeodes americanus*, oviposition period, longevity, fecundity, fertility, *Aphidoletes aphidimyza*

3.1 Introduction

Aphids (Hemiptera: Aphididae) are among of the most destructive pests around the world, in numerous crops such as peppers and melons in greenhouses (Ramakers, 2004; Sanchez *et al.*, 2007) or cotton, soybeans and many other field crops (Blackman and Eastop, 2007). Over the past decades, the intensive use of insecticides has favored not only the emergence of resistant populations in several aphid species (Herron *et al.*, 2001; Kift *et al.*, 2004; Bass *et al.*, 2015), but also many health and environmental problems (Cabrera, 2017). With the awareness linked to these problems, concepts such as sustainable agriculture and environmental conservation appeared, demonstrating that biological control is a better alternative than chemical (Osborne *et al.*, 2005).

Since then, several studies have shown that predatory larva of several species of Syrphidae can play an important role as biological control agents (Chambers, 1986; Belliure and Michaud, 2001; Putra and Yasuda, 2006; Amorós-Jiménez *et al.*, 2012; Arcaya *et al.*, 2017). In Europe, several species have been studied and two of them, namely *Episyrphus balteatus* (De Geer) and *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) are already commercialized (van Lenteren *et al.*, 2018). Recently, *Eupeodes corollae* (Fabricius) is also available (Biobest, 2020), but unfortunately, no syrphid species are commercially available to be used as a

biological control agent in America. The American hoverfly *Eupeodes americanus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) is a generalist aphid predator in North America (Skevington, 2019). It feeds on at least 40 different aphid species (Rojo *et al.*, 2003), the majority of which are crop pests, such as *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) on pepper (Bellefeuille *et al.*, 2019), *Aphis gossypii* Glover on melon and cucumber (Heiss, 1938), *Aphis glycines* Matsumura (Kaiser *et al.*, 2007; Noma *et al.*, 2010) on soya, *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera : Aphididae) on potatoes (Vockeroth, 1992).

In a previous study, Bellefeuille *et al.* (2019) demonstrated the efficacy of *E. americanus* which was able to fly, lay eggs and feed on aphids at low temperatures (12 °C to 18 °C) (Bellefeuille *et al.*, 2019), which is not the case for other aphidophagous natural enemies such as parasitoids, coccinellids or the midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Langer *et al.*, 2004; Alotaibi, 2008; Sørensen *et al.*, 2013).

In order to resolve aphid problems in greenhouses, according to their enormous biotic potential, it is important for biological control agents to be established before aphid pest invasion. For this, it is possible to install a banker plant system in the greenhouses (Frank, 2010; Huang *et al.*, 2011). The efficacy of *E. americanus* associated with a banker plant system was demonstrated in experimental and commercial greenhouses at low temperature by Francoeur-Pin (2019). *Eupeodes americanus* has been able to use the banker plant system to feed and to reproduce on them. Furthermore, adults that emerged from banker plant systems were able to locate and lay eggs on infested plants in the focal crop and finally control aphid populations (Francoeur-Pin, 2019). This demonstrate that *E. americanus* has a potential to be an efficient biological control agent.

While the action of *E. americanus* has been studied in several systems, basic information on the biology and ecology of this species is still missing. The life cycle, the reproductive potential and the voracity potential are the most fundamental characteristics in studying the bioecology of a species linked to its potential as a biocontrol agent (Coppel and Mertins, 1977; Soleyman - Nezhadiyan and Laughlin, 1998; Stiling and Cornelissen, 2005; Hoddle and Van Driesche, 2009). These characteristics are essentials for the development of an effective biological control program and for the development of a productive mass rearing (Soleyman - Nezhadiyan and Laughlin, 1998; Stiling and Cornelissen, 2005). The life cycle of *E. americanus* was determined in a previous study by Ouattara (2020) and compared with those of *Aphidoletes aphidimyza*, a commercially available biocontrol agent. Results demonstrated that *E. americanus* is clearly superior to *A. aphidimyza* and consequently has a higher potential for biological control.

The objective of the present study was to determine the reproductive parameters of *E. americanus*. These parameters considered include the pre-oviposition period, the oviposition period, the fecundity, the egg hatching rate, the fertility and the adult longevity. These different factors were determined in *E. americanus* and compared with those of a similar commercially available biological control agent, *Aphidoletes aphidimyza*.

Our first hypothesis is that the longevity, lifetime fecundity and daily fecundity of females *E. americanus* will be higher than that of females *A. aphidimyza*, since these parameters are usually correlated with body size (Elgar and Pierce, 1988; Jikumaru *et al.*, 1994; Branquart and Hemptinne, 2000; Garcia-Barros, 2000; Šešlija and Tucić, 2003). Our second hypothesis is that the oviposition period and the pre-oviposition period of females *E. americanus* will be longer than that of females *A. aphidimyza* because these parameters are correlated positively with adult longevity in predators (Scott and Barlow, 1984; Coll, 1996; Jikumaru *et al.*, 1994).

3.2 Material and methods

3.2.1 Insects rearing

Eupeodes americanus specimens came from an experimental colony held at the biocontrol laboratory (Eric Lucas, <https://www.laboluttebio.uqam.ca>) of the Université du Québec à Montréal since 2014. These individuals were originally collected as wild adults on *Phlox* sp. L. flowers in Sainte-Agathe-de-Lotbinière (N 46 ° 23'726 "W 71 ° 21'446"), Québec, Canada. The laboratory colony was refreshed yearly with new wild individuals. The Frazer methodology was used to rear multiple generations in the laboratory (Frazer, 1972).

A rearing cage of dimension 81 X 53 X 60 cm covered with muslin was used to keep adults in a greenhouse at 22°C during the day, 19°C at night and at 60% RH and 16:8 (L:D) under high pressure sodium lamps. Adults were fed with an artificial flower and a sugar: water mixture (1:10 v/v). Artificial flower consisted of a round cotton makeup remover saturated with a honey: water mixture (1:3 v/v) and covered with wildflower bee pollen. These food resources were replaced twice a week. Broad bean plant *Vicia faba* L. (Fabaceae) infested with pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae) were replaced in adults rearing cage twice a week in order to allow females to oviposit after mating. Larvae were collected and transferred in two 35 X 35 X 35 cm rearing cages covered with muslin and put in a growth chamber set at 24° C, 70% RH and 16:8 (L:D) once each week. These larval cages contained barley plants *Hordeum vulgare* L. (Poaceae), infested with cereal aphids *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae). When the larvae became adults, they were collected and introduced in the adults rearing cage kept in the greenhouse as described previously.

Aphidoletes aphidimyza specimens were obtained from a commercial supplier, Anatis Bioprotection (Saint-André, Quebec, Canada) as pupae. They were reared in a 35 X 35 X 35 cm rearing cages covered with muslin and put in the same growth chamber as hoverflies larvae. All life stages of *A. aphidimyza* were reared on green peach aphid *M. persicae* on potato plants *Solanum tuberosum* L. (Solanaceae). A sugar: water mixture (1:10 v/v) was used to feed adults.

3.2.2 Experiment on pre-oviposition period

Tests were done under abiotic conditions of 24 ° C, 70% RH and 16: 8 (L: D). Reproduction parameters of 20 females in *E. americanus* and 15 females in *A. aphidimyza* were determined in this study. After emergence, each female (less than 24 hours old) was immediately placed with 2 males in a rearing cage covered with muslin of dimension 71 cm x 71 cm x 31 cm for *E. americanus* and of 14.5 cm x 11 cm x 11 cm for *A. aphidimyza* and reared as described above. Each rearing cage contained about one 10 cm high broad bean plant *Vicia faba* L. (Fabaceae) infested with about 70-100 individuals of *A. pisum* of second and third stage. The date of female emergence has been noted. Females were observed daily until the first oviposition. The oviposition date was noted, and the pre-oviposition period was determined. Pre-oviposition period was estimated as the period between the female emergence and its first egg laying.

3.2.3 Experiment on fecundity, fertility, oviposition period, egg hatching rate and longevity of females

As soon as the first egg was observed, the broad bean plant infested with aphids was removed and replaced by another one every 24 hours in each cage. The number of eggs deposited by the female on the broad bean plant was noted daily. The experiment continued until the death of the female. The males were replaced if they died before the female. The longevity of males was not considered in this study. Lifetime fecundity has been determined as the sum of the eggs laid per female. The number of eggs hatched was determined on 258 eggs in *E. americanus* and on 165 eggs in *A. aphidimyza*. The fertility or viability of laid eggs (Leather, 1995) was estimated as the product between fecundity and egg hatching rate. The date of the last oviposition was noted, and the oviposition period (period between the first and the last oviposition) was determined in days. Then, the daily fecundity was determined by dividing the fecundity by the oviposition period. Finally, the female longevity was determined. The female longevity is the period between the adult emergence and its death.

3.2.4 Statistical analysis

A Shapiro-Wilk test was conducted on all data to determine if they were following a normal distribution prior to any subsequent analysis. Mean pre-oviposition period, mean oviposition period, mean longevity, mean lifetime fecundity, mean fertility and mean daily fecundity were compared between predator's species with a Wilcoxon rank-sum test.

In both species, the oviposition period of each female was divided into three equal parts and the number of eggs per females was calculated for each part of the oviposition period. Firstly, a Pearson χ^2 test was done to compare between predators

the proportion of number of eggs laid in each third of the oviposition period. Next, a Kruskal-Wallis test was conducted on these data to determine the evolution or the trajectory of the laying during the oviposition period in *E. americanus* and *A. aphidimyza*. After, a Wilcoxon rank-sum test was used to compare two by two the different means and to identify which means were significantly different from each other.

The Spearman rank correlation test was conducted to measure the degree of the relationship between the oviposition period-longevity, oviposition period-fecundity in predators. Egg hatch rates was compared between predators using a Pearson χ^2 analysis. All statistical analyses were performed with the R statistical software version 3.4.2 (The R Foundation for Statistical Computing Platform, 2017).

3.3 Results

3.3.1 Pre-oviposition period

Our results revealed that the pre-oviposition period varied from 3 to 6 days for *E. americanus* and from 1 to 2 days for *A. aphidimyza*. The mean preoviposition period of *E. americanus* was significantly longer than of *A. aphidimyza* with 4.10 and 1.06 days, respectively (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 0$; $P < 0.001$; Figure 3.1).

3.3.2 Oviposition period and longevity of females

The mean longevity of females was 20.60 and 3.07 days for *E. americanus* and *A. aphidimyza* respectively, which were significantly different (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 0$; $P < 0.001$; Figure 1). The oviposition period varied from 5 to 31 days for *E. americanus* and from 1 to 3 days for *A. aphidimyza*. The mean oviposition period of *E. americanus* was drastically longer than in *A. aphidimyza* with 15.85 and 1.67 days respectively (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 0$; $P < 0.001$; Figure 3.1).

The oviposition period in females was positively correlated with their longevity (Spearman, $S = 27.75$; $P < 0.001$; $R_s = 0.98$ for *E. americanus*, $S = 99.79$; $P < 0.001$; $R_s = 0.82$ for *A. aphidimyza*).

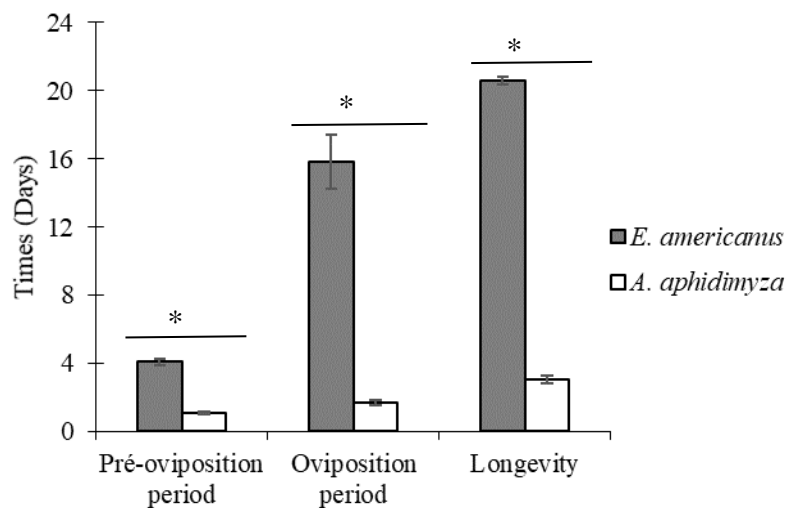


Figure 3.1 Mean pre-oviposition period, oviposition period and female adult longevity (\pm SE) for *E. americanus* ($n=20$) and *A. aphidimyza* ($n=15$). An asterisk (*) indicates a significant difference between species ($P < 0.05$).

3.3.3 Lifetime fecundity, daily fecundity, egg hatching rate and fertility

The highest number of eggs laid was 693 for one female of *E. americanus* with a mean lifetime fecundity of 295.65 eggs. The highest number of eggs laid was 89 eggs for one female of *A. aphidimyza* with a mean lifetime fecundity of 39 eggs.

Eupeodes americanus had a lifetime fecundity 7.58 times higher than that of *A. aphidimyza* (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 0$; $P < 0.001$; Figure 3.2). Females which had an oviposition period longer laid more eggs than those with shorter oviposition period (Spearman, $S = 456.38$; $P = 0.002$; $R_s = 0.66$ for *E. americanus*, $S = 103.38$; $P < 0.001$; $R_s = 0.82$ for *A. aphidimyza*).

The number of eggs laid per day by female varied from 0 to 105 eggs in *E. americanus* and from 0 to 39 in *A. aphidimyza*. The mean daily fecundity was not significantly different between *E. americanus* and *A. aphidimyza* with respectively 19.41 and 21.67 eggs (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 170$, $P = 0.52$; Figure 3.2).

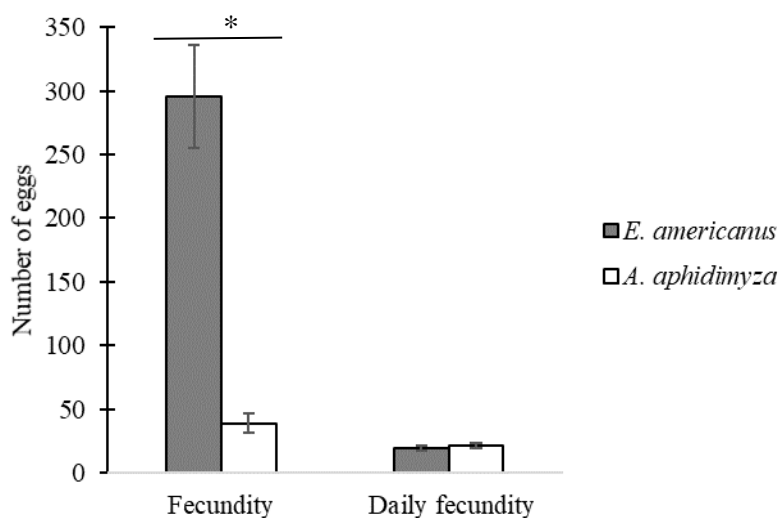


Figure 3.2 Mean total fecundity and daily fecundity (\pm SE) for female *E. americanus* ($n=20$) and female *A. aphidimyza* ($n=15$). An asterisk (*) indicates a significant difference between species ($P < 0.05$).

There was significant difference in the proportion of number of eggs laid in each third of the oviposition period between predators (Pearson, $df = 2$; $\chi^2 = 23.9$; $df = 2$, $P < 0.001$; Figure 3.3). The Kruskal-Wallis test indicated that *E. americanus* deposited the highest number of eggs during the first and middle third of the oviposition period (Kruskal-Wallis; $df = 2$; $\chi^2 = 12.61$; $P = 0.002$), whereas *A. aphidimyza* laid the highest number of eggs during the first third of the oviposition period (Kruskal-Wallis; $df = 2$; $\chi^2 = 12.31$; $P = 0.002$; Figure 3.4).

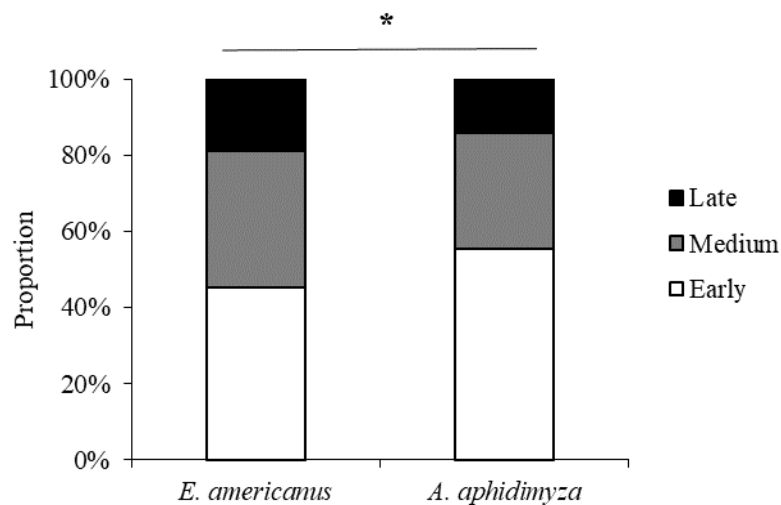


Figure 3.3 The proportion (%) of number of eggs laid in each third of the oviposition period in relation to lifetime fecundity for *Eupeodes americanus* and *Aphidoletes aphidimyza*. An asterisk (*) indicates a significant difference between species ($P < 0.05$).

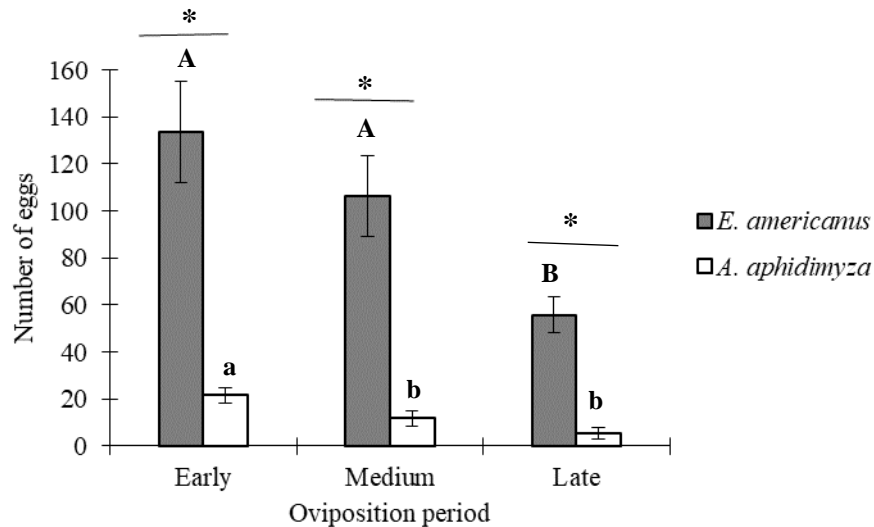


Figure 3.4 The mean number of eggs (\pm SE) laid in each third of the oviposition period for *Eupeodes americanus* and *Aphidoletes aphidimyza*. An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$) between species and a different letter indicates a significant difference ($P < 0.05$) between each third in both species. Uppercase letters are for *E. americanus* and lowercase letters are for *A. aphidimyza*.

There was no significant difference for egg hatching rate between *E. americanus* (68.22%) and *A. aphidimyza* (76.36%) (Kruskal-Wallis; $df = 1$; $\chi^2 = 2.88$; $P = 0.09$; Figure 3.5a). The total fertility for one female was significantly superior in *E. americanus* than in *A. aphidimyza*, with respectively 201.69 and 29.78 larvae (Wilcoxon, $df = 1$; $W = 2$, $P < 0.001$; Figure 3.5b).

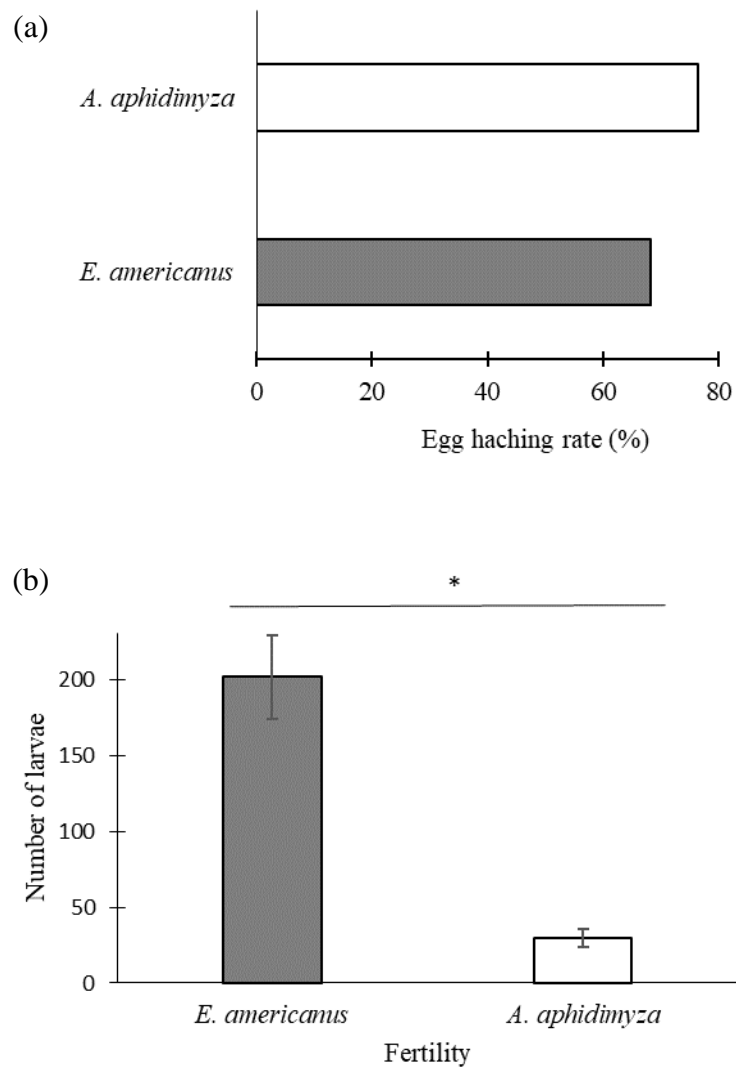


Figure 3.5 (a) Egg hatching rate (*E. americanus* n=258; *A. aphidimyza* n=165) and (b) mean total fertility for *E. americanus* (n=20) and *A. aphidimyza* (n=15). An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$) between species.

3.4 Discussion

The main objective of this study was to determine the reproductive capacity of *E. americanus* in order to evaluate its potential as an aphidophagous biological control agent and to compare it with that of a similar commercially available, *A. aphidimyza*. The results showed that the longevity, the pre-oviposition period and the oviposition period in *E. americanus* female were significantly longer than those in *A. aphidimyza*. The fecundity and fertility in *E. americanus* were also higher than those of *A. aphidimyza*. However, egg-hatching rate was similar in both species. These results tend to demonstrate a high potential for biocontrol in the American hoverfly.

Female longevity for *E. americanus* was approximately seven times higher than that for *A. aphidimyza*. Other syrphid species have also a longer female longevity than *A. aphidimyza* such as *Allograpta exotica* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae) (11.58 days) at 25 °C (Arcaya *et al.*, 2017) and *Sphaerophoria scripta* (L.) (Diptera: Syrphidae) (14.87 days) at 22 °C (Moetamedinia *et al.*, 2004) but shorter than in *E. americanus*. The longevity of *E. americanus* was comparable to that reported for *Symosyrphus grandicornis* (Macquart) (Diptera: Syrphidae) (19,9 days) at 20 ° C (Soleyman - Nezhadiyan, 1996). However, the type of pollen influences longevity in syrphid species (Laubertie *et al.*, 2012; Pinheiro *et al.*, 2013; Pinheiro *et al.*, 2015). The longevity of *A. aphidimyza* was similar to that obtained by Higashida *et al.* (2016) for the same specie at 25 °C (2.5 days on *Rhopalosiphum padi* (L.) and 4 days on *M. persicae*) (Higashida *et al.*, 2016). Female longevity is a crucial factor in biological control that influences the dynamics of predator-prey populations. Indeed, a longer adult stage can allow females to multiply their mating occasions and thus to increase their oviposition period (Arnqvist and Nilsson, 2000). Nevertheless, the

longevity must be evaluated according to a fine study of the mortality in the greenhouses.

Pre-oviposition period in *E. americanus* was significantly longer than in *A. aphidimyza*. It was shorter than that obtained in other syrphid species such as *Dioprosopa clavata* (Fabricius) (6 days) at 23 °C (Belluire and Michaud, 2001), *E. balteatus* (8.8 days) at 20 ° C (Guest, 1984), *Melangyna viridiceps* (Macquart) (6.8 days) and *S. grandicornis* (5.6 days) at 20 ° C (Soleyman - Nezhadiyan, 1996). However, aphid density consumed at the larval stage can influence the pre-oviposition period in other predators (Zheng *et al.*, 1993).

The oviposition period in *E. americanus* was drastically longer than in *A. aphidimyza*. The oviposition period in *E. americanus* obtained in this study is relatively shorter to that reported in *Eupeodes corollae* (F.) (Diptera: Syrphidae) (18 days) at 8-28 °C (Benestad, 1970), *E. balteatus* (19 days) at 20 ° C (Guest, 1984) and *M. viridiceps* (19.9 days) at 20 ° C (Soleyman - Nezhadiyan, 1996). It was however longer to that obtained in *S. grandicornis* (13.8 days) at 20 ° C (Soleyman - Nezhadiyan, 1996). Our study indicated that there was a positive correlation between oviposition period and longevity. This positive correlation between longevity and the oviposition period has been previously demonstrated in several studies in Syrphidae (Scott and Barlow, 1984) and in other predators species (Jikumaru *et al.*, 1994; Coll, 1996; Borges *et al.*, 2013). This long oviposition period in *E. americanus* is a clear advantage in biological control because the overall oviposition is more spread out in time (Borges *et al.*, 2013). This would keep the population of *E. americanus* in a greenhouse longer than *A. aphidimyza* which has a short oviposition period. This is of real interest for biological control since *E. americanus* could have a long-term biocontrol effect, while *A. aphidimyza* will rather have a short-term biocontrol effect.

The lifetime fecundity and fertility in *E. americanus* were drastically higher than in *A. aphidimyza*. Other syrphid species have also a higher fecundity than *A. aphidimyza* (Geusen-Pfister, 1987; Soleyman - Nezhadiyan, 1996; Fathipour *et al.*, 2006). In our study, the fecundity of females was positively correlated with their oviposition period as reported in predatory syrphids and other predators (Scott and Barlow, 1984; Coll, 1996). Fecundity is an key factor in inoculative biological control because it determines the predator's population size (Coppel and Mertins, 1977). Thus, higher fecundity as in *E. americanus* makes to produce more larvae, the stage during which they are used in biological control against aphids (Chambers and Adams, 1986; Rojo *et al.*, 1996). Furthermore, *E. americanus* had higher lifetime fecundity than that obtained in other syrphid species such as *Scaeva albomaculata* (Macquart) (Diptera: Syrphidae) (95.5 eggs) on *M. persicae* at 25 °C (Fathipour *et al.*, 2006), *S. scripta* (195.2 eggs) on *Aphis crassivora* Koch (Hemiptera: Aphididae) at 22 ° C (Moetamedinia *et al.*, 2004), *M. viridiceps* (288 eggs) on *Macrosiphum rosae* at 20 ° C (Soleyman - Nezhadiyan, 1996). However, it was lower than that obtained in *D. clavata* (421.3 eggs) on *Aphis spiraecola* Patch (Hemiptera: Aphididae) at 23 °C (Belluire and Michaud, 2001), *E. corollae* (436 eggs) on *M. persicae* at 28 °C (Benestad, 1970) and *E. balteatus* (780 eggs) on *A. craccivora* and *A. pisum* at 25 °C (Geusen-Pfister, 1987). For *A. aphidimyza*, the mean lifetime fecundity in this study was higher than that obtained by Higashida *et al.* (2016) (19.9 eggs) on *R. padi* but similar to those of Watanabe *et al.* (2014) (39 eggs) on *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) and Higashida *et al.* (2016) (40.1 eggs) on *M. persicae* at 25 °C.

However, lifetime fecundity and fertility in predatory syrphids and other predators depends not only on both larval and adult nutrition (Schneider, 1969; Havelka and Růžička, 1984; Hickman and Wratten, 1996) but also on aphid density present on the host plants (Tenhumberg, 1995). Indeed, the fecundity of females in syrphid species

can be influenced by their diet, in particular the availability and quality of pollen (Gilbert, 1981). Pollen is a crucial resource for syrphid females because it provides the protein necessary for sexual maturation and egg development (Schneider, 1969; Haslett, 1989; Pinheiro *et al.*, 2013). This can be a limiting factor in the biological control against aphids in environments such as greenhouses, where there is no border vegetation which can produce flowers for syrphids (Hickman and Wratten, 1996). Aphid species and aphid density consumed during the larval stage can also influence fecundity (Cornelius and Barlow, 1980) because a low nutritional value aphid species or a low density of aphids consumed during larval stages may induce the emergence at the next generation of smaller adults with lower fecundity in Syrphidae (Scott and Barlow, 1984; Branquart and Hemptinne, 2000) and other predator species (Dixon and Guo, 1993; Zheng *et al.*, 1993). Larger females lay more eggs than smaller ones (Jikumaru *et al.*, 1994; Branquart and Hemptinne, 2000).

The use of banker plants in inoculative biological control in greenhouse reduces not only these larval nutritional problems, but also the period of pre-oviposition in adults (Frank, 2010; Huang *et al.*, 2011). It is also advisable to introduce floral resources such as *Lobularia maritima* (L.) Desv (Brassicaceae) or *Phacelia tanacetifolia* Benth (Hydrophyllaceae), which are some good source of pollen for syrphids to alleviate possible nutritional difficulties of adults in the greenhouses (Hickman and Wratten, 1996; Landis *et al.*, 2000; Pineda and Marcos-Garcia, 2008; Gillespie *et al.*, 2011; Hogg *et al.*, 2011).

The fecundity of females is also influenced by the aphid density present on the host plants. According to Tenhumberg (1995) and Tenhumberg and Poehling (1995), the number of eggs laid by females increases with the abundance of aphids. The positive response in the oviposition of syrphid females to the increase in aphid density is due to the accumulation of honeydew on leaves (Budenberg and Powell, 1992; Scholz and Poehling, 2000; Sutherland *et al.*, 2001; Leroy *et al.*, 2014). In *E. corollae* and *E.*

balteatus, an absence of aphids on the plants leads to resorption of the eggs (Schneider, 1969). This is also the case in *Eupeodes luniger* (Meigen) (Diptera: Aphididae), where in the absence of aphids, females can withhold mature eggs for a period of several weeks (Dixon, 1959). From a practical point of view, it is crucial to estimate the minimum aphid density above which *E. americanus* females start to oviposit. For a mass rearing, it is also necessary to determine the optimum aphid density above which the number of eggs laid per female decreases. In *S. grandicornis*, the number of eggs laid by a female increased with density up to 100 aphid, then decreased when the number of aphids exceeded 100 individuals (Soleyman - Nezhadiyan, 1996).

In conclusion, our study demonstrated the high potential of *E. americanus* as a biological control agent for aphids. The results also highlight, under our study condition, the superiority of the syrphid over *A. aphidimyza*. Several points are especially important: 1) longevity and oviposition period longer for *E. americanus*, 2) lifetime fecundity and fertility drastically higher in *E. americanus*. Furthermore, previous studies have also demonstrated other important characteristics of this biological control agent. A) the great efficacy at low temperature of the syrphid (Bellefeuille *et al.*, 2019), and its superiority over *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) (Barriault *et al.*, 2019). B) the immature development time of *E. americanus* similar to that of *A. aphidimyza* and that the larval development time (predation stage) significantly longer in *E. americanus* than in *A. aphidimyza* (Ouattara, 2020). All these demonstrate that *E. americanus* has a great potential to be used and commercialized as a biological control agent of aphid pests. However, additional studies on the predatory activity (e.g. voracity) of *E. americanus* larvae are necessary to fully assess its potential and effectiveness.

3.5 Acknowledgements

Our gratitude goes out to all the members of the Biocontrol Laboratory of the Université du Québec à Montréal. We would also like to thank Jill Vandermeersch for her help with statistical analysis. We would also like to thank the “Programme Canadien de Bourses de la Francophonie” (PCBF) and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Discovery Grants Program-Eric Lucas), for funding this research project.

3.6 References cited

- Alotaibi, S. (2008). Mass production and utilization of the predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for controlling aphids. *Global Journal of biotechnology and biochemistry*, 3(1), 1-7.
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. and Marcos-García, M. Á. (2012). Prey availability and abiotic requirements of immature stages of the aphid predator *Sphaerophoria rueppellii*. *Biological Control*, 63(1), 17-24.
- Arcaya, E., Pérez-Bañón, C., Mengual, X., Zubcoff-Vallejo, J. J. and Rojo, S. (2017). Life table and predation rates of the syrphid fly *Allograpta exotica*, a control agent of the cowpea aphid *Aphis craccivora*. *Biological control*, 115, 74-84.

- Arnqvist, G. and Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal behaviour*, 60(2), 145-164.
- Barriault, S., Soares, A., Gaimari, S. and Lucas, E. (2019). *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae), a new aphidophagous biocontrol agent; development, survival and comparison with *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). *Bulletin of entomological research*, 109(4), 472-478.
- Bass, C., Denholm, I., Williamson, M. S. and Nauen, R. (2015). The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121, 78-87.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. and Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8.
- Belliure, B. and Michaud, J. (2001). Biology and behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera: Syrphidae), an important predator of citrus aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(1), 91-96.
- Benestad, E. (1970). Laboratory Experiments on the Biology of *Syrphus corollae* (Fabr.) (Dipt., Syrphidae). *Norwegian Journal of Entomology*, 17(2), 77-85.
- Biobest. (2020). Eupeodes-System boost your aphid control programme. Accessed on June 13, 2020 of http://www.biobestgroup.com/public/uploads/files/Flyer-Eupeodes-System-EN.pdf?utm_source=linkedin&utm_medium=download&utm_campaign=flyer-eupeodes-system

- Blackman, R. and Eastop, V. (2007). Taxonomic issues. In H. F. Van Emden and R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pests* (p. 1-29). London: CAB International.
- Borges, I., Hemptinne, J.-L. and Soares, A. (2013). Contrasting population growth parameters of the aphidophagous *Scymnus nubilus* and the coccidophagous *Nephus reunioni*. *BioControl*, 58(3), 351-357.
- Branquart, J.-L. and Hemptinne, E. (2000). Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 97, 165-170.
- Budenberg, W. and Powell, W. (1992). The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64(1), 57-61.
- Cabrera, L. Y. (2017). Pesticides: A Case Domain for Environmental Neuroethics. *Cambridge Quarterly of Healthcare Ethics*, 26(4), 602-615.
- Chambers, R. (1986). Preliminary experiments on the potential of hoverflies (Dipt.: Syrphidae) for the control of aphids under glass. *Entomophaga*, 31(2), 197-204.
- Chambers, R. and Adams, T. (1986). Quantification of the impact of hoverflies (Diptera: Syrphidae) on cereal aphids in winter wheat: an analysis of field populations. *Journal of Applied Ecology*, 23(3), 895-904.
- Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia*, 105(2), 214-220.

- Coppel, H. C. and Mertins, J. W. (1977). Organisms Used in Classical Biological Insect Pest Suppression. In *Biological Insect Pest Suppression* (p. 73-165). Berlin: Springer.
- Cornelius, M. and Barlow, C. (1980). Effect of aphid consumption by larvae on development and reproductive efficiency of a flower fly, *Syrphus corollae* (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist*, 112(10), 989-992.
- Dixon, A. F. G. and Guo, Y. (1993). Egg and cluster size in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae): The direct and indirect effects of aphid abundance. *European Journal of Entomology*, 90, 457-463.
- Dixon, T. J. (1959). Studies on oviposition behaviour of Syrphidae (Diptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 111(3), 57-80.
- Elgar, M. A. and Pierce, N. E. (1988). Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. In T. H. Clutton-Brock (dir.), *Reproductive success* (p. 59-75). Chicago : Univ. of Chicago Press.
- Fathipour, Y., Jalilian, F. and Talebi, A. A. (2006). Biology and larval feeding rate of *Scaeva albomaculata* (Dip.: syrphidae) on *Myzus persicae* (Hom.: aphididae) at laboratory conditions. *Iranian Journal Of Agricultural Sciences*, 37(2), 249-254.
- Francoeur-Pin, Y. (2019). *Évaluation de deux nouveaux agents de lutte biologique contre le puceron de la digitale à basse température* (Mémoire de Maîtrise). Université de Québec À Montréal.

- Frank, S. D. (2010). Biological control of arthropod pests using banker plant systems: past progress and future directions. *Biological control*, 52(1), 8-16.
- Frazer, B. D. (1972). A simple and efficient method of rearing aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 69, 23-24.
- Garcia-Barros, E. (2000). Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(2), 251-284.
- Geusen-Pfister, H. (1987). Studies on the biology and reproductive capacity of *Episyrphus balteatus* Deg.(Dipt., Syrphidae) under greenhouse conditions. *Journal of Applied Entomology*, 104(3), 261-270.
- Gilbert, F. S. (1981). Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*, 6(3), 245-262.
- Gillespie, M., Wratten, S., Sedcole, R. and Colfer, R. (2011). Manipulating floral resources dispersion for hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a California lettuce agro-ecosystem. *Biological Control*, 59(2), 215-220.
- Guest, P. (1984). *Oviposition strategies of aphidophagous Syrphidae* (Phd dissertation). England: University of London.

- Haslett, J. R. (1989). Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia*, 81(3), 361-363.
- Havelka, J. and Růžička, Z. (1984). Selection of aphid species by ovipositing females and effects of larval food on the development and fecundity in *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera, Cecidomyiidae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 98(1 - 5), 432-437.
- Heiss, E. M. (1938). A classification of the larvae and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. *University of Illinois Bulletin (Illinois Biological Monographs)*, 36, 1-142.
- Herron, G. A., Powis, K. and Rophail, J. (2001). Insecticide resistance in *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae), a serious threat to Australian cotton. *Australian Journal of Entomology*, 40(1), 85-91.
- Hickman, J. M. and Wratten, S. D. (1996). Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by overfly larvae in cereal fields. *Journal of Economic Entomology*, 89(4), 832-840.
- Higashida, K., Yano, E., Nishikawa, S., Ono, S., Okuno, N. and Sakaguchi, T. (2016). Reproduction and oviposition selection by *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) on the banker plants with alternative prey aphids or crop plants with pest aphids. *Applied entomology and zoology*, 51(3), 445-456.
- Hoddle, M. and Van Driesche, R. (2009). Biological control of insect pests. In V. H. Resh and R. T. Cardé (dir.), *Encyclopedia of Insects* (pp. 91-101). USA : Academic Press.

- Hogg, B. N., Bugg, R. L. and Daane, K. M. (2011). Attractiveness of common insectary and harvestable floral resources to beneficial insects. *Biological Control*, 56(1), 76-84.
- Huang, N., Enkegaard, A., Osborne, L. S., Ramakers, P. M., Messelink, G. J., Pijnakker, J. and Murphy, G. (2011). The banker plant method in biological control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(3), 259-278.
- Jikumaru, S., Togashi, K., Taketsune, A. and Takahashi, F. (1994). Oviposition biology of *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) at a constant temperature. *Applied Entomology and Zoology*, 29(4), 555-561.
- Kaiser, M. E., Noma, T., Brewer, M. J., Pike, K. S., Vockeroth, J. and Gaimari, S. D. (2007). Hymenopteran parasitoids and dipteran predators found using soybean aphid after its midwestern United States invasion. *Annals of Entomology Society America*, 100(2), 196-205.
- Kift, N., Mead, A., Reynolds, K., Sime, S., Barber, M., Denholm, I. and Tatchell, G. (2004). The impact of insecticide resistance in the currant - lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, on pest management in lettuce. *Agricultural and Forest Entomology*, 6(4), 295-309.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. and Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual review of entomology*, 45(1), 175-201.
- Langer, A., Boivin, G. and Hance, T. (2004). Oviposition, flight and walking capacity at low temperatures of four aphid parasitoid species (Hymenoptera: Aphidiinae). *European journal of Entomology*, 101(3), 473-480.

- Laubertie, E. A., Wratten, S. D. and Hemptinne, J.-L. (2012). The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biological Control*, 61(1), 1-6.
- Leather, S. R. (1995). Factors affecting fecundity, fertility, oviposition and larviposition in insects. In S. R. Leather and J. Hardie (dir.), *Insect reproduction* (chap. 7, p. 143-174). CRC Press.
- Leroy, P. D., Almohamad, R., Attia, S., Capella, Q., Verheggen, F. J., Haubruge, E. and Francis, F. (2014). Aphid honeydew: An arrestant and a contact kairomone for *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) larvae and adults. *European Journal of Entomology*, 111(2), 237-242.
- Moetamedinia, B., Sahraghard, A., Salehi, L. and Jalali, S. J. (2004). Biology of *Sphaerophoria scripta* (Dip.: Syrphidae) in laboratory conditions. *Journal Of Entomological Society Of Iran*, 23(2), 33-43.
- Noma, T., Gratton, C., Colunga-Garcia, M., Brewer, M. J., Mueller, E. E., Wyckhuys, K. A., . . . O'Neal, M. E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39(1), 31-41.
- Pineda, A. and Marcos-Garcia, M. (2008). *Introducing barley as aphid reservoir in sweet-pepper greenhouses: effects on native and released hoverflies (Diptera, Syrphidae) in Los sírfidos (Diptera, Syrphidae) en el control integrado de plagas de pulgón en cultivos de pimiento de invernadero* (Thèse de Doctorat). Spana: university of Alicante.
- Pinheiro, L. A., Torres, L., Raimundo, J. and Santos, S. A. (2013). Effect of floral resources on longevity and nutrient levels of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Biological Control*, 67(2), 178-185.

- Pinheiro, L. A., Torres, L. M., Raimundo, J. and Santos, S. A. (2015). Effects of pollen, sugars and honeydew on lifespan and nutrient levels of *Episyrphus balteatus*. *BioControl*, 60(1), 47-57.
- Putra, N. S. and Yasuda, H. (2006). Effects of prey species and its density on larval performance of two species of hoverfly larvae, *Episyrphus balteatus* De Geer and *Eupeodes corollae* Fabricius (Diptera: Syrphidae). *Applied Entomology and Zoology*, 41(3), 389-397.
- Ramakers, P. M. J. (2004). PM Program for sweet pepper. In Heinz K.M., Van Driesche R.G. and Parrella M.P. (dir): *Biocontrol in Protected Culture* (p. 439-456). Batavia : Ball Publishing.
- R Foundation for Statistical Computing (2017) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Available online at <https://www.R-project.org/>.
- Rojo, S., Gilbert, F., Marcos-García, M. A., Nieto, J. and Mier, M. (2003). *A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their prey*. Alicante, Spa : Compobell, S. L. Murcia.
- Rojo, S., Hopper, K. R. and Marcos - García, M. A. (1996). Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81(1), 53-59.
- Sanchez, J., Canovas, F. and Lacasa, A. (2007). Thresholds and management strategies for *Aulacorthum solani* (Hemiptera: Aphididae) in greenhouse pepper. *Journal of economic entomology*, 100(1), 123-130.

- Schneider, F. (1969). Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Annual review of Entomology*, 14(1), 103-124.
- Scholz, D. and Poehling, H. M. (2000). Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94(2), 149-158.
- Scott, S. M. and Barlow, C. (1984). Effect of prey availability during development on the reproductive output of *Metasyrphus corollae* (Diptera: Syrphidae). *Environmental entomology*, 13(3), 669-674.
- Šešlija, D., and N. Tucić. 2003. Selection for developmental time in bean weevil (*Acanthoscelides obtectus*): correlated responses for other life history traits and genetic architecture of line differentiation. *Entomologia experimentalis et applicata*, 106(1), 19-35.
- Skevington, J. H., M. M. Locke, A. D. Young, K. Moran, W. J. Crins, and S. A. Marshall. (2019). *Field Guide to the Flower Flies of Northeastern North America*. oxfordshire, UK : Princeton University Press.
- Soleyman - Nezhadiyan, E. (1996). *The ecology of Melangyna viridiceps and Simosyrphus grandicornis (Diptera: Syrphidae) and their impact on populations of the rose aphid, Macrosiphum rosae* (Phd dissertation). Australia: University of Adelaide.
- Soleyman - Nezhadiyan, E. and Laughlin, R. (1998). Voracity of larvae, rate of development in eggs, larvae and pupae, and flight seasons of adults of the hoverflies *Melangyna viridiceps* Macquart and *Symosyrphus grandicornis* Macquart (Diptera: Syrphidae). *Australian Journal of Entomology*, 37(3), 243-248.

- Sørensen, C. H., Toft, S. and Kristensen, T. N. (2013). Cold-acclimation increases the predatory efficiency of the aphidophagous coccinellid *Adalia bipunctata*. *Biological control*, 65(1), 87-94.
- Stiling, P. and Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological control*, 34(3), 236-246.
- Sutherland, J., Sullivan, M. and Poppy, G. (2001). Oviposition behaviour and host colony size discrimination in *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91(5), 411-417.
- Tenhumberg, B. (1995). Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environmental Entomology*, 24(3), 687-691.
- Tenhumberg, B. and Poehling, H.-M. (1995). Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52(1), 39-43.
- van Lenteren, J. C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W. J. and Urbaneja, A. (2018). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 63(1), 39-59.
- Vockeroth, J. R. (1992). The flower flies of the subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland: Diptera, Syrphidae. In J. T. Buckley (dir.), *The insects and arachnids of Canada* (vol. 1867, chap. 18, p. 1-456). Agriculture Canada.
- Watanabe, H., Katayama, N., Yano, E., Sugiyama, R., Nishikawa, S., Endou, T., . . . Ozawa, R. (2014). Effects of aphid honeydew sugars on the longevity and

fecundity of the aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Biological control*, 78, 55-60.

Zheng, Y., Daane, K., Hagen, K. and Mittler, T. (1993). Influence of larval food consumption on the fecundity of the lacewing *Chrysoperla carnea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 67(1), 9-14.

CONCLUSION

Le but de ce projet de recherche était d'étudier les paramètres bioécologiques du syrphé d'Amérique en vue d'évaluer son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique. Cette étude s'inscrit dans la dynamique de recherche de solution durable contre différents pucerons ravageurs dans les serres. En effet, avec les effets négatifs des insecticides, la lutte biologique s'est révélée être une alternative appropriée. Cependant, il existe très peu de diversité au niveau des agents de lutte biologique disponibles (Begum *et al.*, 2017; van Lenteren *et al.*, 2018) pouvant s'adapter à tous les systèmes de cultures et conditions environnementales. Au Québec, les agents de lutte biologique disponibles pour lutter contre les espèces de pucerons dans les serres deviennent non efficaces dans les environnements aux basses températures. Il est donc primordial de développer de nouveaux agents de lutte pouvant faire face à cette problématique.

Le syrphé d'Amérique est un prédateur aphidiphage qui est bien adapté à des basses températures (Bellefeuille *et al.*, 2019). En effet, dans une étude précédente menée par Bellefeuille *et al.* (2019), *Eupeodes americanus* a démontré qu'il était capable de voler, pondre et dévorer des pucerons à des températures entre 12 °C et 18 °C. Aussi, son efficacité associée à un système de plante réservoir a été démontrée dans des serres expérimentales à basse température. Il a été capable d'utiliser les systèmes de plante réservoir pour se nourrir et se reproduire sur celles-ci. Aussi, les adultes qui émergeaient des systèmes de plantes réservoirs ont été capables de contrôler efficacement les populations de pucerons dans la culture à protéger (Francoeur-Pin, 2019). De plus, un élevage continu qui a été mis en place au laboratoire, à l'aide de la méthode de Frazer (1972) démontre qu'un élevage de masse de *E. americanus* est

possible. Ces différents points démontrent déjà le potentiel du syrpe d'Amérique en tant qu'agent de lutte biologique.

Cependant, pour la mise en place d'un programme de lutte biologique efficace avec un nouvel agent de lutte biologique, il faut impérativement étudier et connaître ses paramètres biologiques fondamentaux, tels que son cycle de vie et son potentiel reproducteur. Le cycle de vie est l'objet de la recherche présentée au chapitre 2 du présent mémoire. La durée de développement et le taux de survie de chaque stade immature ainsi que la longévité des adultes ont été observés chez le syrpe d'Amérique. Le potentiel reproducteur est l'objet du travail présenté au chapitre 3 du mémoire. Les paramètres de reproduction à savoir la période de pré-oviposition, la période de ponte, la fécondité totale et journalière, le taux d'éclosion des œufs, la fertilité ainsi que la longévité des femelles ont été déterminés chez le syrpe d'Amérique. Pour quantifier le potentiel de commercialisation du syrpe d'Amérique, ces différents paramètres déterminés ont été comparés avec ceux de la cécidomyie du puceron, agent de lutte biologique déjà commercialisé contre les pucerons dans les serres.

Au niveau du cycle de vie, la durée de développement larvaire du syrpe d'Amérique a été significativement plus longue que celle observée chez la cécidomyie du puceron. La longévité du syrpe d'Amérique a été significativement plus longue que celle observée chez la cécidomyie du puceron et la durée de développement pré-imaginal (œufs aux adultes) a été similaire pour les deux espèces. Au niveau des facteurs de reproduction, la période de pré-oviposition et la période de ponte ont été significativement plus longues chez le syrpe d'Amérique que chez la cécidomyie du puceron. La fécondité a été significativement supérieure à celle de la cécidomyie du puceron et le taux de ponte journalier a été similaire pour les deux espèces. À la suite de cette étude, il est possible de confirmer que le syrpe d'Amérique présente un potentiel élevé pour la lutte biologique. En effet, le syrpe d'Amérique a plusieurs

caractéristiques qui sont importantes en lutte biologique. L'étude de son cycle de vie démontre que le temps de développement du stade pré-imaginal (œuf-adulte) courte malgré sa grande taille favoriserait un contrôle plus rapide des populations de pucerons. Aussi, sa longue durée de développement larvaire peut conduire à une augmentation de la voracité totale larvaire (Karl et Fischer, 2008). Sa longue période de ponte lui permettrait également de maintenir sa population dans une serre plus longtemps. Ce qui est un avantage énorme pour la lutte biologique car le syrpe d'Amérique aura un effet de biocontrôle à plus long terme. Sa fécondité et sa fertilité élevées sont également des facteurs clés dans la lutte biologique car ils déterminent le taux de croissance de la population des prédateurs.

Dans le but de comparer de manière objective et précise, les deux espèces, nous avons établi un tableau (Annexe A) de comparaison. Ce tableau regroupe non seulement les paramètres biologiques communs aux syrpes aphidiphages et ceux de la cécidomyie du puceron mais aussi un récapitulatif de nos résultats et d'autres études menées spécifiquement sur le syrpe d'Amérique. Nous avons résumé les caractéristiques importantes en lutte biologique et attribué des facteurs positifs (+) et négatifs (-) aux deux espèces en fonction de leur performance (résultats). Les différentes comparaisons entre le syrpe d'Amérique et la cécidomyie du puceron démontrent que le syrpe d'Amérique présente les qualités nécessaires pour devenir un agent de lutte biologique efficace contre les pucerons dans les serres. De plus, il est hautement supérieur à la cécidomyie du puceron. Le syrpe d'Amérique a donc un potentiel considérable pour être utilisé et commercialisé en lutte biologique.

Aussi, le syrpe d'Amérique est un prédateur polyphage pouvant s'attaquer à près de 40 espèces de pucerons dont le puceron de la laitue *Nasonovia ribisnigri* (Mosley), le puceron du cotonnier et du melon *Aphis gossypii* Glover, le puceron de la digitale *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) et le puceron de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* Thomas, etc. (Rojo *et al.*, 2003; Smith et Chaney, 2007; Bellefeuille *et al.*,

2019). La finalité de ce projet étant la mise en place d'un système de plante réservoir avec le syrphe d'Amérique, il pourrait aussi constituer une solution durable dans de nombreuses cultures à importance économiques tels que les cultures maraichères (concombre, melon, laitue, poivron etc.) ou les cultures ornementales dans les serres ou ces différentes espèces sont les principaux ravageurs. Ce système pourrait également être utilisé dans les systèmes ouverts pour les cultures annuelles (la culture du soya) ou les vergers (vergers de pommier) car le syrphe d'Amérique peut se nourrir également du puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura et du puceron lanigère du pommier, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) (Noma *et al.*, 2010; Gontijo *et al.*, 2012). Evidemment, le comportement du syrphe d'Amérique dans les systèmes ouverts doit être étudié car les syrphes sont très mobiles.

Le syrphe d'Amérique pourrait donc être conditionné et commercialisé sous forme de pupes, comme le syrphe ceinturé utilisé et vendu en Europe (van Lenteren *et al.*, 2018). Ses larves ou pupes pourraient également être distribuées, directement sur des plantes réservoirs.

Cette étude a été réalisée dans des conditions contrôlées en laboratoire ou nous avons utilisé une seule densité de puceron pour stimuler la ponte des œufs chez les femelles et une seule espèce de proie au stade larvaire. Pour des études futures, il est impératif d'évaluer la valeur nutritionnelle d'autres proies sur le syrphe d'Amérique afin de sélectionner les espèces de pucerons adaptées à un élevage de masse. Il est également nécessaire d'estimer la densité minimale de pucerons au-dessus de laquelle les femelles du syrphe d'Amérique pondent. Aussi, il est important d'effectuer des études sur la détermination de la densité de lâchés des syrphes et l'établissement d'un seuil économique d'intervention pour l'utilisation du syrphe d'Amérique. Il est également indispensable d'étudier la capacité de contrôle du syrphe d'Amérique sur d'autres espèces de pucerons dans différents systèmes de cultures. Des études sont présentement en cours au laboratoire de Lutte Biologique de l'Université du Québec à

Montréal pour établir le potentiel réel de l'insecte contre le puceron du melon *Aphis gossypii* en serre.

Enfin, cette étude s'inscrit dans un large programme visant à développer de nouveaux agents de lutte biologique. De nombreuses études ont confirmé l'importance des syrphes comme ennemis naturels des pucerons et ont démontré une relation directe entre leur présence et la diminution des densités de pucerons dans les agrosystèmes (Tenhumberg et Poehling, 1995; Freier *et al.*, 2007; Haenke *et al.*, 2009). Malheureusement, peu d'espèces ont été étudiées spécifiquement dans le but d'en faire des agents de lutte biologique. De nos jours, il n'existe que trois espèces de syrphes commercialisées et elles sont vendues et utilisées uniquement en Europe. Dans le reste du monde et précisément en Amérique du nord, il n'existe pas encore d'espèce de syrphes commercialisée, bien que cette famille d'insecte cosmopolite contienne des espèces dans toutes les régions du monde et adaptées à une gamme étendue de conditions environnementales. En Afrique, les espèces de syrphes connues comme aphidiphages appartiennent aux genres *Allograpta*, *Betasyrphus*, *Ischiodon* et *Paragus* (Munyuli *et al.*, 2006; Ssymank, 2012). En Amérique du nord et précisément au Canada, en plus du syrphes d'Amérique, il existe 165 espèces de syrphes aphidiphages tels que *Allograpta obliqua* (Say), *Eupeodes fumipennis* (Thomson), *Eupeodes luniger* (Meigen), *Syrphus ribesii* (L.) et *Toxomerus marginatus* (Say) (Diptera: Syrphidae) dont l'importance est connue comme ennemis naturels des pucerons (Vockeroth, 1992; Hopper *et al.*, 2011). Le potentiel de ces différentes espèces mériterait d'être étudié plus en profondeur, car les syrphes présentent des caractéristiques singulières différentes de celles des autres groupes d'insectes aphidiphages, telle que leur résistance au froid. En plus, elles ont une voracité supérieure aux autres groupes aphidiphages tels que les Coccinellidae, les Miridae, les Chrysopidae les Anthocoridae et les Chamaemyiidae (Hopper *et al.*, 2011).

ANNEXE A

COMPARATIF DES CARACTÉRISTIQUES DU SYRPHE D'AMÉRIQUE (OU PARFOIS CARACTÉRISTIQUES COMMUNES AUX SYRPHES APHIDIOPHAGES) ET DE LA CÉCIDOMYIE DU PUCERON. LES DONNÉES SONT ISSUES SOIT DE LA LITTÉRATURE, SOIT DU PRÉSENT MÉMOIRE.

Caractéristiques	<i>Eupeodes americanus</i>	<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	Références
Durée de développement larvaire	+	-	Chapitre 2
Durée de développement pré-imaginal	+	+	Chapitre 2
Taux de survie	+	+	Chapitre 2
Longévité	+	-	Chapitre 3
Période de ponte	+	-	Chapitre 3
Fécondité	+	-	Chapitre 3
Fertilité	+	-	Chapitre 3
Résistance au froid	+	-	Bellefeuille et <i>al.</i> , 2019, Alotaibi, 2008
Utilisation d'un système de plante réservoir (reproduction et alimentation)	+	+	van Schelt et Mulder, 2000; Alotaibi, 2008; Francoeur-Pin, 2019
Control des pucerons à basse température	+	-	Francoeur-Pin, 2019 Alotaibi, 2008
Voracité larvaire	+	-	Agarwala et Saha, 1986; Hopper <i>et al.</i> , 2011; Harizanova et Ekbohm, 1997
Mobilité	+	-	Chambers, 1988; Wilbert 1973,
Prédateur généraliste de puceron	+	+	Völkl et <i>al.</i> , 2007; Harris, 1973
Prédation furtive	+	+	Meseguer <i>et al.</i> , 2019;
Capacité de dispersion	+	+	van Schelt et Mulder 2000;

			Alotaibi 2008; Almohamad <i>et al.</i> , 2009
Capacité de localisation des pucerons	+	+	van Schelt et Mulder 2000; Alotaibi 2008; Almohamad <i>et al.</i> , 2009

Légendes

Facteur + : favorable à la lutte biologique

Facteur - : défavorable à la lutte biologique

APPENDICE A

LISTE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE PUCERONS CONSOMMÉS PAR LE SYRPHE D'AMÉRIQUE

Proies Consommées		Plantes hôtes identifiées	Pays	Références
Noms communs	Noms scientifiques			
Puceron du pois	<i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harris)	<i>Pisum sativum</i> L.	États Unis; Canada	2
Puceron du soya	<i>Aphis glycines</i> Matsumura	<i>Glycine max</i> (L.)	États-Unis	4; 6
Puceron du coton, melon	<i>Aphis gossypii</i> Glover	<i>Cucumis sativus</i> L. <i>Cucumis melo</i> L.	États Unis; Canada	2
	<i>Aphis oestlundii</i> Gillette	<i>Ēnothèra</i>	États-Unis	2
Puceron vert du pommier	<i>Aphis pomi</i> de Geer	<i>Malus domestica</i> Borkh	États Unis; Canada	2
Puceron noir de l'oseille	<i>Aphis rumicis</i> L.	<i>Rumex</i>	États-Unis	2
Puceron noir du sureau	<i>Aphis sambuci</i> L.	<i>Sambucus</i>	États-Unis	2
Puceron des agrumes	<i>Aphis spiraecola</i> Patch	<i>Citrus</i> <i>Prunus</i> <i>Spiraea</i>	États-Unis	2
Puceron de la digitale	<i>Aulacorthum solani</i> (Kaltenbach)	<i>Capsicum annuum</i> L.	Canada	8
Puceron du chardon ou de l'artichaut	<i>Brachycaudus cardui</i> (L.)	<i>Thistles</i>	États-Unis	2
Puceron vert du prunier	<i>Brachycaudus helichrysi</i> (Kaltenbach)	<i>Cornus</i>	États-Unis	2
Puceron de l'asperge	<i>Brachycorynella asparagi</i>	<i>Asparagus</i>	États-Unis	2

	(Mordvilko)			
Puceron cendré du chou	<i>Brevicoryne brassicae</i> (L.)	<i>Brassica Sinapsis</i>	États-Unis	2
Puceron de l'Elaeagnus	<i>Capitophorus elaeagni</i> (Del Guercio)	<i>Cynara scolymus</i> L.	États-Unis	2
Puceron noir du peuplier baumier	<i>Chaitophorus populicola</i> Thomas	<i>Populus</i>	États-Unis	2
Petit puceron du noyer	<i>Chromaphis juglandicola</i> (Kaltenbach)	<i>Juglans</i>	États-Unis	2
	<i>Cinara confinis</i> (Koch)	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	États-Unis	2
Puceron cendré du pommier	<i>Dysaphis plantaginea</i> (Passerini)	<i>Malus domestica</i> Borkh.	États-Unis	2
Puceron lanigère du pommier	<i>Erisoma lanigerum</i> (Hausmann)	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Canada; États-Unis	2; 5; 7
	<i>Georgiaphis ulmi</i> (Wilson)	<i>Ulmus rubra</i> Muhl.	États-Unis	2
Puceron farineux du prunier	<i>Hyalopterus pruni</i> (Geoffroy)	Plante hôte non identifiée	États-Unis	2
Puceron des feuilles de groseillier et de la laitue	<i>Hyperomyzus lactucae</i> (L.)	<i>Lactuca</i>	États-Unis	2
Puceron du navet	<i>Lypaphis erysimi</i> (Kaltenbach)	<i>Brassica campestris</i> L.	États-Unis	2
	<i>Macrosiphoniella sanborni</i> (Gillette)	<i>Chrysanthemum</i>	États-Unis	2
Puceron vert et rose de la pomme de terre	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas)	<i>Solanum tuberosum</i> L.	États-Unis	2
Puceron pousse-sapin	<i>Mindarus abietinus</i> Koch	<i>Abies spp</i>	Canada	2
	<i>Myzocallis punctatus</i> (Monell)	<i>Quercus</i>	États-Unis	2
Puceron noir du cerisier	<i>Myzus cerasi</i> (Fabricius)	<i>Prunus</i>	Canada	2
Puceron vert du Pêcher	<i>Myzus persicae</i> (Sulzer)	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	États-Unis	1; 2
Puceron de la laitue	<i>Nasonovia ribisnigri</i> (Mosley)	<i>Lactuca sativa</i> L.	États-Unis	3
Puceron du trèfle	<i>Nearctaphis bakeri</i> (Cowen)	<i>Trifolium spp</i>	États-Unis	2
Puceron de l'érable négondo	<i>Periphyllus negundinis</i> (Thomas)	<i>Acer negundo</i> L.	États-Unis	2
Puceron du houblon	<i>Phorodon humuli</i> (Schrank)	<i>Humulus lupulus</i> L.	États-Unis	2
	<i>Pterocomma populifoliae</i> (Fitch)	<i>Populus grandidentata</i> Michx.	États-Unis	2
Puceron des écorces du saule	<i>Pterocomma salicis</i> (L.)	<i>Salix nigra</i> Marsh.	États-Unis	2
Puceron du saule	<i>Pterocomma smithiae</i> (Monell)	<i>Salix</i>	États-Unis	2
Puceron des graminées	<i>Rhopalosiphum insertum</i> (Walker)	<i>Malus domestica</i> Borkh.	États-Unis	2
Puceron du maïs	<i>Rhopalosiphum maidis</i> (Fitch)	Céréales	États-Unis	2

Puceron bicolore des céréales	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus)	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Canada	8
Puceron vert des graminées	<i>Schizaphis graminum</i> (Rondani)	Céréales	États-Unis	2
Puceron des céréales	<i>Sitobion avenae</i> (Fabricius)	<i>Poaceae</i> <i>Phragmites</i> <i>Pinus resinosa</i> Ait.	États-Unis	2
	<i>Uroleucon rudbeckiae</i> (Fitch)	<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	États-Unis	2

Références : 1 : Vockeroth, 1992; 2 : Rojo *et al.*, 2003; 3 : Smith et Chaney, 2007; 4 : Kaiser *et al.*, 2007; 5 : Bergh et Short, 2008; 6 : Noma *et al.*, 2010; 7 : Gontijo *et al.*, 2012; 8 : Bellefeuille *et al.*, 2017

RÉFÉRENCES

- Agarwala, K. and Saha, J. L. (1986). Larval voracity, development and relative abundance of predators of *Aphis gossypii* on cotton in India. In I. Hodek (dir.), *Ecology of aphidiphaga* (vol. 2, p. 339-344). Dordrecht: Academia, Prague & Dr W. Junk.
- Almohamad, R., Verheggen, F. J. and Haubruge, É. (2009). Focus on: Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 13(3), 467-481.
- Alotaibi, S. (2008). Mass production and utilization of the predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for controlling aphids. *Global Journal of biotechnology and biochemistry*, 3(1), 1-7.
- Altieri, M. A., Nicholls, C. I. and Fritz, M. A. (2005). *Manage insects on your farm: a guide to ecological strategies*. Beltsville, MD.
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. and Marcos-García, M. Á. (2012). Prey availability and abiotic requirements of immature stages of the aphid predator *Sphaerophoria rueppellii*. *Biological Control*, 63(1), 17-24.
- Anatis bioprotection, (2018). Catalogue des produits de lutte biologique consulté le 16 mai 2019 de <https://anatisbioprotection.com/assets/docs/fr/catalogue-lutte-biologique-2017.pdf>.

- André, L. V. (2011). *Les déterminants de la variabilité spatiale et temporelle de la pression des pucerons et de leurs ennemis naturels dans une région agricole du Kenya* (Memoire de Maîtrise). Anger : ISTOM.
- Angeli, G. and Simoni, S. (2006). Apple cultivars acceptance by *Dysaphis plantaginea* Passerini (Homoptera: Aphididae). *Journal of Pest Science*, 79(3), 175-179.
- Arcaya, E., Pérez-Bañón, C., Mengual, X., Zubcoff-Vallejo, J. J. and Rojo, S. (2017). Life table and predation rates of the syrphid fly *Allograpta exotica*, a control agent of the cowpea aphid *Aphis craccivora*. *Biological Control*, 115, 74-84.
- Aslan, M. M., Uygun, N. and Starý, P. (2004). A survey of aphid parasitoids in Kahramanmaras, Turkey (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae; and Hymenoptera: Aphelinidae). *Phytoparasitica*, 32(3), 255-263.
- Asyakin, B. P. (1973). Laboratory culturing of *Syrphus corollae* (Diptera, Syrphidae). In S. ed. (dir.), *Theoretical and practical studies* (p. 32-34). Riga: Zinatne.
- Auad, A. M. (2003). Aspectos biológicos dos estágios imaturos de *Pseudodorus clavatus* (Fabricius) (Diptera: Syrphidae) alimentados com *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) em diferentes temperaturas. *Neotropical Entomology*, 32(3), 475-480.
- Aurore, N., Dagbert, T., Le Goff, G. et Hance, T. (2013). *La lutte biologique contre le puceron cendré du pommier par des lâchers d'auxiliaires en verger*. Earth & Life Institute, Louvain-la-Neuve, 1-30.

- Autrique, A. et Ntahimpera, L. (1994). *Atlas des principales espèces de Pucerons rencontrées en Afrique Sud-Saharienne*. Bruxelles, : Administration Générale Coopération au Développement.
- Avery, P. B., Kumar, V., Xiao, Y., Powell, C. A., McKenzie, C. L. and Osborne, L. S. (2014). Selecting an ornamental pepper banker plant for *Amblyseius swirskii* in floriculture crops. *Arthropod-Plant Interactions*, 8(1), 49-56.
- Bale, J. S., van Lenteren, J. C. and Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 363, 761-776.
- Bardner, R. and Fletcher, K. (1974). Insect infestations and their effects on the growth and yield of field crops: a review. *Bulletin of Entomological Research*, 64(1), 141-160.
- Barratt, B. I. P., Howarth, F. G., Withers, T. M., Kean, J. M. and Ridley, G. S. (2010). Progress in risk assessment for classical biological control. *Biological Control*, 52, 245-254.
- Barriault, S., Soares, A., Gaimari, S. and Lucas, E. (2018). *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae), a new aphidophagous biocontrol agent; development, survival and comparison with *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). *Bulletin of entomological research*, 109(4), 472-478.
- Bass, C., Denholm, I., Williamson, M. S. and Nauen, R. (2015). The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121, 78-87.

- Bass, C., Puinean, A. M., Zimmer, C. T., Denholm, I., Field, L. M., Foster, S. P., . . . Williamson, M. S. (2014). The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. *Insect biochemistry and molecular biology*, *51*, 41-51.
- Begum, M., Lees, E., Ampt, P. and Mansfield, S. (2017). Development of Australian commercial producers of invertebrate biological control agents from 1971 to 2014. *BioControl*, *62*, 525-533
- Bélangier, É. (2012). *Guildes aphidiphages en milieu ouvert non-perturbé: impact de l'arrivée d'un prédateur intragilde envahissant et stratégies défensives d'un prédateur furtif* (Mémoire de Maîtrise). Université de Québec À Montréal.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. and Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, *19*(1), 1-8.
- Belliure, B. and Michaud, J. (2001). Biology and behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera: Syrphidae), an important predator of citrus aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, *94*(1), 91-96.
- Benestad, E. (1970). Laboratory Experiments on the Biology of *Syrphus corollae* (Fabr.) (Dipt., Syrphidae). *Norwegian Journal of Entomology*, *17*(2), 77-85.
- Benoufella-Kitous, K. (2005). *Les pucerons des agrumes et leurs ennemis naturels à Oued-Aïssi (Tizi-Ouzou)* (Thèse de Doctorat). Alger : INA
- Benramdane, N. (2005). *Étude des pucerons vecteurs de virus sur trois variétés de pomme de terre en plein champs (ENSA-El Harrach)* (Thèse de Doctorat). Alger : INA.

- Bergh, J. C. and Short, B. D. (2008). Ecological and life-history notes on syrphid predators of woolly apple aphid in Virginia, with emphasis on *Heringia calcarata*. *BioControl*, 53(5), 773-786.
- Blackman, R. and Eastop, V. (2007). Taxonomic issues. In H. F. H. Van Emden, R (dir.), *Aphids as crop pests* (p. 1-29). London: CAB International.
- Blackman, R. L. and Eastop, V. F. (2000). *Aphids on the world's crops: an identification and information guide* (2 éd.). Chichester : John Wiley & Sons Ltd.
- Biobest. (2020). Eupeodes-System boost your aphid control programme. Accessed on June 13, 2020 of http://www.biobestgroup.com/public/uploads/files/Flyer-Eupeodes-System-EN.pdf?utm_source=linkedin&utm_medium=download&utm_campaign=flyer-eupeodes-system
- Boivin, G. (2001). Parasitoïdes et lutte biologique: paradigme ou panacée? . *Vertigo-la revue électronique en sciences de l'environnement*, 2(2). Récupéré le 02 février 2018. <https://journals.openedition.org/vertigo/4096> .
- Boivin, G., Hance, T. and Brodeur, J. (2012). Aphid parasitoids in biological control. *Canadian Journal of Plant Science*, 92(1), 1-12.
- Boller, E. F., van Lenteren, J. C. and Delucchi, V. (2006). *International Organization for Biological Control of Noxious Animals and Plants (IOBC): history of the first 50 years (1956-2006)*. Buenos Aires, Argentina : International Organization for Biological Control (IOBC).

- Bouchard, D., Pilon, J. and Tourneur, J. (1988). Voracity of mirid, syrphid, and cecidomyiid predators under laboratory conditions, In E. Niemezyk and A.F.G. Dixon (dir), *Ecology and effectiveness of aphidophaga: proceedings of an international symposium* (p. 231-234). Poland : Teresin.
- Bouchard, D., Tourneur, J. et Paradis, R. (1981). Bio-écologie d'Aphidoletes aphidimyza (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, Aphis pomi De Geer (Homoptera: Aphididae). *Annales de la Société entomologique du Québec*, 26, 119-130.
- Branquart, J.-L. and Hemptinne, E. (2000). Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of Episyrphus balteatus (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 97, 165-170.
- Budenberg, W. and Powell, W. (1992). The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64(1), 57-61.
- Bugg, R. L., Colfer, R. G., Chaney, W. E., Smith, H. A. and Cannon, J. (2008). Flower flies (Syrphidae) and other biological control agents for aphids in vegetable crops. *UC Peer*, 8285, 1-25.
- Cabrera, L. Y. (2017). Pesticides: A case domain for environmental neuroethics. *Cambridge Quarterly of Healthcare Ethics*, 26(4), 602-615.
- Capinera, J. L. (2017). Green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Insecta: Hemiptera: Aphididae), *Numero 222*, University of florida. Recupéré le 18 mai 2019 de https://entnemdept.ufl.edu/creatures/veg/aphid/green_peach_aphid.htm. .

- Chambers, R., Sunderland, K., Stacey, D. and Wyatt, I. (1986). Control of cereal aphids in winter wheat by natural enemies: aphid - specific predators, parasitoids and pathogenic fungi. *Annals of applied biology*, 108(2), 219-231.
- Chambers, R. J. (1988). Syrphidae. In A. K. Minks & P. Harrewijn (dir.), *Aphids, their biology, natural enemies and control* (vol. 2, p. 259-270). Amsterdam, The Netherlands : Elsevier.
- Chambers, R. J. and Adams, T. H. L. (1986). Quantification of the impact of hoverflies (Diptera: Syrphidae) on cereal aphids in winter wheat: an analysis of field populations. *Journal of Applied Ecology*, 23(3), 895-904.
- Chandler, A. (1968). A preliminary key to the eggs of some of the commoner aphidophagous Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. *Ecological Entomology*, 120(8), 199-217.
- Chandler, A. (1969). Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous Syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Animal Behaviour*, 17(4), 673-678.
- Chen, M.-h., Han, Z.-j., Qiao, X.-f. and Qu, M.-j. (2007). Mutations in acetylcholinesterase genes of *Rhopalosiphum padi* resistant to organophosphate and carbamate insecticides. *Genome*, 50(2), 172-179.
- Clem, S. (2020). *Understanding aphidophagous hover fly winter survival strategies in Midwest farmscapes to improve conservation biological control*. Usa: University of Illinois.

- Cockbain, A. and Gibbs, A. (1973). Host range and overwintering sources of bean leaf roll and pea enation mosaic viruses in England. *Annals of Applied Biology*, 73(2), 177-187.
- Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia*, 105(2), 214-220.
- Coppel, H. C. and Mertins, J. W. (1977). *Biological Insect Pest Suppression*. New-York: Springer-Verlag.
- Cornelius, M. and Barlow, C. (1980). Effect of aphid consumption by larvae on development and reproductive efficiency of a flower fly, *Syrphus corollae* (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist*, 112(10), 989-992.
- Dedryver, C.-A. (2010). Les pucerons: biologie, nuisibilité, résistance des plantes. *Journées Techniques*, 1-23.
- Dedryver, C.-A. et Ighil, E. T.-A. (2011). Variété des cycles biologiques chez les pucerons des arbres fruitiers. *Fruits et Légumes Biologiques*, 1-67.
- Dedryver, C.-A., Le Ralec, A. and Fabre, F. (2010). The conflicting relationships between aphids and men: a review of aphid damage and control strategies. *Comptes rendus biologies*, 333(6-7), 539-553.
- Delisle, S. (2010). *Choisir la lutte biologique en serres*. Québec Vert, 17-19.
- Deraison, C. (2002). *Isolement, caractérisation et cibles de nouveaux inhibiteurs de protéases pour la création de plantes transgéniques résistantes aux pucerons* (Thèse de Doctorat). Paris : Université Paris Sud-Paris XI.

- Dib, H. (2010). *Rôle des ennemis naturels dans la lutte biologique contre le puceron cendré, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera aphididae) en vergers de pommiers* (Thèse de Doctorat). France : Université d'Avignon.
- Dixon, A. F. G. (2012). *Aphid ecology an optimization approach*. Springer Science & Business Media.
- Dor, C., Maillet-Mezeray, J. et Sarthou, V. (sd). Biologie et Ecologie des principales espèces de syrphes aphidiphages rencontrées en grandes cultures. Dans *Syrphes – Fiches espèces*. France : Arvalis.
- Eastop, V. F. (1977). Worldwide importance of aphids as virus vectors. In K. F. Harris and K. Maramorosch (dir.), *Aphids as virus vectors* (chap. 1, p. 3-62). London: Academic press.
- Eilenberg, J., Hajek, A. and Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387-400.
- El-Wahab, A. A. (2012). Transmission Efficiency of Lettuce Mosaic Virus (LMV) by Different Aphid Species and New Aphid Vectors in Egypt. *Academic Journal of Entomology*, 5(3), 158-163.
- Elgar, M. A. and Pierce, N. E. (1988). Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. In T. H. Clutton-Brock (eds), *Reproductive success* (p. 59-75). University of Chicago Press.
- Fathipour, Y., Jalilian, F. and Talebi, A. A. (2006). Biology and larval feeding rate of *Scaeva albomaculata* (Dip.: Syrphidae) on *Myzus persicae* (Hom.: Aphididae) at laboratory conditions. *Iranian Journal Of Agricultural Sciences*, 37(2), 249-254.

- Fluke, C. L. (1952). The *Metasyrphus* species of North America (Diptera, Syrphidae). *The American Museum of Natural History City of New York* (1590), 1-28.
- Foster, S. P., Devine, G. and Devonshire, A. L. (2007). Insecticide Resistance. In H. F. H. van Emden, R. (dir.), *Aphids as Crop Pests* (p. 261-285). CAB International, London.
- Francis, F., Haubruge, E., Gaspar, C. and Dierickx, P. J. (2001). Glutathione S-transferases of *Aulacorthum solani* and *Acyrtosiphon pisum*: partial purification and characterization. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 129(1), 165-171.
- Francoeur-Pin, Y. (2019). *Évaluation de deux nouveaux agents de lutte biologique contre le puceron de la digitale à basse température* (Mémoire de Maîtrise). Université de Québec À Montréal.
- Frank, S. D. (2010). Biological control of arthropod pests using banker plant systems: past progress and future directions. *Biological control*, 52(1), 8-16.
- Fraval, A. (2006). Les pucerons-2ème partie. *Insectes*, (142), 27-30.
- Frazer, B. D. (1972). A simple and efficient method of rearing aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 69, 23-24.
- Freier, B., Triltsch, H., Möwes, M. and Moll, E. (2007). The potential of predators in natural control of aphids in wheat: Results of a ten-year field study in two German landscapes. *BioControl*, 52(6), 775-788.

- Gadh, I. P. S. and Bernier, C. C. (1984). Resistance in Faba Bean (*Vicia faba*) to Bean Yellow Mosaic Virus. *Plant disease*, 68, 109-111.
- Gallitelli, D. (2000). The ecology of Cucumber mosaic virus and sustainable agriculture. *Virus research*, 71(1-2), 9-21.
- Garcia-Barros, E. (2000). Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(2), 251-284.
- Garcin, A. (2009). L'argile kaolinite, une nouvelle méthode de lutte par barrière minérale protectrice contre le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulz. *Innovations Agronomiques*, 4, 107-113.
- Gilbert, F. S. (1981). Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*, 6(3), 245-262.
- Goette, E. and Sell, P. (2002). Biological pest management on greenhouse roses using open rearing units of *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) on cereal aphids as a key control strategy. *Gesunde Pflanzen*, 54(3-4), 80-85.
- Gontijo, L. M., Cockfield, S. D. and Beers, E. H. (2012). Natural enemies of woolly apple aphid (Hemiptera: Aphididae) in Washington State. *Environmental entomology*, 41(6), 1364-1371.
- Guénard, B. (2007). *Mutualisme fourmis-pucerons et guildes aphidiphage associée: le cas de la prédation furtive* (Mémoire de Maîtrise). Université du Québec À Montréal.

- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardtke, T. and Thies, C. (2009). Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1106-1114.
- Hagen, K. S. and Van Der Bosch, R. (1968). Impacts of pathogens, parasites, and predators on aphids. *Annual Review of Entomology*, 13, 325-384.
- Halima-Kamel, M. et Hamauda, M. (1993). Les pucerons des cultures protégées et leurs ennemis en Tunisie. *Tropicultura*, 11(2), 50-53.
- Harizanova, V. and Ekbohm, B. (1997). An evaluation of the parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) and the predator *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) for biological control of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on cucumber. *Journal of entomological science*, 32(1), 17-24.
- Harris, K. (1973). Aphidophagous Cecidomyiidae (Diptera): taxonomy, biology and assessments of field populations. *Bulletin of Entomological Research*, 63(2), 305-325.
- Hart, A. and Bale, J. (1997). Cold tolerance of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera, Syrphidae). *Physiological Entomology*, 22(4), 332-338.
- Havelka, J. and Růžička, Z. (1984). Selection of aphid species by ovipositing females and effects of larval food on the development and fecundity in *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera, Cecidomyiidae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 98(1 - 5), 432-437.

- Havelka, J. and Zemek, R. (1988). Intraspecific variability of aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Dipt., Cecidomyiidae) and its importance for biological control of aphids. *Journal of Applied Entomology*, 105(1 - 5), 280-288.
- Havelka, J. and Zemek, R. (1999). Life table parameters and oviposition dynamics of various populations of the predacious gall - midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 91(3), 483-486.
- Hoddle, M. and Van Driesche, R. (2009). Biological control of insect pests. In V. H. Resh et R. T. Cardé (dir.), *Encyclopedia of Insects* (p. 91-101). USA : Academic Press.
- Honěk, A. and Kocourek, F. (1988). Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia*, 76(3), 455-460.
- Hong, B. M. and Hung, H. Q. (2010). Effect of temperature and diet on the life cycle and predatory capacity of *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Syrphidae: Diptera) cultured on *Aphis gossypii* (Glover). *Int Soc Southeast Asian Agric Sci*, 16, 98-103.
- Hopper, J. V., Nelson, E. H., Daane, K. M. and Mills, N. J. (2011). Growth, development and consumption by four syrphid species associated with the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, in California. *Biological Control*, 58(3), 271-276.

- Huang, H., Harper, A., Kokko, E. and Howard, R. (1983). Aphid transmission of *Verticillium albo-atrum* to alfalfa. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 5(3), 141-147.
- Huang, N., Enkegaard, A., Osborne, L. S., Ramakers, P. M., Messelink, G. J., Pijnakker, J. and Murphy, G. (2011). The banker plant method in biological control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(3), 259-278.
- Huffaker, C. B. (2012). *Theory and Practice of Biological Control*. New York : Academic Press.
- Hullé, M. (1998). *les pucerons des arbres fruitiers: cycles biologiques et activités de vol*. Editions Quae.
- Jalilian, F. (2015). Development and Feeding Capacity of *Scaeva albomaculata* (Macqaurt) (Diptera: Syrphidae) fed with rose aphid, *Macrosiphum rosae* (Homoptera: Aphididae). *Biological Forum – An International Journal*, 7(1), 1377-1381.
- Jalilian, F., Karimpour, Y., Aramideh, S. and Gilasian, E. (2016). Investigation on some biological characteristics of *Eupeodes corollae* (Dip.: Syrphidae) on *Aphis pomi* (Hom: Aphididae) in vitro. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(5), 432-435.
- Jandricic, S. E., Mattson, N. S., Wraight, S. P. and Sanderson, J. P. (2014). Within-Plant Distribution of *Aulacorthum solani* (Hemiptera: Aphididae), on Various Greenhouse Plants with Implications for Control. *Journal of Economic Entomology*, 107(2), 697-707.

- Jandricic, S. E., Wraight, S. P., Bennett, K. C. and Sanderson, J. P. (2010). Developmental times and life table statistics of *Aulacorthum solani* (Hemiptera: Aphididae) at six constant temperatures, with recommendations on the application of temperature-dependent development models. *Environmental entomology*, 39(5), 1631-1642.
- Jikumaru, S., Togashi, K., Taketsune, A. and Takahashi, F. (1994). Oviposition biology of *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) at a constant temperature. *Applied Entomology and Zoology*, 29(4), 555-561.
- Jiménez-Martínez, E., Bosque-Pérez, N., Berger, P. and Zemetra, R. (2004). Life history of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae), on transgenic and untransformed wheat challenged with Barley yellow dwarf virus. *Journal of economic entomology*, 97(2), 203-212.
- Jourdheuil, P., Grison, P. et Fraval, A. (1991). La lutte biologique: un aperçu historique. *Courrier de la Cellule environnement INRA*, 15(15), 37-60.
- Karl, I. and Fischer, K. (2008). Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle. *Oecologia*, 155(2), 215-225.
- Kavallieratos, N. G., Athanassiou, C. G., Tomanovic, Z., Papadopoulos, G. D. and Vayias, B. J. (2004). Seasonal abundance and effect of predators (Coleoptera, Coccinellidae) and parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) on *Myzus persicae* (Hemiptera, Aphidoidea) densities on tobacco: a two-year study from Central Greece. *Biologia-Bratislava*, 59(5), 613-620.
- Kift, N., Mead, A., Reynolds, K., Sime, S., Barber, M., Denholm, I. and Tatchell, G. (2004). The impact of insecticide resistance in the currant - lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, on pest management in lettuce. *Agricultural and Forest Entomology*, 6(4), 295-309.

- Kumar, A., Kapoor, V. and Laska, P. (1987). Immature stages of some aphidophagous syrphid flies of India (Insecta, Diptera, Syrphidae). *Zoologica Scripta*, 16(1), 83-88.
- Lambert, L. (2005). *Les pucerons dans les légumes de serre: des bêtes de sève*. Document de référence, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ).
- Langer, A., Boivin, G. and Hance, T. (2004). Oviposition, flight and walking capacity at low temperatures of four aphid parasitoid species (Hymenoptera: Aphidiinae). *European journal of Entomology*, 101(3), 473-480.
- Lanteigne, M.-E. (2014). *Influence de la variété de laitue (Lactuca sativa) sur le puceron (Nasonovia ribisnigri) et le parasitoïde (Aphidius ervi) dans le contexte d'une relation tritrophique* (Mémoire de Maîtrise). Québec : Université de Montréal.
- Lee, J. (1994). *Control of aphids on greenhouse vegetable crops* (Master of Pest Management). British Columbia: Simon Fraser University.
- Lopes, C. (2007). *Dynamique d'un système hôte-parasitoïde en environnement spatialement hétérogène et lutte biologique Application au puceron Aphis gossypii et au parasitoïde Lysiphlebus testaceipes en serre de melons* (Thèse de Doctotrat). France : AgroParisTech.
- Lucas, E. (1998). *Prédation intraguilde et stratégies défensives chez trois prédateurs aphidiphages* (Thèse de Doctorat). Québec : Université Laval.

- Lucas, É. and Brodeur, J. (1999). Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622-627.
- Lucas, É. and Brodeur, J. (2001). A fox in sheep's clothing: furtive predators benefit from the communal defense of their prey. *Ecology*, 82(11), 3246-3250.
- Lucas, É., Coderre, D. and Brodeur, J. (1998). Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79(3), 1084-1092.
- Mackauer, M. (1986). Growth and developmental interactions in some aphids and their hymenopterous parasites. *Journal of Insect Physiology*, 32(4), 275-280.
- Maisonhaute, J.-É. (2016). *Effet du contexte spatial sur la dynamique des populations d'un ravageur exotique, le puceron du soya (Aphis glycines Matsumura)* (Thèse de Doctorat). Université du Québec à Montréal.
- Malai, M. H. et Ravensberg, W. J. (2006). *Connaître et reconnaître la biologie des ravageurs des serres et de leurs ennemis naturels*. Koppert B.V., Berkel, Rodenrijs.
- Markkula, M. and Tiittanen, K. (1985). Biology of the midge *Aphidoletes* and its potential for biological control. In N. W. S. eds. Hussey, N (dir.), *Biological pest control: The glasshouse experience* (p. 75-81). Cornell University Press, Ithaca.
- Meseguer, R., Levi Garcia-Mourào, A., Fournier, M., Ponx, X. and Lucas, E. (2019). *Predatory searching strategy of the larval instar of the American hoverfly*,

Eupeodes americanus (Diptera: Syrphidae) (Document non publié).
Université du Québec à Montréal.

Miles, P. (1989). Specific responses and damage caused by Aphidoidea. In A. K. Minks and P. Harrewijn (dir.), *Aphids Their biology, natural enemies and control* (p. 23-47). Amsterdam : Elsevier.

Moreno, A., Bertolini, E., Olmos, A., Cambra, M. and Fereres, A. (2007). Estimation of vector propensity for Lettuce mosaic virus based on viral detection in single aphids. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 5(3), 376-384.

Morris, R. K. A. (1998). *Hoverflies of Surrey*. Woking : Surrey Wildlife Trust

Morse, J. and Croft, B. (1987). Biological control of *Aphis pomi* [Hom.: Aphididae] of *Aphidoletes aphidimyza* [Dip.: Cecidomyiidae], a predator-prey model. *Entomophaga*, 32(4), 339-356.

Munyuli, M., Luther, G. and Kyamanywa, S. (2006). Predation effectiveness of syrphids (Diptera: Syrphidae) on *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) in Eastern Africa. *Indus Journal of Biological Sciences*, 3(1), 596-603.

Murdoch, W. W. and Briggs, C. J. (1996). Theory for biological control: recent developments. *Ecology*, 77(7), 2001-2013.

Naderloo, M. and Pashaei Rad, S. (2014). Diversity of hoverfly (Diptera: Syrphidae) communities in different months in eastern part of Zanjan province, Iran. *Zoology and Ecology*, 24(3), 261-265.

- Naranjo, S., Ellsworth, P., Chu, C. C. and Henneberry, T. (2002). Conservation of predatory arthropods in cotton: role of action thresholds for *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of economic entomology*, 95(4), 682-691.
- Nault, L. (1997). Arthropod transmission of plant viruses: a new synthesis. *Annals of the entomological Society of America*, 90(5), 521-541.
- Ng, J. C. and Perry, K. L. (2004). Transmission of plant viruses by aphid vectors. *Molecular Plant Pathology*, 5(5), 505-511.
- Ng, S. M. (1991). Voracity, development and growth of larvae of *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis spiraecola*. In L. Polgar, R. J. Chambers, A. F. G. Dixon and I. Hodek (dir.), *Behaviour and Impact of Aphidophaga* (p. 199-206). The Netherland : SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- Nijveldt, W. (1988). Cecidomyiidae. In A. K. a. H. Minks, P. (eds) (dir.), *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control* (vol. 2B, p. 271–277). Elsevier, Amsterdam.
- Noma, T., Gratton, C., Colunga-Garcia, M., Brewer, M. J., Mueller, E. E., Wyckhuys, K. A., . . . O'Neal, M. E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39(1), 31-41.
- Parrella, M. P., Hansen, L. S. and van Lenteren, J. (1999). Glasshouse Environments. In T. S. Bellows et T. W. Fisher (dir.), *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (p. 819-839). Academic Press, San Diego.

- Pineda, A. and Marcos-Garcia, M. (2008). Introducing barley as aphid reservoir in sweetpepper greenhouses: effects on native and released hoverflies (Diptera, Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 105, 531–535.
- Powell, W. and Pell, J. K. (2007). biological control. In H. F. H. Van Emden, R ed. (dir.), *Aphids as Crop Pests* (p. 469-514). CAB International, London.
- Quiroz, A., Pettersson, J., Pickett, J., Wadhams, L. and Niemeyer, H. (1997). Semiochemicals mediating spacing behavior of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* feeding on cereals. *Journal of Chemical Ecology*, 23(11), 2599-2607.
- Remaudière, G. (1985). Contribution à l'écologie des aphides africains. Dans Etude FAO, *Production végétale et protection des plantes* (vol. 64, p. 1-214). Food & Agriculture Org.
- Remaudière, G. et Remaudière, M. (1997). *Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera Aphidoidea)*. Editions QUAE.
- Richard, C. et Boivin, G. (1994). *Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada : un traité pratique illustré* « Cet ouvrage a paru en anglais sous le titre Diseases and pests of vegetable crops in Canada, publié sous la direction de Ronald J. Howard, J. Allan Garland et W. Lloyd Seaman. » La société Canadienne de Phytopathologie et la Société d'entomologie du Canada, Ottawa, Ontario, Canada, 1-7.
- Roff, D. (1981). On being the right size. *The American Naturalist*, 118(3), 405-422.

- Rojo, S., Gilbert, F., Marcos-García, M. A., Nieto, J. and Mier, M. (2003). *A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their prey*. Spain : Compobell, S. L., Murcia.
- Rojo, S., Hopper, K. R. and Marcos - García, M. (1996). Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. *Entomologia experimentalis et applicata*, 81(1), 53-59.
- Roth, M. (1980). *Initiation a la morphologie, la systématique et la biologie des insectes* (vol. 23). Paris : ORSTOM.
- Rotheray, G. E. (1993). Colour Guide to Hoverfly Larvae (Diptera: Syrphidae) in Britain and Europe. *Dipterists digest*, 9, 1-155.
- Sadeghi, H. (2008). Abundance of adult hover flies (Diptera: Syrphidae) on different flowering plants. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 6(1), 47-51.
- Sanchez, J., Canovas, F. and Lacasa, A. (2007). Thresholds and management strategies for *Aulacorthum solani* (Hemiptera: Aphididae) in greenhouse pepper. *Journal of economic entomology*, 100(1), 123-130.
- Sauvion, N. (1995). *Effets et modes d'action des deux lectines à mannose sur le puceron du pois, Acyrthosiphon pisum (Harris)-Potentiel d'utilisation des lectines végétales pour la création de plantes transgéniques résistantes aux pucerons* (Thèse de Doctorat). Institut National des Sciences Appliquées de Lyon, France.
- Schneider, F. (1969). Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Annual Review of Entomology*, 14(1), 103-124.

Schoen, L. (2000). The use of open rearing units or "banker plants" against *Aphis gossypii* Glover in protected courgette and melon crops in Roussillon (South of France). *OILB/SROP Bulletin*, 23(1), 181-186.

Scradh. (2010). Definition de la lutte biologique par conservation. Récupéré le 02 mars 2018 de http://www.ecophytopic.fr/sites/default/files/def_LBC_Astredhor_cle0d851e.pdf.

Šešlija, D. and Tucić, N. (2003). Selection for developmental time in bean weevil (*Acanthoscelides obtectus*): correlated responses for other life history traits and genetic architecture of line differentiation. *Entomologia experimentalis et applicata*, 106(1), 19-35.

Short, B. D. and Bergh, J. C. (2005). Separation of three common hover fly predators of woolly apple aphid based on the exochorionic sculpturing of eggs. *The Canadian Entomologist*, 137(1), 67-70.

Shorter, D. A. and Drew, W. A. (1976). Syrphidae of Oklahoma (Diptera). *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 56, 75-94.

Simon, S., Rusch, A., Wyss, E. and Sarthou, J.-P. (2014). Conservation Biocontrol: Principles and Implementation in Organic Farming. In S. Bellon et S. Penvern (dir.), *Organic Farming, Prototype for Sustainable Agricultures* (chap. 5, p. 83-105). Dordrecht : Springer.

Smith, H. A. and Chaney, W. E. (2007). A survey of syrphid predators of *Nasonovia ribisnigri* in organic lettuce on the Central Coast of California. *Journal of Economic Entomology*, 100(1), 39-48.

- Soleyman - Nezhadiyan, E. and Laughlin, R. (1998). Voracity of larvae, rate of development in eggs, larvae and pupae, and flight seasons of adults of the hoverflies *Melangyna viridiceps* Macquart and *Symosyrphus grandicornis* Macquart (Diptera: Syrphidae). *Australian Journal of Entomology*, 37(3), 243-248.
- Sommaggio, D. (1999). Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, ecosystems & environment*, 74(1-3), 343-356.
- Song, N., Liang, A.-P. and Bu, C.-P. (2012). A molecular phylogeny of Hemiptera inferred from mitochondrial genome sequences. *PLoS One*, 7(11), 1-13.
- Srinivasan, R. and Alvarez, J. M. (2007). Effect of mixed viral infections (Potato virus Y–Potato leafroll virus) on biology and preference of vectors *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of economic entomology*, 100(3), 646-655.
- Ssymank, A. (2012). A contribution to the Syrphidae (Diptera) fauna of Cameroon, with a preliminary checklist of the family. *African Invertebrates*, 53(1), 249-266.
- Starý, P. (1988). Aphidiidae. In A. K. a. H. Minks, P. (eds) (dir.), *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control* (vol. 2B, p. 171–184). Elsevier, Amsterdam.
- Stiling, P. and Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological control*, 34(3), 236-246.

- Suty, L. (2010). *La lutte biologique: Vers de nouveaux équilibres écologiques*. Editions Quae.
- Tenhumberg, B. (1995). Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environmental Entomology*, 24(3), 687-691.
- Tenhumberg, B. and Poehling, H.-M. (1995). Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52(1), 39-43.
- Tenhumberg, B. and Poehling, H. M. (1991). Studies on the efficiency of syrphid larvae, as predators of aphids on winter wheat. Dans I. L. Polgar, R. J. Chambers, A. F. G. Dixon and I. Hodek (dir.), *Behaviour and Impact of Aphidophaga* (p. 281-288). The Hague, The Netherlands : SPB Academic Publishing BV.
- Tooker, J. F., Hauser, M. and Hanks, L. M. (2014). Floral host plants of Syrphidae and Tachinidae (Diptera) of central Illinois. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(1), 96-112.
- Topham, M. et Beardsley, J. W. (1975). Influence of nectar source plants on the New Guinea sugarcane weevil parasite, *Lixophaga sphenophori* (Villeneuve). *Hawaiian Entomological Society*, 22(1), 145-154.
- Turpeau, E., Hullé, M. et Chaubet, B. (2016). Encyclop'Aphid, cycle de développement Récupéré le 05 juin 2018 de <https://www6.inra.fr/encyclopedie-pucerons/Qu-estce-qu-un-puceron/Cycles-biologiques>.

- Uygun, N. (1971). Der Einfluss der Nahrungsmenge auf Fruchtbarkeit und Lebensdauer von *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera: Itonididae). *Journal of Applied Entomology*, 69(1 - 4), 234-258.
- van Driesche, R. G. and Bellows, T. S. (1996). Biology of arthropod parasitoids and predators. In R. G. V. Driesche et T. S. Bellows Jr. (dir.), *Biological control* (p. 309-336). Springer, Boston, MA.
- van Emden, H. F. (1965). The effect of uncultivated land on the distribution of the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) on an adjacent crop. *Journal of Applied Ecology*, 2(1), 171-196.
- van Lenteren, J. C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating Jack of uptake. *BioControl*, 57, 1-20.
- van Lenteren, J. C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W. J. and Urbaneja, A. (2018). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 63(1), 39-59.
- van Lenteren, J. C. et Woets, J. (1988). Biological And Integrated Pest Control In Greenhouses. *Annual Review of Entomology*, 33, 239-269.
- van Rijn, P. C., Kooijman, J. and Wäckers, F. L. (2013). The contribution of floral resources and honeydew to the performance of predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Biological Control*, 67(1), 32-38.

- van Schelt, J. et Mulder, S. (2000). Improved methods of testing and release of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) for aphid control in glasshouses. *European Journal of Entomology*, 97(4), 511-516.
- Vockeroth, J. and Thompson, F. C. (1987). Syrphidae. In *Manual of Nearctic Diptera* (vol. 2, chap. 52, p. 715-743). Research Branch Agriculture Canada.
- Vockeroth, J. R. (1992). The flower flies of the subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland: Diptera, Syrphidae. In J. T. Buckley (dir.), *The insects and arachnids of Canada* (vol. 1867, chap. 18, p. 1-456). Agriculture Canada.
- Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J. K. and Brodeur, J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. In H. F. H. Van Emden, R ed. (dir.), *Aphids as Crop Pests* (p. 187-233). CAB International, London.
- Waage, J. and Greathead, D. (1988). Biological control: challenges and opportunities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 318(1189), 111-128.
- Waldbauer, G., Sternburg, J. and Maier, C. (1977). Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics, and insectivorous birds in an Illinois sand area. *Ecology*, 58(3), 583-591.
- Walton, V. M., Daane, K. M. and Addison, P. (2012). Biological control of arthropods and its application. In *Arthropod Management in Vineyards* (chap. 5, p. 91-117). Dordrecht : Springer.

- Warner, L. and Croft, B. (1982). Toxicities of azinphosmethyl and selected orchard pesticides to an aphid predator, *Aphidoletes aphidimyza*. *Journal of Economic Entomology*, 75(3), 410-415.
- Weems, H. V. (1953). *The syrphid flies of Southeastern United States (Diptera: Syrphidae)* (Phd Dissertation). USA: The Ohio State University.
- Wilbert, H. (1973). Zur suchfähigkeit der eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomologia experimentalis et applicata*, 16(4), 514-524.
- Williams, I. S. and Dixon, A. F. (2007). Life cycles and polymorphism. In H. F. H. Van Emden, R ed. (dir.), *Aphids as crop pests*. (p. 69-85). Wallingford : CAB International.
- Winkler, K. (2005). *Assessing the risks and benefits of flowering field edges. Strategic use of nectar sources to boost biological control* (Phd Dissertation). The Netherlands : Wageningen University.
- Yattara, A. A. A. (2007). *Etude du rôle des bactéries symbiotiques de pucerons dans l'adaptation aux plantes hôtes* (Memoire de Maîtrise). Université de Liège, Gembloux, Belgique.
- Yattara, A. A. A. (2013). *Etude des relations pucerons-virus en pomme de terre et perspectives de stratégies alternatives de lutte* (Thèse de Doctorat). Université de Liège, Gembloux, Belgique.

Yovkova, M., Petrović-Obradović, O., Tasheva-Terzieva, E. and Pencheva, A. (2013). Aphids (Hemiptera, Aphididae) on ornamental plants in greenhouses in Bulgaria. *ZooKeys*, (319), 347-361.

