

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

BIOÉCOLOGIE DU PRÉDATEUR APHIDIPHAGE *LEUCOPIS GLYPHINIVORA*
TANASIJTSHUK (DIPTERA: CHAMAEMYIIDAE) EN VUE DE SON
UTILISATION EN LUTTE BIOLOGIQUE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

STÉPHANE BARRIAULT

AVRIL 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

La réalisation de cette maîtrise fut toute une aventure avec des hauts, des bas et de nombreuses péripéties. Je voudrais commencer par remercier mon directeur de recherche Éric Lucas. Sans ton soutien et tes nombreux conseils, je n'aurais jamais pu réaliser un projet de cette envergure. Tu as toujours su me mettre sur la bonne piste et me diriger vers de nouvelles idées lorsque les miennes venaient à manquer. Ta franchise concernant mon travail m'a permis de toujours savoir le fond de ta pensée et tes commentaires, parfois durs mais toujours justes, m'ont non seulement aidés à mener ce projet à terme mais aussi de le faire rayonner. Tu m'as permis de voir les points forts que je devais mettre de l'avant...et les points faibles que je devais améliorer pour en faire des points encore plus forts.

Je voudrais aussi remercier mon co-directeur António Onofre Costa Miranda Soares. Tu m'as toujours offert de merveilleux conseils sur tout et n'importe quoi, même les moindres petits détails. Malgré la distance et le décalage horaire, tu as toujours su me répondre dans les plus brefs délais, une attention grandement appréciée. Tes conseils m'ont permis de prendre un bon travail et le transformer en un excellent travail.

Je voudrais remercier toute l'équipe du laboratoire de lutte biologique de l'UQÀM pour leur appui tout au long du projet. Je voudrais souligner plus particulièrement l'aide de Marc Fournier. Tu as toujours une réponse pour toutes mes questions. Je ne sais pas comment j'aurais fait sans ton aide. Je tiens aussi à remercier spécialement Marie-Eve Gagnon et Ymilie Bellefeuille. Vous m'avez aidée non seulement avec

des conseils techniques et scientifiques, mais aussi en injectant de la joie dans mon projet.

Je dois des remerciements à Stephen D. Gaimari pour de précieux conseils concernant l'élevage de mes insectes et pour procéder à leur identification. Merci à Jill Vandermeerschen pour ses conseils en statistiques. Merci aussi à ma famille et à tous mes amis pour leur soutien, de près ou de loin, et d'être là pour moi.

Enfin, je ne serais pas ici à écrire ces lignes sans le soutien constant de ma douce moitié, Guénaëlle Lemire-Sarrazin. Ce projet n'a pas toujours été facile pour moi et, par conséquent, je n'ai pas toujours été facile pour toi. Tu as été patiente et compréhensive avec moi tout au long de ce périple. Merci de toujours être là pour moi, de toujours me soutenir et de toujours croire en moi. Tu as mis du bonheur dans ma vie quand je perdais espoir et tu m'encourageais à foncer lorsque ça allait mieux. Merci, du plus profond de mon cœur, d'être dans ma vie.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ	ix
CHAPITRE I	
INTRODUCTION	1
1.1 LUTTE BIOLOGIQUE.....	1
1.1.1 TYPES DE LUTTE BIOLOGIQUE.....	2
1.1.2 DÉVELOPPEMENT DE NOUVEAUX AGENTS DE LUTTE.....	5
1.2 SERRES.....	7
1.2.1 LUTTE BIOLOGIQUE EN SERRES.....	8
1.2.2 SERRES AU QUÉBEC/CANADA	9
1.3 SYSTÈME BIOLOGIQUE	10
1.3.1 LA MOUCHE ARGENTÉE <i>LEUCOPIS GLYPHINIVORA</i> TANASIJTSHUK (DIPTERA : CHAMAEMYIIDAE) : AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE POTENTIEL	10
1.3.2 LA CÉCIDOMYIE DU PUCERON <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> RONDANI (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE) : AGENT DE LUTTE COMMERCIALE	15
1.3.3 PUCERONS (HEMIPTERA : APHIDIDAE).....	20
1.4 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES	22
CHAPITRE II	
<i>LEUCOPIS GLYPHINIVORA</i> TANASIJTSHUK (DIPTERA: CHAMAEMYIIDAE) A NEW APHIDOPHAGOUS BIOCONTROL AGENT; DEVELOPMENT, SURVIVAL AND COMPARISON WITH <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> RONDANI (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE)	25
2.2 INTRODUCTION	28
2.3 MATERIALS AND METHODS	30

2.3.1 INSECT MATERIAL	30
2.3.2 PRE-IMAGINAL DEVELOPMENT AND SURVIVAL	31
2.3.3 ADULT LONGEVITY	32
2.3.4 STATISTICAL ANALYSIS.....	32
2.4 RESULTS	33
2.4.1 IMMATURE DEVELOPMENT.....	33
2.4.2 ADULT LONGEVITY AND SEX RATIO.....	35
2.4.3 SURVIVAL.....	36
2.5 DISCUSSION.....	39
2.6 ACKNOWLEDGEMENTS.....	42
2.7 REFERENCES CITED	42
CHAPITRE III	
<i>LEUCOPIS GLYPHINIVORA</i> , A POTENTIAL APHIDOPHAGOUS BIOCONTROL AGENT? PREDATION AND COMPARISON WITH THE COMMERCIAL AGENT <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i>	
3.1 RÉSUMÉ/ABSTRACT	50
3.2 INTRODUCTION	52
3.3 MATERIAL AND METHODS.....	55
3.3.1 LABORATORY EXPERIMENT	55
3.3.2 GREENHOUSE EXPERIMENT	57
3.3.3 STATISTICAL ANALYSIS.....	59
3.4 RESULTS	60
3.4.1 LABORATORY EXPERIMENTS.....	60
3.4.2 GREENHOUSE EXPERIEMNTS.....	63
3.5 DISCUSSION.....	64
3.6 ACKNOWLEDGEMENTS.....	69
3.7 REFERENCES CITED	70
CHAPITRE IV	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	77
RÉFÉRENCES.....	90

APPENDICE A

LISTE DES PROIES ET PLANTES HÔTES ASSOCIÉS AU GENRE <i>LEUCOPIS</i> SPP.	85
--	----

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1	Mean development time ($\pm$ SE) for (A) eggs (n = 50), larvae (n = 50) and (B) male (<i>L. glyphinivora</i> n = 13; <i>A. aphidimyza</i> n = 13) and female (<i>L. glyphinivora</i> n = 15; <i>A. aphidimyza</i> n = 17) pupae. An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$) between species. 34
2.2	(A) Mean adult longevity ($\pm$ SE) for males (<i>L. glyphinivora</i> n = 30; <i>A. aphidimyza</i> n = 30) and females (<i>L. glyphinivora</i> n = 30; <i>A. aphidimyza</i> n = 30) and (B) adult sex ratio. An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$). 36
2.3	(A) Egg hatching rates (<i>L. glyphinivora</i> n = 62; <i>A. aphidimyza</i> n = 58), larval survival rates (<i>L. glyphinivora</i> n = 58; <i>A. aphidimyza</i> n = 42) and pupal emergence rates (<i>L. glyphinivora</i> n = 43; <i>A. aphidimyza</i> n = 34) and (B) cumulative survival rates for <i>L. glyphinivora</i> (n = 58) and <i>A. aphidimyza</i> (n = 42) larvae (Day 1 = Hatch day). An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$) between species. 38
3.1	Predator voracity dynamics for <i>L. glyphinivora</i> (n = 20) and <i>A. aphidimyza</i> (n = 19) under laboratory conditions shown as (a) mean daily voracity ($\pm$ SE) and (b) cumulative population consumption throughout complete larval development. Larvae having reached pupation were progressively removed from the experimental population. Significant differences ($P < 0.05$) between species are indicated by an asterisk (*). Day 1 = Hatch day. 62
3.2	Proportion of total aphids consumed ($\pm$ standard error) by <i>L. glyphinivora</i> and <i>A. aphidimyza</i> larvae with various host plant and aphid combinations in controlled greenhouse conditions. Different letters indicate a significant difference ($P < 0.05$) between treatments. 63
3.3	Mean number of <i>A. gossypii</i> consumed ($\pm$ standard-error) on cucumber by <i>L. glyphinivora</i> larva (n = 26), <i>A. aphidimyza</i> larvae (n = 31) and both predators together (n = 26) in controlled greenhouse conditions. The dotted line indicates expected combined consumption. Different letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). 64

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Comparaison des traits d’histoire de vie entre <i>Aphidoletes aphidimyza</i> , <i>Leucopis glyphinivora</i> et <i>Leucopis</i> spp.....	30
2.1 Proportion (%) of time spent in each immature stadium in relation to total pre-imaginal development for <i>Leucopis glyphinivora</i> and <i>A. aphidimyza</i>	35

RÉSUMÉ

L'industrie de la production agricole en serres représente un peu plus de 100 million de dollars par an au Québec avec près de 90 hectares dédiés à la production de légumes. Les pucerons sont d'importants ravageurs en serres. L'utilisation d'insecticides comporte des risques pour la santé humaine et écologique et mène au développement de ravageurs résistants. La lutte biologique se présente donc comme une alternative permettant de réduire les impacts des ravageurs sans les inconvénients des insecticides traditionnels.

La chamémyie *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera : Chamaemyiidae) est un prédateur aphidiphage durant son développement larvaire présentant plusieurs caractéristiques d'intérêt pour la lutte biologique. Elle se retrouve partout à travers l'hémisphère nord s'attaquant à près de 80 espèces de pucerons sur plus de 70 plantes hôtes différentes. Cependant, peu d'études se sont penchées sur la capacité de cet insecte à être utilisé pour la lutte biologique, et plus particulièrement en serres. L'objectif global de ce projet de recherche est de déterminer l'aptitude de *L. glyphinivora* en tant qu'agent de lutte biologique contre les pucerons en serres. Pour ce faire, *L. glyphinivora* est comparé avec un agent de lutte biologique commercialement disponible pour le contrôle des pucerons en serres, la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae).

L'étude de la biologie fondamentale de *L. glyphinivora* démontre que celle-ci présente une longévité significativement plus grande que ce qui est observée avec *A. aphidimyza*. La longévité complète pour *L. glyphinivora* est de 55 jours alors que pour *A. aphidimyza*, elle est de 23 jours. Le taux de survie larvaire est cependant plus faible pour *L. glyphinivora*. L'étude de la voracité des deux prédateurs démontre qu'il n'y a pas de différence significative au niveau de leur voracité quotidienne, soit ~4 pucerons par jour. Cependant, *L. glyphinivora* présente une voracité larvaire totale significativement plus élevée (39 % plus élevé) dans des essais de laboratoire. Ceci est causé par son développement larvaire plus long. L'observation du patron de voracité moyenne à travers le temps démontre que *L. glyphinivora* a une voracité modérée s'étalant sur une longue période de temps. Ceci est très différent de ce que l'on peut voir avec *A. aphidimyza*, qui présente une très forte consommation de

pucerons sur une courte période de temps. Des essais en serre ont démontré que *L. glyphinivora* présente une voracité plus élevée (jusqu'à 19,5% plus élevée) qu'*A. aphidimyza* et ce, peu importe la plante hôte ou la proie utilisée. Les essais en serre ont aussi démontrés le potentiel d'utiliser les deux prédateurs ensemble.

Cette étude confirme le potentiel d'utiliser *L. glyphinivora* pour la lutte biologique contre les pucerons en serres. Son long stade larvaire, sa voracité élevée et sa capacité à être utilisée de paire avec *A. aphidimyza* font de *L. glyphinivora* un agent de lutte intéressant. Plus d'études concernant la reproduction et le comportement de ponte permettront d'élaborer un programme d'élevage de masse et de relâchées efficace avec *L. glyphinivora*.

Mots clés : *Aphidoletes aphidimyza*, Développement, *Leucopis glyphinivora*, Pucerons, Serres Survie, Voracité

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 LUTTE BIOLOGIQUE

La lutte biologique se veut une technique qui utilise un organisme afin de réduire la densité d'un autre organisme jugé nuisible (DeBach & Huffaker 1974; Perkins & Garcia 1999; Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). De façon appliquée, la lutte biologique implique l'utilisation d'un ennemi naturel afin de réduire la densité d'une population de ravageurs, afin que ces derniers atteignent un niveau sous le seuil de pertes économiques acceptable (DeBach & Huffaker 1974; Perkins & Garcia 1999; Hoddle & Van Driesche 2009). Bien que l'utilisation d'ennemis naturels pour contrôler des populations de ravageurs agricoles remonte à l'antiquité, ce n'est qu'à la fin du 19^e siècle que le concept de lutte biologique en tant que discipline bien définie voit le jour (Turnbull & Chant 1961; Howarth 1991; Bellows 1999). Le premier grand succès de la lutte biologique fut l'importation de la coccinelle *Rodolia cardinalis* Mulsant (Coleoptera : Coccinellidae) contre la cochenille australienne *Icerya purchasi* Maskell (Hemiptera : Margarodidae) en 1889 (Turnbull & Chant 1961; Huffaker *et al.* 1974; Howarth 1991; Bellows 1999). Au Canada, le premier programme de lutte biologique est mis en œuvre en 1910 suite à l'importation du parasitoïde *Mesoleius tenthredinis* Morley (Hymenoptera : Ichneumonidae) pour contrôler la tenthrède du mélèze *Pristiphora erichsonii* Hartig (Hymenoptera : Tenthredinidae) (Turnbull & Chant 1961; Messenger & van den Bosch 1974;

Dahlsten & Mills 1999). Il existe principalement 4 types de lutte biologique appliquées : classique, de conservation, inondative et innoculative.

1.1.1 TYPES DE LUTTE BIOLOGIQUE

1.1.1.1 LUTTE BIOLOGIQUE «CLASSIQUE»

La lutte biologique dite «classique» est une méthode de lutte biologique qui consiste en l'introduction d'un agent de lutte exotique afin de réduire l'impact d'un ravageur, lui aussi exotique (Unruh & Wooley 1999; Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). L'idée derrière ce type de lutte biologique est que l'agent de lutte est un ennemi naturel du ravageur dans leur région d'origine. L'agent de lutte est introduit dans le nouvel environnement afin d'y établir une population permanente et effectuer un contrôle naturel de l'espèce nuisible (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). Il y a cependant certains risques associés avec la lutte biologique classique. En effet, l'agent de lutte importé pourrait ne pas s'attaquer au ravageur ciblé et viser une autre espèce indigène qui n'est pas nuisible créant ainsi des répercussions négatives sur la biodiversité locale (Legner & Bellows 1999; Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009; Barratt *et al.* 2010).

1.1.1.2 LUTTE BIOLOGIQUE DE CONSERVATION

La lutte biologique de conservation utilise différents types d'aménagements afin de favoriser les populations d'ennemis naturels déjà présents dans l'écosystème agricole (Perkins & Garcia 1999; Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). Des aménagements, tel que fournir des ressources alimentaires secondaires ou des aires d'hivernation, sont mis en place pour aider l'implantation et la croissance des populations d'ennemis naturels (Altieri 1999; Landis *et al.* 2000). Cette forme de lutte biologique comporte un certain niveau de risque économique pour les producteurs car

elle n'implique pas l'introduction directe d'agents de lutte (Perkins & Garcia 1999). Son efficacité dépend de la capacité des ennemis naturels présents dans l'environnement à effectuer un contrôle biologique pour éviter d'importantes pertes économiques (Perkins & Garcia 1999). Les facteurs environnementaux sont donc beaucoup plus important pour cette technique puisque la densité des agents de lutte n'est pas manipulée artificiellement par des lâchées massives. La lutte de conservation est plus adaptée avec des cultures où la qualité esthétique du produit est de faible importance car elles permettent un plus haut niveau de dommages aux plants avant d'atteindre un seuil de pertes économiques (Perkins & Garcia 1999).

1.1.1.3 LUTTE BIOLOGIQUE INONDATIVE

La lutte biologique inondative vise l'utilisation d'un grand nombre d'agents de lutte biologique afin d'effectuer un contrôle immédiats des ravageurs (Parrella *et al.* 1999; Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). Cette méthode de lutte biologique vise essentiellement des cultures à haut rendement économique et avec une période de production relativement courte et est utilisée de façon curative lors de grandes infestations de ravageurs (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). D'un point de vue économique, cette forme de lutte biologique est analogue à l'utilisation de pesticides car les agents de lutte sont produits et distribué commercialement et les producteurs doivent effectuer plusieurs relâchées périodiques (Perkins & Garcia 1999; van Lenteren 2012). La lutte inondative nécessite une production de masse commerciale des agents de lutte (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009; van Lenteren 2012). Ce type de lutte biologique sera un des modes d'utilisation étudié par ce projet de recherche.

1.1.1.4 LUTTE BIOLOGIQUE INOCULATIVE

La lutte biologique inoculative utilise aussi l'introduction d'agents de lutte issu d'un système d'élevage de masse (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009; van Lenteren 2012). Ce type de lutte biologique est cependant moins immédiat que la lutte inondative. La lutte inoculative implique que l'agent de lutte va s'établir pendant plusieurs générations tout au long du cycle de production de la culture d'intérêt. Le contrôle biologique n'est donc pas effectué par les individus relâchés, mais plutôt par les générations suivantes (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009). L'agent de lutte établit une population qui effectue un contrôle à plus long terme par rapport à ce qui est observé pour la lutte inondative (van Lenteren & Woets 1988; Hoddle & Van Driesche 2009). L'utilisation de plantes réservoirs est une technique en lutte innoculative qui permet de favoriser l'établissement de l'agent de lutte, même si la population de ravageurs n'est pas suffisamment élevée. Ce type de système utilise une plante différente de la culture principale afin de maintenir une proie qui sert de ressource alimentaire secondaire pour l'agent de lutte (Biobest 2018). Cette proie est un ravageur qui s'attaque à la plante réservoir sans toutefois causer de dégâts à la culture principale (Lee 1994; Dedryver *et al.* 2010; Bellefeuille *et al.* 2017). L'agent de lutte est donc toujours présent dans le système agricole et peut effectuer un contrôle biologique plus rapide et efficace. La lutte biologique inoculative est principalement utilisée en serres (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009) et sera un des principaux modes d'utilisation visé par cette étude.

1.1.2 DÉVELOPPEMENT DE NOUVEAUX AGENTS DE LUTTE

1.1.2.1 POURQUOI DÉVELOPPER DE NOUVEAUX AGENTS DE LUTTE BIOLOGIQUE ?

La résistance des ravageurs agricoles aux divers pesticides est la principale raison pour développer des agents de lutte biologique (Doutt & Smith 1974; Parrella *et al.* 1999; Devine & Denholm 2009). Des ravageurs avec de nouvelles résistances apparaissent continuellement et la lutte biologique est une méthode de lutte alternative qui permet de contourner ce problème. Le prix des pesticides chimiques, la nécessité d'effectuer des applications de plus en plus fréquentes et les risques que ces produits posent pour la santé humaine et environnementale ajoutent aussi aux facteurs qui favorisent le développement de la lutte biologique (Doutt & Smith 1974; van Lenteren & Woets 1988; Perkins & Garcia 1999; Mack *et al.* 2000).

Il est aussi important d'étudier de nouveaux agents de lutte biologique potentiels car il y a très peu de diversité sur le marché et que l'efficacité du contrôle biologique n'est pas toujours garantie (van Lenteren 2012; van Lenteren *et al.* 2017). Depuis la fin du 20^e siècle, le nombre de nouveaux agents de lutte biologique disponibles décroît continuellement (van Lenteren 2012; Begum *et al.* 2017). La recherche en lutte biologique se concentre surtout sur les mêmes espèces modèles qui sont utilisés depuis plusieurs années (Sloggett 2005). La nette majorité des agents de lutte biologique sont des hyménoptères parasitoïdes (Gordh *et al.* 1999; Stiling & Cornelissen 2005; van Lenteren 2012). Parmi ce groupe d'insectes, seulement 765 des 65 000 espèces connues (~1%) ont été utilisés pour la lutte biologique (Gordh *et al.* 1999). Un autre exemple du manque de diversité en lutte biologique est le cas des coccinelles. Les coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae) sont d'importants prédateurs aphidiphages dont certaines espèces ont connu un franc succès en lutte biologique. Cependant, depuis 1995, près de 70% des études portant sur les

coccinelles aphidiphages se concentrent sur les mêmes 5 espèces modèles alors qu'il existe plus de 60 espèces potentiels (Sloggett 2005). Il y a donc un grand nombre d'espèces dont le potentiel pour la lutte biologique demeure inconnu.

1.1.2.2 QU'EST-CE QUI FAIT UN BON AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE?

Il y a plusieurs caractéristiques qui définissent un «bon» agent de lutte biologique. Coppel et Mertins (1977) élaborent une liste de 10 traits à étudier pour un agent de lutte biologique. Ils considèrent la compatibilité écologique, la synchronisation des cycles de vie, la réponse densité-dépendante, le potentiel reproducteur, la capacité à localiser le ravageur, la capacité de dispersion, la spécificité au ravageur visé, les habitudes et les besoins alimentaires, l'hyperparasitisme et la capacité de production commerciale. À ceci peut s'ajouter nombre d'autre caractéristiques, tel les interactions avec d'autres agents de lutte, des traits physiologique ou des facteurs génétiques (Legner & Bellows 1999; Barratt *et al.* 2010).

Dans une optique plus appliquée, certaines caractéristiques analogues à la liste décrite ci-haut étudiant l'écologie fondamentale d'un agent de lutte biologique sont très utiles pour en déterminer son efficacité. Une des caractéristiques les plus fondamentales dans l'étude de l'écologie d'un organisme est son cycle de vie. Dans le cas des insectes, ce cycle décrit les différents stades de développement, de la ponte de l'œuf à la mort de l'individu au stade adulte (Adams 2009). Bien connaître la durée et les habitudes de vie de chaque stade sont d'un grand intérêt pour l'élaboration d'un plan de lutte biologique efficace (Dixon *et al.* 1997; Soleyman-Nezhadiyan & Laughlin 1998; Stiling & Cornelissen 2005).

La mesure la plus directe de l'efficacité d'un agent de lutte biologique est sa capacité à éliminer le ravageur visé. Plus un agent de lutte est capable de réduire la taille de la

population du ravageur rapidement, plus il sera jugé efficace (Soleyman-Nezhadiyan & Laughlin 1998; Thompson & Hagen 1999; Stiling & Cornelissen 2005). Une voracité élevée est donc une caractéristique à maximiser pour un bon agent de lutte biologique prédateur.

Le type de lutte biologique utilisé et le système agricole visé vont avoir une influence sur les caractéristiques à prioriser chez un agent de lutte. Pour une lutte inondative ou inoculative en serre, la capacité de production commerciale est primordiale. Ces types de lutte biologique dépendent d'une production de masse efficace afin de produire une grande quantité d'agents de lutte au bon moment (Bale *et al.* 2008; Hoddle & Van Driesche 2009; van Lenteren 2012). Pour maintenir une production de masse commerciale, il faut bien connaître la biologie fondamentale de l'agent de lutte afin d'optimiser les conditions d'élevage et maximiser la capacité de reproduction afin d'augmenter le rendement. Le potentiel reproducteur est aussi important en lutte inoculative puisque les agents de lutte introduits se reproduisent dans le système agricole et effectuent un contrôle biologique sur plusieurs générations (van Lenteren & Woets 1988; Hoddle & Van Driesche 2009). Dans le cas où plusieurs agents de lutte seraient utilisés simultanément, la spécificité au ravageur visé est à maximiser et le potentiel d'hyperparasitisme est à minimiser afin de réduire les effets antagonistes.

1.2 SERRES

La superficie mondiale des serres est d'environ de 2800 km² et est utilisée essentiellement à la production de légumes (~65%) et de plantes ornementales (~35%) (Parrella *et al.* 1999).

1.2.1 LUTTE BIOLOGIQUE EN SERRES

La lutte biologique en serres a connu ses débuts dans les années 1920-1930 avec le parasitoïde *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera : Aphelinidae) contre l'aleurode des serres *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera : Aleyrodidae) en culture de tomates (Hussey & Bravenboer 1974; van Lenteren & Woets 1988; Parrella *et al.* 1999). Beaucoup de recherches en matière de lutte biologique en serres ont été effectuées aux Pays-Bas et au Royaume-Uni, car à la fin des années 1960, la plus grande part des serres de production agricoles et ornementales mondiales se trouvaient dans ces deux pays (van Lenteren & Woets 1988; Parrella *et al.* 1999). Le développement de la lutte biologique a ralenti après la Seconde Guerre mondiale à cause de l'introduction de nouveaux pesticides chimiques (Hussey & Bravenboer 1974; Parrella *et al.* 1999). Le phénomène de résistance des ravageurs aux pesticides a provoqué un retour à l'utilisation de la lutte biologique (Hussey & Bravenboer 1974; Parrella *et al.* 1999; Devine & Denholm 2009).

Présentement, il y a plus de 325 agents de luttés commercialisés pour le contrôle biologique en serres à travers le monde (van Lenteren *et al.* 2017). De ces agents de lutte, près de la moitié (47%) ont été mis au point dans les années 1990, soit 153 espèces (van Lenteren *et al.* 2017). Par contre, depuis le début du nouveau millénaire, seuls 84 nouveaux agents de lutte biologique (26%) ont été développés (van Lenteren *et al.* 2017). À la fin du 20^e siècle, un peu plus de 5% des serres commerciales à travers le monde utilisaient la lutte biologique sur une base régulière pour le contrôle de ravageurs (Parrella *et al.* 1999). La lutte biologique en serre est appliquée au Québec depuis environ 30 ans avec 20 agents de lutte utilisés de manière courante (Carrier 2013). Les principaux ravageurs en serres au Québec sont les aleurodes (Hemiptera : Aleyrodidae), les pucerons (Hemiptera : Aphididae), les tétranyques (Trombidiformes : Tetranychidae) et les thrips (Thysanoptera : Thripidae) (Carrier 2013; RAP 2016).

Les insectes représentent la nette majorité (80%) des agents de lutte biologique commercialisés à travers le monde (van Lenteren *et al.* 2017). Les acariens prédateurs représentent 16% des agents de lutte (van Lenteren *et al.* 2017). Parmi les insectes utilisés en lutte biologique, près de la moitié (48%) sont des hyménoptères (van Lenteren *et al.* 2017). Les diptères constituent seulement 3,7% (12 espèces) de tous les agents de lutte biologique utilisés en serres (van Lenteren *et al.* 2017). En Amérique du nord, un seul diptère aphidiphage est commercialisé pour une utilisation en serres, soit la cécidomyie du puceron, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae) (van Lenteren *et al.* 2017).

1.2.2 SERRES AU QUÉBEC/CANADA

La production agricole en serres est en expansion au Canada. Dans les années 1980, les serres horticoles et de production de légumes occupaient une superficie combinée de 200 ha au Canada (van Lenteren & Woets 1988). En 2015, le Canada comptait 658 fermes de production de légumes en serres sur une superficie d'un peu plus de 1 400 ha produisant 581 677 tonnes métriques de légumes (Agriculture et Agroalimentaire Canada 2016). Ces nombres grimpent à 633 573 tonnes métriques produits sur 1 685 ha en 2017 (Statistique Canada 2018). La production de légumes en serres au Canada représente près de 1,3\$ milliards (Agriculture et Agroalimentaire Canada 2016). Le Québec se situe au 3^e rang pour la production de légumes en serres au Canada, derrière l'Ontario et la Colombie-Britannique, avec près de 100 ha de superficie récoltée (MAPAQ 2016; Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2016; Statistique Canada 2018). Ceci représente 7% de la superficie totale en serres au Canada (Agriculture et Agroalimentaire Canada 2016; Statistique Canada 2018). À l'échelle nationale, la tomate constitue la culture la plus importante avec 266 845 tonnes métriques produites en 2015 pour une valeur à la ferme de près de 517\$ millions

(Agriculture et Agroalimentaire Canada 2016). La culture de la tomate représente 38% de la superficie total des légumes en serres au Canada (Agriculture et Agroalimentaire Canada 2016). S'en suivent le concombre, le poivron et la laitue comme cultures agricoles d'importance. Au Québec, la production de légumes en serres présente une valeur de plus de 1\$ milliard avec près de 400 productions sur le territoire de la province (SPSQ 2011; MAPAQ 2016).

1.3 SYSTÈME BIOLOGIQUE

1.3.1 LA MOUCHE ARGENTÉE *LEUCOPIS GLYPHINIVORA* TANASIJTSHUK (DIPTERA : CHAMAEMYIIDAE) : AGENT DE LUTTE BIOLOGIQUE POTENTIEL

La chamémyie *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera : Chamaemyiidae) est une petite mouche de couleur grise dont le stade larvaire est un prédateur naturel des pucerons (Tanasijtshuk 1986; Canale *et al.* 2002; Rad *et al.* 2003; Raspi & Ebejer 2008; Satar *et al.* 2015). Cependant, peu d'informations sont connues concernant sa biologie fondamentale et son efficacité pour la lutte biologique en serres contre les pucerons. À noter que les différentes espèces de *Leucopis* spp. se ressemblent grandement, rendant ainsi les erreurs d'identification relativement fréquentes (McAlpine 1977). Les larves de Chamaemyiidae sont semblables aux larves de Syrphidae (Diptera). La principale caractéristique qui différencie ces deux familles de diptères porte sur les tubes spiraculaires postérieurs qui sont séparés à la base pour les Chamaemyiidae alors qu'ils se touchent à la base pour les Syrphidae (McAlpine & Tanasijtshuk 1972; McLean 1992; Völkl *et al.* 2007).

La répartition géographique exacte de *L. glyphinivora* est inconnue. Elle a été retrouvée dans plusieurs pays de l'hémisphère nord, soit la Russie (Tanasijtshuk

1986; Natchuk & Bagachanova 2013), l'Ukraine (Tanasijtshuk 1986; Stefanovska *et al.* 2006), la Finlande (Kahanpää 2014), la Lituanie (Lutovinovas *et al.* 2003), la Roumanie (Mustață *et al.* 2010), la Turquie (Düzgüneş *et al.* 1982; Satar *et al.* 2015), l'Iran (Rad *et al.* 2003; Rakhshani *et al.* 2010; Mehrparvar *et al.* 2016) et les États-Unis (Carroll & Hoyt 1984; Kaiser *et al.* 2007; Noma & Brewer 2008; Brewer & Noma 2010). Il semblerait que les différentes espèces de *Leucopis* spp. aient une grande répartition à travers l'hémisphère nord, se retrouvant dans les zones paléarctique et/ou néarctique (Kovalev *et al.* 1991; Rakhshani *et al.* 2010; Benelli *et al.* 2014; Preisser *et al.* 2014; Zhou *et al.* 2014; Kohler *et al.* 2016).

Bien que *L. glyphinivora* ait été peu étudié pour son utilisation en lutte biologique, plusieurs autres espèces de *Leucopis* spp. ont été au cœur de diverses recherches. En milieu agricole, *L. ninae* Tanasijtshuk a été utilisé contre le puceron russe du blé *Diuraphis noxia* Mordvilko (Hemiptera : Aphididae) (Gaimari & Turner 1997; Mohamed *et al.* 2000; Noma *et al.* 2005). Dans les forêts de conifères à l'ouest de l'Amérique du Nord, *L. argenticollis* Zetterstedt et *L. piniperda* Malloch ont été évalués pour leur efficacité contre *Adelges tsugae* Annand (Hemiptera : Adelgidae) (Wallace & Hain 2000; Preisser *et al.* 2014; Kohler *et al.* 2016), et *L. hennigrata* McAlpine a été étudié pour contrôler *Adelges picea* Ratzeburg (Hemiptera : Adelgidae) (Humble 1994). Le genre *Leucopis* spp. dans son ensemble présente donc un potentiel pour une utilisation en lutte biologique.

1.3.1.1 CYCLE VITAL ET TAUX DE SURVIE

Le temps de développement chez *L. glyphinivora* varie selon la température, des températures plus chaudes favorisant un développement plus rapide (Gaimari & Turner 1996a; Canale *et al.* 2002). La période d'incubation des œufs est d'environ 2-3 jours, mais elle peut s'étirer si la température descend en bas de 20 °C (Canale *et al.*

2002; Rad *et al.* 2003). Ceci est comparable à une autre espèce du même genre, soit *L. verticalis* Malloch (Sluss & Foote 1971). Cependant, chez *L. pinicola* Malloch, la période d'incubation des œufs peut durer jusqu'à 10 jours lorsque maintenus en laboratoire à des températures variant entre 21°C et 25°C (Sluss & Foote 1973).

Les différentes espèces de *Leucopis* spp. étudiées à ce jour ont toutes trois stades de développement larvaires (Sluss & Foote 1971, 1973; McAlpine & Tanasijtshuk 1972; Tracewski 1983; Gaimari & Turner 1996a, 1997). La période de développement larvaire pour *L. glyphinivora* passe aussi par trois stades et les larves entrent en nymphose 11 jours après l'éclosion à 25°C (Rad *et al.* 2003). Ceci se rapproche de ce qui est observé avec *L. ninae* Tanasijtshuk et *L. gaimarii* à des températures entre 20°C et 26°C et élevés sur de l'orge *Hordeum vulgare* (var. Steptoe) avec *D. noxia* (Gaimari & Turner 1996a). Cependant, *L. verticalis* et *L. pinicola* ont un développement larvaire plus long que *L. glyphinivora*. À température ambiante (21°C-25°C), il est d'environ 15 jours pour *L. verticalis* et s'étire jusqu'à 24 jours pour *L. pinicola* (Sluss & Foote 1971, 1973). Peu d'informations sont disponibles quant au comportement larvaire de *L. glyphinivora*. Les larves de *Leucopis* spp. semblent être plutôt diurnes, les larves de *L. ninae* et de *L. gaimarii* devenant moins actives vers 19h (Gaimari & Turner 1997).

La durée du stade nymphal chez *L. glyphinivora* est d'environ huit jours (Rad *et al.* 2003). Ceci est un peu plus rapide par rapport à ce qui est observé avec d'autres espèces du genre *Leucopis* spp. en Amérique du Nord (Sluss & Foote 1971, 1973; Gaimari & Turner 1996a). Chez *L. glyphinivora*, le cycle de développement peut se compléter en 20 jours lorsqu'il fait chaud (> 25 °C) et s'étirer jusqu'à 38 jours lorsqu'il fait plus froid (< 20 °C) (Canale *et al.* 2002; Rad *et al.* 2003). À 16 °C, les larves vont éclore de leurs œufs mais sont incapables de compléter leur cycle de développement jusqu'au stade adulte (Canale *et al.* 2002).

Les taux de survie des divers stades immatures sont inconnus pour *L. glyphinivora*. Deux espèces de *Leucopis* spp. non-identifiées, l'une s'attaquant aux pucerons et l'autre aux adelgides, ont un taux de survie variant entre 19% et 50% (Valenti *et al.* 1996; Grubin *et al.* 2011).

Les adultes s'étant accouplés ont une longévité de huit jours chez *L. glyphinivora* (Rad *et al.* 2003). Ceci est nettement inférieur à ce qui a été observé avec *L. verticalis*, qui a une longévité adulte dépassant les 20 jours en laboratoire (Sluss & Foote 1971, 1973). Cependant, ces auteurs ne précisent pas le statut accouplé ou non des individus. Les femelles *L. glyphinivora* ont une fécondité moyenne de 35,7 œufs avec *A. fabae* sur *Vicia faba* (Rad *et al.* 2003). Ceci est relativement faible comparé à d'autres espèces de *Leucopis* spp. En effet, *L. verticalis* va pondre jusqu'à 90 œufs sur des plants d'if du japon *Taxus cuspidata* infestés de cochenilles blanches *Pseudococcus cryptus* (Hemiptera : Pseudococcidae) (Sluss & Foote 1971). Cette ponte s'étire sur une période de 14 jours (Sluss & Foote 1971). Le comportement de reproduction est peu connu chez *L. glyphinivora*. Les femelles *Leucopis* spp. vont pondre près ou dans la colonie de pucerons servant comme ressource alimentaire aux larves (Sluss & Foote 1971, 1973; Tracewski 1983; Gaimari & Turner 1997). Les femelles vont pondre deux à cinq œufs en petits groupes dans une même colonie (Sluss & Foote 1971, 1973). Chez *L. ninae* et *L. gaimarii*, l'accouplement se produit au crépuscule (Gaimari & Turner 1997).

1.3.1.2 ALIMENTATION ET VORACITÉ

Comme pour les autres espèces du genre *Leucopis* spp., les larves de *L. glyphinivora* s'alimentent de petits hémiptères au corps mou du sous-ordre Sternorrhyncha (i.e. Aphididae, Phylloxeridae, Adelgidae et Coccidae) (McAlpine 1960; McLean 1992;

Raspi 1996; Valenti *et al.* 1996; Canale *et al.* 2002; Rad *et al.* 2003; Benelli *et al.* 2014; Zhou *et al.* 2014; Satar *et al.* 2015). *Leucopis glyphinivora* est reconnue comme une des espèces de *Leucopis* spp. les plus polyphages, s'attaquant à près de 80 espèces de proies sur plus de 70 plantes hôtes différentes (Carroll & Hoyt 1984; Tanasijtshuk 1986; Rad *et al.* 2003; Kaiser *et al.* 2007; Noma & Brewer 2008; Raspi & Ebejer 2008; Bokina 2009; Brewer & Noma 2010; Mustață *et al.* 2010; Rakhshani *et al.* 2010; Satar *et al.* 2015; Mehrparvar *et al.* 2016). Un tableau des plantes hôtes et des proies associées au chamaemyides du genre *Leucopis* Meigen est présenté à l'Appendice A.

Peu d'informations sont connues concernant le comportement de prédateur chez *L. glyphinivora*. Les larves se déplacent entre différentes colonies de pucerons sur un même plant et tendent à quitter les petites colonies de gros pucerons en faveur de plus grosses colonies constituées de petits pucerons (Rad *et al.* 2003). Le comportement de prédateur semble très variable parmi les différentes espèces de *Leucopis* spp. Chez *L. verticalis*, le 1^{er} stade larvaire démontre un comportement de prédation actif, se déplaçant rapidement sur la plante hôte à la recherche de proies. Les 2^e et 3^e stades sont plutôt passifs et restent dans la colonie de cochenilles *Pseudococcus comstockii* Kuwana (Hemiptera : Pseudococcidae) leur servant de source de nourriture (Sluss & Foote 1971). Les larves de stade 3 chez *L. annulipes* Zetterstedt sont aussi passives et se déplacent peu parmi la colonie de proies (Fréchette *et al.* 2008). Ceci est en contraste avec *L. pinicola*, où les larves de stades 1 et 2 restent dans leur colonie de *Pineus strobi* Hartig (Hemiptera : Adelgidae) natale alors que les larves de stade 3 se déplacent entre les colonies (Sluss & Foote 1973). Tous les stades larvaires chez *L. ninae* et *L. gaimarii* se déplacent activement à la recherche de *D. noxia* (Gaimari & Turner 1997). Les larves de ces espèces s'attaquent aux pucerons dès leur éclosion (Gaimari & Turner 1997).

La voracité exacte de *L. glyphinivora* est encore méconnue. Cependant, ce trait a été étudié chez d'autres espèces du genre *Leucopis* spp. en Amérique du nord. Une larve de *L. ninae* va consommer environ 90 nymphes de *D. noxia* au long de son développement. Chez *L. gaimarii*, la consommation larvaire totale est d'environ 102 nymphes *D. noxia* (Gaimari & Turner 1996a, 1997). Une voracité nettement moins élevée est notée pour *L. pinicola*, où les larves vont consommer seulement cinq à 12 *P. strobi* à chaque stade de développement (Sluss & Foote 1973). Les larves de *L. pinicola* de stade 1 s'attaquent aux œufs de *P. strobi* alors que les larves de stade 2 et 3 s'attaquent principalement aux nymphes et aux adultes (Sluss & Foote 1973). En Floride, une population de *L. americana* a été observée ayant une voracité quotidienne de 17 *Aphis spiraecola* Patch (Hemiptera : Aphididae) (Miller 1928). Le nombre de pucerons consommés augmente à chaque stade de développement larvaire du chamaemyide (Sluss & Foote 1973; Gaimari & Turner 1996a). Les adultes *Leucopis* spp. s'alimentent principalement de liquides sucrés, tel du miellat (McLean 1992; Gaimari & Turner 1997; Benelli *et al.* 2014).

1.3.2 LA CÉCIDOMYIE DU PUCERON *APHIDOLETES APHIDIMYZA* RONDANI (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE) : AGENT DE LUTTE COMMERCIALE

La cécidomyie du puceron, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae) est un moucheron ayant un stade larvaire aphidiphage (Malais & Ravensberg 2006). Les larves sont de petits asticots vermiformes mesurant environ 0,3 mm de long à l'éclosion et allant jusqu'à 3,0 mm de long à la fin de leur cycle larvaire (Markkula & Tiittanen 1985). Cette espèce est étudiée depuis le milieu du 19^e siècle comme un ennemi naturel des pucerons (Malais & Ravensberg 2006; Powell & Pell 2007). Ce n'est cependant qu'en 1976 qu'un système simple et efficace d'élevage de masse est mis au point pour permettre son utilisation en lutte biologique

(Markkula & Tiittanen 1976; van Lenteren & Woets 1988; Powell & Pell 2007). Depuis, *A. aphidimyza* est devenu un important agent de lutte, surtout dans les serres de production de légumes (Markkula & Tiittanen 1985; van Lenteren & Woets 1988).

Chez *A. aphidimyza*, la reproduction se produit surtout dans les périodes crépusculaires (Malais & Ravensberg 2006). Les femelles vont chercher de manière très efficace des plants infestés avec une forte densité de pucerons pour y pondre (Harris 1973; Lucas & Brodeur 1999; Malais & Ravensberg 2006; Völkl *et al.* 2007). Les femelles peuvent se disperser environ 36 m autour du point de lâcher et sont particulièrement efficaces pour retrouver les foyers d'infestation de pucerons, ce qui a fait la popularité d'*A. aphidimyza* pour la lutte biologique en serres (Markkula & Tiittanen 1985; van Schelt & Mulder 2000; Alotaibi 2008). Les adultes s'accouplent rapidement suivant leur émergence et les femelles vont pondre entre 50 et 150 œufs dans les trois jours suivant (Harris 1973; Havelka & Zemek 1999; Malais & Ravensberg 2006). Des températures chaudes et une humidité relative élevée vont favoriser une forte ponte (Mansour 1976; Malais & Ravensberg 2006). L'espèce de puceron et l'alimentation des femelles, autant au stade larvaire qu'au stade adulte, vont aussi influencer la fécondité (Havelka & Růžička 1984; Havelka & Zemek 1999; Malais & Ravensberg 2006).

Cependant, *A. aphidimyza* n'est pas parfait. Les larves doivent effectuer leur nymphose au sol, où elles sont vulnérables à la prédation par les fourmis et à la dessiccation (van Schelt & Mulder 2000; Yukawa *et al.* 2008; Le Goff *et al.* 2016). Bien que les adultes ont une bonne capacité de dispersion, les larves sont très peu mobiles, ne pouvant se déplacer plus de 63 mm sans s'alimenter avant de mourir (Wilbert 1973). Un taux de mortalité important est aussi observé chez les adultes au moment de l'émergence, plusieurs étant incapables de sortir du substrat (Yukawa *et al.* 2008). Enfin, une réduction de la photopériode induit la diapause chez *A.*

aphidimyza faisant en sorte que cet agent de lutte peut difficilement être utilisé tout au long de l'année (Parrella *et al.* 1999; Völkl *et al.* 2007).

1.3.2.1 CYCLE VITAL ET TAUX DE SURVIE

Le cycle de développement complet varie de 15 à 50 jours selon la qualité de l'alimentation et les conditions environnementales, des températures plus chaudes favorisant un développement rapide (Harris 1973; Malais & Ravensberg 2006; Völkl *et al.* 2007). La période d'incubation des œufs varie généralement entre trois et quatre jours (Harris 1973). Le développement larvaire varie entre trois jours à 27°C et près de sept jours à 15°C (Uygun 1971). C'est au stade nymphal que les populations sauvages vont faire leur diapause hivernale (Harris 1973; Malais & Ravensberg 2006; Völkl *et al.* 2007). Cette diapause est induite suite au raccourcissement de la photopériode et à une baisse de température (Parrella *et al.* 1999; Völkl *et al.* 2007). En lutte biologique, c'est au stade de nymphe qu'*A. aphidimyza* est distribué aux producteurs et appliqué en serres (Parrella *et al.* 1999; Alotaibi 2008). Le niveau d'humidité du substrat serait un facteur important pour le bon développement du stade nymphal chez *A. aphidimyza* (Yukawa *et al.* 2008; Le Goff *et al.* 2016). L'émergence des adultes a lieu 12 à 14 jours après le début de la nymphose à 21°C (Uygun 1971). La longévité des adultes est d'environ cinq jours, mais peut s'étirer jusqu'à 14 jours pour les femelles maintenues en laboratoire (Harris 1973; Yukawa *et al.* 2008).

Le développement complet, soit de la ponte de l'œuf jusqu'à la mort de l'adulte, s'étend sur une période d'environ un mois (Völkl *et al.* 2007). *Aphidoletes aphidimyza* présente un ratio des sexes d'environ 1♂:1♀ lorsque produit commercialement dans des élevages de masse (Heimpel & Lundgren 2000). Le taux

de survie immature varie entre 33% et 85% (Havelka & Zemek 1988). Le taux de survie est plus élevé pour des températures d'environ 20°C (Havelka & Zemek 1988).

1.3.2.2 ALIMENTATION ET VORACITÉ

Les larves d'*A. aphidimyza* sont prédatrices et s'alimentent de différentes espèces de pucerons (Lucas & Brodeur 2001; Völkl *et al.* 2007). Presqu'immédiatement après l'éclosion, les larves vont commencer à chercher des pucerons pour s'alimenter (Harris 1973; Malais & Ravensberg 2006; Völkl *et al.* 2007). Les larves vont attaquer entre cinq et 100 pucerons durant leur développement selon l'espèce de puceron et leur taille (Roberti 1946; George 1957; Nijveldt 1966; Uygun 1971; Malais & Ravensberg 2006; Völkl *et al.* 2007). Il y aurait un phénomène de «gaspillage» qui se produit où *A. aphidimyza* tue plus de pucerons que nécessaire pour compléter son développement (Dunn 1949; Harris 1973), ce qui est un trait fort intéressant pour la lutte biologique. Havelka et Růžička (1984) ont démontré que le puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hemiptera : Aphididae) est préférable au puceron noir de la fève *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera : Aphididae) pour maintenir des élevages d'*A. aphidimyza* sur plusieurs générations.

Ce qui est particulier avec *A. aphidimyza* est son mode de prédation «furtif» (Lucas & Brodeur 2001). Les larves d'*A. aphidimyza* vivent au sein des colonies de pucerons leur servant de proies sans toutefois déclencher de réactions de défenses significatives chez ces derniers (Lucas & Brodeur 2001). La prédation furtive permet à l'agent de lutte d'éviter les prédateurs en utilisant un effet de dilution (Lucas & Brodeur 2001) et un effet de horde égoïste (Dumont *et al.* 2015). Ce dernier effet dicte qu'un individu ayant une position au centre d'un groupe présente moins de risques d'être attaqué par un prédateur par rapport aux individus placés plus en bordure (Hamilton, 1971). Dans des cas où les agents de lutte sont des prédateurs généralistes, ceux-ci

vont non seulement attaquer le ravageur visé mais aussi s'attaquer entre eux dans un phénomène appelé la prédation intragilde (IGP) (Polis *et al.* 1989; Rosenheim *et al.* 1995; Müller & Brodeur 2002; Lucas 2005, 2012; Lucas & Rosenheim 2011). Un agent de lutte furtif pourra cependant éviter l'IGP lorsque les densités de proies sont suffisantes.

Bien que la prédation furtive n'ait jamais été observée à proprement dite chez *L. glyphinivora*, ce comportement est présent avec *L. annulipes* (Fréchette *et al.* 2008). Les larves de *Leucopis* spp. sont aussi reconnues pour ne pas être remarquées par les fourmis s'occupant de colonies de pucerons (McLean 1992; Guénard 2007). Les fourmis sont connues pour défendre les colonies de pucerons contre des prédateurs actifs (Katayama & Suzuki 2003; Stewart-Jones *et al.* 2008) mais ignorent les prédateurs furtifs (McLean 1992; Sentis *et al.* 2012). Il y a donc un potentiel de prédation furtive chez *L. glyphinivora*.

Tableau 1.1 Comparaison des traits d'histoire de vie entre *Aphidoletes aphidimyza*, *Leucopis glyphinivora* et *Leucopis* spp.

Trait	<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	<i>Leucopis glyphinivora</i>	<i>Leucopis</i> spp.
Incubation des œufs	2 à 4 jours ⁶	2 à 3 jours ^{15, 16}	2 à 10 jours ⁸
Développement larvaire	3 à 7 jours ⁶	11 jours ¹⁶	6 à 24 jours ^{5, 8, 10}
Développement nymphal	12 à 14 jours ⁶	8 jours ¹⁶	8 à 14 jours ^{5, 8, 10}
Longévité imaginale	5 à 14 jours ^{7, 19}	8 jours pour des adultes reproducteurs ¹⁶	20 à 30 jours ⁸
Fécondité	70 à 150 œufs ^{7, 13, 17}	36 ¹⁶	90 œufs ⁵
Taux de survie	33% à 85% ⁹	Inconnu	19% à 50% ^{11, 20}
Voracité	Total = 5 à 100 ^{2, 3, 4, 6, 17}	Inconnue	Total = 25 à 118 ^{1, 8, 10, 12}
Comportement de prédation	Furtif ¹⁴	Inconnu	Variable ^{5, 8, 12, 18}

¹ Miller 1928 ; ² Roberti 1946 ; ³ George 1957 ; ⁴ Nijveldt 1966 ; ⁵ Sluss & Foote 1971 ; ⁶ Uygun 1971 ; ⁷ Harris 1973 ; ⁸ Sluss & Foote 1973 ; ⁹ Havelka & Zemek 1988 ; ¹⁰ Gaimari & Turner 1996a ; ¹¹ Valenti *et al.* ; ¹² Gaimari & Turner 1997 ; ¹³ Havelka & Zemek 1999 ; ¹⁴ Lucas & Brodeur 2001 ; ¹⁵ Canale *et al.* 2002 ; ¹⁶ Rad *et al.* 2003 ; ¹⁷ Malais & Ravensberg ; ¹⁸ Fréchette *et al.* 2008 ; ¹⁹ Yukawa *et al.* 2008 ; ²⁰ Grubin *et al.* 2011

1.3.3 PUCERONS (HEMIPTERA : APHIDIDAE)

Les pucerons (Hemiptera : Aphididae) sont de petits insectes au corps mou et sont des ravageurs agricoles d'une grande importance (Blackman & Eastop 2007; Miller & Footitt 2009; Sorensen 2009). Les différentes cultures agricoles et ornementales à travers le monde servent d'hôtes à plus de 100 espèces de pucerons (Blackman & Eastop 2007). Leur développement rapide et leur mode de reproduction vivipare fait

en sorte que les populations de pucerons peuvent croître de façon fulgurante (Kindlmann & Dixon 1989; Malais & Ravensberg 2006; Awmack & Leather 2007).

Les pucerons vont causer des dommages aux cultures de différentes façons. Les pucerons s'alimentent de la sève élaborée dans le phloème en piquant les plantes avec leur rostre (Pettersson *et al.* 2007; Quisenberry & Ni 2007; Sorensen 2009; Dedryver *et al.* 2010). Les lésions causées par ces piqures de nutrition constituent des portes d'entrées pour des pathogènes. Les pucerons eux-mêmes sont aussi des vecteurs de maladies végétales, transmettant différents virus (Blackman & Eastop 2007; Katis *et al.* 2007; Sorensen 2009; Dedryver *et al.* 2010). Le miellat excrété par les pucerons favorise également le développement d'un type de moisissure, la fumagine (Hussey & Bravenboer 1974; Parrella *et al.* 1999; Quisenberry & Ni 2007). Cette fumagine, noire, se développe sur les feuilles des plantes et inhibe leurs capacités de photosynthèse (Douglas 2009; Miller & Footitt 2009; Sorensen 2009; Van Driesche *et al.* 2010).

Trois espèces de pucerons ont servi de modèles pour cette étude, à savoir le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer, le puceron du melon et du cotonnier *Aphis gossypii* Glover et le puceron vert et rose de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* Thomas. Ces pucerons sont reconnus comme d'important ravageurs pour les cultures en serres à travers le monde (Hussey & Bravenboer 1974; Parrella *et al.* 1999; Malais & Ravensberg 2006; Blackman & Eastop 2007; Sorensen 2009). Comme la plupart des pucerons, ceux-ci connaissent une croissance de population remarquable. Chez *A. gossypii*, le nombre d'individus peut décupler à chaque semaine dans des conditions favorables (Hussey & Bravenboer 1974). Ces espèces sont toutes relativement polyphages et peuvent transmettre plusieurs différents virus à la plante hôte (Malais & Ravensberg 2006; Blackman & Eastop 2007). *Myzus persicae* et *M. euphorbiae* sont d'importants ravageurs dans les cultures de

Solanacées alors qu'*A. gossypii* est particulièrement problématique pour les cultures de Cucurbitacées (Malais & Ravensberg 2006; Blackman & Eastop 2007). *Macrosiphum euphorbiae* est reconnu pour causer une nécrose des tissus attaqués alors que *M. persicae* et *A. gossypii* causent des pseudogalles (Quisenberry & Ni 2007). Chacune de ces espèces présentent aussi un certain niveau de résistance aux insecticides, particulièrement *M. persicae* (Foster *et al.* 2007; Devine & Denholm 2009).

1.4 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

Objectif principal : Établir le potentiel de *Leucopis glyphinivora* pour la lutte biologique contre les pucerons en serres et le comparer à un agent de lutte biologique disponible commercialement, *Aphidoletes aphidimyza*.

Objectif 1 : Décrire et comparer la biologie et l'écologie fondamentale de *L. glyphinivora* avec ce qui en est pour *A. aphidimyza*.

Sous-objectif 1.1 : Cycle vital et mortalité en laboratoire

Décrire le cycle de développement complet à chaque stade de vie, de la ponte de l'œuf jusqu'à la mort de l'adulte chez *L. glyphinivora* et comparer avec *A. aphidimyza*.

Hypothèse 1.1 : *L. glyphinivora* aura un cycle de développement plus long qu'*A. aphidimyza*.

Justification : Le cycle de développement d'autres espèces du genre *Leucopis* spp. est plus long par rapport à ce qui est observé avec *A. aphidimyza*. Ceci laisse à croire

que la tendance sera similaire chez *L. glyphinivora* (Uygun 1971; Gaimari & Turner 1996c; Canale *et al.* 2002; Rad *et al.* 2003; Malais & Ravensberg 2006).

Hypothèse 1.2 : *L. glyphinivora* aura un taux de survie plus faible par rapport à *A. aphidimyza*.

Justification : Le cycle de développement plus long chez *L. glyphinivora* (voir Hypothèse 1.1) mènera à une réduction de son taux de survie immature par rapport à *A. aphidimyza* (Roff 1980, 1981; Šešlija & Tucić 2003).

Sous-Objectif 1.2 : Voracité en laboratoire

Mesurer la voracité tout au long du développement larvaire chez *L. glyphinivora* et comparer avec *A. aphidimyza*.

Hypothèse 1.3 : *L. glyphinivora* aura une voracité supérieure à celle d'*A. aphidimyza*.

Justification : La voracité de plusieurs autres espèces de *Leucopis* spp. est légèrement supérieure par rapport à ce qui est observé avec *A. aphidimyza*. Il est donc probable de voir une tendance similaire avec *L. glyphinivora* (Nijveldt 1966; Uygun 1971; Sluss & Foote 1973; Gaimari & Turner 1996a, 1997; Malais & Ravensberg 2006). De plus, le cycle de développement plus lent chez *L. glyphinivora* (voir Hypothèse 1.1) lui laisserait plus de temps pour consommer un plus grand nombre de proies.

Objectif 2 : Mesurer et comparer l'efficacité de prédation de *L. glyphinivora* et d'*A. aphidimyza* en conditions de serre.

Hypothèse 2 : *L. glyphinivora* aura une meilleure efficacité de prédation en serre qu'*A. aphidimyza*.

Justification : La principale mesure de l'efficacité d'un agent de lutte biologique est sa capacité à réduire la densité de la population de ravageurs. Ceci se traduit par une forte voracité pour des agents de lutte prédateurs tels que *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza*. La plus grande voracité prévue chez *L. glyphinivora* (voir Hypothèse 1.3) se traduira donc par une plus grande efficacité en conditions de serre.

Objectif 3 : Mesurer le potentiel d'une utilisation conjointe de *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza* pour la lutte biologique.

Hypothèse 3 : Il n'y a pas d'effet antagoniste entre *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza*.

Justification : *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza* sont des prédateurs peu actifs et très probablement furtifs avec une alimentation spécialiste aphidiphage. Ceci laisse à croire qu'il y ait peu d'effets antagonistes entre *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza* lorsque les deux prédateurs sont utilisés ensemble (Sluss & Foote 1971, 1973; Tanasijtshuk 1986; Lucas & Brodeur 2001; Fréchette *et al.* 2008).

CHAPITRE II

LEUCOPIS GLYPHINIVORA TANASIJTSHUK (DIPTERA: CHAMAEMYIIDAE),
A NEW APHIDOPHAGOUS BIOCONTROL AGENT; DEVELOPMENT,
SURVIVAL AND COMPARISON WITH *APHIDOLETES APHIDIMYZA*
RONDANI (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE)

Stephane Barriault, António O. Soares, Stephen D. Gaimari, Eric Lucas

Publié en ligne à la revue *Bulletin of Entomological Research* le 16 octobre 2018

DOI : 10.1017/S0007485318000767

2.1 RÉSUMÉ/ABSTRACT

La mouche argentée *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera : Chamaemyiidae) est un prédateur aphidiphage à son stade larvaire. Notre étude décrit le cycle vital de *L. glyphinivora* et évalue son potentiel en tant qu'agent de lutte biologique. Le développement, la survie et la longévité de *L. glyphinivora* ont été observés et comparés avec la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae). Les essais ont été réalisés dans des conditions de laboratoire dans des boîtes de Petri avec le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera : Aphididae) sur des feuilles de pomme de terre. *Leucopis glyphinivora* avait un cycle de vie 42% plus long qu'*A. aphidimyza*. Le développement larvaire était 27% plus long avec *L. glyphinivora* qu'avec *A. aphidimyza*. Le taux d'éclosion des œufs et le taux d'émergence des nymphes sont similaires pour les deux espèces, mais le taux de survie larvaire était 20% plus bas pour *L. glyphinivora* que pour *A. aphidimyza*. Le sex-ratio était approximativement 50% pour les deux espèces. Un temps de développement plus long au stade larvaire pourrait être un avantage en lutte biologique pour *L. glyphinivora* en lui permettant plus de temps pour exercer une pression de prédation sur les colonies de pucerons. Cependant, ceci pourrait être atténué par le faible taux de survie observé chez les larves de la mouche argentée.

Mots clés : *Aphidoletes aphidimyza*, Cycle de développement, *Leucopis glyphinivora*, *Myzus persicae*, Prédateur furtif, Taux de survie

The silver fly *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) is an aphidophagous predator during its larval stage. Our study describes the life cycle of *L. glyphinivora* and evaluates its potential as a biocontrol agent. The development, survival and longevity of *L. glyphinivora* were observed and compared with those of the aphid gall midge *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). Tests were conducted under laboratory conditions in Petri dishes with the green peach aphid *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae) on potato leaves. *Leucopis glyphinivora* had a 42 % longer life cycle than *A. aphidimyza*. Larval development was 27% longer in *L. glyphinivora* than in *A. aphidimyza*. Egg hatch rate and pupal emergence rate were similar in both species, but larval survival was 20% lower for *L. glyphinivora* than for *A. aphidimyza*. Sex ratio was approximately 50% in both species. A longer development time for *L. glyphinivora* in the larval stage could be an advantage for biocontrol by providing more time to exert predation pressure against aphids. However, this may be offset by the lower survival rate found in the silver fly larvae.

Key-words: *Aphidoletes aphidimyza*, development cycle, furtive predator, *Leucopis glyphinivora*, *Myzus persicae*, survival rate

2.2 INTRODUCTION

The use of chemical insecticides throughout the 20th century to control agricultural pests has led to insect resistance and a number of ecological and human health problems (Howarth 1991; Mack et al. 2000; Devine & Denholm 2009). Biocontrol programs using natural enemies to control pest populations have since been developed for both greenhouses and crop fields (van Lenteren & Woets 1988; Hoddle & Van Driesche 2009). Over 40 different species of aphidophagous insects are currently used for biocontrol worldwide (Powell & Pell 2007; Bale et al. 2008; van Lenteren et al. 2017). The silver fly *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) is a known aphid predator with a Holarctic distribution (Tanasijtshuk 1986; Kaiser et al. 2007; Satar et al. 2015). *Leucopis glyphinivora* feeds on more than 75 aphid species in over 30 genera, many of which are agricultural pests such as *Myzus persicae* Sulzer (Satar et al. 2015), *Aphis glycines* Matsumura (Kaiser et al. 2007) and *Aphis fabae* Scopoli (Rad et al. 2003). However, little is known about the biology and ecology of this species and how it can be used for biocontrol. Other species of the genus *Leucopis* Meigen can be found throughout the Holarctic region and prey on sternorrhynchus hemipterans (Tanasijtshuk 1986; Kohler et al. 2016), and a general review of the family's biology is presented in Gaimari (2010). Many species have been studied as biocontrol agents in forestry (Ross et al. 2011), such as *L. argenticollis* Zetterstedt and *L. piniperda* Malloch against *Adelges tsugae* Annand (Hemiptera: Adelgidae) (Grubin et al. 2011; Kohler et al. 2016) and *L. hennigrata* McAlpine against *A. picea* Ratzeburg (Hemiptera: Adelgidae) (McAlpine 1978; Humble 1994). Other species have been studied for biocontrol in agriculture, such as *L. ninae* Tanasijtshuk against *Diuraphis noxia* Mordvilko (Hemiptera: Aphididae) (Gaimari & Turner 1997; Mohamed et al. 2000; Noma et al. 2005) and *L. simplex* Loew is a predator of *Daktulosphaira vitifoliae* Fitch (Hemiptera: Phylloxeridae) (Stevenson 1967). This leads to believe that *L. glyphinivora* has potential to be an effective biocontrol agent.

Our main objective was to study the life cycle of *L. glyphinivora* in order to predict its potential as a biocontrol agent against aphids in an agricultural setting. Few recent studies have presented new candidates for biocontrol programs. Most studies published on the subject focus on a small number of model species that are easy to use and/or obtain (Sloggett 2005). Most biocontrol agents became available in the late 20th century, but this number has been declining ever since (van Lenteren 2012). Of the approximately 350 commercially available invertebrate biocontrol agents, 51% are hymenopterans (van Lenteren et al. 2017). For aphidophagous dipterans, biocontrol studies focus mainly on three families (Cecidomyiidae, Chamaemyiidae and Syrphidae) (Hagen et al. 1999), with three species, *Aphidoletes aphidimyza* Rondan (Cecidomyiidae), *Episyrphus balteatus* De Geer (Syrphidae) and *Sphaerophoria ruppellii* Wiedemann (Syrphidae), being commercially available (Völkl et al. 2007; van Lenteren et al. 2017).

The development and survival rates for each life stage were observed for *L. glyphinivora* and compared with a similar commercially available biocontrol agent, *A. aphidimyza*, which is also a dipteran with an aphidophagous larval stage, making it a suitable biological reference model for *L. glyphinivora*. It is hypothesized that *L. glyphinivora* will have slower development than *A. aphidimyza* because large insects usually develop more slowly than small ones (Tantawy & El-Helw 1970; Roff 1981; García-Barros 2000; Šešlija & Tucić 2003). Slower development is also positively correlated with adult longevity (Šešlija & Tucić 2003), but usually associated with a lower survival rate (Roff 1980, 1981; Šešlija & Tucić 2003).

2.3 MATERIALS AND METHODS

2.3.1 INSECT MATERIAL

Leucopis glyphinivora specimens came from an experimental colony held at the biocontrol laboratory of Université du Québec à Montréal since 2009. These individuals were collected as larvae on apple trees within or near colonies of *Aphis pomi* De Geer and *Aphis spiraecola* Patch (Hemiptera: Aphididae) at the scientific campus in Montréal, Canada. The lab colony was supplemented by *L. glyphinivora* collected on the scientific campus in 2016 as eggs, larvae and pupae on greater burdock with *Aphis fabae*. Multiple generations were reared in the laboratory using the Gaimari & Turner (1996b) method. Specimens reared from the colony were verified as *L. glyphinivora* by the third author, and voucher specimens reside in the California State Collection of Arthropods, Sacramento. Rearing cages were made from polyvinyl chloride frames (35 cm x 35 cm x 35 cm) and covered by sheets of muslin. These were used to house all life stages of *L. glyphinivora* as they were reared on *Myzus persicae* on potato plants, *Solanum tuberosum* L. (var. Norland). A sugar-water solution and a dry mix of sugar and brewer's yeast were added as food sources for adults. A non-infested or lightly infested plant was introduced weekly until a new generation of adults emerged. Plants were not discarded until 7 days following the beginning of adult emergence to ensure all pupae had completed development.

Aphidoletes aphidimyza specimens were obtained from a commercial supplier, Plant-Products Québec (Laval, Quebec, Canada). *Aphidoletes aphidimyza* were reared on potato plants infested with *M. persicae* in the same type of cages and following the same procedure as with *L. glyphinivora*. A sugar water solution was added as a food source for adults. Both *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* were kept under abiotic conditions of 24°C, RH 75%, 16L: 8D. As the process and terminology for the life

stage between the larval and adult stages for the two species under study differ, we use the terms “pupa/pupate”, as this effectively covers both situations.

2.3.2 PRE-IMAGINAL DEVELOPMENT AND SURVIVAL

Individuals of both species collected from the rearing cages at various development stages, were isolated in small Petri dishes (diameter = 5 cm) lined with a potato leaf on agar gel. Tests were kept in the same abiotic conditions as the rearing cages.

Eggs were collected from plants introduced 24h prior in the rearing cages to ensure they were all laid within the same 24h time frame. These eggs were used immediately for the incubation time trials. Eggs were observed every 24h until larval emergence, measuring egg incubation time and hatch rate.

More eggs were collected from the rearing cages for larval development trials. These eggs were individually isolated in Petri dishes and observed daily to begin larval development trials no more than 24h after hatching. Larvae were fed *ad libitum* with *M. persicae* and observed daily until pupation. Aphids were introduced into the Petri dish at the same time as the egg so larvae could feed immediately. Larval development time, survival rate and age at death (when it occurred) were recorded.

Third instar larvae were collected from the rearing cages, individually isolated in Petri dishes and observed daily to ensure pupal development time trials all began within a 24h time frame following pupation. Larvae were fed *ad libitum* with *M. persicae* until pupation. All remaining aphids were eliminated after pupation to remove any potential effects on development or survival. Pupae were observed every

24h until adult emergence, recording pupation time, adult emergence rate and adult sex.

2.3.3 ADULT LONGEVITY

A single unmated adult (male or female) was placed in a ventilated cylindrical plastic cage (height = 14.5 cm; diameter = 11.0 cm). For both predator species, a sugar water solution was added as a food source. A dry mix of brewer's yeast and sugar was placed in the *L. glyphinivora* cages as an additional food source. Adults used were collected as pupae from the rearing cages and isolated individually to ensure they remained unmated and emerged less than 24h beforehand. Adults were sexed and observed every 24h until death to measure mean longevity.

2.3.4 STATISTICAL ANALYSIS

All data underwent a Shapiro-Wilk test to determine if they followed a normal distribution prior to any subsequent analyses. Mean duration for each pre-imaginal life stage was compared between predators with a Wilcoxon rank-sum test. The proportion of time spent for each pre-imaginal stadium was compared amongst predators using a Pearson Chi-square analysis. A two-way ANOVA was conducted to test the effect of sex and species (independent factors) on mean pupation time and mean adult longevity (dependent factors). Mean sex ratio was compared amongst predators using a Pearson Chi-square analysis. Mean egg hatch rates, larval survival rates and pupal emergence rates were compared amongst predators using a Pearson Chi-square analysis. Daily larval survival was compared between predators with the Kaplan-Meier method and a Log-rank test. All statistical analyses were conducted using the R statistical software version 3.3.1 (R Development Core Team, 2016) and the Survival package was used for the Log-rank test.

2.4 RESULTS

2.4.1 IMMATURE DEVELOPMENT

Incubation time for *L. glyphinivora* eggs was 2.74 days, which was 41% longer than for *A. aphidimyza* (Wilcoxon; d.f. = 1; $W = 634$; $P < 0.001$) (Fig. 2.1A). Larval development time of *L. glyphinivora* was 8.36 days which was 42% longer than *A. aphidimyza* (Wilcoxon; d.f. = 1; $W = 91$; $P < 0.001$) (Fig. 2.1A). Pupation time for *L. glyphinivora* was longer than for *A. aphidimyza*, with 13.07 days and 8.70 days respectively (ANOVA2; $F_{1, 54} = 331.54$; $P < 0.001$) (Fig. 2.1B). Pupation time was not significantly different between sexes in both species (ANOVA2; $F_{1, 54} = 0.727$; $P = 0.398$) and there was no interaction between species and sex (ANOVA2; $F_{1, 54} = 0.121$; d.f. = 1; $P = 0.730$). There were no significant differences in the proportion of time spent in each immature development stage between predators (Table 2.1).

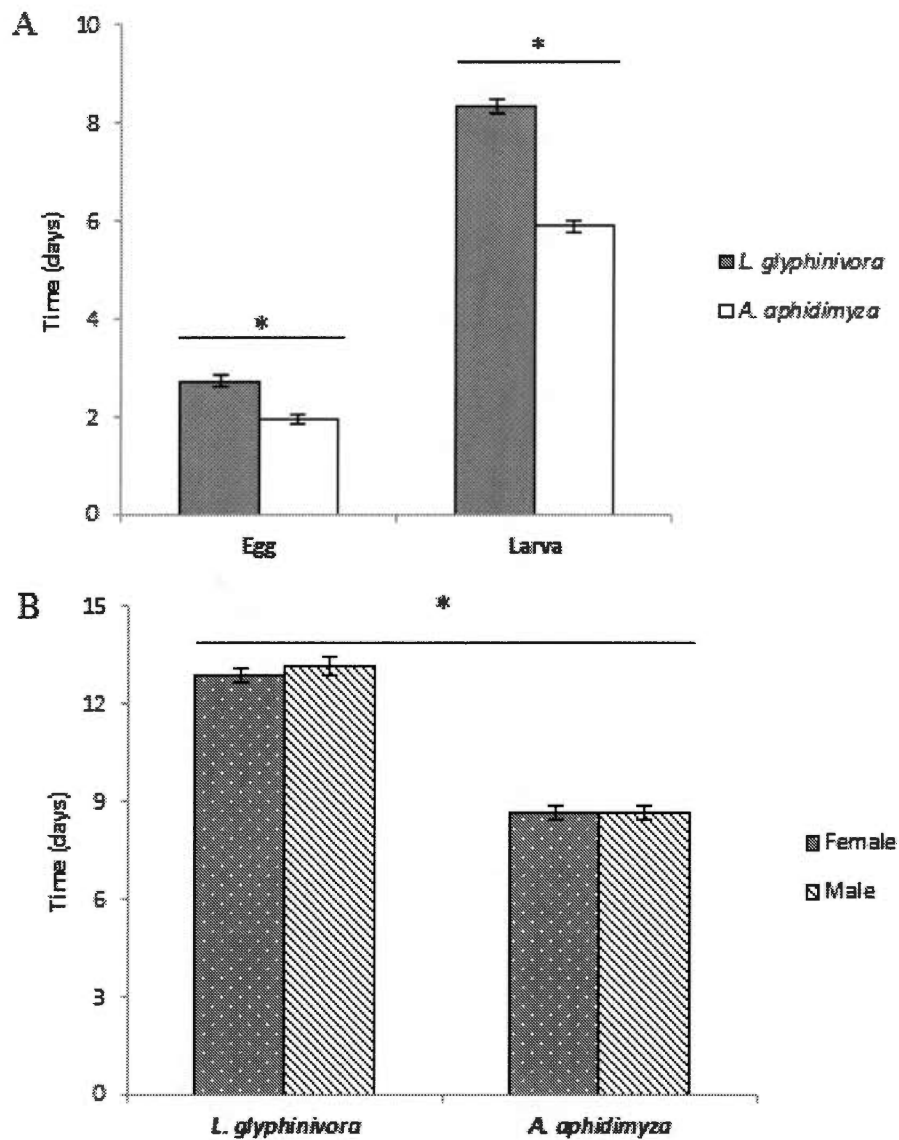


Figure 2.1 Mean development time ($\pm$ SE) for (A) eggs ($n = 50$), larvae ($n = 50$) and (B) male (*L. glyphinivora* $n = 13$; *A. aphidimyza* $n = 13$) and female (*L. glyphinivora* $n = 15$; *A. aphidimyza* $n = 17$) pupae. An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$) between species.

Tableau 2.1 Proportion (%) of time spent in each immature stadium in relation to total pre-imaginal development for *Leucopis glyphinivora* and *A. aphidimyza*

Developmental stage	<i>L. glyphinivora</i>	<i>A. aphidimyza</i>	D.F.	X ²	P
Egg	11.3	11.7	1	0.04	0.835
Larvae	35.6	35.7	1	0.01	0.906
Pupae	54.1	52.6	1	0.01	0.923

2.4.2 ADULT LONGEVITY AND SEX RATIO

Adult longevity for *L. glyphinivora* was 30.50, which was 5 times longer than for *A. aphidimyza* (ANOVA2; $F_{1, 116} = 367.31$; $P < 0.001$) (Fig. 2.2A). Mean longevity was longer for *L. glyphinivora* in both sexes (ANOVA2; $F_{1, 116} = 2.87$; $P = 0.093$). The complete life cycle was 54.67 days for *L. glyphinivora* and 22.51 days for *A. aphidimyza*. For both species, males lived longer than females (ANOVA2; $F_{1, 116} = 11.99$; $P < 0.001$). The male/female ratio was 13/15 for *L. glyphinivora* (Pearson; d.f = 1; $X^2 = 0.14$; $P = 0.706$) and 13/17 for *A. aphidimyza* (Pearson; d.f = 1; $X^2 = 0.53$; $P = 0.465$) (Fig. 2.2B). There was no difference in the adult sex ratio between predators (Pearson; d.f = 3; $X^2 = 0.76$; $P = 0.859$).

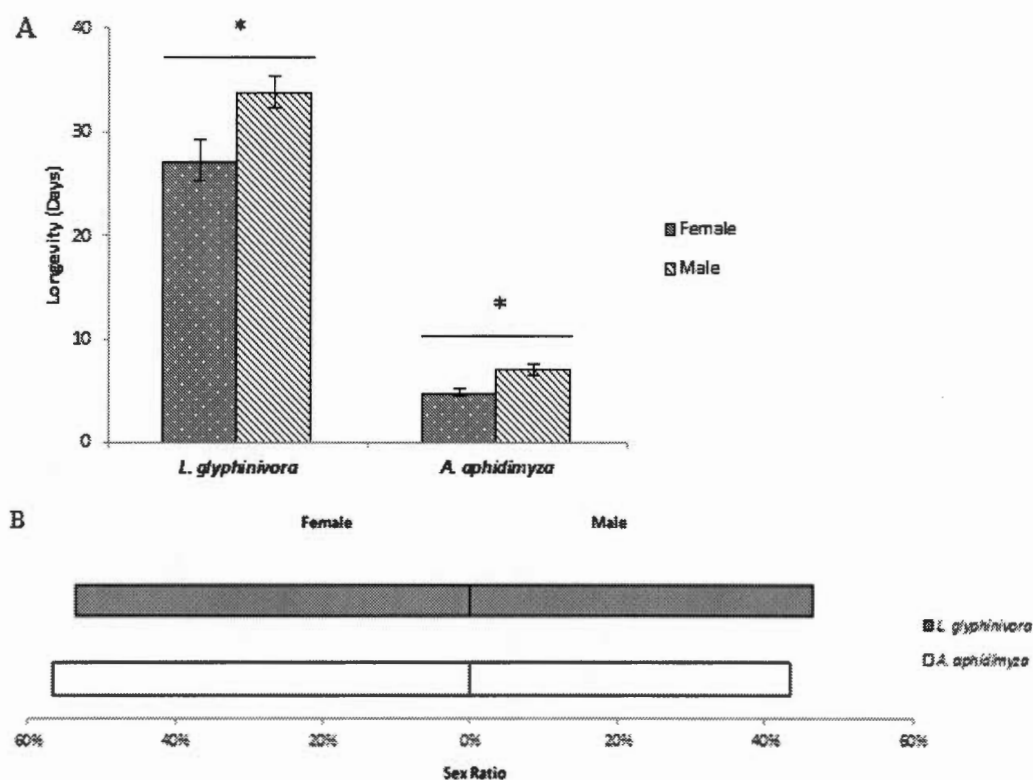


Figure 2.2 (A) Mean adult longevity ($\pm$ SE) for males (*L. glyphinivora* $n = 30$; *A. aphidimyza* $n = 30$) and females (*L. glyphinivora* $n = 30$; *A. aphidimyza* $n = 30$) and (B) adult sex ratio. An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$).

2.4.3 SURVIVAL

There was no difference for egg hatch rate (Pearson; d.f. = 3; $X^2 = 1.96$; $P = 0.580$) and pupal emergence rate (Pearson; d.f. = 3; $X^2 = 3.29$; $P = 0.349$) between predators. Larval survival rate was significantly lower for *L. glyphinivora* (Pearson; d.f. = 3; $X^2 = 13.20$; $P = 0.004$) (Fig. 2.3A). Daily larval survival was not significantly different for both species (Log-rank; d.f. = 1; $X^2 = 3.7$; $P = 0.055$) (Fig 2.3B). Larval mortality

only occurred in the first 4 days of development for *L. glyphinivora*. For *A. aphidimyza*, most mortality occurred in the first 4 days of larval development before stabilizing. However, larval mortality is again observed in *A. aphidimyza* past day 7. Larval survival for *L. glyphinivora* is lowest in the first 24h after hatching whereas, for *A. aphidimyza*, the last 24h of larval development show the lowest survival. 24.14% of *L. glyphinivora* larvae died within the first 24h after hatching, whereas no *A. aphidimyza* died on the day they hatched.

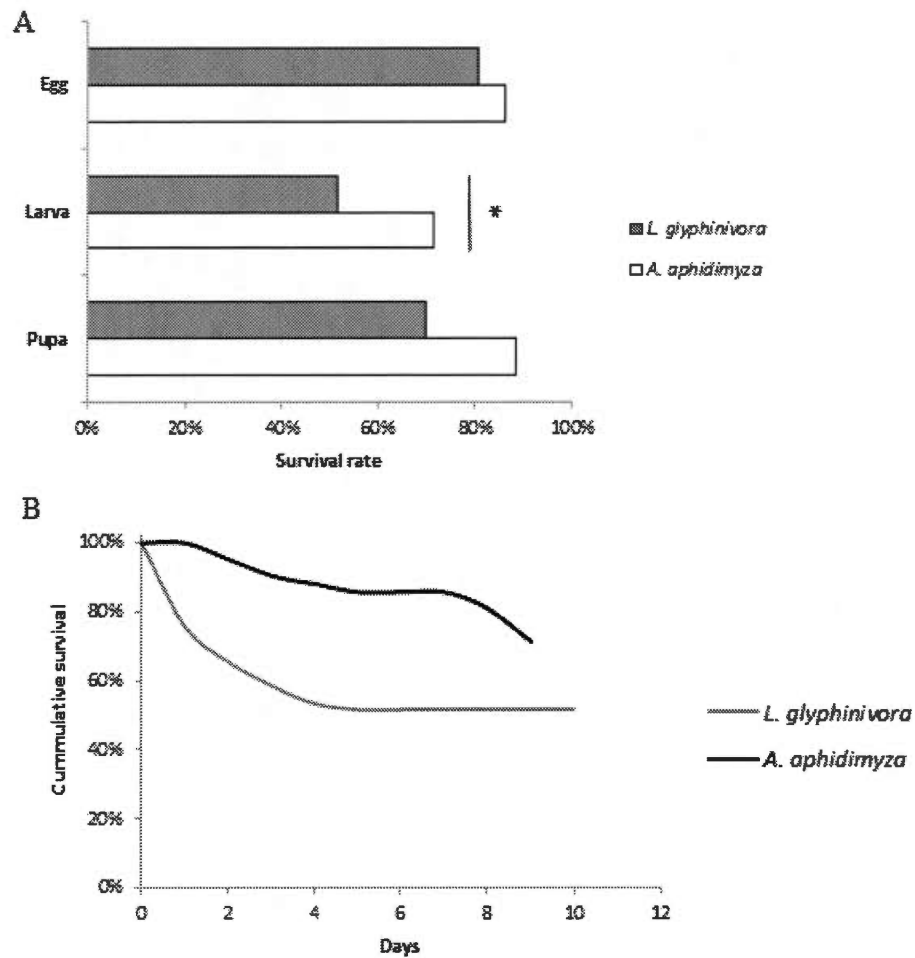


Figure 2.3 (A) Egg hatching rates (*L. glyphinivora* $n = 62$; *A. aphidimyza* $n = 58$), larval survival rates (*L. glyphinivora* $n = 58$; *A. aphidimyza* $n = 42$) and pupal emergence rates (*L. glyphinivora* $n = 43$; *A. aphidimyza* $n = 34$) and (B) cumulative survival rates for *L. glyphinivora* ($n = 58$) and *A. aphidimyza* ($n = 42$) larvae (Day 1 = Hatch day). An asterisk (*) indicates a significant difference ($P < 0.05$) between species.

2.5 DISCUSSION

Our main objective was to study the life cycle of *L. glyphinivora* in order to predict its potential as a biocontrol agent against aphids and to compare it with *A. aphidimyza*. These species are functionally similar, both being aphidophagous dipterans. *Leucopis glyphinivora* has a longer development cycle than *A. aphidimyza*. For both predators, pupation time remains the same in males and females. Adult longevity for *L. glyphinivora* is 5 times longer than for *A. aphidimyza*. Other *Leucopis* spp. have a longer life cycle than *A. aphidimyza* (Sluss & Foote 1971; Gaimari & Turner 1996a). Development and survival of *L. glyphinivora* shown here are comparable to those reported by Canale *et al.* (2002) at similar temperatures. However, Sluss & Foote (1971) found that *L. verticalis* Malloch females have a greater longevity than males. Our study shows *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* females having a shorter longevity. This might be caused by the unmated status in our study. In many insect species, males transfer nutritional supplements to females which increase survival (Fox 1993; Arnqvist & Nilsson 2000). Mating is also quite costly for males, which is expressed by a lowered longevity (Partridge & Farquhar 1981; Paukku & Kotiaho 2005). Unmated males would therefore express increased longevity. Further studies are needed to demonstrate how mating affects adult longevity for *L. glyphinivora*.

Slower larval development in *L. glyphinivora* is interesting for biocontrol because it may lead to an overall increased voracity (Karl & Fischer 2008). The ability to directly suppress pests is an important trait for biocontrol (van Lenteren & Woets 1988; Stiling & Cornelissen 2005). Increased fecundity is also an important trait (Coppel & Mertins 1977) and is positively correlated with adult longevity (Coll 1996). This can also mean the preoviposition period is longer and overall oviposition is more spread out though time, as seen with coccinellids (Borges *et al.* 2013). The reproduction behaviour of *L. glyphinivora* may lead to a more long term biocontrol

effect whereas *A. aphidimyza* would have a faster rate of population growth over a shorter period of time, leading to a more punctual biological control. A longer adult stage would also give more time for *L. glyphinivora* to engage in multiple matings, which is linked to increased reproductive success (Arnqvist & Nilsson 2000). However, this is rather speculative, and future studies on the reproductive period and behaviour of *L. glyphinivora* are needed.

Leucopis glyphinivora can diapause and overwinter, presumably in the pupal stage like other *Leucopis* spp. (Sluss & Foote 1971, 1973; Urban 2002). Diapausing *L. glyphinivora* pupae could be exported commercially and applied in biological control programs similarly to how *A. aphidimyza* is used (Alotaibi 2008; Yukawa *et al.* 2008). However, a drawback of *A. aphidimyza* is that larvae fall off the host plant to pupate in soil where they are hard to find, tend to dry out and can increase mortality rates due to adults sometimes being unable to reach the soil surface (van Schelt & Mulder 2000; Yukawa *et al.* 2008; Le Goff *et al.* 2016). *Leucopis glyphinivora* have a rigid puparium and pupate directly on the host plant (Raspi 1996; Tanasijtshuk 2005), making them easier to collect from mass rearing cages.

Overall larval survival for *L. glyphinivora* is rather low but mortality only occurs in the first days of development. This could be attributed to the choice of aphid prey. *Leucopis glyphinivora* is a polyphagous predator (Tanasijtshuk 1986; Satar *et al.* 2015). The wild population from which our experimental colony was built preyed on *Aphis pomi*, *A. spiraeicola* and *A. fabae*. *Aphis fabae* is also known as an important prey species for *L. glyphinivora* in Ohio (Holdsworth 1970) and New Hampshire (Tracewski *et al.* 1984). This might indicate that *M. persicae* is not the preferred aphid prey for *L. glyphinivora* populations in northeastern North America. The choice of host plant may also influence *L. glyphinivora* larval survival. Potato leaves have many trichomes and, for *A. aphidimyza*, a high trichome density is a beneficial

microhabitat characteristic which aids in avoiding intraguild predation (Lucas & Brodeur 1999). *Leucopis glyphinivora*, like other *Leucopis* spp., move around a lot on the host plant in search of aphid colonies (Sluss & Foote 1971, 1973; Gaimari & Turner 1997). Dispersal ability is an important trait for biocontrol agents (Van Lenteren & Woets 1988) and would allow *L. glyphinivora* to attack other aphid colonies on nearby leaves. However, a high trichome density may inhibit *L. glyphinivora* movement and reduce its ability to find prey (Elsey 1974; Lucas & Brodeur 1999). Further research on preferential prey and host plants for *L. glyphinivora* is required before using this predator for aphid biocontrol.

All *L. glyphinivora* larvae surviving for at least 5 days reached pupation. This is not the case for *A. aphidimyza*, where 43% of larvae living past day 6 died. Many of the *A. aphidimyza* larvae observed buried themselves under aphid carcasses / exuviae or dug into the agar substrate to pupate. Those unable to do so may have postponed pupation to the point of their eventual death.

Aphidoletes aphidimyza uses a furtive predation strategy to avoid detection by both prey aphids and intraguild predators through a dilution effect (Lucas & Brodeur 2001) and a selfish herd effect (Dumont *et al* 2015). Such behaviour may also be present with *L. glyphinivora*. According to our observations, *L. glyphinivora* larvae did not actively hunt prey and aphids did not avoid predator contact. Furtive predation behaviour was also observed in another chamaemyiid species, *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Fréchette *et al.* 2008), showing potential within the genus. Field observations of *L. glyphinivora* show a similar effect. *Leucopis glyphinivora* avoided being attacked by ants tending the aphid colonies, which is typical behaviour for furtive predators. (Sentis *et al.* 2012). More research on *L. glyphinivora* predatory behaviour is required in order to determine its efficiency as a biocontrol agent.

This study shows that *L. glyphinivora* has potential as a biocontrol agent against aphids. Further research including more detailed studies about the predation and reproduction for *L. glyphinivora* are needed to more accurately estimate its efficiency. Aphid consumption (both daily and total), ideal prey density and prey specificity are all important factors that can help optimize the use of *L. glyphinivora* to control pest outbreaks. Adult reproduction is also an important trait for a biocontrol agent. Oviposition period and behaviour as well as fertility will shed light on the population dynamics of *L. glyphinivora*, both for commercial rearing and biocontrol applications.

2.6 ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank all the members of the biocontrol laboratory of the Université du Québec à Montréal, particularly Marc Fournier, for general advice and technical support throughout the project. We would also like to thank Jill Vandermeerschen for advice with statistical analyses. Funding came from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Discovery program) to Eric Lucas.

2.7 REFERENCES CITED

- Alotaibi, S. (2008). Mass Production and Utilization of the Predatory Midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for Controlling Aphids. *Global Journal of Biotechnology & Biochemistry* 3, 1–7.
- Arnqvist, G. & Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* 60, 145–164.
- Bale, J.S., van Lenteren, J.C. & Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 363, 761–776.

Borges, I., Hemptinne, J.-L. & Soares, A.O. (2013). Contrasting population growth parameters of the aphidophagous *Scymnus nubilus* and the coccidophagous *Nephus reunioni*. *BioControl* 58, 351–357.

Canale, A., Canova, R. & Raspi, A. (2002). *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera Chamaemyiidae): allevamento di laboratorio e prove preliminari dell'influenza di temperature costanti sulla durata dello sviluppo preimmaginaie. pp. 529–533 in *Atti XIX Congresso nazionale italiano di Entomologia, 10 June-15 June 2002 Catania*, Academia Nazionale Italiana di Entomologia.

Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia* 105, 214–220.

Coppel, H.C. & Mertins, J.W. (1977). *Biological Insect Pest Suppression*. Springer-Verlag, New York

Devine, G.J. & Denholm, I. (2009). Insecticide and Acaricide Resistance pp. 505-511 in Resh, V.H. & Cardé, R.T. (Eds.) *Encyclopedia of Insects*. London, Elsevier Academic Press.

Dumont, F., Lucas, E. & Brodeur, J. (2015). Do furtive predators benefit from a selfish herd effect by living within their prey colony? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 971–976.

Else, K.D. (1974). Influence of Plant Host On Searching Speed of Two Predators. *Entomophaga* 19, 3–6.

Fox, C.W. (1993). Multiple mating, lifetime fecundity and female mortality of the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Functional Ecology* 7, 203–208.

Fréchette, B., Larouche, F. & Lucas, É. (2008). *Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies. *European Journal of Entomology* 105, 399–403.

Gaimari, S.D. (2010) Chamaemyiidae pp. 997–1007 in Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E. & Zumbado, M. (Eds.) *Manual of Central American Diptera, Volume 2*. Ottawa, NRC Research Press.

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1996a). Larval Feeding and Development of *Leucopis ninae* Tanasijtshuk and two Populations of *Leucopis gaimarii* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) on Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko)

(Homoptera: Aphididae), in Washington. *Proceedings of the Washington State Entomological Society* 98, 667–676.

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1996b). Methods for Rearing Aphidophagus *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 69, 363–369.

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1997). Behavioral Observations on the Adults and Larvae of *Leucopis ninai* and *L. gaimarii* (Diptera: Chamaemyiidae), Predators of Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 70, 153–159.

García-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, 251–284.

Le Goff, G.J., Nicolas, A., Al Mohamad, R. & Hance, T. (2016). Impact of Humidity on the Biological Development of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Economic Entomology* 109, 1482–1486.

Grubin, S.M., Ross, D.W. & Wallin, K.F. (2011). Prey suitability and phenology of *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae) associated with hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) in the Pacific Northwest. *Environmental entomology*, 40, 1410–1416

Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G. & McMurtry, J.A. (1999). Terrestrial Arthropod Predators of Insect and Mite Pests pp.383-503 in Bellows, T.S., Fisher, T.W., Caltagirone, L.E., Dahlsten, D.L., Gordh, G. & Huffaker, C.B. (Eds.) *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control*. London, Elsevier Academic Press.

Hoddle, M.S. & Van Driesche, R.G. (2009). Biological Control of Insect Pests pp. 91-101 in Resh, V.H. & Cardé, R.T (Eds.) *Encyclopedia of Insects*. London, Elsevier Academic Press.

Holdsworth, R.P. (1970). Aphids and aphid enemies: effect of integrated control in an Ohio apple orchard. *Journal of Economic Entomology* 63, 530-535.

Howarth, F.G. (1991). Environmental Impacts of Classical Biological Control. *Annual Review of Entomology* 36, 485–509.

Humble, L.M. (1994). Recovery of additional exotic predators of balsam woolly adelgid, *Adelges picea* (Ratzeburg) (Homoptera: Adelgidae), in British Columbia.

The Canadian Entomologist 126, 1101-1103.

Kaiser, M.E., Noma, T., Brewer, M.J., Pike, K.S., Vockeroth, J.R. & 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, 196–205.

Karl, I. & Fischer, K. (2008). Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle. *Oecologia* 155, 215–225.

Katayama, N. & Suzuki, N. (2003). Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entology and Zoology* 38, 427–433.

Kohler, G.R., Wallin, K.F. & Ross, D.W. (2016). Seasonal phenology and abundance of *Leucopis argenticollis*, *Leucopis piniperda* (Diptera: Chamaemyiidae), *Laricobius nigrinus* (Coleoptera: Derodontidae) and *Adelges tsugae* (Hemiptera: Adelgidae) in the Pacific Northwest USA. *Bulletin of Entomological Research* 106, 546-550.

Kotiaho, J.S. & Simmons, L.W. (2003). Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. *Journal of Insect Physiology* 49, 817–822.

van Lenteren, J.C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57, 1–20.

van Lenteren, J.C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W.J. & Urbaneja, A. (2017). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 1–21.

van Lenteren, J.C. & Woets, J. (1988). Biological And Integrated Pest Control In Greenhouses. *Annual Review of Entomology* 33, 239–269.

Losey, J.E. & Denno, R.F. (1998). The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology* 23, 53–61.

Lucas, É. & Brodeur, J. (1999). Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology* 28, 622–627.

Lucas, É. & Brodeur, J. (2001). A Fox in Sheep's Clothing: Furtive Predators Benefit

from the Communal Defense of their Prey. *Ecology* 82, 3246–3250.

Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications* 10, 689–710.

McAlpine, J.F. (1978). A remarkable new species of *Leucopis* from western Canada (Diptera: Chamaemyiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79, 14–18.

Mohamed, A.H., Lester, P.J. & Holtzer, T.O. (2000). Abundance and Effects of Predators and Parasitoids on the Russian Wheat Aphid (Homoptera: Aphididae) Under Organic Farming Conditions in Colorado. *Environmental Entomology* 29, 360–368.

Noma, T., Brewer, M.J., Pike, K.S. & Gaimari, S.D. (2005). Hymenopteran parasitoids and dipteran predators of *Diuraphis noxia* in the west-central Great Plains of North-America: Species records and geographic range. *BioControl* 50, 11–97.

Partridge, L. & Farquhar, M. (1981). Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature* 294, 580–582.

Paukku, S. & Kotiaho, J.S. (2005). Cost of reproduction in *Callosobruchus maculatus*: Effects of mating on male longevity and the effect of male mating status on female longevity. *Journal of Insect Physiology* 51, 1220–1226.

Powell, W. & Pell, J.K. (2007). Biological Control pp. 469–513 in van Emden, H.F. & Harrington, R. (Eds.) *Aphids as Crop Pests*. Wallingford, CAB International.

R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rad, S.G., Hatami, B. & Asadi, G. (2003). Biology of *Leucopis glyphinivora* Tanas. (Dip.: Chamaemyiidae) and its Efficiency in Biological Control of *Aphis fabae* Scop. *JWSS* 6, 195–207.

Raspi, A. (1996). *Thaumatomyia elongatula* (Becker) (Chloropidae) and *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Chamaemyiidae): Two Diptera Preying on *Phloemyzus passerinii* (Signoret) (Homoptera: Philoemyzidae) in Italy. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98, 509–516.

Roff, D. (1980). Optimizing Development Time in a Seasonal Environment: The

“Ups and Downs” of Clinal Variation. *Oecologia* 45, 202–208.

Roff, D. (1981). On Being the Right Size. *The American Naturalist* 118, 405–422.

Satar, S., Raspi, A., Özdemir, I., Tusun, A., Karacaoğlu, M. & Benelli, G. (2015). Seasonal habits of predation and prey range in aphidophagous silver flies (Diptera chamaemyiidae), an overlooked family of biological control agents. *Bulletin of Insectology* 68, 173–180.

van Schelt, J. & Mulder, S. (2000). Improved methods of testing and release of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) for aphid control in glasshouses. *European Journal of Entomology* 97, 511–515.

Sentis, A., Lucas, É. & Vickery, W.L. (2012). Prey Abundance, Intraguild Predators, Ants and the Optimal Egg-laying Strategy of a Furtive Predator. *Journal of Insect Behavior* 25, 529–542.

Šešlija, D. & 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, 19–35.

Sloggett, J.J. (2005). Are we studying too few taxa? Insights from aphidophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 102, 391–398.

Sluss, T.P. & Foote, B.A. (1971). Biology and Immature Stages of *Leucopis verticalis* (Diptera: Chamaemyiidae). *The Canadian Entomologist* 103, 1427–1434.

Sluss, T.P. & Foote, B.A. (1973). Biology and Immature Stages of *Leucopis pinicola* and *Chamamyia polystigma* (Diptera: Chamaemyiidae). *The Canadian Entomologist* 105, 1443–1452.

Stevenson, A.B. (1967). *Leucopis simplex* (Diptera: Chamaemyiidae) and other Species Occuring in Galls of *Phylloxera vitifoliae* (Homoptera: Phylloxeridae) in Ontario. *The Canadian Entomologist* 99, 815–820.

Stiling, P. & Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34, 236–246.

Ross, D.W., Gaimari, S.D., Kohler, G.R., Wallin, K.F. & Grubin, S.M. (2011). Chamaemyiid Predators of the Hemlock Woolly Adelgid from the Pacific Northwest.

pp. 97-106 in Onken, B. & Reardon, R. (Eds.) *Implementation and Status of Biological Control of the Hemlock Woolly Adelgid*. Morgantown, USDA Forest Service.

Tanasijtshuk, V.N. (1986). *Leucopis (Leucopis) glyphinivora* pp. 289-295 in Fauna of the USSR, new series 134, Dipterans. St. Petersburg, Nauka Publishers.

Tanasijtshuk, V.N. (2005). Studies on Nearctic species of *Leucopis* (Diptera: Chamaemyiidae). III. *L. annulipes* Zetterstedt and a new sibling species from the Neartic. *Zoosystematica Rossica* 13, 281–288.

Tantawy, A.O. & El-Helw, M.R. (1970). Studies on Natural Populations of *Drosophila*. IX. Some Fitness Components and their Heritabilities in Natural and Mutant Populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 64, 79–91.

Tracewski, K.T., P.C. Johnson & A.T. Eaton (1984). Relative densities of predacious diptera (Diptera: Cecidomyiidae, Syrphidae, Chamaemyiidae) and their aphid prey in New Hampshire apple orchards. *Protection Ecology* 6, 199–207.

Urban, J. (2002). Occurrence, development and natural enemies of *Pemphigus spyrothecae* (Homoptera, Pemphigidae). *Journal of Forest Science* 48, 248–270.

Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J.K. & Brodeur, J. (2007). Predators, Parasitoids and Pathogens pp. 187-215 in van Emden, H.F. & Harrington, R. (Eds.) *Aphids as Crop Pests*. Wallingford, CAB International.

Yukawa, J., Abe, J. & Mizota, K. (2008). Improvement in the Practical Use of an Aphidophagous Gall Midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), in Greenhouses. pp. 77-87 in *Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Aphids, 8 February- 13 February 2008* Christchurch, USDA Forest Service

CHAPITRE III

LEUCOPIS GLYPHINIVORA, A POTENTIAL APHIDOPHAGOUS BIOCONTROL AGENT? PREDATION AND COMPARISON WITH THE COMMERCIAL AGENT *APHIDOLETES APHIDIMYZA*

Stephane Barriault, Marc Fournier, António O. Soares, Eric Lucas

Publié en ligne à la revue *BioControl* le 25 octobre 2018

DOI : 10.1007/s10526-018-09909-x

3.1 RÉSUMÉ/ABSTRACT

La mouche argenté *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) est un prédateur aphidiphage à son stade larvaire. Peu d'études ont examiné le comportement prédateur de cette espèce pour la lutte biologique. La voracité larvaire a été mesurée dans des conditions de laboratoire et de serre contrôlées. Elle a été comparée avec un agent de lutte biologique commercial, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae). Les essais en laboratoire ont été réalisés dans des boîtes de Pétri avec *Myzus persicae* (Hemiptera : Aphididae) sur des feuilles de pomme de terre. En serre, la voracité des prédateurs a été évaluée avec différents traitements de combinaisons plante-puceron. Au laboratoire, les larves de la mouche argenté ont consommé 39% plus de pucerons comparée à *A. aphidimyza* sur l'ensemble du développement larvaire. En serre, *L. glyphinivora* ont consommé plus de pucerons qu'*A. aphidimyza*, peu importe le traitement. Les voracités les plus élevées étaient observées sur la tomate et le poivron doux infestés avec *M. persicae*. Aucun effet antagoniste n'est observé lorsque les deux prédateurs étaient utilisés ensembles. Cette étude fournit d'importantes informations concernant l'efficacité de *L. glyphinivora* en tant que prédateur de pucerons, mais plus d'études sont nécessaires afin d'établir son potentiel pour la lutte biologique.

Mots clés: *Aphidoletes aphidimyza*, Cecidomyiidae, Chamaemyiidae, Prédation furtive, Sere, *Leucopis glyphinivora*, Voracité

The silver fly *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) is an aphidophagous predator during its larval stage. Few studies have examined the predation habits of this species for biological control. Larval voracity of *L. glyphinivora* was measured under laboratory and controlled greenhouse conditions and compared with a commercially available biocontrol agent, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). Laboratory tests were conducted in Petri dishes using *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae) on potato leaves. In greenhouse tests, predator voracity was evaluated with various plant-aphid treatments. In the laboratory, silver fly larvae consumed 39% more aphids than *A. aphidimyza* throughout their larval development. In the greenhouse, *L. glyphinivora* consumed more aphids than *A. aphidimyza* regardless of treatment. The highest voracities were obtained on tomato and bell pepper infested with *M. persicae*. No antagonistic predatory effects were observed when predators were used together. This study provides useful insight on *L. glyphinivora* as an efficient aphid predator but more research is needed to establish its potential for biological control.

Key-words: *Aphidoletes aphidimyza*, Cecidomyiidae, Chamaemyiidae, Furtive predation, Greenhouse, *Leucopis glyphinivora*, Voracity

3.2 INTRODUCTION

Aphids are major crop pests in many greenhouses (Blackman and Eastop 2007; Sorensen 2009). The use of chemical pesticides has led to pest resistance and environmental problems by having adverse effects on non-target species. Biological pest control is used as an alternative to traditional chemical pesticides to avoid these risks while still maintaining pest populations low (van Lenteren and Woets 1988; Blackman and Eastop 2007; Hoddle and Van Driesche 2009; Sorensen 2009). While the market for biological control is growing and many species have been tested, only a fraction of the potential present in nature has been studied for biocontrol evaluations (Sloggett 2005; Begum et al. 2017; van Lenteren et al. 2018). It is therefore likely that many interesting species have been overlooked for biocontrol programs in greenhouses. Various criteria are used to determine if a predatory insect has the potential to become an effective biocontrol agent. Specificity to the target pest, ability to suppress pest populations, numerical response, searching ability, reproductive behaviour, generation time and ability to be mass reared for commercial production are all important factors that need to be well understood before a biocontrol program can be established (Coppel and Mertins 1977; Stiling and Cornelissen 2005).

The silver fly *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) is an aphidophagous predator in its larval stage (Rad et al. 2003; Satar et al. 2015; Mehrparvar et al. 2016). Very little information is currently available about the biology and ecology of this species, specifically on its efficiency as a biological control agent. *Leucopis glyphinivora* has a Holarctic distribution, being found throughout much of Europe and North America (Carroll and Hoyt 1984; Brewer and Noma 2010; Rakhshani et al. 2010; Natshuk and Bagachanova 2013; Kahanpää 2014; Satar et al. 2015). Larvae of this silver fly feed on a wide variety of aphid species, many of which are agricultural pests such as the black bean aphid *Aphis fabae*

Scopoli (Rad et al. 2003; Mustață et al. 2010), the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura (Kaiser et al. 2007) and the green apple aphid *Aphis pomi* DeGeer (Carroll and Hoyt 1984). Other species in the *Leucopis* Meigen genus have been studied as potential biological control agents in both agriculture and forestry. *Leucopis gaimarii* Tanasijtshuk and *L. ninae* Tanasijtshuk were used against the Russian wheat aphid *Diuraphis noxia* Mordvilko (Hemiptera: Aphididae) (Gaimari and Turner 1996a, 1997; Mohamed et al. 2000; Brewer and Elliott 2004; Noma et al. 2005). In vineyards, *L. simplex* Loew was observed to be an important natural enemy of *Daktulosphaira vitifoliae* Fitch (Hemiptera: Phylloxeridae) (Stevenson 1967). In forestry, *L. hennigrata* McAlpine was used against the balsam woolly adelgid *Adelges picea* Ratzeburg (Hemiptera: Adelgidae) (McAlpine 1978; Humble 1994) while *L. argenticollis* Zetterstedt and *L. piniperda* Malloch were used to control hemlock woolly adelgid *A. tsugae* Annand (Hemiptera: Adelgidae) (Wallace and Hain 2000; Preisser et al. 2014; Kohler et al. 2016).

We have selected the predatory gall midge *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) as a reference point to evaluate the potential of *L. glyphinivora* as a biological control agent. The midge is extensively used in greenhouses around the world to control aphid outbreaks (Malais and Ravensberg 2006; Völkl et al. 2007; Alotaibi 2008). This species was chosen for its resemblance with *L. glyphinivora* due to taxonomic proximity (dipteran), size similarity, presence of a predatory larval stage and dietary preference for aphids. *Aphidoletes aphidimyza* larvae use a so-called furtive predation strategy. Such a strategy enables *A. aphidimyza* larvae to both live and feed within the aphid colony without causing significant disturbance (Lucas and Brodeur 2001). This furtive strategy is a rare trait which allows *A. aphidimyza* to not only reduce the risk of food shortage by limiting aphid dispersal (Fréchette et al. 2008), but also to hide from intraguild predators through both a dilution effect generated by aphids (Lucas and Brodeur 2001) and a selfish herd effect by selecting a

central position within the colony (Dumont et al. 2015). Commercial use of *A. aphidimyza* for control of crop pests in greenhouses began in the early 1980s and has remained a popular alternative to chemical pesticides (van Lenteren and Woets 1988; Malais and Ravensberg 2006; Powell and Pell 2007). *Aphidoletes aphidimyza* does, however, present certain undesirable characteristics. To avoid drying out, larvae pupate in the soil if relative humidity is low, thus making them vulnerable to ground dwelling predators (van Schelt and Mulder 2000; Yukawa et al. 2008; Le Goff et al. 2016). There is also a high mortality rate amongst *A. aphidimyza* pupae and emerging adults are often unable to reach the soil surface (Yukawa et al. 2008). *Aphidoletes aphidimyza* larvae are also unable to disperse more than 63 mm before dying from starvation (Wilbert, 1973) meaning once eggs are laid, biological control happens on a very local scale on the host plant. It is therefore important to study other potential biological control agents that might lack such negative traits while still sharing the same ecological niche.

The aim of this study is to evaluate the potential of *L. glyphinivora* as a new biological control agent by establishing its predation ability against aphid populations. This trait is then compared to that of a similar commercially available biological control agent, *A. aphidimyza*. While voracity is just one aspect of what makes an effective biocontrol agent, this information will provide a first estimation of its overall efficacy against aphid pests in a greenhouse environment. First, daily and life time voracity of larvae of the two predators were evaluated and compared under laboratory conditions. Second, we observed the *in-situ* impact of larvae against aphids in a greenhouse using different aphid-host plant combinations. Finally, the combined use of the two predators together was evaluated to determine the possibility of synergistic or antagonistic effects. The main hypothesis is that due to the slower development time of *L. glyphinivora*, this species is more voracious than *A. aphidimyza* (Canale et al. 2002; Rad et al. 2003; Barriault et al. in press). Moreover,

L. glyphinivora is known to be a rather polyphagous species inhabiting a wide variety of host plants (Tanasijtshuk 1986; Satar et al. 2015). We can then expect that the specific crop plants or pest aphids will not significantly alter its predation efficacy. This behaviour is also observed throughout the *Leucopis* Meigen genus (Brewer and Noma 2010; Zhou et al. 2014; Colares et al. 2015; Satar et al. 2015; Kohler et al. 2016).

3.3 MATERIAL AND METHODS

3.3.1 LABORATORY EXPERIMENT

3.3.1.1 INSECT MATERIAL

Wild *L. glyphinivora* specimens were collected from greater burdock (*Arctium lappa* L.) infested with the black bean aphid *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae) found on campus grounds at the Université du Québec à Montréal (Montréal, Canada) (43° 30' 34'' N; 73° 34' 08'' O) throughout July 2016. Specimens were mostly collected as larvae and pupae. *Aphidoletes aphidimyza* were commercially supplied as pupae from Plant-Products Québec (Laval, Quebec, Canada). Both predators were reared in the same growth chamber under identical conditions, and for multiple generations using the Gaimari and Turner (1996b) method. Mass rearing cages consisted of a cubic polyvinyl chloride (PVC) frame (35 cm x 35 cm x 35 cm) covered with a sheet of white muslin. Potato plants, *Solanum tuberosum* (var. Norland), infested with the green peach aphid, *M. persicae*, were introduced into rearing cages and served as the main host plant and prey aphid for both predators. A saturated solution of water and table sugar (sucrose) was supplied as an additional food source for adults. A dry mixture of table sugar and brewer's yeast (*Saccharomyces cerevisiae*) (1: 1 ratio) was also added into the *L. glyphinivora* cages as another food source for adults. Every week, a single non-infested potato plant was introduced into each rearing cage until adult emergence began, after which adults

were transferred into new rearing cages. Old cages were kept for 7 days before discarding plant material to ensure all adults had emerged. Rearing cages were kept in a growth chamber at 24°C, RH 75%, 16L:8D.

3.3.1.2 LABORATORY TESTS

Laboratory tests were conducted in small Petri dishes (diameter = 5 cm) with agar gel and a potato leaf lining the bottom of the dish. A single egg (*L. glyphinivora* or *A. aphidimyza*) was collected from a rearing cage and introduced into the Petri dish. A colony of 20 first stage (N_1) *M. persicae* was also introduced into the Petri dish, allowing larvae to feed as soon as they hatched. Once larvae hatched, larval voracity was noted every 24hrs until pupation occurred. Observations continued until each larva had pupated. Additional aphids were added daily into the Petri dishes to re-establish the colony at 20 aphids.

A predator free control treatment was conducted under identical conditions as those with a predator. The control treatment was used to consider natural aphid mortality. The following model was used to calculate voracity while taking natural prey mortality into account (Soares et al. 2003):

$$V_0 = (A - a)ra \quad (3.1)$$

where V_0 is the number of prey eaten by a given predator, A is the number of prey available at the start of the test, a is the number of prey remaining after a certain timeframe (24hrs) and ra is the ratio of prey alive in the control treatment after said timeframe.

3.3.2 GREENHOUSE EXPERIMENT

3.3.2.1 INSECT MATERIAL

Leucopis glyphinivora specimens came from a pre-existing rearing colony held at the biological control laboratory at the Université du Québec à Montréal. Wild specimens were collected on campus grounds (Montréal, Canada) from apple trees (*Malus pumilla* Miller) infested with the green citrus aphid *Aphis spiraeicola* Van Der Goot (Hemiptera: Aphididae) throughout July 2009. Wild *L. glyphinivora* were regularly collected and added to the experimental rearing colony. As with the laboratory tests, *A. aphidimyza* specimens came from Plant-Products Québec as pupae. Both predators were reared in cubic PVC cages (35 cm x 35 cm x 35 cm) covered with a sheet of white muslin. Insects used for the greenhouse tests were reared with the same procedure used for the laboratory test rearing. Rearing cages for both predators were kept in a growth chamber at 24°C, RH 75%, 16L:8D.

3.3.2.2 GREENHOUSE TESTS

Two types of tests were carried out; single predator and combined predator. All greenhouse tests were held at the Fermes Lufa Inc. © greenhouse in Montréal, Canada. Greenhouse conditions were 23°C, RH 73%, 16L:8D. Single predator greenhouse tests were conducted from April to August 2013. The crop plants used were eggplant *Solanum melongena* L. (var. Jaylo), tomato *S. lycopersicum* L. (var. Rebelski), bell pepper *Capsicum annuum* L. (var. Red Knight) and cucumber *Cucumis sativus* L. (var. Camaro). All crop plants used were at the fruit bearing stage and had between 15 and 20 leaves. Three pest aphid species were used in these tests as well: the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera: Aphididae), the cotton aphid *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) and the peach-potato aphid *M. persicae*. Various crop plant-pest aphid combinations were used: Eggplant

with *M. euphorbiae*, Eggplant with *M. persicae*, Tomato with *M. euphorbiae*, Tomato with *M. persicae*, Bell pepper with *M. persicae* and Cucumber with *A. gossypii*.

In the *M. euphorbiae* and *M. persicae* treatments, aphid colonies were established at 20 aphids. For the *A. gossypii* treatment, aphid colonies were set to 30 aphids due to the smaller size of this species. All colonies were made up of N₁ stage aphid nymphs. Aphid colonies were placed on a crop plant leaf and confined to a clip cage (diameter = 5 cm) (MacGillivray and Anderson 1957). A single predator larva having hatched less than 24hrs prior was released into each clip cage at the start of tests. A predator free control treatment was also established. Aphid mortality was recorded 7 days after predator releases.

Combined predator greenhouse tests took place throughout July and August 2013. Cucumber plants infested with *A. gossypii* were used for these tests. As with the single predator tests, an aphid colony was established in a clip cage set on the crop plant. Colonies were comprised of 60 N₁ stage aphid nymphs. Four treatments were set: a single *L. glyphinivora* larva, a single *A. aphidimyza* larva, one *L. glyphinivora* larva with one *A. aphidimyza* larva combined and a predator free control treatment. The combined treatment had a single larva of each predator simultaneously. All predators were introduced in the clip cage less than 24hrs after hatching. Clip cages were observed 3 days after predator introduction to establish aphid mortality. In order to assess the effect of combining both predators, expected combined voracity was calculated using the following model (Soluk 1993):

$$C = N_p(P_1 + P_2 - P_1P_2) \quad (3.2)$$

Where C is the expected combined consumption, N_p is initial prey density and P_1 and P_2 are the proportion of prey consumed by each predator respectively when alone. As with the laboratory tests, control treatments established in the greenhouse tests were used to account for natural aphid mortality using equation 1.

3.3.3 STATISTICAL ANALYSIS

Mean consumption was compared between predator species for each treatment. A Shapiro-Wilk test was conducted on the data to test for normality before further analysis. Appropriate statistical tests were selected accordingly. With the laboratory test data, mean daily aphid voracity was compared between predators with a Wilcoxon rank-sum u-test since data were shown to not follow a normal distribution. Total larval voracity was compared between predators using Welch's two sample t-test. A two-way analysis of variance (2-way ANOVA) was used to compare mean daily predator voracity between species throughout larval development. Mean proportion of aphids consumed in the single predator greenhouse tests were compared between predators and treatments with a two-way analysis of variance (2-way ANOVA). A treatment consisted of a specific aphid pest-crop plant assemblage, meaning 6 treatments were observed in total. The proportion of aphids consumed was used since not all treatments had the same number of aphids at the start of each test. A Tukey HSD *post-hoc* test was conducted to identify significant differences between treatments. A one-way analysis of variance (ANOVA) was used for the combined predator test to compare mean 3 day voracity between *L. glyphinivora* alone, *A. aphidimyza* alone, both predators together and expected voracity of both predators together. The R statistical software version 3.3.1 (R Development Core Team, 2016) was used to conduct statistical analyses with each data set.

3.4 RESULTS

3.4.1 LABORATORY EXPERIMENTS

There was no significant difference in the mean daily voracity between *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* with *M. persicae* on potato leaves (Wilcoxon Rank-Sum Test; $U = 9101$; $P = 0.567$). Mean daily voracity was 4.26 ± 0.26 (mean $\pm$ SE) aphids/day for *L. glyphinivora* and 4.43 ± 0.39 aphids/day for *A. aphidimyza*. The mean total amount of aphids consumed throughout larval development was significantly different with *L. glyphinivora* consuming significantly more aphids than *A. aphidimyza* (Welch; d.f. = 31.621; $t = -4.759$; $P < 0.001$). On average, a single *L. glyphinivora* larva killed a total of 38.13 ± 0.60 aphids while a single *A. aphidimyza* larva killed a total of 23.22 ± 1.29 aphids. Total larval consumption was 39% higher for *L. glyphinivora*.

Silver fly reached peak voracity on the 7th day of larval development, with an average of 7.23 aphids consumed (Fig. 3.1a). On the 3rd day of larval development, *A. aphidimyza* larvae reached a peak consumption of 9.34 aphids (Fig. 3.1a). The pattern of mean daily larval voracity varied significantly with larval development (Fig. 3.1a) (Two-way ANOVA; $F_{5, 262} = 20.345$; $P < 0.001$). Mean aphid consumption was not significantly different between *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* in the first 48hrs after hatching (Fig. 3.1a). Mean daily voracity was significantly higher with *A. aphidimyza* on the 3rd and 4th days of larval development (Fig. 3.1a). *Leucopis glyphinivora* had a mean daily voracity significantly higher than *A. aphidimyza* on the 5th and 6th days after hatching (Fig. 3.1a). *Leucopis glyphinivora* larvae began to pupate on the 8th day of development. All larvae had reached pupation by the 12th day. For *A. aphidimyza* pupation happened between the 4th and 6th days of development.

The cumulative aphid consumption for 20 *L. glyphinivora* reached 763 N₁ stage *M. persicae* over a span of 10 days (Fig. 3.1b). A population of 19 *A. aphidimyza* consumed a cumulative total of 469 *M. persicae* over a period of 5 days (Fig. 3.1b). Cumulative prey consumption by *L. glyphinivora* surpassed what was observed with *A. aphidimyza* on the 6th day after hatching (Fig. 3.1b). This coincided with the end of larval development in *A. aphidimyza* and with peak larval consumption in *L. glyphinivora* (Fig. 3.1a). Both predator species started attacking aphids less than 24hrs after hatching.

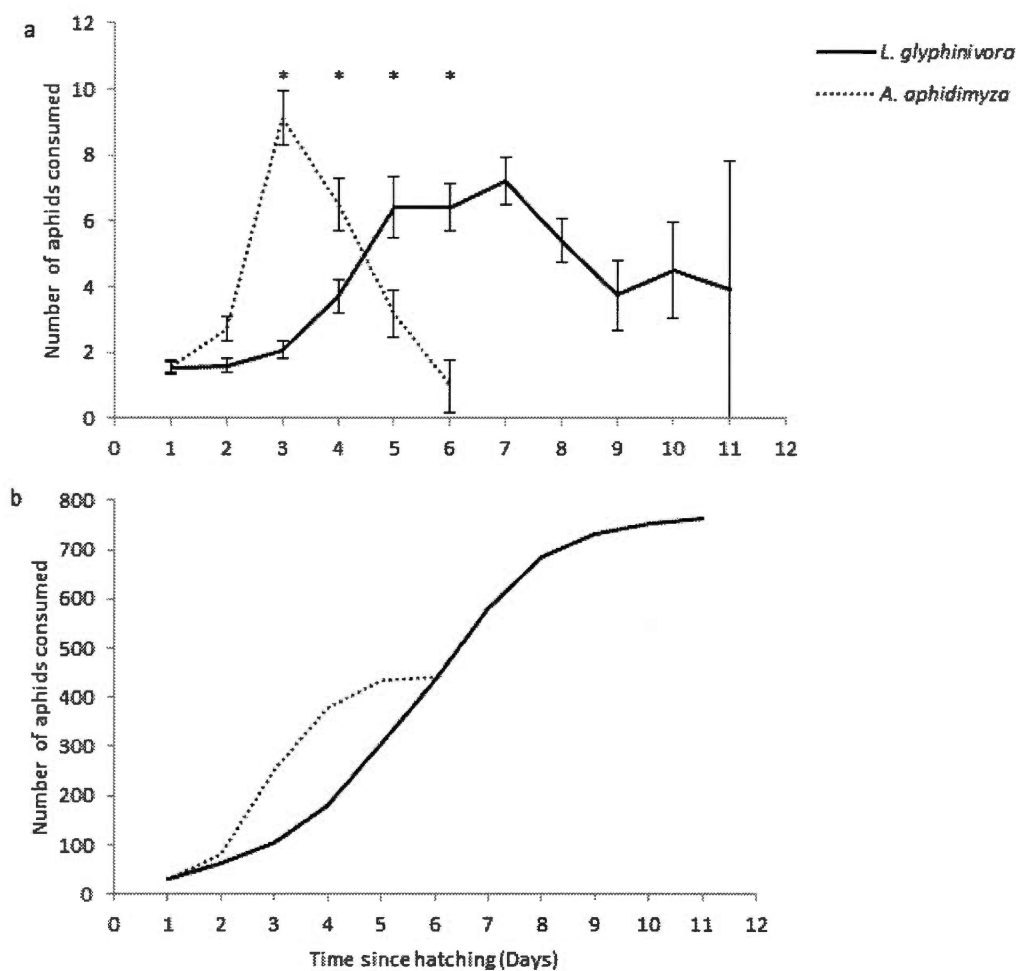


Figure 3.1 Predator voracity dynamics for *L. glyphinivora* ($n = 20$) and *A. aphidimyza* ($n = 19$) under laboratory conditions shown as (a) mean daily voracity ($\pm$ SE) and (b) cumulative population consumption throughout complete larval development. Larvae having reached pupation were progressively removed from the experimental population. Significant differences ($P < 0.05$) between species are indicated by an asterisk (*). Day 1 = Hatch day.

3.4.2 GREENHOUSE EXPERIMENTS

Leucopis glyphinivora consumed significantly more aphids than *A. aphidimyza*, regardless of treatment (Two-way ANOVA; $F_{1, 286} = 18.310$; $P < 0.001$). There was a significant difference in predator consumption between the various prey aphid-host plant combination treatments used (Two-way ANOVA; $F_{5, 286} = 7.413$; $P < 0.001$) with *M. persicae* on tomato and bell pepper having the greatest effect (Fig. 3.2). A higher proportion of aphids was consumed in the aforementioned treatments by both predators since the interaction between predator species and treatment was not significant (Two-way ANOVA; $F_{5, 286} = 0.994$; $P = 0.422$), (Fig. 3.2)

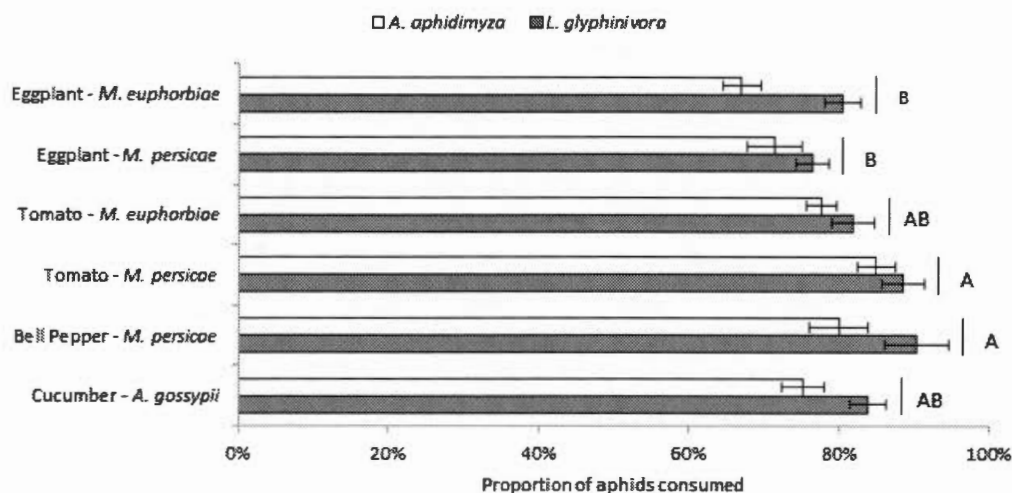


Figure 3.2 Proportion of total aphids consumed ($\pm$ SE) by *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* larvae with various host plant and aphid combinations in controlled greenhouse conditions. Different letters indicate a significant difference ($P < 0.05$) between treatments.

There was no significant difference in the 3 day larval voracity between *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* when they were released individually with a colony

of 60 *A. gossypii* (Fig. 3). Voracity was significantly higher when both predators were released together and was not significantly different from the expected value (Fig. 3.3) (ANOVA; $F_{3, 105} = 23.38$; $P < 0.001$).

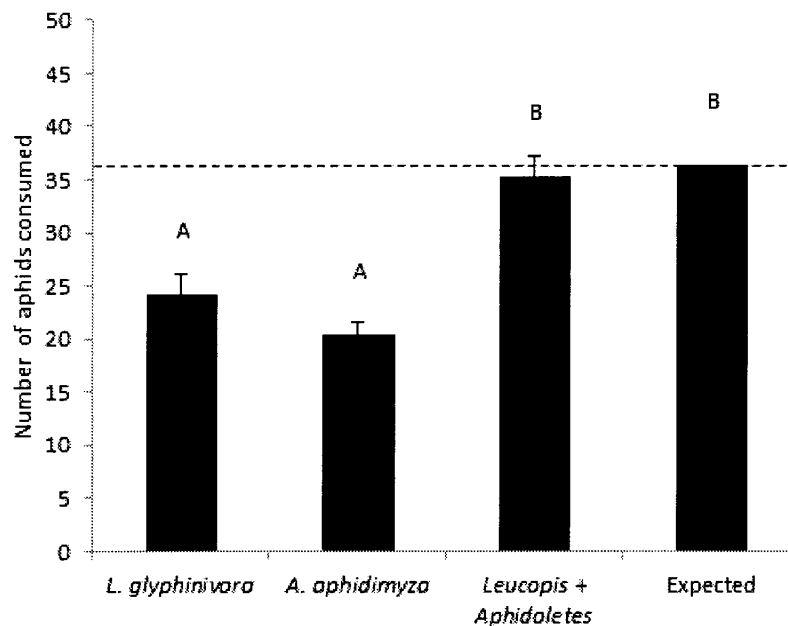


Figure 3.3 Mean number of *A. gossypii* consumed ($\pm$ SE) on cucumber by *L. glyphinivora* larvae ($n = 26$), *A. aphidimyza* larvae ($n = 31$) and both predators together ($n = 26$) in controlled greenhouse conditions. The dotted line indicates expected combined consumption. Different letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

3.5 DISCUSSION

Larval voracity for *L. glyphinivora* was observed in both laboratory and controlled greenhouse conditions. The ability of a predator to control its target prey is an essential quality for a biological control agent and the most basic measure of its

efficiency (Hoddle and Van Driesche 2009). This chamaemyiid species was compared with a similar commercial biological control agent, *A. aphidimyza*, in order to estimate its efficacy in suppressing pest aphids. The mean daily number of aphids killed does not differ among predator species. *Leucopis glyphinivora* does, however, consume a larger amount of aphids throughout its entire larval development, thus supporting our first hypothesis. This might be caused by its longer larval development (Canale et al. 2002; Rad et al. 2003; Barriault et al. in press). Although this was not the case in our study, Latham and Mills (2010) observed an unidentified species of *Leucopis* spp. that had an increased daily consumption rate and spent more time feeding compared to *A. aphidimyza* when preying on *Hyalopterus pruni* Geoffroy (Hemiptera: Aphididae) in California plum orchards. Wild populations of *L. americana* in Florida were reported to have a daily consumption rate of 17 *A. spiraecola* per day (Miller 1928), almost four times as high as what we observed, although aphid size and environmental conditions were not specified in this study. This still suggests that there is much variation in the predatory habits of different *Leucopis* spp. species.

Observation of a predator's voracity dynamics (mean daily aphid voracity for the entire larval stage) reveals the predation pattern for both predators. Aphid consumption with *L. glyphinivora* increases steadily in the early stages of larval development to reach a sort of plateau, followed by a steady decline of predation before pupation occurs. With *A. aphidimyza*, consumption increases rapidly, peaking two days after hatching, and sharply declines afterwards. Differences in the rates of development for these two predators should lead to a different biological control application. The slow nature of *L. glyphinivora* is best suited for more mid-term biological control while the immediate effect of *A. aphidimyza* seems more optimized for very short term use. Biological control programs using both predators can therefore be tailored to the nature of pest outbreaks. Application of *L. glyphinivora*

would be for a moderate and longer sustained pest control due to a longer larval development. *Aphidoletes aphidimyza* would be more suitable for immediate suppression of an intense aphid outbreak. Something else to consider is the timing of peak aphid consumption in both predators and how this would work with aphid population growth dynamics. More research is required in order to understand how these findings can be implemented into a biological control program.

Greenhouse experiments comparing aphid voracity between *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* demonstrated that *L. glyphinivora* always consumes a higher proportion of aphids, regardless of prey aphid species or host plant used. This means that *L. glyphinivora* is a rather polyphagous predator with the potential for being used on a wide variety of crops. Indeed, *L. glyphinivora* has been reported to attack nearly 80 different species of aphids and is found on over 70 different host plants (Tanasijtshuk 1986; Raspi and Ebejer 2008; Bokina 2009; Brewer and Noma 2010; Mustață et al. 2010; Rakhshani et al. 2010; Satar et al. 2015; Mehrparvar et al. 2016). Interestingly, the best results were observed with *M. persicae* on different crops. These were done on tomato and bell pepper, two structurally different plants. Tomato leaves are rather pubescent, presenting a high density of trichomes. These structures provide an important microhabitat component for a furtive predator such as *A. aphidimyza* by reducing the potential for intraguild predation by some active-searching predators such as coccinelids (Lucas and Brodeur 1999; Griffin and Yeorgan 2002). A slow moving vermiform larva like *L. glyphinivora* may also benefit from such protection. Unlike with tomato, bell pepper leaves are glabrous. One would not expect such a crop to be an optimal host plant choice. Surprisingly, the least effective treatments used eggplant as a target crop, one treatment involving *M. persicae*. Similarly to tomatoes, eggplants have many trichomes and would therefore be expected to make a suitable habitat for *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza*. Also, *M. persicae* provided both the best and least effective results. More information concerning preferential

host plants and prey aphids is necessary to make an effective biological control program involving *L. glyphinivora*. In our experiment, *L. glyphinivora* was confined to a controlled aphid colony within a clip-cage. If *L. glyphinivora* were to be released in a greenhouse for a biological control program, larvae would be free to move around the host plant and even onto other nearby plants. Aphid colony density and age structure varies between colonies on nearby host plants. Rad et al. (2003) observed that *L. glyphinivora* larvae tend to leave small colonies composed of large aphids in search of a new colony, preferring a higher density of small aphids. Further research is needed to define the exact predatory habits of free roaming *L. glyphinivora*, as one would see in an actual biological control setting.

In the combined predator greenhouse test, the observed predatory effect of *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* together was not significantly different from the expected effect. This means there is no antagonistic effect, such as interference, and a biological control program involving the combined use of both predators should generate additive effects on the focal prey. Both *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* larvae were found alive at the end of the test period in 25 of the 26 replicates when used together. Only one replicate contained a single *L. glyphinivora* and no *A. aphidimyza* at the end of the 3 day trials indicating a low potential for intraguild predation. Since *A. aphidimyza* uses a furtive predation strategy and both predators are rather passive slow moving vermiform larvae, this may help them avoid intraguild predation with each other (Lucas et al. 1998; Fréchette et al. 2008). *Aphidoletes aphidimyza* is a known furtive predator (Lucas et al. 1998; Lucas and Brodeur 2001) and this strategy may also occur in *L. glyphinivora*. In fact, *L. glyphinivora* larvae are slow moving and do not seem to actively forage aphids as one would typically see in an active-searching predator. Aphids also did not seem to modify their behaviour when coming into contact with *L. glyphinivora*. Absence of significant defensive behaviour by prey when in the presence of a predator is a key characteristic of furtive

predation (Lucas and Brodeur 2001). Wild *L. glyphinivora* sampled for this study were found within aphid colonies tended by ants, which are known to attack active-searching aphid predators (Katayama and Suzuki 2003; Stewart-Jones et al. 2008). While collecting our field samples, ants were never seen attacking *L. glyphinivora* larvae. This is in line with furtive predation behaviour (McLean 1992; Sentis et al. 2012). Furtive predation has also been observed with another close species of silver fly, *Leucopis annulipes* (Fréchette et al. 2008). If intraguild predation between *L. glyphinivora* and *A. aphidimyza* is low, a biological control program using both predators simultaneously could be applied. This could also be extended to other, more active-searching aphidophagous predators. Active-searching predators, such as ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae), can be seen as more efficient predators in that they consume a larger amount of aphids more rapidly (Dixon 1959; Marks 1977; Soares et al. 2001; Cabral et al. 2009). A drawback of these predators is that they are susceptible to engage in intraguild predation (Rosenheim et al. 1993; Hindayana et al. 2001; Völkl et al. 2007) and cannibalism (Osawa 1992; Burgio et al. 2002), which limits their potential at high predator densities. While also susceptible to intraguild predation, furtive predators living within the prey aphid colony benefit from a dilution effect (Lucas and Brodeur 2001) and a selfish herd effect (Dumont et al. 2015) which reduce the negative impact of intraguild predation. At low aphid densities however, intraguild predation tends to occur more frequently (Polis et al. 1989; Lucas 2005). Predatory mites such as the intraguild predator *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot and the hyperpredator *Neoseiulus cucumeris* Oudemans have also been shown to have negative effects on *A. aphidimyza* despite the midge's furtive behaviour (Messelink et al. 2011; Messelink et al. 2013). While unable to control large aphid populations, certain zoophytophagous mirids can prevent aphid outbreaks by establishing a population prior to aphid invasion through the use of supplementary food sources (Messelink et al. 2015). Even though these generalist predators engage in intraguild predation, their combined use with *A. aphidimyza* still results in a greater aphid control than *A. aphidimyza* alone (Messelink et al. 2013).

Further research on the predatory behaviour of *L. glyphinivora* and on the interactions in a multi-predator environment is still necessary. This may lead to more efficient biological control programs involving the use of *L. glyphinivora* in conjunction with other beneficial insects against aphids.

Our study shows promising results of *L. glyphinivora* as an effective predator against aphid pests in greenhouses. Further research is, however, necessary before establishing its efficacy as a biological control agent. Searching ability and dispersal capacity are all important traits a good biological control agent would need for use against aphid pests in a greenhouse setting. Fertility, fecundity, oviposition preference and general reproductive behaviour are all key aspects of *L. glyphinivora* biology that remain to be explored and will provide essential information pertaining to mass rearing conditions and multi-generation population dynamics in this species. All tests in our study were done under very controlled conditions. Actual predator release trials will provide useful information on the behaviour of a free roaming *L. glyphinivora* population in a greenhouse setting. These types of studies, combined with our current study and previous work on the life cycle and survival of *L. glyphinivora* (Barriault et al. in press) will paint a global picture on how to effectively use *L. glyphinivora* to its full potential.

3.6 ACKNOWLEDGEMENTS

Our deepest thanks go out to Stephen D. Gaimari, California Department of Food & Agriculture, for identification and rearing advice with *Leucopis glyphinivora*. We would like to extend our gratitude to Jill Vandermeerschen for her help with statistical analysis, Simon Chaussé and Tina Lévesque for technical assistance and the team at LUFA, particularly Javier Campos and Lauren Rathmell. We would also like to thank the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada

(NSERC) and the Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), through their Programme de Soutien à l'Innovation Horticole (PSIH) program, for funding this research project.

3.7 REFERENCES CITED

Alotaibi S (2008) Mass production and utilization of the predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for controlling aphids. *Global J Biotech & Biochem* 3:1–7

Begum M, Lees E, Ampt P, Mansfield S (2017) Development of Australian commercial producers of invertebrate biological control agents from 1971 to 2014. *BioControl* 62:525–533

Blackman RL, Eastop VF (2007) Taxonomic issues. In: van Emden HF, Harrington R (eds) *Aphids as crop pests*. CAB International, London, pp 1–29

Bokina IG (2009) The influence of vegetation on the abundance of cereal aphid entomophages in the forest-steppe of western Siberia. *Entomol Rev* 89:757–769

Brewer MJ, Elliott NC (2004) Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulations. *Annu Rev Entomol* 49:219–242

Brewer MJ, Noma T (2010) Habitat affinity of resident natural enemies of the invasive *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae), on soybean, with comments on biological control. *J Econ Entomol* 103:583–596

Burgio G, Santi F, Maini S (2002) On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biol Control* 24:110–116

Cabral S, Soares AO, Garcia P (2009) Predation by *Coccinella undecimpunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) on *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae): effect of prey density. *Biol Control* 50:25–29

Canale A, Canova R, Raspi A (2002) *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera Chamaemyiidae): allevamento di laboratorio e prove preliminari dell'influenza di temperature costanti sulla durata dello sviluppo preimmaginaie. *Atti XIX Congresso*

nazionale italiano di Entomologia 529–533

Carroll DP, Hoyt SC (1984) Natural enemies and their effects on apple aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), colonies on young apple trees in central Washington. *Environ Entomol* 13:469–481

Colares F, Michaud JP, Bain CL, Torres JB (2015) Recruitment of aphidophagous arthropods to sorghum plants infested with *Melanaphis sacchari* and *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae). *Biol Control* 90:16–24

Coppel HC, Mertins JW (1977) *Biological Insect Pest Suppression* Springer-Verlag New-York, pp 234–255

Dixon AFG (1959) An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle. *J Anim Ecol* 28:259–281

Dumont F, Lucas E, Brodeur J (2015) Do furtive predators benefit from a selfish herd effect by living within their prey colony? *Behav Ecol Sociobiol* 69:971–976

Fréchette B, Larouche F, Lucas É (2008) *Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies. *Eur J Entomol* 105:399–403

Gaimari SD, Turner WJ (1996a) Larval feeding and development of *Leucopis ninai* Tanasijtshuk and two populations of *Leucopis gaimarii* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) on Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae), in Washington. *Proc Entomol Soc Wash* 98:667–676

Gaimari SD, Turner WJ (1996b) Methods for rearing Aphidophagus *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae). *J Kansas Entomol Soc* 69:363–369

Gaimari SD, Turner WJ (1997) Behavioral observations on the adults and larvae of *Leucopis ninai* and *L. gaimarii* (Diptera: Chamaemyiidae), predators of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *J Kansas Entomol Soc* 70:153–159

Griffin ML, Yeargan KV. (2002) Factors potentially affecting oviposition site selection by the lady beetle *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ Entomol* 31:112–119

Hindayana D, Meyhofer R, Scholz D, Poehling HM (2001) Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biol Control* 20:236–246

Hoddle MS, Van Driesche RG (2009) Biological control of insect pests. In: Resh VH, Cardé RT (eds) Encyclopedia of insects, 2nd edn. Elsevier, Burlington, pp 91–101

Humble LM (1994) Recovery of additional exotic predators of balsam wooly adelgid, *Adelges picea* (Ratzeburg) (Homoptera: Adelgidae), in British Columbia. Can Entomol 126:1101–1103

Kahanpää J (2014) Checklist of the fly families Chamaemyiidae and Lauxaniidae of Finland (Insecta, Diptera). ZooKeys 441:277–283

Kaiser ME, Noma T, Brewer MJ, Pike KS, Vockeroth JR, Gaimari SD (2007) Hymenopteran parasitoids and dipteran predators found using soybean aphid after its Midwestern United States invasion. Ann Entomol Soc Am 100:196–205

Katayama N, Suzuki N (2003) Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). Appl Entol Zool 38:427–433

Kohler GR, Wallin KF, Ross DW (2016) Seasonal phenology and abundance of *Leucopis argenticollis*, *Leucopis piniperda* (Diptera: Chamaemyiidae), *Laricobius nigrinus* (Coleoptera: Derodontidae) and *Adelges tsugae* (Homoptera: Adelgidae) in the Pacific Northwest USA. B Entomol Res 106:546–550

Latham DR, Mills NJ (2010) Quantifying aphid predation: the mealy plum aphid *Hyalopterus pruni* in California as a case study. J Appl Ecol 47:200–208

Le Goff GJ, Nicolas A, Al Mohamad R, Hance T (2016) Impact of humidity on the biological development of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). J Econ Entomol 109:1482–1486

Lucas É (2005) Intraguild predation among aphidophagous predators. Eur J Entomol 102:351–364

Lucas É, Brodeur J (1999) Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). Environ Entomol 28:622–627

Lucas É, Brodeur J (2001) A Fox in sheep's clothing: furtive predators benefit from the communal defense of their prey. Ecology 82:3246–3250

Lucas É, Coderre D, Brodeur J (1998) Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. Ecology 79:1084–1092

MacGillivray ME, Anderson GB (1957) Three Useful Insect Cages. *Can Entomol* 89:43-46

Malais MH, Ravensberg WJ (2006) Les pucerons et leurs ennemis naturels. In: Connaître et reconnaître, la biologie des ravageurs des serres et de leurs ennemis naturels. Koppert B.V., Berkel en Rodenrijs, pp 131-172

Marks RJ (1977) Laboratory studies of plant searching behaviour by *Coccinella septempunctata* L. larvae. *B Entomol Res* 67:235–241

Messelink GJ, Bloemhard CMJ, Cortes JA, Sabelis MW, Janssen A (2011) Hyperpredation by generalist predatory mites disrupts biological control of aphids by the aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza* *Biol Control* 57:246-252

Messelink GJ, Bloemhard CMJ, Hoogerbrugge H, van Schelt J, Ingegno BL, Tavella L (2015) Evaluation of mirid predatory bugs and release strategy for aphid control in sweet pepper *J Appl Entomol* 139:333-341

Messelink GJ, Bloemhard CMJ, Sabelis MW, Janssen A (2013) Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies *BioControl* 58:45-55

McAlpine, J.F. (1978). A remarkable new species of *Leucopis* from western Canada (Diptera: Chamaemyiidae). *Proc Entomol Soc Wash* 79:14-18

McLean IFG (1992) Behaviour of larval and adult *Leucopis* (Diptera: Chamaemyiidae). *Br J Ent Nat Hist* 5:35–36

Mehrparvar M, Mansouri SM, Hatami B (2016) Some bioecological aspects of the rose aphid, *Macrosiphum rosae* (Hemiptera: Aphididae) and its natural enemies. *Acta U Sap Agr Environ* 8:74–88

Miller RL (1928) Biology and natural control of the green citrus aphid *Aphis spiraecola* Patch. *Fla Entomol* 12:49–56

Mohamed AH, Lester PJ, Holtzer TO (2000) Abundance and effects of predators and parasitoids on the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) under organic farming conditions in Colorado. *Environ Entomol* 29:360–368

Mustață G, Mustață M, Andriev S-O, Prelipcean C (2010) The complex of predators controlling the colonies of *Aphis fabae* Scop. (Homoptera, Aphididae) in eastern Romania. *56:97–100*

- Natshuk EP, Bagachanova AK (2013) Silver-flies (Diptera, Chamaemyiidae) of Yakutia, Russia. *Eur Entomol J* 12:70–78
- Noma T, Brewer MJ, Pike KS, Gaimari SD (2005) Hymenopteran parasitoids and dipteran predators of *Diuraphis noxia* in the west-central Great Plains of North-America: species records and geographic range. *BioControl* 50:11–97
- Osawa N (1992) A life table of the ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) in relation to the aphid abundance. *Jpn J Ent* 60:575–579
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu Rev Ecol Syst* 20:297–330
- Powell W, Pell JK (2007) Biological control. In: van Emden HF, Harrington R (eds) *Aphids as crop pests*. CAB International, pp 469-513
- Preisser EL, Oten KLF, Hain FP (2014) Hemlock woolly adelgid in the eastern United States: what have we learned? *SE Nat* 13:1–15
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rad SG, Hatami B, Asadi G (2003) Biology of *Leucopis glyphinivora* Tanas. (Dip.: Chamaemyiidae) and its efficiency in biological control of *Aphis fabae* Scop. *JWSS* 6:195–207
- Rakhshani H, Ebadi R, Hatami B, Rakhshani E, Gharali B (2010) A survey of alfalfa aphids and their natural enemies in Isfahan, Iran, and the effect of alfalfa strip-harvesting on their populations. *J Entomol Soc Iran* 30:13–28
- Raspi A, Ebejer MJ (2008) New records of Diptera Chamaemyiidae from the Mediterranean and Oman with a description of a new species: *Parochthiphila* (*Euestelia*) *argentseta* from Turkey and a redescription of *Parochthiphila* (*Parochthiphila*) *inconstans* (Becker). *Entomol Fennica* 19:55–64
- Rosenheim JA, Wilhoit LR, Armer CA (1993) Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96:439–449
- Satar S, Raspi A, Özdemir I, Tusun A, Karacaoğlu M, Beneli G (2015) Seasonal habits of predation and prey range in aphidophagous silver flies (Diptera chamaemyiidae), an overlooked family of biological control agents. *B Insectol*

68:173–180

Sentis A, Lucas É, Vickery WL (2012) Prey abundance, intraguild predators, ants and the optimal egg-laying strategy of a furtive predator. *J Insect Behav* 25:529–542

Sloggett JJ (2005) Are we studying too few taxa? Insights from aphidophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol* 102:391–398

Soares AO, Coderre D, Schanderl H (2001) Fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol* 98:287–293

Soares AO, Coderre D, Schanderl H (2003) Effect of temperature and intraspecific allometry on predation by two phenotypes of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ Entomol* 35:939–944

Soluk DA (1993) Multiple predator effects: predicting combined functional response of stream fish and invertebrate predators. *Ecology* 74:219–225

Sorensen JT (2009) Aphids. In: Resh VH, Cardé RT (eds) *Encyclopedia of insects*, 2nd edn. Elsevier, Burlington, pp 27–31

Stevenson AB (1967) *Leucopis simplex* (Diptera: Chamaemyiidae) and other species occurring in galls of *Phylloxera vitifoliae* (Homoptera: Phylloxeridae) in Ontario. *Can Entomol* 99:815–820

Stewart-Jones A, Pope TW, Fitzgerald JD, Poppy GM (2008) The effect of ant attendance on the success of rosy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards. *Agr Forest Entomol* 10:37–43

Stiling P, Cornelissen T. (2005) What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34:236–246

Tanasijtshuk VN (1986) *Leucopis (Leucopis) glyphinivora*. In: *Fauna of the USSR*. Nauka Publishers, St. Petersburg, pp 289–295

van Lenteren JC, Bolckmans K, Köhl J, Ravensberg WJ, Urbaneja A (2018) Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl* 1–21

van Lenteren JC, Woets J (1988) Biological and integrated pest control in greenhouses. *Ann Rev Entomol* 33:239–269

van Schelt J, Mulder S (2000) Improved methods of testing and release of

Aphidoletes aphidimyza (Diptera: Cecidomyiidae) for aphid control in glasshouses. Eur J Entomol 97:511–515

Völkl W, Mackauer M, Pell JK, Brodeur J (2007) Predators, parasitoids and pathogens. In: van Emden HF, Harrington R (eds) Aphids as crop pests. CAB International, London, pp 187-233

Wallace MS, Hain FP (2000) Field surveys and evaluation of native and established predators of the hemlock woolly adelgid (Homoptera: Adelgidae) in the southeastern United States. Environ Entomol 29:638–644

Wilbert H (1973) Zur Suchfähigkeit der Eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). Entomol Exp Appl 16:514-524

Yukawa J, Abe J, Mizota K (2008) Improvement in the practical use of an aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), in greenhouses. In: Mason PG, Gillespie DR, Vincent C (eds) Proceedings of the third international symposium on biological control of aphids. Christchurch, pp 77–87

Zhou H, Yu Y, Tan X, Chen A, Feng J. (2014) Biological control of insect pests in apple orchards in China. Biol Control 68:47–56

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but de ce projet de recherche était d'explorer l'utilisation potentielle de la chamémyie *Leucopis glyphinivora* en tant qu'agent de lutte biologique dans un contexte agricole de serre. La lutte biologique est présentée comme une alternative à la lutte chimique classique. Cependant, bien que le contrôle biologique soit appliqué en tant que technique agricole établie depuis plus de 100 ans (Turnbull & Chant 1961; Howarth 1991; Bellows 1999), il y a eu très peu de progrès réalisés au niveau de la diversité des agents de lutte disponibles (Sloggett 2005; Begum *et al.* 2017; van Lenteren *et al.* 2017). La lutte biologique doit augmenter le nombre d'agents disponibles de façon à pouvoir proposer pour toutes les situations différentes de cultures, systèmes, conditions abiotiques et biotiques des auxiliaires ou combinaisons d'auxiliaires efficaces et économiques. Il est donc primordial de développer de nouveaux agents de lutte afin d'optimiser le contrôle biologique selon ces différentes optiques. Pour mettre au point un programme de lutte biologique avec un nouvel insecte, il faut d'abord établir un système d'élevage de masse. Avec *Leucopis* spp., Gaimari et Turner (1996c) ont développé un système d'élevage et cette technique a été reproduite dans le cadre de cette recherche. Ceci servirait de base pour l'élaboration d'une production de masse de *L. glyphinivora*. Un autre aspect important pour établir un nouvel agent de lutte biologique est la connaissance de sa biologie fondamentale (Stiling & Cornelissen 2005). Ceci est exploré au chapitre 2 de cette étude. Le cycle de vie complet et le taux de survie à chaque stade de

développement ont été observés chez *L. glyphinivora*. Enfin, la mesure la plus fondamentale de l'efficacité d'un agent de lutte biologique est sa capacité à supprimer le ravageur ciblé (Hoddle & Van Driesche 2009). Ceci est exploré au chapitre 3 de cette étude. La voracité larvaire a donc été établie chez *L. glyphinivora*. Une étude en laboratoire a permis d'établir des valeurs de référence concernant l'efficacité théorique de *L. glyphinivora* pour le contrôle des pucerons. Une étude en serres a ensuite permis d'évaluer le potentiel de contrôle dans des conditions appliquées.

D'un point de vue fondamental, cette étude a permis d'approfondir nos connaissances de base sur la biologie de *L. glyphinivora*, une espèce encore méconnue. Les larves du genre *Leucopis* sont même souvent confondues avec celles des syrphes (Diptera :Syrphidae) à cause de leur mode de vie similaire et leur ressemblance morphologique (McAlpine & Tanasijtshuk 1972; McLean 1992; Gaimari & Turner 1997; Völkl *et al.* 2007) (au Québec, Lucas communication personnelle). D'un point de vue appliqué, cette étude a permis de quantifier l'efficacité de *L. glyphinivora* pour la lutte biologique en le comparant à un agent de lutte commercial, *Aphidoletes aphidimyza*. Suite à cette étude, il est possible de confirmer que *L. glyphinivora* présente un bon potentiel pour la lutte biologique. *Leucopis glyphinivora* a plusieurs caractéristiques qui sont désirables en lutte biologique. L'étude de son cycle de vie démontre que le temps de développement relativement lent chez *L. glyphinivora* lui permet d'effectuer un contrôle biologique de plus longue durée. L'étude de la voracité chez *L. glyphinivora* démontre aussi que cette espèce maintient une forte efficacité avec différentes espèces de pucerons sur différentes plantes hôtes. Le potentiel de *L. glyphinivora* a été déterminé en comparant cet insecte avec un agent de lutte commerciale similaire, *A. aphidimyza*. La comparaison entre *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza* démontre que la chamaemyie présente les qualités nécessaires pour devenir un agent de lutte efficace contre les pucerons en serre.

Au niveau du développement, l'hypothèse que *L. glyphinivora* a un cycle de vie plus long est confirmée (voir hypothèse 1.1). Au niveau de la survie, l'hypothèse est partiellement confirmée car seul le stade larvaire de *L. glyphinivora* présente un taux de survie inférieur à ce qui est observé chez *A. aphidimyza* (voir hypothèse 1.2). Les stades d'œufs et de nymphes ont le même taux de survie chez les deux espèces. L'hypothèse concernant la voracité est aussi confirmée (voir hypothèse 1.3). La voracité quotidienne est similaire chez les deux prédateurs, mais le développement larvaire plus lent chez *L. glyphinivora* lui accorde une voracité totale supérieure à *A. aphidimyza*. L'hypothèse concernant l'utilisation de *L. glyphinivora* en serre est aussi confirmée (voir hypothèse 2). Les essais en serre ont démontrés que *L. glyphinivora* a une plus grande voracité que *A. aphidimyza* et ce, indépendamment du choix de plante hôte ou de puceron. Il est aussi possible d'observer un effet aditif lorsque *L. glyphinivora* et *A. aphidimyza* sont utilisés ensembles, ce qui confirme l'hypothèse stipulant l'absence d'effets antagonistes entre les prédateurs (voir hypothèse 3).

Le temps de développement larvaire prolongé et le taux de consommation modéré chez *L. glyphinivora* permet un contrôle biologique modéré sur une plus longue période de temps. Ce type d'effet est très intéressant pour une utilisation en traitement préventif avec la lutte inoculative. Si des pucerons sont présents dans la serre, mais que leurs nombres restent sous le seuil de dommages économiques, un traitement avec *L. glyphinivora* permettrait de maintenir les populations de pucerons basses. Le développement rapide et la voracité élevée observée chez *A. aphidimyza* se prête mieux pour un traitement curatif. Une très grande population de pucerons nécessite une intervention forte et rapide. Une application avec *A. aphidimyza* serait donc mieux adaptée dans une telle situation. Un plan de lutte où les deux insectes seraient utilisés de concert selon le niveau de l'infestation est donc envisageable. Un système de plante réservoir pourrait également être étudié avec *L. glyphinivora*. Ce type de système est présentement utilisé avec *A. aphidimyza* (Watanabe *et al.* 2014) et des

études en cours avec le syrphe d'Amérique *Eupeodes americanus* Wiedemann (Diptera : Syrphidae) (Bellefeuille *et al.* 2017) démontrent bien son efficacité. Un tel système devrait logiquement aussi être efficace avec *L. glyphinivora*. Un système multi-prédateur, comme ce qui est utilisé avec des miridés zoophytophages en cultures de poivrons (Messelink *et al.* 2011, 2013, 2015), serait aussi une avenue à explorer afin de maximiser le contrôle biologique avec *L. glyphinivora*. Toutes ces idées demeurent à être explorées avant de bâtir un programme de lutte biologique avec *L. glyphinivora* pour le contrôle de pucerons en serres.

Malgré le taux de mortalité larvaire plus élevé chez *L. glyphinivora*, cette espèce présente tout de même un bon potentiel pour être utilisée en lutte biologique. En effet, son long temps de développement lui permet de compenser cette perte. En considérant la mortalité larvaire observée dans cette étude, 100 larves de *L. glyphinivora* consommeront un total de 2592 pucerons sur une période de 10 jours. Si on répète ce même exercice avec *A. aphidimyza*, les 100 larves vont consommer 2255 pucerons sur une période de six jours. Cette étude a été réalisée dans des conditions d'élevages contrôlées en laboratoire avec une seule espèce de proie et une seule plante hôte. Plus d'études seront nécessaires afin de déterminer quelles sont les conditions d'élevages optimales pour *L. glyphinivora* afin de maximiser sa survie pour une production commerciale de masse et optimiser son effet de contrôle biologique.

En 2015, les 190 fermes en production de légumes de serre au Québec occupaient ensembles un peu plus de 90 ha (Agriculture et Agroalimentaire Canada 2016). Ceci fait une moyenne d'environ 0,5 ha par ferme. Une application moyenne d'*A. aphidimyza* sur une telle superficie impliquerait donc une lâché de 6250 individus (Biobest 2017). Considérons que la moitié de ces individus (3125) sont femelles puisque, selon la littérature, un tel sexe-ratio est commun chez *A. aphidimyza*

(Heimpel & Lundgren 2000) et que la présente étude confirme ceci. En supposant une ponte moyenne de 110 œufs/femelle (Harris 1973; Havelka & Zemek 1999; Malais & Ravensberg 2006) et en considérant le taux d'éclosion et la mortalité larvaire observée ici, la progéniture des *A. aphidimyza* relâchées élimineront environ 6,4 millions de *M. persicae* sur une période de cinq jours. Si on refait ce même exercice avec *L. glyphinivora*, on voit qu'un total d'environ deux millions de pucerons sont éliminés sur une période de 10 jours. On voit donc qu'*A. aphidimyza* offre un contrôle biologique de forte intensité sur une courte période alors que *L. glyphinivora* exerce un contrôle plus modéré (trois fois moins) sur une plus longue période (deux fois plus). Cette étude permet donc de démontrer que *L. glyphinivora* peut être utilisé en tant que complément efficace avec *A. aphidimyza* afin de maximiser l'efficacité du contrôle biologique. Dans un système où *A. aphidimyza* est relâché simultanément avec *L. glyphinivora*, la cécidomyie réduirait rapidement la taille de la population de pucerons et la chamaemyie maintiendrait cette densité basse sur une plus longue période. L'absence d'effets antagonistes observé lors de l'utilisation conjointe des deux prédateurs renforce aussi l'idée de combiner *A. aphidimyza* et *L. glyphinivora* dans un programme de lutte. En lutte inondative et inoculative, la densité des populations de ravageurs peuvent être manipulés artificiellement. Le choix de l'agent de lutte utilisé et la densité appliqué dans la serre peut donc être adapté en fonction de la nature de l'infestation. Des études plus approfondies sont nécessaires pour déterminer une méthode d'application optimale avec *L. glyphinivora*. La densité de lâchée et la période où celle-ci s'effectue pourraient ainsi être optimisées selon son cycle de vie.

Présentement, *A. aphidimyza* est utilisée surtout de façon inoculative dans les serres à travers le monde. Ceci signifie que le contrôle biologique n'est pas effectué par les individus directement relâchés mais plutôt par leur progéniture. Une population d'*A. aphidimyza* est établie par les individus fondateurs relâchés et le contrôle biologique

est effectué par les générations subséquentes. Selon le cycle de production de la culture agricole spécifique, des nouveaux lâchers d'*A. aphidimyza* seront effectuées afin de maintenir un contrôle sur les populations de pucerons (Biobest 2017). Le raccourcissement des jours à la fin de la période estivale entraîne une diapause chez *A. aphidimyza* (Parrella *et al.* 1999; Völkl *et al.* 2007). Cet insecte nécessite une période d'au moins 16 heures de luminosité afin d'être efficace (Anatis 2018). Il est donc presque impossible de maintenir une population d'*A. aphidimyza* dans une serre après la saison estivale. De plus, la nymphose chez *A. aphidimyza* se fait au sol (Harris 1973; Malais & Ravensberg 2006; Biobest 2017). Les cultures hors sol ou avec un sol recouvert ne sont donc pas adaptées pour maintenir un contrôle biologique à long terme avec *A. aphidimyza*. Chez *L. glyphinivora*, la nymphose se fait directement sur le plant, là où la larve se trouve (Stéphane Barriault, observation personnelle). Ceci fait en sorte que *L. glyphinivora* peut s'utiliser avec tout type de cultures. Cependant, la diapause chez *L. glyphinivora* n'as pas encore été étudiée. Des études à venir devront se pencher sur les conditions qui déclenchent la diapause chez *L. glyphinivora* ainsi que les conditions qui lui permettent de sortir de cet état.

Une autre lacune d'*A. aphidimyza* est que l'efficacité des larves à contrôler les pucerons est influencée par leur position sur le plant et que ce contrôle diminue lorsqu'en présence de plusieurs espèces de pucerons (Jandricic *et al.* 2016). La faible mobilité des larves d'*A. aphidimyza* (Wilbert 1973) est aussi un problème car le contrôle biologique va s'effectuer très localement là où les œufs sont pondus. Ces problèmes pourraient être résolu avec *L. glyphinivora*. En effet, ce chamaemyide est reconnu comme étant très polyphage et les larves se déplacent partout sur la plante hôte, voir même entre les plants avoisinants (Rad *et al.* 2003; Satar *et al.* 2015; Barriault, observation personnelle).

Les adultes *A. aphidimyza* sont reconnus pour leur bonne capacité de dispersion dans une serre et leur capacité à repérer les foyers d'infestation pour agir comme site de ponte (Markkula & Tiittanen 1985; van Schelt & Mulder 2000; Alotaibi 2008). Cependant, *A. aphidimyza* est fragile et résiste peu aux micro-turbulences des courants d'air dans les serres. Les producteurs vont souvent éteindre la ventilation dans les serres lors de son application (Marc Fournier, communication personnelle). La plus grande taille et robustesse de *L. glyphinivora* (Raspi 1996; Malais & Ravensberg 2006; Völkl *et al.* 2007) devraient lui permettre une meilleure capacité de vol pour mieux se disperser dans une serre. D'autres études évaluant la capacité de dispersion des adultes et le seuil thermique pour le vol permettront de raffiner l'utilisation de celle-ci dans un programme de lutte biologique.

Ce projet de recherche s'insère parmi d'autres pour permettre éventuellement l'élaboration d'un plan de lutte biologique efficace avec *L. glyphinivora*. En effet, le taux d'éclosion et la survie larvaire de *L. glyphinivora* ne sont pas affectés de manière significative suite à un contact topique avec le chlorantraniliprole et le novaluron, 2 insecticides à risques réduits (Paula Cabrera, communication personnelle). Le novaluron est présentement homologué au Canada contre les thrips (Thysanoptera) sur les tomates de serre et contre la punaise terne *Lygus lineolaris* (Hemiptera : Miridae) et le charançon du poivron *Anthonomus eugenii* (Coleoptera : Curculionidae) sur les poivrons de serre (Arysta, 2018). Cependant, certaines autres caractéristiques de *L. glyphinivora* démontrent que son efficacité n'est peut-être pas optimale dans certaines conditions spécifiques. *Leucopis glyphinivora* ne serait pas adapté pour une lutte biologique efficace à basses températures. Selon Canale *et al.* (2002), les larves de *L. glyphinivora* n'arrivent pas à se développer en adultes à une température de 16°C. D'autres insectes, comme *E. americanus*, également en évaluation actuellement, seraient mieux adaptés pour des basses températures (Bellefeuille *et al.* 2017). Plus de recherches sur ces insectes pourraient déterminer la

possibilité d'une utilisation conjointe. Un programme de contrôle biologique qui considère les fluctuations de températures dans le temps pourrait ainsi être mis au point afin d'optimiser l'efficacité de *L. glyphinivora* et *E. americanus* ensemble.

D'autres recherches futures se penchant sur la reproduction de *L. glyphinivora* pourront fournir d'importantes informations pour un programme de lutte biologique. Cet insecte sera probablement acheminé aux producteurs en tant que nymphes en diapause, comme c'est présentement le cas avec *A. aphidimyza*, pour de la lutte biologique inoculative. Les adultes qui émergent de ces nymphes vont se disperser et se reproduire. Ce ne sont donc pas les individus initialement introduits qui vont effectuer le contrôle biologique, mais plutôt leur progéniture. Il faut donc connaître la durée des périodes de préoviposition et la durée totale de la période de ponte. La fertilité et la fécondité sont aussi d'importants renseignements. La grande longévité observé chez les adultes de *L. glyphinivora* est un trait qui est lié à une hausse de la fécondité (Coll 1996) et mènerait aussi à une période d'oviposition qui est plus étirée dans le temps (Borges *et al.* 2013). *Leucopis glyphinivora* présente donc un bon potentiel pour une capacité de reproduction élevée. En sachant le nombre de larves viables qu'une femelle peut produire, il sera possible de mieux jauger le nombre d'individus à relâcher. Ceci permettrait aussi d'établir un seuil d'intervention pour l'utilisation de *L. glyphinivora*. Des études plus approfondies sur le comportement et la capacité reproductrice de *L. glyphinivora* vont fournir d'importants renseignements sur la dynamique de croissance d'une population chez cette espèce et serviront pour bâtir un plan de lutte biologique optimal.

APPENDICE A

LISTE DES PROIES ET PLANTES HÔTES ASSOCIÉS AU GENRE *LEUCOPIS* SPP.

Prédateur	Proie	Plante hôte	Source
<i>Leucopis africana</i>	<i>Icerya purchasi</i> <i>Planococcus citri</i> <i>Planococcus kenyae</i> <i>Pseudococcus concavocerarii</i> <i>Planococcus tripinosus</i> <i>Spilococcus</i> sp.	<i>Cajanus cajan</i> <i>Coffea arabica</i> <i>Cassia siamea</i>	Gaimari & Raspi 2002
<i>Leucopis alticeps</i>	<i>Lichtensia viburni</i> <i>Parthenolecanium persicae</i>	<i>Olea europaea</i> <i>Vitis</i> sp.	Pellizzari 1997a, 1997b
<i>Leucopis americana</i>	<i>Aphis spiraeicola</i>	N/A	Miller 1928
<i>Leucopis annulipes</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i> <i>Anoecia corni</i> <i>Aphis affinis</i> <i>Aphis citricola</i> <i>Aphis craccivora</i> <i>Aphis fabae</i> <i>Aphis pomi</i> <i>Aphis punicae</i> <i>Aphis spiraeicola</i> <i>Aphis solenella</i> <i>Aulacorthum solani</i> <i>Brachycaudus cardui</i> <i>Brevicoryne brassicae</i> <i>Hayhurstia atriplicis</i> <i>Lipaphis erysimi</i> <i>Macrosiphum euphorbiae</i> <i>Myzus cerasi</i> <i>Myzus versicarius</i> <i>Phloeomyzus passerinii</i> <i>Pulvinaria vitis</i> <i>Rhopalosiphum maidis</i> <i>Rhopalosiphum padi</i> <i>Toxoptera aurantii</i> <i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Abelmoschus esculentus</i> <i>Brassica oleracea</i> <i>Capsella bursa-pastoris</i> <i>Chenopodium album</i> <i>Cirsium</i> sp. <i>Citrullus lanatus</i> <i>Citrus aurantium</i> <i>Citrus unshiu</i> <i>Cucurbita maxima</i> <i>Eriobotrya japonica</i> <i>Hibiscus rosa-sinensis</i> <i>Malus domestica</i> <i>Medicago sativa</i> <i>Mentha spicata</i> <i>Populus</i> sp. <i>Prunus avium</i> <i>Prunus persica</i> <i>Punica granatum</i> <i>Sinapsis arvensis</i> <i>Solanum nigrum</i> <i>Solanum tuberosum</i> <i>Vicia faba</i> <i>Vicia sativa</i> <i>Vitis</i> sp. <i>Zea mays</i>	Raspi 1996; Pellizzari 1997b; Tanasijtshuk 2005; Fréchette <i>et al.</i> 2008; Rakhshani <i>et al.</i> 2010; Yoldaş <i>et al.</i> 2011; Boisclair 2011; Ali <i>et al.</i> 2013; Satar <i>et al.</i> 2015
<i>Leucopis ardis</i>	<i>Icerya</i> sp.	<i>Albizia stipulata</i> <i>Coffea arabica</i> <i>Gliricida maculata</i>	Gaimari & Raspi 2002

<i>Leucopis argenticollis</i>	<i>Adelges picea</i> <i>Adelges tsugae</i> <i>Pineus pineoides</i> <i>Pineus pini</i> <i>Pineus simulis</i> <i>Pineus strobi</i>	<i>Abies balsamea</i> <i>Pinus contorta</i> <i>Picea glauca</i> <i>Pinus insularis</i> <i>Pinus resinosa</i> <i>Pinus strobus</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Pinus pumila</i> <i>Tsuga heterophylla</i>	McAlpine & Tanasijtshuk 1972; Kohler <i>et al.</i> 2008a, 2016; Mason <i>et al.</i> 2015
<i>Leucopis atratula</i>	<i>Adelges merkeri</i> <i>Adelges nüsslini</i> <i>Adelges picea</i>	<i>Abies alba</i> <i>Abies nordmanniana</i>	Smirnov & Eichhorn 1970; Sluss & Foote 1973; Humble 1994
<i>Leucopis atrifacies</i>	<i>Adelges tsugae</i>	<i>Tsuga heterophylla</i>	Kohler <i>et al.</i> 2008a
<i>Leucopis bella</i> <i>Leucopis bellula</i> <i>Leucopis chileana</i>	N/A	N/A	Thompson 1910 McAlpine 1960
<i>Leucopis conciliata</i>	<i>Hyalopterus pruni</i>	<i>Phragmites communis</i>	McAlpine & Tanasijtshuk 1972
<i>Leucopis euryvitta</i>	<i>Pulvinaria sp.</i>	N/A	Gaimari & Raspi 2002
<i>Leucopis formosana</i>	<i>Aphis craccivora</i> <i>Aphis fabae</i> <i>Aphis gossypii</i> <i>Hayhurstia atriplicis</i> <i>Macrosiphum euphorbiae</i> <i>Toxoptera aurantii</i>	<i>Abelmoschus esculentus</i> <i>Chenopodium album</i> <i>Citrus aurantium</i> <i>Citrus reticulata</i> <i>Citrus limon</i> <i>Gossypium hirsutum</i> <i>Vicia faba</i>	Satar <i>et al.</i> 2015
<i>Leucopis gaimarii</i>	<i>Diuraphis noxia</i>	<i>Avena sativa</i> <i>Helianthus annuus</i> <i>Hordeum vulgare</i> <i>Panicum miliaceum</i> <i>Secale cereale</i> <i>Triticum aestivum</i> <i>Zea mays</i>	Gaimari & Turner 1996a, 1996b, 1997; Tanasijtshuk 1996; Brewer & Elliott 2004; Brewer <i>et al.</i> 2005; Noma <i>et al.</i> 2005
<i>Leucopis glyphinivora</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i> <i>Amphorophora rubi</i> <i>Aphidura bozhkoae</i> <i>Aphidura ornata</i> <i>Aphis affinis</i> <i>Aphis althaeae</i> <i>Aphis citricola</i> <i>Aphis cracciae</i> <i>Aphis craccivora</i> <i>Aphis evonymi</i> <i>Aphis fabae</i> <i>Aphis farinosa</i> <i>Aphis glycines</i> <i>Aphis gossypii</i> <i>Aphis grossulariae</i> <i>Aphis idaei</i> <i>Aphis ilinoisensis</i> <i>Aphis intybi</i> <i>Aphis newtoni</i> <i>Aphis pomi</i> <i>Aphis rumicis</i> <i>Aphis salviae</i> <i>Aphis tirucallis</i> <i>Aphis ulmariae</i>	<i>Acaciella angustissima</i> <i>Achillea millefolium</i> <i>Alnus sp.</i> <i>Anchusa azurea</i> <i>Anethum graveolens</i> <i>Artemisia sp.</i> <i>Aster sp.</i> <i>Betula sp.</i> <i>Brassica oleracea</i> <i>Brassica rapa rapa</i> <i>Capsicum annuum</i> <i>Castanea sp.</i> <i>Cichorium intybus</i> <i>Cirsium sp.</i> <i>Citrullus lanatus</i> <i>Citrus aurantium</i> <i>Citrus limon</i> <i>Citrus sinensis</i> <i>Crataegus sp.</i> <i>Cucumis sativus</i> <i>Cucurbita sp.</i> <i>Cydonia oblonga</i> <i>Daucus carota</i> <i>Foeniculum vulgare</i>	Carroll & Hoyt 1984; Tanasijtshuk 1986; Rad <i>et al.</i> 2003; Kaiser <i>et al.</i> 2007; Noma & Brewer 2008; Raspi & Ebejer 2008; Bokina 2009; Brewer & Noma 2010; Mustăță <i>et al.</i> 2010; Rakhshani <i>et al.</i> 2010; Satar <i>et al.</i> 2015; Mehrparvar <i>et al.</i> 2016; Barriault <i>et al.</i> 2018 (Observation personnelle)

<i>Leucopis glyphinivora</i> (suite)	<i>Aphis urticae</i> <i>Aphis verbasci</i> <i>Aphis</i> sp. <i>Brachycaudus amygdalinus</i> <i>Brachycaudus cardui</i> <i>Brachycaudus cerasicola</i> <i>Brachycaudus helichrysi</i> <i>Brachycaudus lynchnidis</i> <i>Brachycaudus persicae</i> <i>Brachycaudus prunicola</i> <i>Brachycaudus tragopogonis</i> <i>Brachycaudus</i> sp. <i>Brachyunguis harmalae</i> <i>Brachyunguis tamaricis</i> <i>Brevicoryne brassicae</i> <i>Cavariella aegopodii</i> <i>Cinara</i> sp. <i>Coloradoa campestrella</i> <i>Cryptosiphum</i> sp. <i>Diuraphis noxia</i> <i>Dysaphis affinis</i> <i>Dysaphis crataegi</i> <i>Dysaphis devector</i> <i>Dysaphis plantaginea</i> <i>Dysaphis pyri</i> <i>Dysaphis reaumuri</i> <i>Dysaphis sorbi</i> <i>Dysaphis</i> sp. <i>Eriosoma lanigerum</i> <i>Glyphina betulae</i> <i>Glyphina jacutensis</i> <i>Hyadaphis passerinii</i> <i>Hyalopterus pruni</i> <i>Lipaphis</i> sp. <i>Laingia psammae</i> <i>Macrosiphoniella asteris</i> <i>Macrosiphum rosae</i> <i>Melanaphis sacchari</i> <i>Metopeurum fuscoviride</i> <i>Microsiphum millefolii</i> <i>Myzaphis bucktoni</i> <i>Myzus cerasi</i> <i>Myzus persicae</i> <i>Pterochloroides persicae</i> <i>Rhopalosiphum maidis</i> <i>Rhopalosiphum padi</i> <i>Roepkea marchali</i> <i>Schizaphis graminum</i> <i>Semiaphis dauci</i> <i>Sitobion avenae</i> <i>Thelaxes dryophila</i> <i>Therioaphis trifolii maculata</i> <i>Uroleucon cichori</i> <i>Uroleucon</i> sp.	<i>Fragaria</i> sp. <i>Glycines max</i> <i>Glycyrrhiza glabra</i> <i>Gundelia tournefortii</i> <i>Hibiscus</i> sp. <i>Hordeum vulgare</i> <i>Iris</i> sp. <i>Leonurus cardiaca</i> <i>Malus domestica</i> <i>Malva</i> sp. <i>Medicago sativa</i> <i>Mentha spicata</i> <i>Perganum harmala</i> <i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Phlomis thapsoides</i> <i>Phragmites australis</i> <i>Pinus</i> sp. <i>Pisum sativum</i> <i>Populus</i> sp. <i>Prunus armeniaca</i> <i>Prunus avium</i> <i>Prunus domestica</i> <i>Prunus dulcis</i> <i>Prunus padus</i> <i>Prunus persica</i> <i>Pyrus communis</i> <i>Quercus</i> sp. <i>Ribes aureum</i> <i>Ribes</i> sp. <i>Rosa canina</i> <i>Rosa</i> sp. <i>Rubus</i> sp. <i>Rumex obtusifolius</i> <i>Salix</i> sp. <i>Salvia officinalis</i> <i>Salvia pratensis</i> <i>Sisymbrium</i> sp. <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Sorghum bicolor</i> <i>Sorghum halepense</i> <i>Tamarix</i> sp. <i>Tanacetum vulgare</i> <i>Taraxacum</i> sp. <i>Triticum aestivum</i> <i>Urtica dioica</i> <i>Valerianella locusta</i> <i>Verbascum</i> sp. <i>Vitis vinifera</i> <i>Zea mays</i>	
<i>Leucopis griseola</i>	<i>Adelges merkeri</i> <i>Adelges nüsslini</i> <i>Adelges picea</i>	<i>Abies alba</i> <i>Vernonia Baldwini</i>	Brandhorst 1943; Smirnov & Eichhorn 1970

<i>Leucopis melanopus</i>	<i>Adelges merkeri</i> <i>Adelges nüsslini</i> <i>Adelges picea</i>	<i>Abies alba</i>	Smirnov & Eichhorn 1970
<i>Leucopis nigriluna</i>	<i>Pineus pini</i>	N/A	Nakao <i>et al.</i> 1981
<i>Leucopis nigricornis</i>	<i>Parthenolecanium corni</i>		Thompson 1910; Pfeiffer 1997
<i>Leucopis ninae</i>	<i>Diuraphis noxia</i>	<i>Hordeum Vulgare</i> <i>Triticum</i> sp.	Gaimari & Turner 1996a, 1996b, 1997; Tanasijtshuk 1996; Mohamed <i>et al.</i> 2000
<i>Leucopis obscura</i>	<i>Adelges picea</i> <i>Pineus laevis</i> <i>Pineus pini</i> <i>Pineus strobi</i>	<i>Pinus</i> sp.	Wilson 1938; Turnbull & Chant 1961; Sluss & Foote 1973; Nakao <i>et al.</i> 1981; Culliney <i>et</i> <i>al.</i> 1988; Mills 1990; Mausel <i>et</i> <i>al.</i> 2010
<i>Leucopis palumbii</i>	<i>Eriosoma lanugiosum</i>	<i>Ulmus minor</i>	Benelli <i>et al.</i> 2014
<i>Leucopis pecania</i>	N/A	<i>Carya pecan</i>	Tanasijtshuk 2006
<i>Leucopis pemphigae</i>	<i>Pemphigus betae</i> <i>Pemphigus bursarius</i> <i>Pemphigus populiveneae</i>	<i>Populus</i> sp.	Capinera 2001
<i>Leucopis pinicola</i>	<i>Pineus strobi</i>	<i>Pinus strobus</i>	Sluss & Foote 1973
<i>Leucopis piniperda</i>	<i>Adelges tsugae</i>	<i>Tsuga heterophylla</i>	Kohler <i>et al.</i> 2016
<i>Leucopis priapophalla</i>	<i>Coccoidea</i>	<i>Baccharus articulata</i> <i>Baccharus dracunculifolia</i>	Tanasijtshuk 2006
<i>Leucopis puncticornis</i>	<i>Aphis citricola</i> <i>Aphis rumicis</i> <i>Eriosoma lanigerum</i> <i>Myzus malisuctus</i> <i>Pemphigus spirothecae</i>	<i>Malus domestica</i> <i>Populus nigra</i> <i>Torilis scabra</i>	Mizuno <i>et al.</i> 1997; Urban 2002; Zhou <i>et al.</i> 2014
<i>Leucopis revisenda</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i> <i>Aphis fabae</i> <i>Dysaphis plantaginea</i> <i>Myzus persicae</i> <i>Uroleucon cichori</i>	<i>Capsicum annuum</i> <i>Cichorium intybus</i> <i>Malus domestica</i> <i>Vigna sinensis</i> <i>Vigna unguiculata</i>	Satar <i>et al.</i> 2015
<i>Leucopis rufithorax</i>	<i>Aphis gossypii</i> <i>Hyalopterus pruni</i> <i>Myzus cerasi</i> <i>Nasonovia ribisnigri</i>	<i>Cannabis sativa</i> <i>Lactuca sativa</i> <i>Prunus persica</i> <i>Prunus avium</i>	
<i>Leucopis silesiaca</i>	<i>Anapulvinaria pistaciae</i> <i>Eriopeltis fastucae</i> <i>Filippia follicularis</i> <i>Pulvinaria vitis</i>	<i>Fraxinus americana</i> <i>Fraxinus excelsa</i> <i>Pistacia</i> sp. <i>Poaspis</i> sp. <i>Prunus domestica</i> <i>Vitis</i> sp.	Pellizzari 1997b; Ülgentürk 2001; Ülgentürk <i>et al.</i> 2004
<i>Leucopis silesiana</i>	<i>Parthenolecanium corni</i>	N/A	Pfeiffer 1997
<i>Leucopis simplex</i>	<i>Phylloxera vitifoliae</i>	<i>Vitis</i> sp.	Thompson 1910; Stevenson 1964, 1967
<i>Leucopis spatula</i>	<i>Pulvinaria nr. floccifera</i> <i>Parasaissetia nigra</i> <i>Saissetia oleae</i>	<i>Croton macrostachyus</i> <i>Phaseolus</i> <i>coccineu</i>	Gaimari & Raspi 2002
<i>Leucopis spinifrons</i>	N/A	N/A	Tanasijtshuk 2006
<i>Leucopis spyrothecae</i>	<i>Pemphigus spirothecae</i> <i>Pemphigus vesirarius</i>	<i>Populus nigra</i>	Moghaddan & Gharali 2014; Satar <i>et al.</i> 2015
<i>Leucopis tapiae</i>	<i>Adelges picea</i> <i>Pineus laevis</i>	N/A	Sluss & Foote 1973; Mills 1990
<i>Leucopis thecabii</i>	<i>Thecabius</i> sp.	<i>Populus balsamifera</i>	Tanasijtshuk 2006

<i>Leucopis vanharteni</i>	<i>Paracoccus burnerae</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp. <i>Dodonaea viscosa</i> <i>Lantana camara</i> <i>Ligustrum</i> sp. <i>Nerium oleander</i> <i>Solanum unguiculatum</i>	Gaimari & Raspi 2002
<i>Leucopis verticalis</i>	<i>Pseudococcus comstocki</i> <i>Pseudococcus maritimus</i>	<i>Euonymus fortunei</i> <i>Malus domestica</i> <i>Pyrus communis</i> <i>Taxus cuspidata</i>	Sluss & Foote 1971; Grasswitz & Burrs 1995
<i>Leucopis</i> sp. nr. <i>albipuncta</i>	<i>Aphis pomi</i>	<i>Malus domestica</i>	Tracewski 1983
<i>Leucopis</i> sp. nr. <i>bellula</i>	<i>Phenacoccus helianthi</i>	N/A	Cockerell 1894
<i>Leucopis</i> sp.	<i>Adelges cooleyi</i> <i>Adelges picea</i> <i>Adelges tsugae</i> <i>Aphis craccivora</i> <i>Aphis glycines</i> <i>Aphis gossypii</i> <i>Aphis spiraeicola</i> <i>Dactylopius confusus</i> <i>Diuraphis noxia</i> <i>Hyalopterus pruni</i> <i>Leucaspis lowi</i> <i>Leucaspis pini</i> <i>Leucaapis pusilla</i> <i>Melanaphis sacchari</i> <i>Myzus persicae</i> <i>Olliffiella cristicola</i> <i>Pemphigus betae</i> <i>Pemphigus ferontii</i> <i>Pemphigus populi-caulis</i> <i>Pemphigus populitransversus</i> <i>Pemphigus spyrothecae</i> <i>Pineus strobi</i> <i>Rhopalosiphum padi</i> <i>Tamalia coweni</i> <i>Toxoptera aurantii</i> <i>Toxoptera citricidus</i>	<i>Arctostaphylos manzanita</i> <i>Arctostaphylos patula</i> <i>Arctostaphylos viscida</i> <i>Chenopodium quinoa</i> <i>Citrus x tangelo</i> <i>Glycine max</i> <i>Hordeum vulgare</i> <i>Opuntia</i> sp. <i>Pinus</i> sp. <i>Pistacia</i> sp. <i>Populus angustifolia</i> <i>Populus deltoides</i> <i>Populus ferontii</i> <i>Populus nigra</i> <i>Prunus domestica</i> <i>Quercus emoryi</i> <i>Sorghum</i> sp. <i>Triticum</i> sp. <i>Tsuga canadensis</i> <i>Tsuga carolinia</i> <i>Tsuga heterophylla</i> <i>Viburnum</i> sp. <i>Xanthocephalum microcephalum</i> <i>Xanthocephalum sarothrae</i>	Stroud 1950; Gutierrez <i>et al.</i> 1974; Whitham 1978, 1987; Foster <i>et al.</i> 1981; Kosztarab 1982; Setzer 1985; Abate 1988; Cranshaw <i>et al.</i> 1990; Valenti & Gaimari 1992; Foster & Benton 1992; Eisner <i>et al.</i> 1994; Valenti <i>et al.</i> 1996; Dickson & Whitman 1996; Gaimari & Turner 1996c; Michaud & Belliure 2000; Wallace & Hain 2000; Michaud 2003; Miller 2004; Wool 2005; Kohler <i>et al.</i> 2008b; Tóth <i>et al.</i> 2009; Labrie 2010; Latham & Mills 2010; Cheah <i>et al.</i> 2011; Grubin <i>et al.</i> 2011; Preisser <i>et al.</i> 2014; Colares <i>et al.</i> 2015; Sallé & Battisti 2016

RÉFÉRENCES

- Abate, T. (1988). The identity and bionomics of insect vectors of tristeza and greening diseases of citrus in Ethiopia. *Tropical Pest Management*, 34, 19–23
- Adams, M.E. (2009). Development, Hormonal Control of. In: *Encyclopedia of Insects* (eds. Resh, V.H. & Cardé, R.T.). Elsevier, Burlington, pp. 261–266
- Ali, G., Yoldaş, Z. & Koçlu, T. (2013). Conservation and classical biological control of Satsuma citrus pests in western Turkey. *IOBC-WPRS Bulletin*, 95, 99–108
- Alotaibi, S. (2008). Mass Production and Utilization of the Predatory Midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for Controlling Aphids. *Global Journal of Biotechnology & Biochemistry*, 3, 1–7
- Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 19–31
- Anatis. (2018). *Cécidomyie du Puceron (Aphidoletes aphidimyza)*. Saint-Jacques-le-Mineur
- Arysta LifeScience Canada Inc. (2018). *Rimon® 10 EC Insecticide au novaluron*. Guelph. 30p.
- Awmack, C.S. & Leather, S.R. (2007). Growth and Development. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CABI, Oxfordshire, pp. 135–151
- Bale, J.S., van Lenteren, J.C. & Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 363, 761–776
- Barratt, B.I.P., Howarth, F.G., Withers, T.M., Kean, J.M. & Ridley, G.S. (2010). Progress in risk assessment for classical biological control. *Biological Control*, 52, 245–254
- Begum, M., Lees, E., Ampt, P. & Mansfield, S. (2017). Development of Australian commercial producers of invertebrate biological control agents from 1971 to 2014. *BioControl*, 62, 525–533

Bellefeuille, Y., Fournier, M. & Lucas, E. (2017). *Eupeodes americanus* and *Leucopis annulipes* as potential biocontrol agents of the foxglove aphid at low temperatures. *IOBC-WPRS Bulletin*, 124, 62–66

Bellows, T.S. (1999). Whiter Hence, Prometheus? The Future of Biological Control. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 1011–1015

Benelli, G., Bonsignori, G., Stefanini, C. & Raspi, A. (2014). First Quantification of Courtship Behavior in a Silver Fly, *Leucopis palumbii* (Diptera: Chamaemyiidae): Role of Visual, Olfactory and Tactile Cues. *Journal of Insect Behavior*, 27, 462–477

Biobest. (2017). *Aphidoletes aphidimyza* Prédateur de pucerons. Leamington

Biobest. (2018). *Plante-Réservoir (Banker-System) Système de support pour le contrôle des pucerons*. Leamington

Blackman, R.L. & Eastop, V.F. (2007). Taxonomic Issues. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CAB International, London, pp. 1–22

Boisclair, J. (2011). *Optimisation de la lutte biologique contre la pyrale du maïs et les pucerons dans la culture du maïs sucré frais*. Saint-Hyacinthe

Bokina, I.G. (2009). The Influence of Vegetation on the Abundance of Cereal Aphid Entomophages in the Forest-Steppe of Western Siberia. *Entomological Review*, 89, 757–769

Borges, I., Hemptinne, J.-L. & Soares, A.O. (2013). Contrasting population growth parameters of the aphidophagous *Scymnus nubilus* and the coccidophagous *Nephus reunioni*. *BioControl* 58, 351–357.

Brandhorst, C.T. (1943). A Study of the Relationship Existing Between Certain Insects and Some Native Western Kansas Forbs and Weedy Plants. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)*, 46, 164

Brewer, M.J. & Elliott, N.C. (2004). Biological control of cereal aphids in north america and mediating effects of host plant and habitat manipulations. *Annual Review of Entomology*, 49, 219–242

Brewer, M.J. & Noma, T. (2010). Habitat Affinity of Resident Natural Enemies of the Invasive *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae), on Soybean, With Comments on

Biological Control. *Journal of Economic Entomology*, 103, 583–596

Brewer, M.J., Noma, T. & Elliott, N.C. (2005). Hymenopteran parasitoids and dipteran predators of the invasive aphid *Diuraphis noxia* after enemy introductions: Temporal variation and implication for future aphid invasions. *Biological Control*, 33, 315–323

Canale, A., Canova, R. & Raspi, A. (2002). *Leucopis glyphinivora* Tanasijtshuk (Diptera Chamaemyiidae): allevamento di laboratorio e prove preliminari dell'influenza di temperature costanti sulla durata dello sviluppo preimmaginaie. *Atti XIX Congresso nazionale italiano di Entomologia*, 529–533

Capinera, J.L. (2001). *Handbook of Vegetable Pests*. Academic Press, San Diego

Carrier, A. (2013). Lutte biologique en serre : à l'attaque!. Dans *MAPAQ – Lutte biologique en serre : à l'attaque!*. Récupéré de <https://www.mapaq.gouv.qc.ca/fr/Regions/chaudiereappalaches/journalvisionagricole/autresarticles/horticulture/Pages/luttbioserre.aspx>

Carroll, D.P. & Hoyt, S.C. (1984). Natural Enemies and Their Effects on Apple Aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), Colonies on Young Apple Trees in Central Washington. *Environmental entomology*, 13, 469–481

Cheah, C., Cohen, A.C., Costa, S.D., Davis, G.A., Elkinton, J.S., Fischer, M., *et al.* (2011). *Hemlock woolly adelgid and its hemlock hosts: a global perspective*. USDA, Morgantown

Cockerell, T.D.A. (1894). Further Notes on Scale Insects (Coccidae). *The Canadian Entomologist*, 26, 189–191

Colares, F., Michaud, J.P., Bain, C.L. & Torres, J.B. (2015). Recruitment of aphidophagous arthropods to sorghum plants infested with *Melanaphis sacchari* and *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae). *Biological Control*, 90, 16–24

Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia* 105, 214–220.

Coppel, H.C. & Mertins, J.W. (1977). *Biological Insect Pest Suppression*. Springer-Verlag, New York

Cranshaw, W.S., Kondratieff, B.C. & Qian, T. (1990). Insects Associated with Quinoa, *Chenopodium quinoa*, in Colorado. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 63, 195–199

Culliney, T.W., Beardsley, J.W. & Drea, A.J. (1988). Population Regulation of the Eurasian Pine Adelgid (Homoptera: Adelgidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 81, 142–147

Dahlsten, D.L. & Mills, N.J. (1999). Biological Control of Forest Insects. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 761–788

DeBach, P. & Huffaker, C.B. (1974). Experimental Techniques for Evaluation of the Effectiveness of Natural Enemies. In: *Biological Control* (ed. Huffaker, C.B.). Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 113–140

Dedryver, C.-A., Le Ralec, A. & Fabre, F. (2010). The conflicting relationships between aphids and men: a review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies*, 333, 539–53

Devine, G.J. & Denholm, I. (2009). Insecticide and Acaricide Resistance. In: *Encyclopedia of Insects* (eds. Resh, V.H. & Cardé, R.T.). Elsevier, Burlington, pp. 505–511

Dickson, L.L. & Whitman, T.G. (1996). Genetically-Based Plant Resistance Traits Affect Arthropods, Fungi, and Birds. *Oecologia*, 106, 400–406

Dixon, A.F.G., Hemptinne, J.L. & Kindlmann, P. (1997). Effectiveness of ladybirds as biological control agents: Patterns and processes. *Entomophaga*, 42, 71–83

Douglas, A.E. (2009). Honeydew. In: *Encyclopedia of Insects* (eds. Resh, V.H. & Cardé, R.T.). Elsevier, Burlington, pp. 461–463

Doutt, R.L. & Smith, R.F. (1974). The Pesticide Syndrome - Diagnosis and Suggested Prophylaxis. In: *Biological Control* (ed. Huffaker, C.B.). Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 3–15

Van Driesche, R.G., Carruthers, R.I., Center, T., Hoddle, M.S., Hough-Goldstein, J., Morin, L., *et al.* (2010). Classical biological control for the protection of natural ecosystems. *Biological Control*, 54, 2–33

Dumont, F., Lucas, E. & Brodeur, J. (2015). Do furtive predators benefit from a selfish herd effect by living within their prey colony? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 971–976

Dunn, J.A. (1949). The Parasites and Predators of Potato Aphids. *Bulletin of*

Entomological Research, 40, 97–122

Düzgüneş, Z., Toros, S., Kiliçer, N. & Kovancı, B. (1982). *Leucopis* species (Dip. Chamaemyiidae) found as aphid predators in Ankara Province. *Türk. Bit. Kor. Derg.*, 6, 91–96

Eisner, T., Ziegler, R., McCormick, J.L., Eisner, M., Hoebeke, E.R. & Meinwald, J. (1994). Defensive use of an acquired substance (carminic acid) by predaceous insect larvae. *Experientia*, 50, 610–615

Foster, S.P., Devine, G. & Devonshire, A.L. (2007). Insecticide Resistance. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CABI, Oxfordshire, pp. 261–285

Foster, D.E., Ueckert, D.N. & Deloach, C.J. (1981). Insects Associated with Broom Snakeweed [*Xanthocephalum sarothrae*] and Threadleaf Snakeweed [*Xanthocephalum microcephala*] in West Texas and Eastern New Mexico. *Journal of Range Management*, 34, 446

Fournier, M. & Lucas, É. (2014). *Test d'efficacité en condition de production de Leucopis annulipes, un nouvel agent de lutte biologique contre les pucerons en serre*. Saint-Hyacinthe

Fréchette, B., Larouche, F. & Lucas, É. (2008). *Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies. *European Journal of Entomology*, 105, 399–403

Gaimari, S.D. & Raspi, A. (2002). The species of *Leucopis*, subgenus *Leucopella* Malloch (Diptera: Chamaemyiidae) from northeastern Africa and Yemen. *African Entomology*, 10, 241–264

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1996a). Larval Feeding and Development of *Leucopis ninae* Tanasijtshuk and two Populations of *Leucopis gaimarii* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) on Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae), in Washington. *Proceedings of the Washington State Entomological Society*, 98, 667–676

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1996b). Immature Stages of *Leucopis ninae* Tanasijtshuk and Two Variant Populations of *Leucopis gaimarii* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) Feeding on Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 98, 647–666

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1996c). Methods for Rearing Aphidophagus *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69, 363–369

Gaimari, S.D. & Turner, W.J. (1997). Behavioral Observations on the Adults and Larvae of *Leucopis ninai* and *L. gaimarii* (Diptera: Chamaemyiidae), Predators of Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 70, 153–159

George, K.S. (1957). Preliminary investigation on the biology and ecology of the parasites and predators of *Brevicoryne brassicae* (L.). *Bulletin of Entomological Research*, 48, 619–629

Le Goff, G.J., Nicolas, A., Al Mohamad, R. & Hance, T. (2016). Impact of Humidity on the Biological Development of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Economic Entomology*, 109, 1482–1486

Gordh, G., Legner, E.F. & Caltagirone, L.E. (1999). Biology of Parasitic Hymenoptera. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 355–382

Grasswitz, T.R. & Burrs, E.C. (1995). Effect of Native Natural Enemies on the Population Dynamics of the Grape Mealybug, *Pseudococcus maritimus* (Hom.: Pseudococcidae), in Apple and Pear Orchards. *Entomophaga*, 40, 105–117

Grubin, S.M., Ross, D.W. & Wallin, K.F. (2011). Prey suitability and phenology of *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae) associated with hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) in the Pacific Northwest. *Environmental entomology*, 40, 1410–1416

Guénard, B. (2007). Mutualisme Fourmis Pucerons et Guilde Aphidiphage Associée : Le Cas de la Prédation Furtive. Université du Québec à Montréal, Montréal, 122p.

Gutierrez, A.P., Havenstein, D.E., Nix, H.A. & Moore, P.A. (1974). The Ecology of *Aphis craccivora* Koch and Subterranean Clover Stunt Virus in South-East Australia. II. A Model of Cowpea Aphid Populations in Temperate Pastures. *The Journal of Applied Ecology*, 11, 1–20

Natshuk, E.P. & Bagachanova, A.K. (2013). Silver-flies (Diptera, Chamaemyiidae) of Yakutia, Russia. *Eurasian Entomological Journal*, 12, 70–78

Hamilton, W.D. (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*,

31, 295–311

Harris, K.M. (1973). Aphidophagous Cecidomyiidae (Diptera): taxonomy, biology and assessments of field populations. *Bulletin of Entomological Research*, 63, 305–325

Havelka, J. & Růžicka, 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, 432–437

Havelka, J. & 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: 280–288

Havelka, J. & Zemek, R. (1999). Life table parameters and oviposition dynamics of various populations of the predacious gall-midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91, 481–484

Heimpel, G.E. & Lundgren, J.G. (2000). Sex Ratios of Commercially Reared Biological Control Agents. *Biological Control*, 19, 77–93

Herpai, S. (1991). Reproductive Biology of *Aphidoletes aphidimyza* (Dipt.: Cecidomyiidae) and *Aphidius matricariae* (Hym.: Aphidiidae) and the Possibility of Using them Simultaneously in Glasshouses to Control Aphids. In: *Behaviour and Impact of Aphidophaga: Proceedings of the 4th Meeting of the IOBC* (eds. Polgár, L., Chambers, R.J., Dixon, A.F.G & Hodek, I.). SPB Academic Publishing, pp.91–94.

Hoddle, M.S. & Van Driesche, R.G. (2009). Biological Control of Insect Pests. In: *Encyclopedia of Insects* (eds. Resh, V.H. & Cardé, R.T.). Elsevier, Burlington, pp. 91–101

Howarth, F.G. (1991). Environmental Impacts of Classical Biological Control. *Annual Review of Entomology*, 36, 485–509

Huffaker, C.B., Messenger, P.S. & DeBach, P. (1974). The Natural Enemy Component in Natural Control and the Theory of Biological Control. In: *Biological Control* (ed. Huffaker, C.B.). Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 16–67

Humble, L.M. (1994). Recovery of Additional Exotic Predators of Balsam Woolly Adelgid, *Adelges picea* (Ratzeburg) (Homoptera: Adelgidae), in British Columbia. *The Canadian Entomologist*, 126, 1101–1103

Hussey, N.W. & Bravenboer, L. (1974). Control of Pests in Glasshouse Culture by the Introduction of Natural Enemies. In: *Biological Control* (ed. Huffaker, C.B.). Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 195–216

Jandricic, S.E., Wraight, S.P., Gillespie, D.R. & Sanderson, J.P. (2016). Biological Control Outcomes Using the Generalist Aphid Predator *Aphidoletes aphidimyza* under Multi-Prey Conditions. *Insects*, 7, 1–15

Kahanpää, J. (2014). Checklist of the fly families Chamaemyiidae and Lauxaniidae of Finland (Insecta, Diptera). *ZooKeys*, 441, 277–283

Kaiser, M.E., Noma, T., Brewer, M.J., Pike, K.S., Vockeroth, J.R. & 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, 196–205

Katayama, N. & Suzuki, N. (2003). Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entology and Zoology*, 38, 427–433

Katis, N.I., Tsitsipis, J.A., Stevens, M. & Powell, G. (2007). Transmission of Plant Viruses. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CAB International, London, pp. 353–377

Kindlmann, P. & Dixon, A.F.G. (1989). Developmental Constraints in the Evolution of Reproductive Strategies: Telescoping of Generations in Parthenogenetic Aphids. *Functional Ecology*, 3, 531–537

Kohler, G.R., Stiefel, V.L., Wallin, K.F. & Ross, D.W. (2008a). Predators Associated with the Hemlock Woolly Adelgid (Hemiptera: Adelgidae) in the Pacific Northwest. *Environmental Entomology*, 37, 494–504

Kohler, G.R., Stiefel, V.L., Wallin, K.F. & Ross, D.W. (2008b). Parasitoids Reared From Predators of Hemlock Woolly Adelgid (Hemiptera: Adelgidae), and the Hymenopterous Parasitoid Community on Western Hemlock in the Pacific Northwest. *Environmental Entomology*, 37, 1477–1487

Kohler, G.R., Wallin, K.F. & Ross, D.W. (2016). Seasonal phenology and abundance of *Leucopis argenticollis*, *Leucopis piniperda* (Diptera: Chamaemyiidae), *Laricobius nigrinus* (Coleoptera: Derodontidae) and *Adelges tsugae* (Hemiptera: Adelgidae) in the Pacific Northwest USA. *Bulletin of Entomological Research*, 106, 546–550

- Kosztarab, M. (1982). Observations on *Torvothrips kosztarabi* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) Inhabiting Coccoid Galls. *The Florida Entomologist*, 65, 159
- Kovalev, O. V., Poprawski, T.J., Stekolshchikov, A. V., Vereshchagina, A.B. & Gandrabur, S.A. (1991). *Diuraphis aizenberg* (Hom., Aphididae): key to apterous viviparous females, and review of Russian language literature on the natural history of *Diuraphis noxia* (Kurdjumov, 1913). *Journal of Applied Entomology*, 112, 425–436
- Labrie, G. (2010). *Synthèse de la littérature scientifique sur le puceron du soya, Aphis glycines Matsumura*. Saint-Mathieu-de-Beloeil
- Landis, D.A., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. (2000). Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175–201
- Latham, D.R. & Mills, N.J. (2010). Quantifying aphid predation: the mealy plum aphid *Hyalopterus pruni* in California as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 47, 200–208
- Lee, J.G. (1994). Control of Aphids on Greenhouse Vegetable Crops. Simon Fraser University
- Legner, E.F. & Bellows, T.S. (1999). Exploration for Natural Enemies. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 87–101
- van Lenteren, J.C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57, 1–20
- van Lenteren, J.C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W.J. & Urbaneja, A. (2017). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 1–21
- van Lenteren, J.C. & Woets, J. (1988). Biological And Integrated Pest Control In Greenhouses. *Annual Review of Entomology*, 33, 239–269
- Lucas, É. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, 351–364
- Lucas, É. (2012). Intraguild Interactions. In: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)* (eds. Hodek, I., van Emden, H.F. & Honek, A.). John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, pp. 343–374

Lucas, É. & Brodeur, J. (1999). Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28, 622–627

Lucas, É. & Brodeur, J. (2001). A Fox in Sheep's Clothing: Furtive Predators Benefit from the Communal Defense of their Prey. *Ecology*, 82, 3246–3250

Lucas, É. & Rosenheim, J.A. (2011). Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 59, 61–67

Lutovinovas, E., Pakalniškis, S., Petrašiūnas, A. & Rimšaitė, J. (2003). A Supplement to the Diptera Fauna of Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, 13, 403–411

Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications*, 10, 689–710

Malais, M.H. & Ravensberg, W.J. (2006). Les pucerons et leurs ennemis naturels. In: *Connaître et reconnaître, la biologie des ravageurs des serres et de leurs ennemis naturels*. Koppert B.V., Berkel en Rodenrijs, pp. 131–171

Mansour, M.H. (1976). Some Factors Influencing Egg Laying and Site of Oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* [Dipt.: Cecidomyiidae]. *Entomophaga*, 21, 281–288

MAPAQ. (2016). *Profil sectoriel de l'industrie bioalimentaire au Québec*. Québec

Markkula, M. & Tiittanen, K. (1976). A method for mass rearing *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.). *SRP/WPRS Bulletin*, 1976/4, 183–184

Markkula, M. et Tiittanen, K. (1985) Biology of the midge *Aphidoletes* and its potential for biological control. In: *Biological pest control: The glasshouse experience* (eds. Hussey, N.W. & Scopes, N.). Cornell University Press, Ithaca, pp.75-81

Mason, P.G., Gillespie, D.R. & Vincent, C. (2015). *Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods*. Christchurch

Mausel, D.L., Salom, S.M., Kok, L.T. & Davis, G. a. (2010). Establishment of the Hemlock Woolly Adelgid Predator, *Laricobius nigrinus* (Coleoptera: Derodontidae), in the Eastern United States. *Environmental Entomology*, 39, 440–448

McAlpine, J.F. (1960). A New Species of *Leucopis* (*Leucopella*) from Chile and a

Key to the Worlds Genera and Subgenera of Chamaemyiidae (Diptera). *The Canadian Entomologist*, 92, 51–58

McAlpine, J.F. (1977). A Remarkable New Species of *Leucopis* from Western Canada (Diptera: Chamaemyiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 79, 14–18

McAlpine, J.F. & Tanasijtshuk, V.N. (1972). Identity of *Leucopis argenticollis* and Description of a New Species (Diptera: Chamaemyiidae). *The Canadian Entomologist*, 104, 1865–1875

McLean, I.F.G. (1992). Behaviour of Larval and Adult *Leucopis* (Diptera: Chamaemyiidae). *British Journal of Entomology and Natural History*, 5, 35–36

Mehrpour, M., Mansouri, S.M. & Hatami, B. (2016). Some bioecological aspects of the rose aphid, *Macrosiphum rosae* (Hemiptera: Aphididae) and its natural enemies. *Acta Universitatis Sapientiae, Agriculture and Environment*, 8, 74–88

Messenger, P.S. & van den Bosch, R. (1974). The Adaptability of Introduced Biological Control Agents. In: *Biological Control* (ed. Huffaker, C.B.). Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 68–92

Messelink, G.J., Bloemhard, C.M.J., Cortes, J.A., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2011). Hyperpredation by generalist predatory mites disrupts biological control of aphids by aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Biological Control*, 57, 246–252

Messelink, G.J., Bloemhard, C.M.J., Hoogerbrugge, H., van Schelt, J., Ingegno, B.L. & Tavella, L. (2015). Evaluation of mirid predatory bugs and release strategy for aphid control in sweet pepper. *Journal of Applied Entomology*, 139, 333–341

Messelink, G.J., Bloemhard, C.M.J., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2013). Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies. *BioControl*, 58, 45–55

Michaud, J.P. (2003). Toxicity of fruit fly baits to beneficial insects in citrus. *Journal of Insect Science*, 3, 1–9

Michaud, J.P. & Belliure, B. (2000). Consequences of foundress aggregation in the brown citrus aphid *Toxoptera citricida*. *Ecological Entomology*, 25, 307–314

Miller, D.G. (2004). The Ecology of Inquilinism in Communally Parasitic *Tamalia* Aphids (Hemiptera: Aphididae). *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 1233–1241

- Miller, R.L. (1928). Biology and Natural Control of the Green Citrus Aphid *Aphis Spiraecola* Patch. *The Florida Entomologist*, 12, 49–56
- Miller, G.L. & Footitt, R.G. (2009). The Taxonomy of Crop Pests: The Aphids. In: *Insect Biodiversity : Science and Society* (eds. Footitt, R.G. & Adler, P.H.). Blackwell Publishing, West Sussex, pp. 463–473
- Mills, N.J. (1990). Biological control of forest aphid pests in Africa. *Bulletin of Entomological Research*, 80, 31–36
- Mizuno, M., Itioka, T., Tatematsu, Y. & Itô, Y. (1997). Food utilization of aphidophagous hoverfly larvae (Diptera: Syrphidae, Chamaemyiidae) on herbaceous plants in an urban habitat. *Ecological Research*, 12, 239–248
- Moghaddan, M.G. & Gharali, B. (2014). First record of *Leucopis* (*Leucopis*) *spyrothecae* (Dip.: Chamaemyiidae) from Iran. *Journal of the Entomological Society of Iran*, 34, 53–54
- Mohamed, A.H., Lester, P.J. & Holtzer, T.O. (2000). Abundance and Effects of Predators and Parasitoids on the Russian Wheat Aphid (Homoptera: Aphididae) Under Organic Farming Conditions in Colorado. *Environmental Entomology*, 29, 360–368
- Müller, C.B. & Brodeur, J. (2002). Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control*, 25, 216–223
- Mustață, G., Mustață, M., Andriev, S.-O. & Prelipcean, C. (2010). The Complex of Predators Controlling the Colonies of *Aphis fabae* Scop. (Homoptera, Aphididae) in Eastern Romania, 56, 97–100
- Nakao, H.K., Funasaki, G.Y., Higa, S.Y. & Lai, P.Y. (1981). Introductions for biological control in Hawaii - 1985 and 1986. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 23, 425–430
- Nijveldt, W. (1966). The food necessity of *Phaenobremia aphidimyza* (Rond., Diptera: Cecidomyiidae). *Cecidol. Indica*, 1, 185–187
- Noma, T. & Brewer, M.J. (2008). Seasonal abundance of resident parasitoids and predatory flies and corresponding soybean aphid densities, with comments on classical biological control of soybean aphid in the Midwest. *Journal of Economic Entomology*, 101, 278–287

Noma, T., Brewer, M.J., Pike, K.S. & Gaimari, S.D. (2005). Hymenopteran parasitoids and dipteran predators of *Diuraphis noxia* in the west-central Great Plains of North-America: Species records and geographic range. *BioControl*, 50, 11–97

Parrella, M.P., Hansen, L.S. & van Lenteren, J. (1999). Glasshouse Environments. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 819–839

Pellizzari, G. (1997a). Olive. In: *World Crop Pests: Soft Scale Insects - Their Biology, Natural Enemies and Control* (eds. Ben-Dov, Y. & Hodgson, C.J.). Elsevier Science B.V., Amsterdam, pp. 217–229

Pellizzari, G. (1997b). Grapevine. In: *World Crop Pests: Soft Scale Insects - Their Biology, Natural Enemies and Control* (eds. Ben-Dov, Y. & Hodgson, C.J.). Elsevier Science B.V., Amsterdam, pp. 323–331

Perkins, J.H. & Garcia, R. (1999). Social and Economic Factors Affecting Research and Implementation of Biological Control. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 993–1009

Pettersson, J., Tjallingii, W.F. & Hardie, J. (2007). Host-plant Selection and Feeding. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CABI, Oxfordshire, pp. 87–113

Pfeiffer, D.G. (1997). Deciduous Fruit Trees. In: *World Crop Pests: Soft Scale Insects - Their Biology, Natural Enemies and Control* (eds. Ben-Dov, Y. & Hodgson, C.J.). Elsevier Science B.V., Amsterdam, pp. 293–322

Polis, G.A., Myers, C.A. & Holt, R.D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297–330

Powell, W. & Pell, J.K. (2007). Biological Control. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CAB International, pp. 469–513

Preisser, E.L., Oten, K.L.F. & Hain, F.P. (2014). Hemlock Woolly Adelgid in the Eastern United States: What Have We Learned? *Southeastern Naturalist*, 13, 1–15

Quisenberry, S.S. & Ni, X. (2007). Feeding Injury. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CABI, Oxfordshire, pp. 331–352

Rad, S.G., Hatami, B. & Asadi, G. (2003). Biology of *Leucopis glyphinivora* Tanas.

(Dip.: Chamaemyiidae) and its Efficiency in Biological Control of *Aphis fabae* Scop. *Journal of Water and Soil Science*, 6, 195–207

Rakhshani, H., Ebadi, R., Hatami, B., Rakhshani, E. & Gharali, B. (2010). A survey of alfalfa aphids and their natural enemies in Isfahan, Iran, and the effect of alfalfa strip-harvesting on their populations. *Journal of Entomological Society of Iran*, 30, 13–28

Raspi, A. (1996). *Thaumatomyia elongatula* (Becker) (Chloropidae) and *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Chamaemyiidae): Two Diptera Preying on *Phloeomyzus passerinii* (Signoret) (Homoptera: Philoemyzidae) in Italy. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 98, 509–516

Raspi, A. & Ebejer, M.J. (2008). New records of Diptera Chamaemyiidae from the Mediterranean and Oman with a description of a new species: *Parochthiphila* (*Euestelia*) *argentseta* from Turkey and a redescription of *Parochthiphila* (*Parochthiphila*) *inconstans* (Becker). *Entomologica Fennica*, 19, 55–64

Réseau d'Avertissement Phytosanitaire. (2016). Insecticides, acaricides et bioinsecticides homologués dans les légumes, les fines herbes, la fraise et les plantes ornementales produits en serres en 2016. *Bulletin d'information N°4*. 10 pp.

Roberti, D. (1946). La *Phenobremia aphidimyza* (Rond.) (Diptera: Cecidomyiidae) predatrice di *Aphis* (*Doralis*) *frangulae* Koch. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 15, 233–256

Roff, D. (1980). Optimizing Development Time in a Seasonal Environment: The “Ups and Downs” of Clinal Variation. *Oecologia*, 45, 202–208.

Roff, D. (1981). On Being the Right Size. *The American Naturalist*, 118, 405–422.

Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J. & Jaffee, B.A. (1995). Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control*, 5, 303–335

Sallé, A. & Battisti, A. (2016). Native Sap-Sucker Insects in the Mediterranean Basin. In: *Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems* (eds. Paine, T.D. & Lieutier, F.). Springer International Publishing, Cham, pp. 89–103

Satar, S., Raspi, A., Özdemir, I., Tusun, A., Karacaoğlu, M. & Benelli, G. (2015). Seasonal habits of predation and prey range in aphidophagous silver flies (Diptera chamaemyiidae), an overlooked family of biological control agents. *Bulletin of Insectology*, 68, 173–180

- van Schelt, J. & Mulder, S. (2000). Improved methods of testing and release of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) for aphid control in glasshouses. *European Journal of Entomology*, 97, 511–515
- Sentis, A., Lucas, É. & Vickery, W.L. (2012). Prey Abundance, Intraguild Predators, Ants and the Optimal Egg-laying Strategy of a Furtive Predator. *Journal of Insect Behavior*, 25, 529–542
- Šešlija, D. & 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, 19–35.
- Setzer, R.W. (1985). Spatio-Temporal Patterns of Mortality in *Pemphigus populicaulis* and *P. populitransversus* on Cottonwoods. *Oecologia*, 67, 310–321
- Sloggett, J.J. (2005). Are we studying too few taxa? Insights from aphidophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 102, 391–398
- Sluss, T.P. & Foote, B.A. (1971). Biology and Immature Stages of *Leucopis verticalis* (Diptera: Chamaemyiidae). *The Canadian Entomologist*, 103, 1427–1434
- Sluss, T.P. & Foote, B.A. (1973). Biology and Immature Stages of *Leucopis pinicola* and *Chamaemyia polystigma* (Diptera: Chamaemyiidae). *The Canadian Entomologist*, 105, 1443–1452
- Smirnoff, W.A. & Eichhorn, O. (1970). Diseases affecting predators of *Adelges* spp. on fir trees in Germany, Switzerland, and Turkey. *Journal of Invertebrate Pathology*, 15, 6–9
- SPSQ. (2011). *Portrait québécois et diagnostic de la production de légumes en serres et opportunités de développement*. Groupe AGÉCO. Québec. 105 pp.
- Soleyman-Nezhadiyan, E. & 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 grundicornis* Macquart (Diptera: Syrphidae). *Australian Journal of Entomology*, 37, 243–248
- Sorensen, J.T. (2009). Aphids. In: *Encyclopedia of Insects* (eds. Resh, V.H. & Cardé, R.T.). Elsevier, Burlington, pp. 27–31

Statistique Canada. (2018). *Tableau 32-10-0456-01 Production et valeur des légumes de serre*. Récupéré de

<https://www150.statcan.gc.ca/t1/tbl1/fr/tv.action?pid=3210045601&pickMembers%5B0%5D=1.1&pickMembers%5B1%5D=4.10>

Stefanovska, T.R., Pidlisnyuk, V. V & Kaya, H.K. (2006). Biological control of pests in Ukraine: legacy from the past and challenges for the future. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 1, 1–15

Stevenson, A.B. (1964). The Significance, Ecology and Control of the Grape Phylloxera in Ontario. *The Canadian Entomologist*, 96, 150–151

Stevenson, A.B. (1967). *Leucopis simplex* (Diptera: Chamaemyiidae) and other Species Occuring in Galls of *Phylloxera vitifoliae* (Homoptera: Phylloxeridae) in Ontario. *The Canadian Entomologist*, 99, 815–820

Stewart-Jones, A., Pope, T.W., Fitzgerald, J.D. & Poppy, G.M. (2008). The effect of ant attendance on the success of rosy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards. *Agricultural and Forest Entomology*, 10, 37–43

Stiling, P. & Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control*, 34, 236–246

Stroud, C.P. (1950). A Survey of the Insects of White Sands National Monument, Tularosa Basin, New Mexico. *American Midland Naturalist*, 44, 659–677

Tanasijtshuk, V.N. (1986). Silver-flies (Chamaemyiidae). Fauna of the USSR, new series 134, Dipterans. Volume 14, 7. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Nauka Publishers, St. Petersburg. 336 pp.

Tanasijtshuk, V.N. (1996). Two Species of *Leucopis* Meigen (Diptera: Chamaemyiidae) Predacious on the Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae), in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 98, 640–646

Tanasijtshuk, V.N. (2005). Studies on Nearctic species of *Leucopis* (Diptera: Chamaemyiidae). III. *L. annulipes* Zetterstedt and a new sibling species from the Neartic. *Zoosystematica Rossica*, 13, 281–288

Tanasijtshuk, V.N. (2006). Studies on Nearctic species of *Leucopis* (Diptera:

Chamaemyiidae). IV. New species. *Zoosystematica Rossica*, 14, 281–288

Thompson, S.N. & Hagen, K.S. (1999). Nutrition of Entomophagous Insects and Other Arthropods. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 594–652

Tracewski, K.T. (1983). Description of the Immature Stages of *Leucopis* sp. nr. *albipuncta* (Diptera: Chamaemyiidae) and their Role as Predators of the Apple Aphid *Aphis pomi* (Homoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 115, 735–742

Turnbull, A.L. & Chant, D.A. (1961). The Practice and Theory of Biological Control of Insects in Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 39, 697–752

Ülgentürk, S., Noyes, J., Zeki, C. & Kaydan, M.B. (2004). Natural Enemies of Coccoidea (Hemiptera) on Orchard Trees and the Neighbouring Areas Plants in Afyon, Ankara, Burdur Isparta Provinces, Turkey. *Proceedings of the X International Symposium on Scale Insect Studies 19th-23rd April 2004*, 361–372

Unruh, T.R. & Wooley, J.B. (1999). Molecular Methods in Classical Biological Control. In: *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control* (eds. Bellows, T.S. & Fisher, T.W.). Academic Press, San Diego, pp. 57–85

Urban, J. (2002). Occurrence, development and natural enemies of *Pemphigus spyrothecae* (Homoptera, Pemphigidae). *Journal of Forest Science*, 48, 248–270

Uygun, N.V. (1971). Der Einfluß der Nahrungsmenge auf Fruchtbarkeit und Lebensdauer von *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera: Itionididae). *Journal of Applied Entomology*, 69, 234–258

Valenti, M.A., Berryman, A.A. & Ferrell, G.T. (1996). Arthropods Associated with a Manzanita Gall Induced by the Aphid *Tamalia coweni* (Cockerell) (Homoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 128, 839–847

Valenti, M.A. & Gaimari, S.D. (1992). The manzanita leafgall aphid, *Tamalia coweni* (Cockerell) (Homoptera: Aphididae), and its association with the predator *Leucopis* sp. (Diptera: Chamaemyiidae). *Proceedings of the Washington State Entomological Society*, 54, 972–977

Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J.K. & Brodeur, J. (2007). Predators, Parasitoids and Pathogens. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. van Emden, H.F. & Harrington, R.). CAB International, London, pp. 187–215

Wallace, M.S. & Hain, F.P. (2000). Field Surveys and Evaluation of Native and Established Predators of the Hemlock Woolly Adelgid (Homoptera: Adelgidae) in the Southeastern United States. *Environmental Entomology*, 29, 638–644

Watanabe, H., Katayama, N., Yano, E., Sugiyama, R., Nishikawa, S., Endou, T., *et al.* (2014). Effects of aphid honeydew sugars on the longevity and fecundity of the aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Biological Control*, 78, 55–60

Whitham, T.G. (1978). Habitat Selection by *Pemphigus* Aphids in Response to Response Limitation and Competition. *Ecology*, 59, 1164–1176

Wilbert, H. (1973) Zur Suchfähigkeit der Eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 16, 514–524

Wilson, F. (1938). Notes on the Insect Enemies of Chermes with particular Reference to *Pineus pini*, Koch, and *P. strobi*, Hartig. *Bulletin of Entomological Research*, 29, 373–389

Wool, D. (2005). Differential colonization of host trees by galling aphids: Selection of hosts or selection by hosts? *Basic and Applied Ecology*, 6, 445–451

Yoldaş, Z., Güncan, A. & Koçlu, T. (2011). Seasonal occurrence of aphids and their natural enemies in Satsuma mandarin orchards in Izmir, Turkey. *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 35, 59–74

Yukawa, J., Abe, J. & Mizota, K. (2008). Improvement in the Practical Use of an Aphidophagous Gall Midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), in Greenhouses. In: *Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Aphids* (eds. Mason, P.G., Gillespie, D.R. & Vincent, C.). Christchurch, pp. 77–87

Zhou, H., Yu, Y., Tan, X., Chen, A. & Feng, J. (2014). Biological control of insect pests in apple orchards in China. *Biological Control*, 68, 47–56