

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFICACITÉ DU SYRPHE D'AMÉRIQUE CONTRE LES PUCERONS EN SERRE

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE DU

DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

NOÉMIE GONZALEZ

AVRIL 2024

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse 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.12-2023). 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

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Éric Lucas, pour m'avoir donné l'opportunité de prendre part à cette belle aventure qu'est le syrphe d'Amérique. Merci pour ton ouverture et ton soutien pour entreprendre toutes activités qui ont énormément contribué à ma formation dans ce doctorat : l'enseignement, l'encadrement d'étudiant et le stage à l'étranger. Je remercie également ma co-directrice, Rosemarije Buitenhuis, pour ton soutien constant, ta bienveillance et tes conseils avisés. Merci pour votre accompagnement durant ce long voyage. Je remercie tout particulièrement Marc Fournier, le papa du syrphe d'Amérique, sans qui cette étude (ainsi que beaucoup d'autres) n'aurait été possible. Merci Marc, pour ton appui, ton aide si précieuse et ton calme pour résoudre tous les imprévus.

Je remercie évidemment mes amis du laboratoire de lutte biologique, ç'a été un plaisir de partager toutes ces années avec vous. Merci pour votre soutien moral durant ces montagnes russes, votre entraide et vos rires. Un énorme merci tout particulièrement à Arlette Fauteux. Je n'aurai jamais imaginé un meilleur binôme avec qui partager les aventures, les hauts, les bas, mais surtout cet amour pour le syrphe. Je me dois également de remercier particulièrement Maxime Lamonde Dubé pour ton aide indispensable, ton implication et ta motivation sans pareille durant deux années. Je n'aurais jamais pu finir cette thèse sans toi. Finalement, merci aussi à tous les autres stagiaires, étudiants et bénévoles qui ont participé au projet, notamment Jérémie Pelletier et Jean-Christophe Louis. Je suis extrêmement reconnaissante de l'aide de chacun d'entre vous, votre rigueur et votre implication ont grandement contribué au succès de ce projet.

J'aimerais remercier l'entreprise Applied Bio-nomics Ltd. pour leur soutien et plus particulièrement David Spencer. Ça a été une joie d'échanger avec toi durant ces années, merci encore pour ton aide. Je remercie également l'entreprise ©Futur Vert, notamment Martin Quital qui nous a gentiment prêté le matériel nécessaire pour nos tests sous lampe LED. Enfin, je tiens à remercier toute l'équipe de la start-up ©Céaritis pour leur accueil en stage de recherche durant quatre mois (Aix-en-Provence, France). Merci pour ce séjour enrichissant, pour ces premiers pas R&D en entreprise et pour votre confiance.

Finalement, je garde mes remerciements les plus spéciaux à ma famille pour leur soutien et leur amour inconditionnel de l'autre côté de l'océan. Merci à mes parents de toujours m'avoir encouragé, écouté et conseillé durant ces années. Enfin, un grand merci à mon amoureux pour ta patience, ton soutien et ton optimisme au quotidien. Merci à tous d'avoir été là durant cette aventure et quelle aventure !

## AVANT-PROPOS

Cette thèse est le résultat d'un projet de doctorat réalisé au laboratoire de lutte biologique de l'UQAM, encadré par Éric Lucas (Université du Québec à Montréal) et Rosemarije Buitenhuis (Vineland Research and Innovation Center). Le projet a été financé par Agriculture et Agroalimentaire Canada via le programme de financement « Made in Canada ! Local biocontrol agents to take up the challenge », proposition au programme AgriScience - Volet Projets 2019-2023. Financement obtenu à titre de co-demandeur.

Le sujet de mon doctorat porte sur l'efficacité d'un nouvel agent de lutte biologique au Canada, le syrphé d'Amérique, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera : Syrphidae) contre les pucerons en serre. Le but de ce projet était d'évaluer le potentiel d'*E. americanus* contre *Myzus persicae* et *Aphis gossypii*, les conditions d'utilisation de ce prédateur en serre et appuyer sa commercialisation par Applied Bio-nomics Ltd., partenaire du projet. Seuls les projets exemptés de restriction de confidentialité ont été inclus dans cette thèse. Applied Bio-nomics n'a pas été consulté ni n'a eu de droit de regard sur les résultats de mes recherches ou sur tout autre aspect préparatoire de ma thèse. Néanmoins, il est essentiel de reconnaître leur contribution financière au sein des projets plus larges auxquels cette recherche appartient. Par conséquent, cet avant-propos souligne l'importance de leur soutien, tout en clarifiant l'autonomie totale avec laquelle j'ai pu mener mes travaux. Cette précision vise à assurer la transparence quant à la nature de notre collaboration et à reconnaître justement l'apport de Applied Bio-nomics sans occulter l'indépendance de la démarche scientifique adoptée.

Quatre des chapitres de cette thèse représentent des articles publiés ou soumis pour publication dans des revues scientifiques (chapitres 2 à 5). Le deuxième chapitre étudie la stratégie de ponte du syrphé d'Amérique en comparaison à un prédateur déjà commercialisé, la cécidomyie du puceron. Cet article a été publié par la revue *Journal of Applied Entomology* en octobre 2023. Une collaboration a par la suite été établie avec Arlette Fauteux, étudiante à la maîtrise au laboratoire de lutte biologique de l'UQAM afin d'établir un outil simple pour la distinction morphologique des stades larvaires du syrphé d'Amérique et d'étudier les préférences de pontes de la femelle. Ce premier outil a été publié dans la revue *Phytoprotection* en décembre 2022 sous la forme d'une note scientifique. Il se retrouve en ANNEXE A puisque j'ai agi à titre de co-auteur. Notre deuxième étude commune a mené à la rédaction d'un article publié dans la revue *Insects* en mars 2023 et correspond au troisième chapitre de ma thèse. Le quatrième

chapitre traitant de l'effet de la lumière artificielle en serre sur le syrpe a été publié par la revue *Biological Control* en octobre 2023. Enfin, le cinquième chapitre étudie le double service écosystémique du syrpe, soit le contrôle de *M. persicae* via plante réservoir ou lâcher de pupes et la pollinisation des plants de poivron. Ce dernier a été soumis à la revue *Crop Protection* en septembre 2023 et est actuellement en révision.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
AVANT-PROPOS.....	iii
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX .....	xii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xiii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS .....	xiv
RÉSUMÉ.....	xv
ABSTRACT .....	xvii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION .....	1
1.1 La lutte biologique .....	1
1.1.1 Définition et intérêts.....	1
1.1.2 Les différents types de lutte biologique .....	2
1.1.3 Le système plante réservoir.....	2
1.1.4 Les ressources florales additionnelles .....	3
1.1.5 Le comportement de ponte des aphidiphages.....	4
1.2 Système biologique .....	7
1.2.1 Culture légumière sous serre.....	7
1.2.1.1 Le poivron, <i>Capsicum annuum</i> Linné 1753.....	7
1.2.1.2 Le concombre, <i>Cucumis sativus</i> Linné 1753 .....	7
1.2.1.3 Les serres maraîchères .....	8
1.2.1.4 L'effet de la lumière artificielle sur les arthropodes.....	9
1.2.2 Les pucerons ravageurs redoutables .....	10
1.2.2.1 Généralités et espèces choisies pour l'étude .....	10
1.2.2.2 Dégâts et importance agroéconomique .....	11
1.2.2.3 Lutte contre les pucerons en serre .....	13
1.2.3 Le prédateur : le syrphé d'Amérique ( <i>Eupeodes americanus</i> ).....	14
1.2.3.1 Taxonomie, origine et zone de répartition .....	14
1.2.3.2 Cycle de vie .....	16
1.2.3.3 Mode de nutrition.....	18
1.2.3.3.1 L'adulte : un pollinisateur important.....	18
1.2.3.3.2 Le stade larvaire : un prédateur généraliste de puceron .....	19
1.2.3.4 <i>Eupeodes americanus</i> : un agent de lutte biologique prometteur.....	24
1.2.3.5 Élevage de masse et commercialisation .....	26
1.3 Objectifs et hypothèses.....	27
1.3.1 Objectif général.....	28

1.3.2	Objectif 1 en laboratoire : Évaluer le comportement d’oviposition de la femelle <i>E. americanus</i>	28
1.3.2.1	Sous-objectif 1 : Quelle est la stratégie d’oviposition de la femelle syrpe en comparaison à <i>A. aphidimyza</i> , prédateur déjà commercialisé ?	28
1.3.2.2	Sous-objectif 2 : Quelle est la préférence d’oviposition de la femelle syrpe entre les plantes réservoirs et les cultures cibles ?	29
1.3.3	Objectif 2 en serre expérimentale : Évaluer l’effet d’un ajout de lumière artificielle en serre d’hiver sur les pucerons et sur l’oviposition de son prédateur <i>E. americanus</i> .	30
1.3.4	Objectif 3 en serre expérimentale : Déterminer le type de lâchers le plus efficace afin d’optimiser l’utilisation en serre d’ <i>E. americanus</i> en tant qu’agent de lutte biologique aphidiphage contre <i>M. persicae</i> et évaluer le rôle d’ <i>E. americanus</i> dans la pollinisation.	30
CHAPITRE 2 EVALUATING A NEW APHID BIOCONTROL AGENT: THE ROLE OF APHID DENSITY IN MODULATING OVIPOSITION BEHAVIOUR IN THE AMERICAN HOVERFLY, <i>EUPEODES AMERICANUS</i> , AND THE APHID MIDGE, <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> .		
2.1	Introduction	34
2.2	Materials and Methods	36
2.2.1	Plants	36
2.2.2	Insect rearing	36
2.2.3	Determination of the two predators' oviposition behaviour	37
2.2.4	Data analysis	37
2.3	Results	38
2.3.1	Percentage of females laying eggs	38
2.3.2	Minimum aphid density for oviposition	39
2.3.3	Effect of plant/aphid systems on oviposition	42
2.4	Discussion	42
2.5	Acknowledgment	45
2.6	Author contributions	45
2.7	References	45
CHAPITRE 3 OVIPOSITION PREFERENCE OF THE AMERICAN HOVERFLY, <i>EUPEODES AMERICANUS</i> , BETWEEN BANKER PLANTS AND TARGET CROPS.		
3.1	Introduction	53
3.2	Materials and Methods	56
3.2.1	Plants	56
3.2.2	Insect rearing	56
3.2.3	Objective 1: Suitability of Three Banker Plant Species to Control <i>A. gossypii</i> on Cucumber	57
3.2.4	Objective 2: Suitability of Barley Banker Plant Species to Control <i>M. persicae</i> on Pepper and Comparison with <i>A. gossypii</i> on Cucumber	59
3.2.5	Objective 3: Suitability of the American Hoverfly to Control Aphids in a Mixed Crop Greenhouse Context	59
3.2.6	Data Analysis	59
3.3	Results	60

3.3.1	Objective 1: Suitability of Three Banker Plant Species to Control <i>A. gossypii</i> on Cucumber .....	60
3.3.2	Objective 2: Suitability of Barley Banker Plant Species to Control <i>M. persicae</i> on Pepper and Comparison with <i>A. gossypii</i> on Cucumber.....	62
3.3.3	Objective 3: Suitability of the American Hoverfly to Control Aphids in a Mixed Crop Greenhouse Context .....	63
3.4	Discussion.....	63
3.5	Conclusion.....	66
3.6	Acknowledgments.....	67
3.7	Author contributions.....	67
3.8	References.....	67
CHAPITRE 4 SPOTLIGHT ON <i>EUPEODES AMERICANUS</i> : OVIPOSITION AND FERTILITY UNDER HPS- AND FULL SPECTRUM LED-EXTENDED PHOTOPERIOD IN NORTHERN GREENHOUSES .....		73
4.1	Introduction .....	75
4.2	Materials and Methods.....	77
4.2.1	Plants.....	77
4.2.2	Insect rearing .....	78
4.2.3	Light sources and greenhouse experimental design .....	78
4.2.4	Effect of light treatments on aphids .....	81
4.2.5	Effect of light treatments on <i>E. americanus</i> oviposition and egg hatchability.....	81
4.2.6	Data analysis .....	84
4.3	Results .....	84
4.3.1	Temperatures under each light treatment.....	84
4.3.2	Effect of light treatment on aphids.....	85
4.3.3	Effect of light treatment on <i>E. americanus</i> oviposition .....	86
4.3.4	Effect of light treatment on <i>E. americanus</i> egg hatchability .....	88
4.4	Discussion.....	89
4.4.1	Effect of light treatment on aphids.....	89
4.4.2	Effect of light treatment on <i>E. americanus</i> oviposition and egg hatchability .....	90
4.5	Conclusion.....	93
4.6	Acknowledgment .....	94
4.7	Author contributions.....	94
4.8	References.....	94
CHAPITRE 5 COMPARISON OF TWO RELEASE STRATEGIES FOR THE AMERICAN HOVERFLY, <i>EUPEODES AMERICANUS</i> , AGAINST THE GREEN PEACH APHID IN GREENHOUSES: BANKER PLANT VS. PUPAL RELEASE. ....		104
5.1	Introduction .....	106
5.2	Materials and Methods.....	108
5.2.1	Plants.....	108
5.2.2	Insect rearings.....	109



5.2.3	Greenhouse experimental design.....	109
5.2.4	Effect of release treatments on <i>M. persicae</i> control by <i>E. americanus</i> .....	111
5.2.5	Effect of <i>E. americanus</i> on pollination of sweet pepper plants.....	112
5.2.6	Data analysis .....	113
5.3	Results.....	114
5.3.1	Effect of different release treatments on <i>M. persicae</i> control by <i>E. americanus</i> .....	114
5.3.2	Effect of release treatments on <i>E. americanus</i> adults' presence and production .....	116
5.3.3	Effect of <i>E. americanus</i> on pollination of sweet pepper plants.....	119
5.4	Discussion.....	121
5.5	Acknowledgments.....	125
5.6	Author Contribution.....	125
5.7	References.....	125
	CONCLUSION .....	132
	ANNEXE A MORPHOLOGICAL DISCRIMINATION OF THE LARVAL INSTARS OF <i>EUPEODES AMERICANUS</i> (DIPTERA: SYRPHIDAE) .....	145
	ANNEXE B LE SYRPHE D'AMERIQUE, UN « PESTICIDE NATUREL » FIEREMENT CANADIEN .....	156
	ANNEXE C LÂCHERS DE SYRPHE, <i>EUPEODES AMERICANUS</i> (DIPTERA: SYRPHIDAE) VIA PLANTES RÉSERVOIRS EN CULTURE MARAICHAIRES SOUS SERRES COMMERCIALES D'ÉTÉ .....	159
	RÉFÉRENCES .....	174

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1: Photo du système de plante réservoir d'orge / <i>R. padi</i> , associé à une plante fleurie, l'alyse maritime (crédit photo : Noémie Gonzalez).....	4
Figure 1.2: Différentes stratégies de ponte chez les syrphes. ....	6
Figure 1.3: <i>Eupeodes americanus</i> adulte sur une plante réservoir (crédit photo : Arlette Fauteux). ....	16
Figure 1.4: Cycle de vie d' <i>E. americanus</i> (Ouattara <i>et al.</i> , 2022). ....	17
Figure 1.5: <i>Eupeodes americanus</i> se nourrissant sur une plante d'alyse maritime (à gauche) et une fleur de poivron (à droite) (crédit photo : Marie d'Ottavio et Noémie Gonzalez). ....	18
Figure 1.6: Larve d' <i>E. americanus</i> se nourrissant d' <i>A. gossypii</i> (crédit photo : Noémie Gonzalez). ....	19
Figure 1.7: Organigramme de la thèse. ....	27
Figure 2.1: Percentage of female <i>E. americanus</i> and <i>A. aphidimyza</i> that laid eggs depending on aphid density for (I) <i>Aphis gossypii</i> on cucumber and (II) <i>Myzus persicae</i> on pepper. Significant differences between the two predators at the same aphid density are showed by asterisks with a p-value <0.05 (Fisher tests with Bonferroni correction). The following significance code is taken into account: "***" p-value between 0.001 and 0.01. Differences letter indicate a significant difference of a p-value <0.05 (differences between the aphid density: lowercase for <i>A. aphidimyza</i> , uppercase for <i>E. americanus</i> ). ....	39
Figure 2.2: Number of eggs laid in 3 days by <i>E. americanus</i> and <i>A. aphidimyza</i> , depending on aphid density ( $\pm$ SE) for (I) <i>Aphis gossypii</i> on cucumber and (II) <i>Myzus persicae</i> on pepper. Significant differences between the two predators at the same aphid density are showed by asterisks with a p-value <0.05 (Zero-inflated Poisson regression). The following significance code is taken into account: "****" corresponds to a p-value between 0 and 0.001. Differences letter indicate a significant difference of a p-value <0.05 (differences between the aphid density: lowercase for <i>A. aphidimyza</i> , uppercase for <i>E. americanus</i> ). ....	41
Figure 3.1: Composition of the different choice trials as plant/aphid systems. Banker plants are represented in orange, cucumber in blue, and pepper in light blue.....	57
Figure 3.2: (A) Experimental design of the choice trial used to determine the oviposition preference of <i>E. americanus</i> between two different plant/aphid systems ; (B) plastic boxes used to conduct the choice trials and placed in a Conviron growth chamber. ....	58
Figure 3.3: (A) Proportion of eggs laid by <i>E. americanus</i> between cucumber and the three banker plant systems. Significant differences between plant-aphid systems are shown by asterisks (alpha = 0.05, paired Wilcoxon test or t-test). The following significance code is taken into account: "****" corresponds to a p-value under 0.001, "***" p-value between 0.001 and 0.01. Beyond that, the p-values are codified with "ns". The bars represent the mean $\pm$ SE ; (B) number of eggs laid by <i>E. americanus</i> in choice trials involving cucumber and three banker plant systems. The letters indicate significant differences, with an alpha = 0.05. Uppercase letters indicate differences between the total	

number of eggs laid in 4 days (ANOVA followed by Tukey's HSD test). Lowercase letters indicate differences between the number of eggs laid on the target crop (ANOVA followed by Tukey's HSD test). The bars represent the mean  $\pm$  SE. .... 61

Figure 3.4: (A) Proportion of eggs laid by *E. americanus* between pepper and barley banker plant system. Significant differences between plant-aphid systems are shown by asterisks (alpha = 0.05, *t*-test). The following significance code is taken into account: "\*" corresponds to a *p*-value between 0.01 and 0.05. Beyond that, the *p*-values are codified with "ns". The bars represent the mean  $\pm$  SE ; (B) number of eggs laid by *E. americanus* in choice trials involving barley banker plant system and two major crops (cucumber and pepper). The letters indicate significant differences, with an alpha = 0.05. Uppercase letters indicate differences between the total number of eggs laid in 4 days (*t*-test). Lowercase letters indicate differences between the number of eggs laid on the target crop (paired Wilcoxon test). The bars represent the mean  $\pm$  SE. .... 62

Figure 3.5: Proportion of eggs laid by *E. americanus* between pepper and cucumber. Significant differences between the plant-aphid systems are shown by asterisks (alpha = 0.05, paired Wilcoxon test). Beyond 0.05, the *p*-values are codified with "ns". The bars represent the mean  $\pm$  SE. .... 63

Figure 4.1: Experimental design carried out in the greenhouse. (A) Top view of the greenhouse table representing the locations of treatments for two blocks, (B) Lateral view of the greenhouse with multiple experimental units containing one pepper plant in which *M. persicae* or *E. americanus* experiments were carried out. Three light treatments were tested, 1) short photoperiod of sunlight, 2) short photoperiod extended with LEDs and 3) short photoperiod extended with HPSs (16:8 (L:D)). Each treatment was separated by an opaque polyethylene tarp. .... 80

Figure 4.2: Morphology of the different egg types of *E. americanus* (A) hatched egg, (B) unhatched egg, and (C) cannibalized egg (pictures taken with Digital MicroscopeVHX-6000 series, Keyence). .... 83

Figure 4.3: Mean number of *M. persicae* aphids per pepper plant from 0 to 12 days after ten nymphs were inoculated on each plant (no-choice experiment ; n = 15 per treatment group). Plant replicates were either exposed to short photoperiod of sunlight or extended photoperiod using LED or HPS lights. The letters indicate the significant differences at each time point with an alpha = 0.05 (linear mixed-effects model). The lines represent the mean  $\pm$  SE. .... 86

Figure 4.4: Oviposition of *E. americanus* under different light sources in the greenhouse, (A) fecundity (i.e., number of eggs laid in three days), and (B) fertility (i.e., number of hatched eggs) (n=15). Plant replicates were either exposed to short photoperiod of sunlight or extended photoperiod using LED or HPS lights. The letters indicate the significant differences with an alpha = 0.05 (ANOVA followed by Tukey's HSD test). The lines represent the mean  $\pm$  SE. .... 87

Figure 4.5: Percentage of plants with eggs of *E. americanus* at different positions on the pepper plant depending on light sources used in the greenhouse (n = 15). The letters indicate the significant differences between light treatment with an alpha = 0.05 (Fisher's exact tests with Bonferroni correction). .... 88

Figure 4.6: Fate of eggs depending on light sources used in the greenhouse: hatched, unhatched, or cannibalized eggs. The letters indicate the significant differences between light sources with an alpha = 0.05 (Chi-squared goodness-of-fit test and multiple comparisons with Holm correction)..... 89

- Figure 5.1: Experimental design carried out in the greenhouse. (A) Top view of the greenhouse complex showing the locations of the 6 experimental cages in greenhouses number 1 and 2, (B) Lateral view of the experimental cage in which experiments were carried out, (C) Trap container located at the top of the experimental cage which allowed *E. americanus* adults to leave and (D) Experimental design inside the experimental cage with five pepper plants in contact with hoverflies (numbers enclosed in circular outlines) and five pepper plant inside cages as control (numbers enclosed in square outlines). ..... 110
- Figure 5.2: Mean number of A. *Myzus persicae*, B. *Eupeodes americanus* eggs and C. *E. americanus* larvae per pepper plant. Treatments include the release of *E. americanus* either with a banker plant or pupae or no contact with hoverflies (control). Lines with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (linear mixed-effects model). The lines represent the mean  $\pm$  SE. .... 115
- Figure 5.3: Mean number of A. *Eupeodes americanus* adult inside experimental cage, B. *E. americanus* adult leaving the experimental cage and trapped in the trap container. Treatment include the release of *E. americanus* either with a banker plant or pupae. Lines with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (linear mixed-effects model). The lines represent the mean  $\pm$  SE. .... 117
- Figure 5.4: Mean number of total *Eupeodes americanus* produced by treatment from 10 individuals released at the start of the experiment (represented by the dashed line). Treatment include the release of *E. americanus* either with a banker plant or pupae. .... 118
- Figure 5.5: Fruit yield (g) from experimental cages with sweet pepper plants visited by *Eupeodes americanus* introduced with a banker plant or pupal release and control plant that were not visited by hoverflies. Plants in all treatments were originally infested with *Myzus persicae*. Box plots with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (ANOVA followed by Tukey's HSD test). .... 119

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1: Principaux insecticides homologués contre les pucerons sous serre au Canada (Céclyre <i>et al.</i> , 2015 ; RAP, 2021). .....	13
Tableau 1.2: Position taxonomique et cladistique d' <i>Eupeodes americanus</i> (Shorter, 1976 ; Sengupta <i>et al.</i> , 2016 ; Yeates <i>et al.</i> , 2007). .....	15
Tableau 1.3 : Liste des pucerons (Aphididae) identifiés comme proies du syrphe d'Amérique, <i>E. americanus</i> (source : Fournier M., UQAM). .....	20
Tableau 4 : Caractéristiques d' <i>E. americanus</i> définies positivement ou négativement dans un contexte de lutte biologique. ....	136
Table 4.1: Characteristic of light spectra of light sources used for the experiment. Data were collected with the LI-180 Spectrometer (LI-COR Inc., USA) at the plant level (100 cm from the lights). The yellow line is the reference spectrum for chlorophyll a (420 and 660 nm) and b (435 and 643 nm) for blue and red wavelengths. It is internal to the spectrometer, please disregard it. ....	79
Table 4.2: Mean day and night temperatures (°C degrees) under each light source, measured with HOBO® Loggers during 15 days. The letters indicate the significant differences between light sources with an alpha = 0.05 (Kruskal-Wallis test). ....	85
Table 5.1: Mean number of <i>Eupeodes americanus</i> females and males escaping the experimental cage by treatment during the total duration of the experiment and analysed using Student's t-tests. Data are the means ± SE. ....	116
Table 5.2: Mean number of <i>Eupeodes americanus</i> females and males produced by treatment from 10 individuals released at the start of the experiment and analysed using Student's t-tests. Data are the means ± SE. ....	118

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

MAPAQ	Ministère de l' Agriculture, des Pêcheries et de l' Alimentation du Québec
CRAM	Centre de recherche agroalimentaire de Mirabel
LED	Diode électroluminescente
HPS	Lampe à vapeur de sodium sous haute pression
PAR	Photosynthetically Active Radiation

## LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

m	Mètre
m <sup>2</sup>	Mètre carré
cm	Centimètre
mm	Millimètre
g	Gramme
mg	Milligramme
°C	Degré Celsius
RH	Relative Humidity
%	Pourcentage
®	Marque enregistrée
\$CAD	Dollar canadien
n	Nombre de répétitions
$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	Micromole: per second and square meter

## RÉSUMÉ

Les cultures sous serres représentent un environnement stable et favorable pour les ravageurs tout au long de la saison. Parmi eux, les pucerons les plus dommageables au Canada sont le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* Sulzer 1776 (Hemiptera : Aphididae) et le puceron de la digitale, *Aulacorthum solani* Kaltenbach 1843 (Hemiptera : Aphididae) sur poivron et cultures ornementales, le puceron du melon, *Aphis gossypii* Glover 1877 (Hemiptera : Aphididae) sur concombre, et le puceron vert et rose de la pomme de terre, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas 1878 (Hemiptera : Aphididae) sur diverses cultures maraichères. Actuellement, la lutte biologique est la méthode la plus utilisée, notamment en combinant des guêpes parasitoïdes *Aphidius* spp. avec la cécidomyie prédatrice, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani 1847, (Diptera: Cecidomyiidae). Cette méthode n'est toutefois pas toujours efficace puisque les agents de lutte biologique sont susceptibles d'être hyperparasités/parasités et sont peu actifs à basses températures et courtes photopériodes, en entrant en diapause. Il est donc nécessaire de développer de nouveaux agents.

Le syrphe d'Amérique (*Eupeodes americanus* (Wiedemann 1830), (Diptera : Syrphidae)), est une espèce indigène, retrouvée dans toutes les provinces canadiennes. Il représente la première espèce de syrphe commercialisée en Amérique du Nord. C'est une espèce à cycle rapide, tolérante aux basses températures et très vorace (Bellefeuille *et al.*, 2019 ; 2021 ; Ouattara *et al.*, 2022 ; Fauteux *et al.*, 2023). Il est élevé et évalué au Laboratoire de Lutte Biologique de l'UQAM depuis 2014. Il est notamment très efficace en serre contre le puceron de la digitale sur le poivron en système de plantes réservoirs et à basses températures (Bellefeuille *et al.*, 2021). La méthode de lâchers via plantes réservoirs assure une action immédiate des agents de lutte dès l'arrivée des ravageurs, la rendant ainsi mieux adaptée pour contrôler les pucerons par rapport à la lutte inondative, qui n'est pas toujours envisageable à des coûts raisonnables et qui peut être moins efficace. En effet, après les lâchers conventionnels, le délai d'action des agents de lutte biologique est important, les rendant incapables d'agir suffisamment rapidement pour empêcher la croissance des populations.

L'objectif principal de cette étude est donc d'évaluer le syrphe d'Amérique en tant que nouvel agent de lutte biologique en serre contre deux des espèces de pucerons les plus dommageables au Québec : *M. persicae* et *A. gossypii*. Les objectifs spécifiques étaient premièrement d'étudier certains aspects clefs de sa biologie tels que son comportement d'oviposition (chapitre 2) et les préférences de ponte de la femelle (chapitre 3). Ce sont des questions essentielles afin de déterminer si c'est une espèce potentiellement utilisable avec succès en lutte biologique. En second lieu, il s'agit d'évaluer certains facteurs pouvant influencer son efficacité contre les pucerons tels que les systèmes de plante réservoir (chapitre 3), la lumière artificielle additionnelle en serre d'hiver (chapitre 4) et les stratégies de lâchers (chapitre 5).

Les résultats ont montré que le syrphe d'Amérique possède une stratégie d'oviposition de type réponse numérique reproductrice proportionnelle, c'est-à-dire que la femelle pond ses œufs proportionnellement à la densité de pucerons. De plus, la densité minimale de pucerons déclenchant la ponte est basse avec 5 pucerons du melon, *A. gossypii* sur concombre et seulement 2 pucerons verts du pêcher, *M. persicae* sur poivron. Cette première étude a également permis de comparer le syrphe d'Amérique avec la cécidomyie du puceron, un prédateur commercial de référence en serre au Canada. Le syrphe possède une oviposition bien supérieure à la cécidomyie sur poivron et commence à pondre à de plus faibles densités. Sur concombre, ses performances sont similaires à la cécidomyie ce qui démontre bien le potentiel du syrphe



comme nouvel agent de lutte biologique. En second temps, l'analyse de ses préférences de pontes entre cultures cibles et plantes réservoirs a permis de montrer que le système de plantes réservoirs utilisé (orge, maïs ou éleusine) influençait drastiquement l'oviposition du syrphé et indirectement son efficacité. En effet, le système de plante réservoir orge/*R.padi* est plus adapté en culture de poivron puisque le syrphé préfère la culture cible au système de plante réservoir. Pour la même raison, en culture de concombre, le système de plante réservoir avec l'éleusine est plus adapté à la lutte contre *A. gossypii*. Cette étude montre que le système de plante réservoir doit être soigneusement choisi en fonction des cultures et pucerons présents dans la serre afin d'optimiser l'impact du syrphé comme agent de lutte biologique. De plus, le syrphé n'avait aucune préférence entre le concombre et le poivron, ce qui signifie qu'il a le potentiel de protéger les deux cultures dans une serre mixte.

Concernant l'intérêt appliqué de cette thèse, les résultats ont montré que le syrphé d'Amérique contrôle efficacement *M. persicae* avec 92 à 98% de réduction par rapport au témoin. Le type de lâchers, via plante réservoir ou via lâchers de pupes, n'a pas eu d'impact sur le niveau de contrôle. En revanche, l'utilisation de plantes réservoirs permet de produire naturellement de nouveaux syrphes adultes au fil du temps, sans nécessiter de lâchers supplémentaires.

En serre d'hiver, les résultats ont montré que l'oviposition d'*E. americanus* n'est pas affectée par l'ajout de lumière artificielle (lampes HPS ou LED) ni par les courtes photopériodes. Son utilisation est donc compatible dans les serres d'hiver avec ou sans éclairage artificiel. Néanmoins, il a été prouvé que l'utilisation de LED ou de HPS augmente respectivement de 16 % et 9 % le taux d'éclosion des œufs d'*E. americanus*. De plus, les lampes LED ont permis de diminuer de manière significative, soit de 71 %, la proportion d'œufs non éclos par rapport à l'utilisation de lampes HPS. Enfin, l'utilisation de syrphes a augmenté significativement le rendement en poivron de 88,4% et 97,5% par rapport au témoin. Néanmoins, des études supplémentaires sont nécessaires afin d'affirmer si cela provient d'une meilleure pollinisation des plants par les syrphes ou seulement d'un effet indirect via le contrôle des pucerons.

En somme, ce doctorat a permis une exploration approfondie du potentiel d'*E. americanus* en tant que nouvel agent de lutte biologique. En effet, il a montré qu'il possède une stratégie d'oviposition proportionnelle à la densité de pucerons et que sa ponte démarre même en cas de faibles infestations. Par ailleurs, l'étude montre qu'*E. americanus* est efficace en cultures sous serre contre *M. persicae* tout en examinant certains facteurs pouvant influencer cette efficacité, tels que le choix des systèmes de plante réservoir, les stratégies de lâchers et l'utilisation de la lumière artificielle additionnelle en serre d'hiver.

Mots clés : *Eupeodes americanus*, cultures sous serre, pucerons, lutte biologique, plante-réservoir

## ABSTRACT

Greenhouse crops represent a stable and favorable environment for pests throughout the season. Among them, the most damaging aphids in Canada are the green peach aphid, *Myzus persicae* Sulzer 1776 (Hemiptera: Aphididae), and the foxglove aphid, *Aulacorthum solani* Kaltenbach 1843 (Hemiptera: Aphididae) on sweet pepper and ornamental crops, the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover 1877 (Hemiptera: Aphididae) on cucumber, and the green and pink potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas 1878 (Hemiptera: Aphididae) on various vegetable crops. Currently, biological control is the most used method, especially by combining parasitoid wasps *Aphidius* spp. with the predatory gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani 1847, (Diptera: Cecidomyiidae). However, this method is not always effective since biological control agents are likely to be hyperparasitized/parasitized and are less active at low temperatures and short photoperiods, entering diapause. Therefore, it is necessary to develop new agents.

The American hoverfly (*Eupeodes americanus* (Wiedemann 1830), (Diptera: Syrphidae)), is a native species, found in all Canadian provinces. It represents the first species of hoverfly commercialized in North America. It is a species with a rapid life cycle, tolerant to low temperatures, and highly voracious (Bellefeuille *et al.*, 2019; 2021; Ouattara *et al.*, 2022; Fauteux *et al.*, 2023). It has been raised and evaluated at the UQAM Biological Control Laboratory since 2014. It is particularly effective in the greenhouse against the foxglove aphid on sweet pepper in a banker plant system and at low temperatures (Bellefeuille *et al.*, 2021). The release method via banker plants ensures immediate action of the control agents upon arrival of pests, making it better suited to control aphids compared to inundative release, which is not always feasible at reasonable costs and can be less effective. Indeed, after conventional releases, the delay in action of biological control agents is significant, rendering them unable to act quickly enough to prevent population growth.

The main objective of this study is therefore to evaluate the American hoverfly as a new biological control agent in greenhouses against two of the most damaging aphid species in Quebec: *M. persicae* and *A. gossypii*. The specific objectives were firstly to study key aspects of its biology such as its oviposition behavior (chapter 2) and female egg-laying preferences (chapter 3). These are essential questions to determine if it is a species that can be successfully used in biological control. Secondly, it involves evaluating certain factors that may influence its effectiveness against aphids such as banker plant systems (chapter 3), additional artificial light in winter greenhouses (chapter 4), and release strategies (chapter 5).

The results showed that the American hoverfly has a reproductive numerical response oviposition strategy, meaning that the female lays her eggs in proportion to the density of aphids. Moreover, the minimum density of aphids triggering laying is low with 5 melon aphids, *A. gossypii* on cucumber, and only 2 green peach aphids, *M. persicae* on sweet pepper. This first study also allowed comparing the American hoverfly with the aphid gall midge, a commercial predator in greenhouses in Canada. The hoverfly possesses superior oviposition to the gall midge on sweet pepper and starts laying at lower densities. On cucumber, its performance is similar to the gall midge, which demonstrates the potential of the hoverfly as a new biological control agent. Secondly, analyzing its egg-laying preferences between target crops and banker plants showed that the banker plant system used (barley, corn, or finger millet) drastically influenced the hoverfly's oviposition and indirectly its effectiveness. Indeed, the barley/*R.padi* banker plant system is more suited to sweet pepper crops since the hoverfly prefers the target crop to the banker plant system.

For the same reason, in cucumber crops, the banker plant system with finger millet is more suited to control *A. gossypii*. This study shows that the banker plant system must be carefully chosen depending on the crops and aphids present in the greenhouse to optimize the impact of the hoverfly as a biological control agent. Moreover, the hoverfly had no preference between cucumber and sweet pepper, meaning it has the potential to protect both crops in a mixed greenhouse.

Regarding the applied interest of this thesis, the results showed that the American hoverfly effectively controls *M. persicae* with a 92 to 98% reduction compared to the control. The type of release, via banker plants or pupal releases, did not impact the level of control. However, the use of banker plants allows naturally producing new adult hoverflies over time, without the need for additional releases.

In winter greenhouses, the results showed that *E. americanus*'s oviposition is not affected by the addition of artificial light (HPS or LED lamps) or by short photoperiods. Its use is therefore compatible in winter greenhouses with or without artificial lighting. Nonetheless, it has been proven that the use of LED or HPS increases the hatching rate of *E. americanus* eggs by 16% and 9%, respectively. Moreover, LED lamps significantly reduced the proportion of unhatched eggs by 71% compared to the use of HPS lamps. Finally, the use of hoverflies significantly increased the sweet pepper yield by 88.4% and 97.5% compared to the control. However, further studies are necessary to affirm whether this comes from better pollination of the plants by the hoverflies or only an indirect effect via aphid control.

In summary, this PhD project allowed an in-depth exploration of the potential of *E. americanus* as a new biological control agent. Indeed, it showed that it has an oviposition strategy proportional to the density of aphids and that its laying starts even in case of low infestations. Furthermore, the study shows that *E. americanus* is effective in greenhouse crops against *M. persicae* while examining certain factors that may influence this effectiveness, such as the choice of banker plant systems, release strategies, and the use of additional artificial light in winter greenhouses.

**Keywords:** *Eupeodes americanus*, greenhouse crops, aphids, biological control, banker plants.

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION

### 1.1 La lutte biologique

#### 1.1.1 Définition et intérêts

Van Driesche et Bellows (1996) définissent la lutte biologique comme « *un processus agissant au niveau des populations et par lequel la densité de population d'une espèce est abaissée par l'effet d'une autre espèce qui agit par prédation, parasitisme, pathogénicité ou compétition* ». La finalité de la lutte biologique n'est pas une éradication totale de l'espèce nuisible, mais d'en réduire suffisamment et durablement les effectifs pour l'amener en dessous d'un seuil de nuisibilité, écologiquement ou économiquement acceptable (Suty, 2010). L'organisme antagoniste du ravageur est appelé auxiliaire, agent de lutte ou encore ennemi naturel. Ce type de technique alternative s'inscrit dans un système biologique complexe qui varie dans le temps et dans l'espace (Fédération Internationale des Mouvements d'Agriculture Biologique (FIMAB), 2004). Les interactions impliquées en lutte biologique s'intègrent alors dans une relation tritrophique entre la plante, le ravageur et l'auxiliaire (Boller *et al.*, 2004). Les organismes utilisés en lutte biologique sont divers : microorganismes (bactéries, virus, champignons, protozoaires), nématodes entomophages, vertébrés (ex : poisson, oiseaux). Mais dans la plupart des cas, ce sont des arthropodes (acariens, insectes) entomophages qui sont utilisés. Au niveau fonctionnel, ils peuvent être des prédateurs (tuent plusieurs proies en s'alimentant) ou des parasitoïdes (vivent aux dépens d'un hôte, lequel meurt après l'achèvement du développement pré-imaginal du parasitoïde) (Jourdeuil, 1991).

La lutte biologique devrait représenter une proportion importante de toutes les méthodes de protection des cultures d'ici 2050 (Bale *et al.*, 2008). Plusieurs études mettent en avant les bénéfices de cette méthode puisqu'en comparaison aux pesticides chimiques de synthèse, les agents de biocontrôle présentent d'importantes caractéristiques positives (Van Lenteren *et al.*, 2018). Premièrement, la lutte biologique possède des avantages pour la santé des travailleurs agricoles et des personnes vivant dans les communautés agricoles ; ils n'ont pas d'intervalle de récolte ni de période de rentrée comme les pesticides et ils sont plus durables car il n'y a pas eu de développement de résistance contre les agents arthropodes. Les agents de biocontrôle ne nuisent également pas à l'environnement avec notamment une réduction considérable des émissions de gaz à effet de serre par rapport à l'utilisation de pesticides (Heimpel *et al.*, 2013). Enfin, ils ne causent pas de dommages phytotoxiques aux plantes et, par conséquent, la plupart des

agriculteurs signalent de meilleurs rendements et des récoltes plus saines après le passage à la lutte biologique intégrée (PBI) basée sur le biocontrôle (Van Lenteren *et al.*, 2018). En parallèle, l'utilisation de la lutte biologique est de plus en plus stimulée en raison du retrait du marché de certains pesticides dus à des effets observés sur la santé et l'environnement. Cela est également dû au développement de résistance chez les ravageurs qui rend les pesticides moins efficaces et à l'apparition de nouveaux ravageurs pour lesquels aucun pesticide n'est disponible (Urbaneja *et al.*, 2012 ; Van Lenteren, 2018).

### 1.1.2 Les différents types de lutte biologique

D'après Eilenberg *et al.*, (2001) il existe 3 grands types de luttés biologiques. La lutte biologique classique consiste à introduire un organisme exotique dans un territoire, afin qu'il s'y établisse et lutte de manière durable contre des organismes nuisibles eux-mêmes exotiques. Cette méthode est également appelée lutte biologique par acclimatation (Suty, 2010). La lutte biologique augmentative, comme le dit son nom, consiste à augmenter les populations d'organismes indigènes par lâchers. Il est estimé que cette technique est appliquée en 2015 sur plus de 30 millions d'hectares dans le monde (Van Lenteren *et al.*, 2018). Deux méthodes se différencient ici. D'un côté, en lutte biologique inoculative, un petit nombre d'auxiliaires sont libérés à intervalles dans le but qu'ils se reproduisent et contrôlent les organismes cibles sur le long terme et de manière préventive. À l'inverse, la lutte biologique inondative effectue des lâchers répétés avec un grand nombre d'individus pour qu'ils contrôlent rapidement les cibles. Cette méthode n'est pas durable, mais vise à protéger les cultures pendant une période donnée lorsqu'il n'y a pas de temps ou des conditions pour établir une population d'auxiliaires suffisante. Actuellement, c'est la méthode la plus commercialisée et donc la plus utilisée par les producteurs. Des recherches et démarches commencent doucement à être mises en place auprès des producteurs afin de pérenniser les populations d'auxiliaires lâchés dans les cultures, notamment grâce aux plantes réservoirs (voir paragraphe 1.1.3). Enfin, la lutte biologique par conservation rassemble toutes les méthodes permettant d'augmenter la diversité des ennemis naturels déjà présents dans l'environnement et de favoriser leur activité dans les cultures (Van Lenteren *et al.*, 2018). Cela est possible par exemple en modifiant les pratiques agricoles ou l'environnement (haies, bandes fleuries, plantes-relais). Le présent projet vise une lutte biologique par inoculation avec la mise en place de systèmes de plantes réservoirs dans les serres.

### 1.1.3 Le système plante réservoir

Un système de plante réservoir aussi appelé plante de biocontrôle, plante relai ou système d'élevage ouvert («open rearing system») peut être installé au milieu d'une culture, notamment sous serre. Ce

système est caractérisé par l'utilisation d'une plante non cultivée infestée par un herbivore, non ravageur de la culture principale, qui fournit une ressource alimentaire à un ennemi naturel capable d'attaquer l'herbivore et aussi un ou plusieurs ravageurs de la culture (Parolin *et al.*, 2014). Ainsi, les composantes de ce système sont : un candidat végétal alternatif, une proie animale alternative et un agent de lutte biologique. Le candidat végétal alternatif ne doit pas être la même plante que celles qui sont cultivées en serre maraîchère et ne doit pas entrer en compétition avec celles-ci pour la pollinisation (dates de floraison) ou pour des ressources nutritives (compétition racinaire ou pour la lumière) (Parolin *et al.*, 2014). En parallèle, la proie animale alternative ne doit pas être un ravageur des plantes à protéger en serre, mais doit attirer le prédateur sans avoir d'effets néfastes sur son comportement (Huang *et al.*, 2011). Les systèmes de plante réservoir ont pour but d'améliorer l'aptitude, l'abondance et l'efficacité des agents de lutte biologique dans un système de culture (Frank, 2010 ; Huang *et al.*, 2011). Le moment lors duquel les ennemis naturels et les plantes réservoirs sont introduits en culture est très important : l'efficacité est maximisée s'ils sont introduits avant même que les plants à protéger soient attaqués par les ravageurs. Dans ce système préventif, les auxiliaires se développent sur la plante réservoir puis migrent sur la culture principale dès le début de l'infestation. Il permet donc aux prédateurs d'établir une population assez élevée, afin d'effectuer un contrôle efficace une fois les ravageurs présents et cela même à faibles densités (Frank, 2010). Effectivement, des études ont montré que des populations de pucerons, telles que *A. gossypii* et *M. persicae* sont plus basses dans les serres possédant des systèmes de plante réservoir (Mulder *et al.*, 1999 ; Goh *et al.*, 2001 ; Frank, 2010). De plus, le contrôle biologique du puceron de la digitale à l'aide d'un système de plante réservoir avec le syrpe d'Amérique, *E. americanus* a été étudié au Laboratoire de Lutte Biologique de l'UQAM. Il a été démontré que, dans les serres commerciales, les adultes qui émergeaient des systèmes de plante réservoir étaient capables de localiser les plantes infestées, de pondre et de contrôler efficacement les populations de pucerons après 6 semaines (Bellefeuille *et al.*, 2019). En parallèle, lâcher directement des adultes dans la serre n'a pas permis de contrôler les populations de pucerons. Ainsi, le système de plante réservoir semble être le système le plus prometteur dans une stratégie de lutte biologique avec *E. americanus* et doit être testé pour le contrôle d'autres espèces de pucerons d'importance économique et pour d'autres cultures.

#### 1.1.4 Les ressources florales additionnelles

L'addition des ressources florales dans ou adjacentes à la culture est une stratégie de lutte biologique par conservation qui permet d'augmenter l'abondance des insectes auxiliaires dans la culture (Frank, 1999 ; Sutherland *et al.*, 2001 ; Pontin *et al.*, 2006). De nombreuses études ont observé un nombre de syrphes

plus important lorsque des plantes fleuries étaient introduites dans les cultures (Hickman et Wratten, 1994 ; Fitzgerald et Solomon, 2004 ; Pontin *et al.*, 2006). Pineda et Marcos-Garcia (2008c), prouvent pour la première fois que l'addition de ressources florales est une méthode efficace pour augmenter les populations natives de syrphidés aphidiphages dans les serres commerciales méditerranéennes de poivrons. Une plante en fleurs aide les agents de lutte biologique comme les syrphes car le nectar sert de source d'énergie pour leur vol puissant et le pollen permet la maturation des organes reproducteurs chez le mâle et la femelle (Rebek *et al.*, 2005). L'utilisation de plantes fleuries aidera à supporter les populations du prédateur choisi et ainsi à optimiser le contrôle des ravageurs (Landis *et al.*, 2000). D'après Colley et Luna (2000), il est recommandé d'introduire plusieurs plantes dont les périodes de floraison se chevauchent afin d'augmenter l'efficacité de cette stratégie. Les espèces choisies doivent être compatibles agronomiquement et économiquement avec la culture (Pineda et Marcos-Garcia, 2008c). Il est également important de choisir des espèces qui n'attireront ni ne soutiendront les ravageurs de la culture. Durant cette thèse, une plante fleurie sera toujours associée à l'utilisation du syrphe. C'est la première étude associant simultanément plante réservoir et ressources florales dans les serres afin d'améliorer la performance des syrphes (Figure.1.1). De plus, en parallèle de cette thèse, une étude sera menée afin de déterminer si l'utilisation d'une diète artificielle pour adulte (ajout de solution sucrée et pollen) permet d'obtenir une performance d'*E. americanus* équivalente à celle obtenue avec le sarrasin, une plante à fleur (c.-à-d., survie, longévité des adultes et oviposition).



Figure 1.1: Photo du système de plante réservoir d'orge / *R. padi*, associé à une plante fleurie, l'alyse maritime (crédit photo : Noémie Gonzalez).

#### 1.1.5 Le comportement de ponte des aphidiphages

Le comportement de ponte est une composante vitale dans la biologie des aphidiphages (chrysopes, coccinelles, syrphes...). En lutte inondative, la ponte importe peu car ce sont les individus lâchés qui effectuent le contrôle (ex : larves de coccinelle). Pour les parasitoïdes, les générations subséquentes

affectent peu le contrôle. En revanche, en lutte inoculative la ponte est un élément important d'autant plus pour les syrphes qui sont commercialisés sous forme de pupe ou via l'intermédiaire de plantes réservoirs. En effet, un aspect majeur du comportement de ponte est la sélection de l'hôte/proie (Almohamad *et al.*, 2009). Leurs larves (stade aphidiphage) sont pour la plupart peu mobiles et doivent se nourrir là où les œufs ont été déposés par la femelle. Celle-ci doit donc préférentiellement choisir des sites d'oviposition ayant une valeur adaptative élevée pour sa progéniture (valeur nutritionnelle élevée, peu de risque de prédation ou de pression de compétition) (Mangel, 1987). Ainsi, les femelles aphidiphages pourraient avoir une préférence hiérarchique pour différents sites d'oviposition et différentes proies (Wiklund, 1981 ; Courtney *et al.*, 1989 ; Thomas et Singer, 1998). Dans la littérature, cette caractéristique est difficilement mise en avant car elle varie suivant les individus d'une même espèce en réponse à différents facteurs (âge, nombre d'ovocytes matures, taille) (Fitt, 1986 ; Minkenberg *et al.*, 1992). Par exemple, les coccinelles aphidiphages *Adalia bipunctata* (L.) sont moins sélectives lorsqu'elles sont plus âgées (Fréchette, 2004). D'après Almohamad *et al.*, (2009), c'est également le cas chez les syrphes. La préférence de ponte des aphidiphages peut donc être due à différents facteurs biotiques tels que la plante hôte, l'espèce de puceron, l'individu femelle, les interactions intraguïdes, les sémiochimiques, la densité de pucerons, mais aussi à des facteurs abiotiques : l'habitat, le milieu... (Almohamad *et al.*, 2009). Durant l'oviposition, les insectes entomophages sont confrontés à une diversité de situations environnementales face auxquelles ils peuvent adopter différentes stratégies comportementales.

D'après Chandler (1968a, b, c), les syrphes pourraient être divisés en deux groupes sur la base des stimuli nécessaires pour provoquer la ponte. Premièrement, les espèces « aphidozétiques » répondent principalement aux stimuli associés aux pucerons et ont tendance à pondre des œufs près des colonies de pucerons et sont normalement des entomophages obligatoires. Deuxièmement, les espèces « phytozétiques » répondent principalement aux facteurs associés aux plantes et pondent souvent sur des plantes non infestées. Dans ce cas, les espèces pondent fréquemment leurs œufs en masse et leur stade larvaire ne serait que facultativement entomophage. Chez les syrphes, il existe donc trois stratégies de comportement d'oviposition. Premièrement, la stratégie « phytozétique », comme certaines espèces qui pondent même en l'absence de pucerons tels que *Platycheirus manicatus* Meigen 1822 (Diptera : Syrphidae) et *Platycheirus peltatus* Meigen 1822 (Diptera : Syrphidae) (Chandler 1968a, c). Deuxièmement, la stratégie dite « proportionnelle », telle que celle adoptée par *E. balteatus*, un prédateur de pucerons commercialisé en Europe, se caractérise par la ponte d'œufs proportionnelle à la taille de la colonie de pucerons (Almohamad *et al.*, 2006 ; Ambrosino *et al.*, 2007). Cette approche représente une réponse



numérique reproductive. Pour *E. balteatus*, une densité minimale de cinq pucerons est nécessaire pour déclencher la ponte (Samuel *et al.*, 2013). Troisièmement, la stratégie « forte-densité » est observée chez certaines espèces qui choisissent de pondre exclusivement sur des plantes présentant une forte infestation (Chandler, 1968b) (Figure 1.2).

La plante hôte pourrait également influencer la ponte des syrphes (Verheggen *et al.*, 2009). En revanche, une étude montre que la plante hôte (*Vicia faba*, *Solanum tuberosum* ou *Solanum nigrum*) n'a pas influencé la ponte d'*E. balteatus* quelle que soit la densité de puceron (25, 75 et 125 individus) (Almohamad *et al.*, 2006). Chez la cécidomyie prédatrice, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani 1847 (Diptera: Cecidomyiidae), la plante hôte semble influencer la ponte. En effet, d'après Lucas et Brodeur (1999), les femelles préfèrent pondre sur des sites avec une forte densité de trichomes où la prédation par les coccinellidés est réduite. À l'inverse, d'après Verheggen *et al.*, (2009), l'oviposition des syrphes est plus importante sur des plantes à surfaces lisses que des plantes avec trichomes comme la tomate.

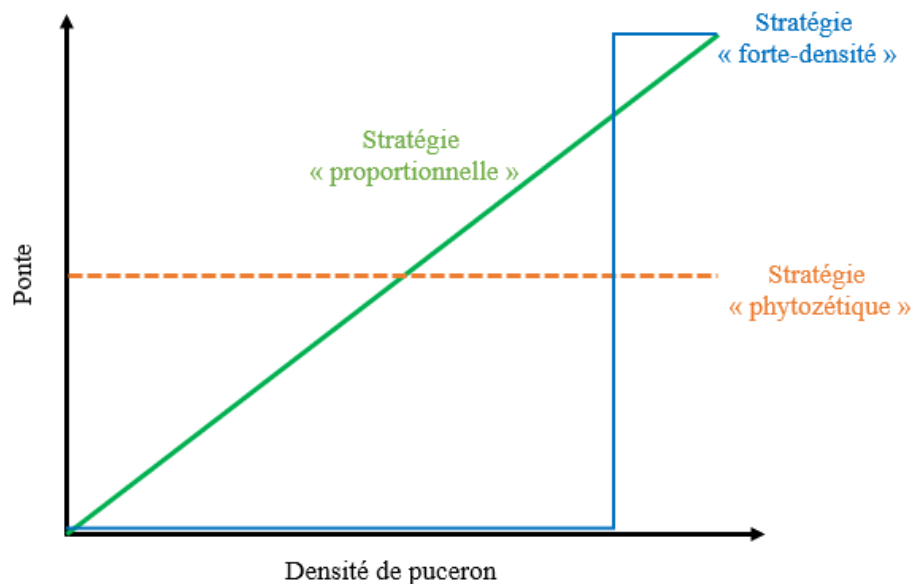


Figure 1.2: Différentes stratégies de ponte chez les syrphes.

## 1.2 Système biologique

### 1.2.1 Culture légumière sous serre

#### 1.2.1.1 Le poivron, *Capsicum annuum* Linné 1753

Originaire d'Amérique du Sud, le poivron (cultivar de l'espèce *Capsicum annuum*), aussi appelé piment doux, est une plante annuelle appartenant à la famille des Solanacées. Au Canada, les poivrons colorés (rouges, verts, jaunes...) sont produits pour le marché du frais (Agriculture et Agri-food Canada, 2021a). Ils sont connus pour être une excellente source de vitamine A et C. Ce cultivar a un développement lent qui nécessite des températures élevées. C'est la raison pour laquelle il est cultivé en serre au Canada seulement dans les régions où les températures sont plus clémentes et permettent d'abaisser les coûts de l'énergie. La principale région productrice de poivrons, possédant 70.4% de la superficie nationale, est l'Ontario suivi de la Colombie-Britannique (27.2%) et le Québec (1.3%) (Agriculture et Agri-food Canada, 2021a). Au Québec, les rendements moyens de poivrons atteignent 26 kg/m<sup>2</sup> (MAPAQ, 2018). Les ravageurs principaux en culture de poivrons sont les acariens tétranyques, les pucerons (*M. persicae*), les aleurodes, les sciaridés, la fausse-arpenteuse du chou (en Colombie-Britannique), la pyrale du maïs et le charançon du poivron (en Ontario) et les thrips. Les cultures peuvent également être touchées par des maladies fongiques telles que la pourriture fusarienne de la tige et des fruits, *Botrytis cinerea*, la pourriture pythienne des racines et, depuis peu, le blanc (oïdium). Enfin, les virus peuvent causer de lourdes pertes de récoltes au niveau des exploitations serricoles tels que le TMV, le ToMV et le PMMV.

#### 1.2.1.2 Le concombre, *Cucumis sativus* Linné 1753

Originaire d'Inde, le concombre (cultivar de l'espèce *Cucumis sativus*) est une plante annuelle appartenant à la famille des Cucurbitacées. Ils peuvent être cultivés en plein champ ou en serre. Au Canada, les productions de concombres sous serre sont destinées au marché du frais. Il existe au moins une douzaine de variétés de concombres anglais, mais récemment des mini-concombres ou des concombres du type cornichon sont également produits (Agriculture et Agri-food Canada, 2021b). La principale région productrice de concombres, possédant 79% de la superficie nationale, est l'Ontario suivi de la Colombie-Britannique (8%) et l'Alberta (6%). La production au Québec représente également 6% de la superficie nationale avec des rendements moyens de 42 kg/m<sup>2</sup> (Agriculture et Agri-food Canada, 2021b, MAPAQ, 2018). La plupart des producteurs produisent trois récoltes de concombres anglais par année, bien que quelques gros producteurs exploitent désormais un système à 4 récoltes. Certains petits producteurs continuent d'utiliser le système à 2 récoltes (Agriculture et Agri-food Canada, 2021b). Les ravageurs

principaux en culture de concombres sont les pucerons (notamment *A. gossypii*), la chrysomèle rayée du concombre, les aleurodes, les thrips et les acariens. Les cultures peuvent également être gravement touchées par des virus (CMV, virus de la mosaïque jaune de la courgette), des maladies fongiques telles que l'oïdium, la pourriture pythienne du collet, la pourriture fusarienne des racines et de la tige, le chancre gommeux du concombre et *B. cinerea* (Agriculture et Agri-food Canada, 2021b).

#### 1.2.1.3 Les serres maraîchères

L'agriculture maraîchère rassemble toutes les productions de légumes. Une grande partie de cette production est réalisée en cultures sous abris, quelquefois sous tunnels de plastique, mais les plus répandues sont les serres multichapelles en plastique ou verre. Ces dernières sont des systèmes très perfectionnés qui permettent une maîtrise quasi parfaite du climat, atteignant ainsi des rendements considérables tout au long de l'année. De 2007 à 2015, la consommation de légumes de serre a augmenté de 60 % au Québec. Le légume de serre le plus consommé est la tomate avec 4,9 kg/habitant, suivie du concombre (2,8 kg/habitant), du poivron (2,1 kg/habitant) et de la laitue (0,1 kg/habitant). En 2015, 447 entreprises québécoises exploitaient des serres pour une superficie de 95 hectares et une production d'environ 25 500 tonnes (MAPAQ, 2018). C'est un secteur en pleine expansion. Dans les serres de verre, les productions sont pour la plupart des cultures hydroponiques. Les plantes sont cultivées sur un substrat neutre (laine de roche, fibre de coco...). L'eau et les éléments nutritifs sont fournis aux plantes via des goûteurs, reliés à un système hydroponique à recirculation/retraitement. De plus, la température est contrôlée. En effet, les serres peuvent être chauffées via des thermosiphons ou alors aérées grâce à l'ouverture automatisée de fenêtres situées sur les toitures appelées « ouvrants ». Des écrans thermiques peuvent également être tirés au-dessus des cultures afin de limiter les températures. Au Québec, la majorité des serres sont chauffées en hiver, ce qui favorise la production, mais crée également un climat régulier permettant aux insectes et notamment aux ravageurs d'y passer l'hiver. En effet, les insectes sont poïkilothermes, ce qui signifie que leurs développement, activité, survie et reproduction dépendent de la température (Régnière *et al.*, 2012). En parallèle, afin de garantir un bon rendement, la photosynthèse des plantes est maximisée grâce à l'injection de CO<sup>2</sup> dans les cultures. Dans certains cas, les serres peuvent également être équipées de lumière additionnelle artificielle. Suppléer à la lumière naturelle permet de maximiser la photosynthèse et ainsi raccourcir les cycles de production. C'est également utilisé afin de rallonger la photopériode en hiver ou encore contrôler l'initiation florale (Moe, 1997).

#### 1.2.1.4 L'effet de la lumière artificielle sur les arthropodes

Les arthropodes perçoivent la lumière grâce à des cellules photoréceptrices situées dans la rétine des yeux composés (Mizunami, 1994 ; Döring et Chittka, 2007 ; Klowden, 2007). Elles sont sensibles aux longueurs d'onde allant de la lumière UV jusqu'au rouge pour certains insectes (Prokopy et Owens, 1983 ; Qiu et Arikawa, 2003) et peuvent détecter la lumière polarisée (Klowden, 2007). La lumière peut ainsi avoir des effets directs sur l'écologie visuelle des insectes et leur horloge biologique (Johansen *et al.*, 2011). L'environnement lumineux artificiel des serres peut influencer plusieurs activités telles que l'orientation, la localisation de la plante hôte, le parasitisme, la prédation ainsi que la reproduction, le développement, la survie et les rythmes circadiens et photopériodiques des ravageurs et des auxiliaires (Stack et Drummond, 1997 ; Zilahi-Balogh *et al.*, 2006, 2007, 2009 ; Suzuki *et al.*, 2007). C'est une question importante au Québec, puisque l'induction en diapause des ennemis naturels peut entraver la lutte biologique pendant les journées plus courtes dans les serres sans éclairage artificiel, ou lors de traitements de courte durée de plantes en production annuelle avec lumière artificielle.

La lumière dans les serres peut être modifiée soit en utilisant des ombrages photosélectifs soit en ajoutant de la lumière artificielle grâce à des lampes. Les lampes à vapeur de sodium sous haute pression (HPSL) sont la source dominante installée dans les serres actuellement au Québec (Moe *et al.*, 2006), mais seulement 40 % des photons libérés par les HPSL se situent dans le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR, photosynthetically active radiation). Face à cela, beaucoup d'études s'intéressent à l'utilisation de lampes à diodes électroluminescentes (LED), mais, ayant un coût plus élevé, elles ne sont pas encore utilisées à large échelle par les producteurs. En 2015, près de 40 % des superficies spécialisées en légumes de serre au Québec étaient sous éclairage artificiel durant les mois d'hiver (MAPAQ, 2018). L'environnement lumineux créé par une combinaison d'éclairage artificiel et de lumière solaire, influence les arthropodes non seulement directement, mais aussi via les traits physiques et biochimiques des plantes. En effet, les lumières artificielles en serre viennent modifier trois facteurs lumineux principaux pouvant influencer les plantes et les arthropodes : l'intensité lumineuse, la photopériode et les longueurs d'ondes émises (Vänninen *et al.*, 2010). Les deux premiers agissent sur la quantité de lumière alors que le dernier agit sur sa qualité. De plus, la présence d'une multitude de sources lumineuses ponctuelles qui s'allument et s'éteignent d'un coup forme un environnement que ni plantes ni arthropodes ne connaissent (Johansen *et al.*, 2011). L'effet de la lumière artificielle sur les arthropodes est très peu étudié, d'autant plus lorsqu'il s'agit d'insectes auxiliaires. Voici, cependant, quelques hypothèses possibles d'effet indirect de la lumière sur les insectes via les plantes. L'intensité lumineuse peut jouer sur les caractéristiques physico-chimiques

de la surface des plantes notamment sur la densité de trichomes (Nihoul, 1993). Or une densité élevée de trichomes peut affecter négativement les performances des ennemis naturels (Kennedy, 2003 ; Simmons et Gurr, 2005). La lumière affecte également l'émission des Composés Organiques Volatils (COV) des plantes (Peñuelas et Llusà, 2001) notamment de la catégorie nommée « substances volatiles induites par les herbivores » (HIPV). L'émission de ces HIPV varie suivant plusieurs paramètres, notamment suivant les conditions abiotiques qui influencent beaucoup la physiologie de la plante. Or ils sont importants pour la localisation du complexe hôte/proie par les ennemis naturels (Schoonhoven *et al.*, 2006). Des études ont prouvé que la lumière influence l'émission de ces HIPV dans les relations tritrophiques entre plantes, acariens ravageurs et acariens prédateurs. En effet, Takabayashi *et al.*, (1994), a prouvé que le profil d'HIPV, l'activité de l'herbivore et l'activité du prédateur changent en fonction de l'intensité lumineuse (faible ou forte). Ces faits ont également été observés par Maeda *et al.*, (2000), en présence et absence de lumière. Ces deux études ont montré que la présence de lumière ou une forte intensité lumineuse augmente l'émission d'HIPV et ainsi l'attractivité du prédateur vers le système hôte /proie. Au Québec, des études ont été réalisées afin de déterminer l'influence des LED sur le parasitoïde *Aphidius ervi* Haliday, 1834 (Hymenoptera : Braconidae) et *M. persicae* (Cochard *et al.*, 2017 ; 2019a ; 2019b). Ce dernier semble plus affecté alors qu'*A. ervi* s'est avéré être un bon agent de lutte biologique dans un environnement lumineux modifié. En effet, doubler la photopériode grâce à des LED a permis d'augmenter l'activité du parasitoïde dont notamment la ponte des femelles (Cochard *et al.*, 2019b). Cette thèse doit donc évaluer l'influence de la lumière artificielle sur *E. americanus* en serre (photopériode et longueurs d'onde) puisque cela n'a jamais été fait dans la littérature. De plus, ce sera la première étude comparant l'effet des HPSL et des LED sur les syrphes.

## 1.2.2 Les pucerons ravageurs redoutables

### 1.2.2.1 Généralités et espèces choisies pour l'étude

Les pucerons appartiennent à l'embranchement des Arthropodes, classe des Insectes, sous-classe des Ptérygotes, ordre des Hémiptères, sous-ordre des Sternorrhyncha, famille des Aphididae (Blackman et Eastop, 2000). Au Québec, les espèces de pucerons les plus rencontrées en cultures sous serre sont *M. persicae*, *A. gossypii*, *A. solani* et *M. euphorbiae* (Gillespie *et al.*, 2001). Des études au laboratoire de lutte biologique de l'UQAM ont permis d'analyser l'efficacité du syrphe d'Amérique contre *A. solani* (Bellefeuille *et al.*, 2019). À présent, il faut étudier cela sur d'autres espèces d'importance agroéconomique : *M. persicae* sur poivron et *A. gossypii* sur concombre. Il existe deux modes de reproduction chez les pucerons : la reproduction sexuée avec des femelles ovipares et la reproduction asexuée appelée aussi

parthénogenèse avec des femelles vivipares donnant naissance à des clones génétiquement identiques à elle-même (Hullé *et al.*, 2012). Ainsi il existe deux types de cycle biologique : un holocycle qui représente un cycle complet composé d'une génération sexuée suivie de plusieurs générations asexuées. A l'opposé, un anholocycle représente un cycle biologique ayant perdu la phase de reproduction sexuée (Williams et Dixon, 2007). Les pucerons sont également plurivoltins, c'est-à-dire qu'ils accomplissent plusieurs générations par an (Lopes, 2007) et ils sont qualifiés d'hémimétaboles puisque les différents stades larvaires (L1, L2, L3, L4) sont actifs, ressemblent aux adultes aptères et ils ne sont pas séparés par un stage nymphal. Dans la majorité des cas, les pucerons se développant sous serres chauffées font un anholocycle puisque ce sont des structures qui leur permettent de vivre dans des conditions favorables toute l'année. Par exemple, dans la province du Nouveau-Brunswick, *M. persicae* passe l'hiver sous forme de femelle vivipare parthénogénétique dans les serres et autres endroits protégés (MacGillivray, 1972). Enfin, *A. gossypii* possède un cycle biologique de type Anholocycle qui dure 7 à 10 jours au Québec (Müller et Lambert, 2018).

#### 1.2.2.2 Dégâts et importance agroéconomique

Premièrement, tous les stades des pucerons sont ravageurs, que ce soient les larves ou les adultes. Ils sont responsables de dégâts « directs » en prélevant la sève des plantes (piqûres nutritionnelles) et en injectant des toxines affaiblissant les réponses immunitaires des plantes (Ephytia, 2014). Les parties des plantes touchées par *M. persicae* et *A. gossypii* sont les parties aériennes, que ce soient les feuilles ou les tiges. Ils attaquent principalement les parties jeunes des plantes plus tendres et plus riches en sève et en nutriments essentiels. Ainsi, la présence de pucerons est caractérisée par des piqures chlorotiques, une déformation des jeunes folioles et une réduction de la croissance des jeunes pousses, voire même des plantes entières (Hullé *et al.*, 2012). De plus, les pucerons peuvent également être responsables de dégâts « indirects ». Ils excrètent du miellat, un liquide composé à 90 % de sucre, sur lequel se développent des champignons de l'ordre des *Dothideales* responsables de la maladie nommée « fumagine ». Les hyphes forment une pellicule noire à la surface des feuilles et engendrent une réduction de la photosynthèse et de la respiration foliaire qui, par conséquent, baissent le rendement en fruits et leur qualité. De plus, la fumagine peut souiller les fruits et les rendre non commercialisables (Bardner et Fletcher, 1974 ; Huang *et al.*, 1983). Tout cela peut également être dû à la présence en quantité d'exuvies de pucerons. Enfin, les pucerons représentent le premier vecteur de virus dans les cultures. Par exemple, *M. persicae* est l'un des vecteurs de virus le plus important puisqu'il peut transmettre au moins 100 virus différents parmi 400 plantes hôtes (Mackauer et Way, 1976). Sur les poivrons, il peut transmettre plusieurs viroses comme le

virus de la mosaïque du concombre (CMV) ou encore le virus de la mosaïque de la luzerne (AMV). Les pucerons ont donc une importance agroéconomique non négligeable puisqu'ils peuvent gravement endommager les cultures et causer d'importantes pertes de rendement (Knapp *et al.*, 2020 ; Rabasse et Van Steenis, 1999). En effet, comme ils peuvent se multiplier très rapidement, particulièrement par temps chaud et humide, une infestation laissée à elle-même peut entraîner une réduction considérable du rendement. Même en petits nombres, les pucerons peuvent rendre les produits de la récolte invendables en raison de leur présence (Agriculture et Agri-food Canada, 2021a). La détermination de seuils d'intervention pour le poivron est difficile, car la distribution des pucerons dans la serre n'est généralement pas uniforme. Cependant, au Canada, les pucerons ont un impact économique important dès que le nombre de pucerons dépasse cinq par feuille (Groupe Pleineterre inc. et Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ), 2021). En Espagne, le seuil de traitement contre *M. persicae* en culture de poivron sous serre a été établi à 0,061 puceron par feuille (La-Spina *et al.*, 2008). Ce seuil étant très bas, il est conseillé de commencer les traitements dès l'apparition du puceron dans la culture afin d'éviter les dommages. Les producteurs de poivrons de serre en Colombie-Britannique ont été touchés par des attaques sévères de *M. persicae* qui ont causé des dommages extrêmes entraînant notamment la mort des apex des plantes (Gillespie *et al.*, 2001). Dans l'état de New York, les infestations annuelles de *M. persicae* sur poivrons affectent environ 75 % de la superficie totale avec une perte de rendement atteignant 50 % si les pertes dues aux virus sont prises en compte (Frantz *et al.*, 2004).

Sur concombre, le puceron du melon est présent dans les serres, un peu partout au Canada. Sous forte infestation, les feuilles se flétrissent et s'affaissent. Les jeunes feuilles peuvent prendre une coloration vert foncé et se rabougrir. *Aphis gossypii* est également un important vecteur de virus. Il peut transmettre plus de 50 virus, dont le virus de la mosaïque du concombre (CMV), le virus de la mosaïque de la pastèque (WMV) et le virus de la mosaïque jaune de la courgette (ZYMV) (Ephytia, 2014). Ils sont transmis selon le mode non persistant et les épidémies virales se répandent donc très rapidement dans la culture (Hullé *et al.*, 2012). Au Québec, le MAPAQ estime qu'*A. gossypii* représente un risque de dommages élevés et fréquents. D'après Richard et Boivin (1994), au Canada, la lutte contre le puceron du melon doit être entreprise dès qu'un puceron est détecté dans la culture car il se reproduit très rapidement. En Angleterre, le seuil d'intervention contre *A. gossypii* sur concombre est de 7 pucerons par centimètre carré ou 1000 pucerons par plante, bien que ce seuil reste beaucoup trop élevé en présence des virus de la mosaïque. *Aphis gossypii* est l'un des ravageurs les plus fréquents et les plus nuisibles de la production de légumes et de fleurs de serre au monde (Frank, 2010). Il est impliqué dans la majorité des études ciblant les pucerons,

bien que souvent en combinaison avec d'autres espèces telles que *M. persicae* (Blumel, 2004 ; Van Driesche *et al.*, 2008).

### 1.2.2.3 Lutte contre les pucerons en serre

La lutte chimique peut être utilisée pour lutter contre les pucerons en culture sous serre. La liste des insecticides homologués au Canada se trouve dans le tableau ci-dessous.

Tableau 1.1: Principaux insecticides homologués contre les pucerons sous serre au Canada (Cécylre *et al.*, 2015 ; RAP, 2021).

Nom commercial	Matière active	Cultures autorisées
ALTUS	Flupyradifurone	Concombre, poivron
BCS 2960	Flupyradifurone	Concombre, poivron
BELEAF 50SG	Flonicamide	Concombre, poivron
DIBROM	Naled	Concombre, poivron
ENDEAVOR 50 WP	Pymétrozine	Concombre, poivron
INTERCEPT 60 WP	Imidaclopride	Concombre, poivron
KONTOS	Spidotetramate	Concombre, poivron
MERIT 60WP	Imidaclopride	Concombre, poivron
TRISTAR 70 WSP	Acétamipride	Poivron
TROUNCE	Sel de potassium d'acide gras + pyréthrine	Poivron

En revanche, le contrôle chimique des populations devient problématique à cause de l'apparition de résistance à certains insecticides comme l'imidaclopride (Hullé *et al.*, 2012). C'est notamment le cas de *M. persicae* qui a développé des mécanismes de résistance aux insecticides en raison de traitements intensifs et répétés (Devonshire *et al.*, 1998 ; Field et Blackman, 2003). Au Québec, *A. solani* est résistant aux organophosphorés et aux néonicotinoïdes (Vanoosthuysse *et al.*, 2018).

Des méthodes alternatives aux pesticides peuvent également être utilisées. La prophylaxie (lutte culturale) est l'une des premières méthodes à mettre en place. Cela rassemble toutes les méthodes visant à prévenir l'apparition ou la propagation du ravageur. Il faut par exemple introduire uniquement des plants sains, puis détruire les déchets de culture infestés. Il est également conseillé de nettoyer les abords des serres



afin de limiter les sources d'infestation proches. Enfin, des observations et un suivi de la culture sont essentiels pour détecter la présence des pucerons et ainsi agir au plus tôt pour limiter les dégâts (APREL, 2013). En protection biologique intégrée (PBI), l'utilisation de pesticides sera justifiée si aucune des solutions alternatives suivantes n'a réussi à contrôler les pucerons en dessous du seuil de dommage économique. Premièrement, en tant que méthodes physiques, des filets anti-insectes peuvent être utilisés sur les ouvrants et aux entrées des abris pour limiter les entrées de pucerons (Agriculture et Agri-food Canada, 2021a). Enfin, la lutte biologique contre les pucerons est largement employée dans les cultures sous serres au Québec. Par exemple, le parasitoïde *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera : Braconidae) est l'un des ennemis naturels les plus lâchés en cultures sous serres pour maîtriser *M. persicae* (Gillespie *et al.*, 2001) et *A. ervi* et *Aphelinus abdominalis* Dalman 1820 (Hymenoptera : Aphelinidae) pour *M. euphorbiae* et *A. solani*. En parallèle, l'utilisation de plantes-réservoir peut être mise en place (graminées en pots). En effet, ces systèmes servent de réservoirs pour les parasitoïdes *Aphidius matricariae* Haliday 1834 (Hymenoptera : Braconidae) et *A. colemani* (contre *M. persicae* et *A. gossypii*). Dans les cultures de poivrons, il est également possible de lâcher des prédateurs tels que *A. aphidimyza*, les larves de chrysopes ou encore les coccinelles. En revanche, il arrive fréquemment que les populations de pucerons dépassent le seuil économique avant que les auxiliaires commerciaux n'aient pu se reproduire à une échelle suffisante (Richard et Boivin, 1994). Enfin, les syrphidés indigènes sont également de précieux prédateurs de pucerons. Cependant, contrairement à l'Europe où trois espèces aphidiphages sont déjà commercialisées, cette thèse concorde avec la commercialisation de la première espèce au Canada, offrant ainsi de nouvelles perspectives prometteuses.

### 1.2.3 Le prédateur : le syrphe d'Amérique (*Eupeodes americanus*)

#### 1.2.3.1 Taxonomie, origine et zone de répartition

*Eupeodes (Metasyrphus) americanus* appartient à l'ordre des Diptera et la famille des Syrphidae (voir la classification au tableau 1.2). Au fur et à mesure des années, il a été décrit sous plusieurs noms scientifiques : *Metasyrphus medius* Fluke 1933 (Fluke, 1952), *Syrphus americanus* Wiedemann 1830, (Vockeroth, 1992), *Metasyrphus americanus* Wiedemann et enfin *Eupeodes americanus* Wiedemann (Tooker *et al.*, 2006). Originaire d'Amérique du Nord, ce syrphe nordique est présent aux États-Unis, en passant par la Californie, le sud de la Floride et le Texas. Il est répandu également au Mexique et dans toutes les provinces canadiennes sauf Terre-Neuve (Vockeroth, 1992).

Tableau 1.2: Position taxonomique et cladistique d'*Eupeodes americanus* (Shorter, 1976 ; Sengupta *et al.*, 2016 ; Yeates *et al.*, 2007).

POSITION TAXONOMIQUE		POSITION CLADISTIQUE
<b>Règne</b>	Animalia	Luca
<b>Embranchement</b>	Arthropoda	Eucaryota
<b>Classe</b>	Insecta	Animalia
<b>Ordre</b>	Diptera	Bilateria
<b>Sous-ordre</b>	Brachycera	Protostomia
<b>Famille</b>	Syrphidae	Arthropoda
<b>Sous-famille</b>	Syrphinae	Insecta
<b>Tribu</b>	Syrphini	Pterygota
<b>Genre</b>	Eupeodes	Endopterygota
<b>Espèce</b>	<i>Eupeodes americanus</i>	Panorpoidea
		Diptera
		Brachycera
		Cyclorrhaphes
		Aschyza
		Syrphoïdae
		Syrphidae

### 1.2.3.2 Cycle de vie



Figure 1.3: *Eupeodes americanus* adulte sur une plante réservoir (crédit photo : Arlette Fauteux).

Le syrphe d'Amérique, comme tous les syrphes, a un développement à métamorphose complète (Lee, 1994). *Eupeodes americanus* possède un cycle de vie composé de 4 stades : œuf, larve, puppe et adulte (Figure 1.4) (Ouattara *et al.*, 2022). Une fois l'œuf écloit, la larve passe par 3 stades larvaires (L1, L2, L3) séparés chacun par une mue (Annexe A). À l'issue du 3<sup>e</sup> stade, la larve excrète une unique défécation noire et brillante appelée méconium. Ensuite, elle tombe au sol pour s'y nymphoser. Les pupes de syrphe peuvent être parasitées par des hyménoptères, ce qui réduit les populations et est donc dommageable dans les programmes de lutte biologique. En revanche, d'après Berthiaume *et al.*, (2016), le parasitisme des pupes de syrphes est beaucoup plus important chez les espèces effectuant leur nymphose sur les feuilles plutôt qu'au sol. *Eupeodes americanus* devrait donc être moins exposé au parasitisme que d'autres espèces de syrphe mais cela reste à évaluer.

C'est une espèce active en plein champ à partir du début du printemps (mai) jusqu'à la fin de l'automne (septembre/octobre) (Vockeroth, 1992). Les espèces du genre *Eupeodes* hivernent au stade de nymphe et de larve L3 et elles sont toutes polyvoltines (plus de deux générations par an) (Turpeau *et al.*, 2018). En parallèle, des études grâce aux isotopes stables ( $\delta^{2}H$ ) ont montré qu'*E. americanus* est un insecte pouvant effectuer des migrations hivernales. En effet, *E. americanus* originaire du Québec migre partiellement à l'automne vers le sud et peut parcourir des distances jusqu'à 3000 km (Clem *et al.*, 2022a ; 2023). Presque tous les adultes des syrphes sont diurnes et très actifs (Vockeroth, 1992) et peuvent se déplacer en grand nombre sur de très longues distances (Vockeroth et Thompson, 1987). Effectivement, leur morphologie,

typique des insectes migrants, est adaptée pour de longs vols (Clem *et al.*, 2022a). Ils sont donc dotés d'une forte mobilité et peuvent ainsi exploiter les ressources et distribuer leurs œufs sur de larges superficies (Almohamad *et al.*, 2009). Enfin, les syrphes sont connus comme étant des insectes résistants au froid (Honěk et Kocourek, 1988 ; Hart *et al.*, 1997). Cela est spécifiquement le cas d'*E. americanus* qui est actif à basse température (12 à 18 °C) que ce soit pour l'activité de vol, de ponte et pour la voracité (Bellefeuille *et al.*, 2019). Dans la littérature, il existe très peu d'informations sur la biologie d'*E. americanus*, et de nombreux aspects de celle-ci restent encore à étudier. Cependant, les premiers travaux réalisés au laboratoire de lutte biologique de l'UQAM démontrent que *E. americanus* possède un cycle de développement avantageux pour le biocontrôle, comparé à *A. aphidimyza* (Ouattara *et al.*, 2022). Étant donné que cette thèse se concentre sur l'efficacité d'*E. americanus* en tant qu'agent de lutte biologique, il est nécessaire d'acquérir des connaissances fondamentales sur sa biologie, notamment sur son comportement d'oviposition afin de déterminer si cette espèce peut être utilisée avec succès.

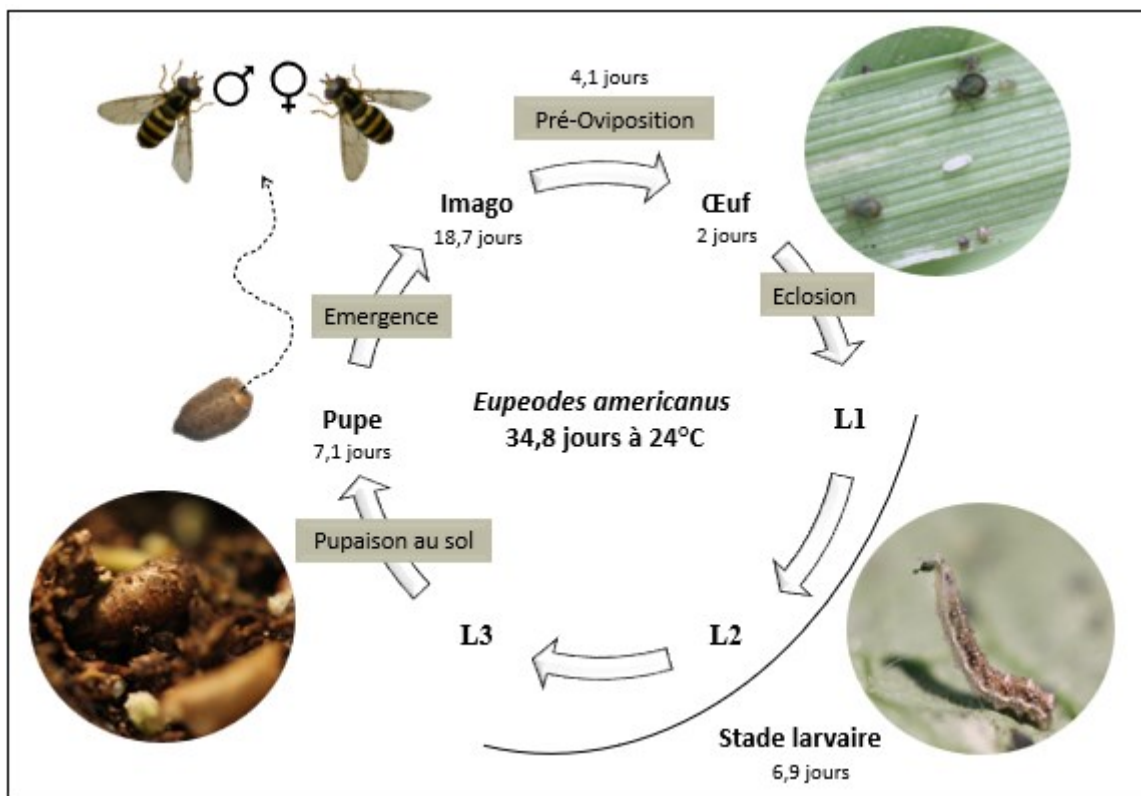


Figure 1.4: Cycle de vie d'*E. americanus* (Ouattara *et al.*, 2022).

### 1.2.3.3 Mode de nutrition

#### 1.2.3.3.1 L'adulte : un pollinisateur important



Figure 1.5: *Eupeodes americanus* se nourrissant sur une plante d'alyse maritime (à gauche) et une fleur de poivron (à droite) (crédit photo : Marie d'Ottavio et Noémie Gonzalez).

Les syrphes ont deux modes de nutrition qui diffèrent suivant le stade adulte et le stade larvaire. En effet, les adultes se nourrissent essentiellement du pollen et du nectar (Sadeghi, 2008 ; Naderloo et Rad, 2014) et souvent du miellat (Vockeroth, 1992). Le nectar fournit l'énergie nécessaire au vol et le pollen est essentiel pour assurer la reproduction (Schneider, 1969). Ils contribuent aussi à améliorer la longévité et la fécondité des adultes (Topham et Beardsley, 1975). Ainsi, les syrphes représentent une famille commune de pollinisateurs (Miranda *et al.*, 2013). D'après Marshall (2012), ils représentent même l'une des familles les plus importantes de pollinisateurs, mais leur double rôle dans l'agroécosystème en tant que visiteurs de fleurs est mal compris car ils ne sont souvent pas pris en compte dans les études sur les pollinisateurs. Les syrphes joueraient donc un rôle en tant que pollinisateur dans diverses cultures commerciales incluant les carottes, le chou-fleur, le colza, le poivron et les pommes (Mitra et Banerjee, 2007 ; Jauker *et al.*, 2012 ; Pekas *et al.*, 2020). En Espagne, il existe deux espèces de syrphe commercialisé pour la pollinisation *Eristalinus aeneus* Scopoli 1763 (Diptera : Syrphidae) (Goldfly®, Polyfly SL.) et *Eristalinus tenax* Linnaeus 1758 (Diptera : Syrphidae) (Queenfly®, Polyfly SL.). Au Québec, une étude affirme que les syrphes jouent un rôle de pollinisateur dans les cultures de canneberge (Gervais *et al.*, 2018). En effet, les résultats ont démontré que 2 espèces étaient particulièrement efficaces : *Syrphus torvus* Osten Sacken 1875 (Diptera:Shyrphidae) et *Eristalis tenax* Linnaeus 1758 (Diptera: Shyrphidae). La présence d'*E. americanus* a également été relevée. Enfin, une autre étude met en avant le potentiel de pollinisation du syrphe *E. tenax* dans les cultures de poivron sous serre au Québec (Jarlan *et al.*, 1997a, 1997b). L'implication d'*E. americanus* dans la pollinisation des cultures est encore inconnue. Cependant,

de récentes études européennes ont montré que le genre de syrphes *Eupeodes* s'est avéré être des pollinisateurs très efficaces (Pekas *et al.*, 2020 ; Hodgkiss *et al.*, 2018 ; Moerkens *et al.*, 2021).

#### 1.2.3.3.2 Le stade larvaire : un prédateur généraliste de puceron

Les larves de syrphes sont des prédateurs généralistes aphidiphages, c'est-à-dire qu'ils peuvent s'attaquer à diverses espèces de pucerons. De manière générale, les syrphes recherchent leur proie en balançant l'avant de leur corps dans un mouvement latéral (Rotheray, 1993). Une fois les proies repérées, ils percent leur cuticule avec leur pièce buccale. Ensuite la larve aspire l'hémolymphe en opérant un mouvement de va-et-vient des pièces buccales. La digestion des larves est dite « extraorale », c'est-à-dire qu'elle va injecter de la salive dans sa proie puis aspire son contenu (Cohen, 1995).



Figure 1.6: Larve d'*E. americanus* se nourrissant d'*A. gossypii* (crédit photo : Noémie Gonzalez).

*Eupeodes americanus* peut se nourrir sur plus de 25 espèces de pucerons (Vockeroth, 1992 ; Rojo *et al.*, 2003) incluant plusieurs ravageurs importants dans les serres québécoises tels que le puceron vert du pêcher, le puceron de la digitale, le puceron du pois et le puceron bicolore des céréales (Tableau 1.3). En 2016, une étude au Québec a identifié *E. americanus* comme étant l'une des espèces de syrphes les plus abondantes pour contrôler le puceron des pousses de sapin *Mindarus abietinus* Koch 1857 (Hemiptera : Aphididae), dans les cultures d'arbres de Noël (Berthiaume *et al.*, 2016). En parallèle, dans l'état de Washington (USA), une étude sur les ennemis naturels du puceron lanigère en vergers de pommiers affirme que les syrphes et plus particulièrement le genre *Eupeodes*, représentent le groupe de prédateurs le plus abondant (62–81%). L'une des deux espèces les plus retrouvées était notamment *E. americanus* (Gontijo *et al.*, 2012) qui est également retrouvé dans les vergers de pommiers au Québec (Coderre et Vincent, 1992). Cette espèce représente donc un agent de lutte biologique potentiel et encourageant contre les pucerons en Amérique du Nord. Enfin, comme beaucoup d'insectes auxiliaires, l'utilisation d'*E. americanus* ne semble pas compatible avec l'utilisation des produits phytopharmaceutiques de synthèse.

En effet, une étude a prouvé que les larves consommant *M. persicae* traité à la lambda-cyhalothrine (pyréthrianoïde, Warrior II (Syngenta)) n'atteignent pas le stade nymphal (Tian *et al.*, 2015). Enfin, en production sous serre, deux ou trois espèces de pucerons sont souvent présentes dans la culture en même temps. Même si les syrphes sont des prédateurs généralistes, ils peuvent préférer une espèce de pucerons à une autre (Vanhaelen *et al.*, 2001). Par exemple, les femelles syrphes (*Episyrphus balteatus*) préfèrent pondre leurs œufs dans des colonies du puceron du navet, *Lipaphis erysimi* Kaltenbach 1843 (Hemiptera : Aphididae) plutôt que dans des colonies d'*A. gossypii* (Samuel *et al.*, 2013). De plus, les producteurs maraîchers cultivent parfois plus de deux cultures dans la même serre (Cecílio Filho *et al.*, 2011, 2015 ; Rezende *et al.*, 2011). Or, il a été prouvé que les espèces de plantes hôtes ont un impact sur la préférence d'oviposition des syrphes (Almohamad *et al.*, 2007). En effet, d'après Vanhaelen *et al.*, (2001), *E. balteatus* préfère la moutarde blanche que le colza et les fèves (*Vicia faba*). Cette thèse vise donc à évaluer la préférence des femelles d'*E. americanus* vis-à-vis de différentes espèces de pucerons présentes sur diverses plantes hôtes, une problématique qui est également accentuée lors de l'utilisation de systèmes de plantes réservoir dans les cultures.

Tableau 1.3 : Liste des pucerons (Aphididae) identifiés comme proies du syrphé d'Amérique, *E. americanus* (source : Fournier M., UQAM).

Observation directe (présence d'œufs ou de larve dans des colonies de pucerons)				
Proies consommées		Plantes hôtes identifiées	Pays	Références
Noms communs	Noms scientifiques			
Adelgide du pin blanc	<i>Pineus strobi</i> (Hartig)	<i>Pinus strobus</i> L.	États-Unis MN	Raske et Hodson, 1964
Puceron du pois	<i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harris) = <i>Macrosiphum pisi</i> = <i>Illinoia pisi</i>	<i>Vicia faba</i> L. <i>Pisum sativum</i> L. N/A <i>Medicago sativa</i> L. <i>Vicia faba</i>  <i>Trifolium pratense</i> L.	Canada QC Canada MN États-Unis CO États-Unis WI États-Unis CA États-Unis KS États-Unis IL	Ouattara <i>et al.</i> , 2022 Lab Battula et Robinson, 1983 Lab Jones, 1922 Fluke, 1925 Smith et Chaney, 2007 Lab Smith et Franklin, 1961 Folsom, 1909
Petit puceron du saule	<i>Aphis farinosa</i> Gmelin	<i>Salix sp.</i>	Canada MB	Battula et Robinson, 1983
Puceron du soya	<i>Aphis glycines</i> Matsumura	<i>Glycine max</i> (L.)	États-Unis MI États-Unis MI États-Unis MI États-Unis IL	Kaiser <i>et al.</i> , 2007 Brewer et Noma, 2010 Noma et Brewer, 2008 Clem <i>et al.</i> , 2022b Lab
Puceron du coton, melon	<i>Aphis gossypii</i> Glover	<i>Cucumis sativus</i> L. <i>Cucumis melo</i> L.. <i>Gossyioium</i> sp. N/A	États-Unis IL États-Unis IL États-Unis LA Canada ON	Heiss, 1936 Heiss, 1936 Ahmed, 1953 Lab Curran, 1920

			Canada QC	Gonzalez <i>et al.</i> , 2023 Lab
Puceron tacheté du peuplier	<i>Aphis maculatae</i> Oestlund	<i>Populus tremuloides</i> Michx	Canada	Battula et Robinson, 1983
	<i>Aphis oestlundii</i> Gillette	<i>Eriogonum</i> sp.	États-Unis IL	Heiss, 1936
Puceron vert du pommier	<i>Aphis pomi</i> de Geerras	<i>Malus domestica</i> Borkh <i>Malus domestica</i> Borkh <i>Cotoneaster acutifolius</i> = <i>C. acutifolia</i> <i>Malus domestica</i> Borkh <i>Malus domestica</i> Borkh	États-Unis OH Canada QC Canada MN  Canada ON Canada ON	Holdsworth, 1970 Bouchard <i>et al.</i> , 1982 Battula et Robinson, 1983  Hagley, 1974 Curran, 1920
Puceron noir de l'oseille	<i>Aphis rumicis</i> L.	<i>Rumex</i> sp. N/A <i>Rumex crispus</i> L. <i>Rumex obtusifolius</i> L.	États-Unis IL États-Unis CO États-Unis OH États-Unis OH	Heiss, 1936 Jones, 1922 Metcalf, 1912 Metcalf, 1912
Puceron noir du sureau	<i>Aphis sambuci</i> L.	<i>Sambucus</i> sp.	États-Unis IL	Heiss, 1936
Puceron des agrumes	<i>Aphis spiraeicola</i> Patch	<i>Citrus</i> sp. <i>Citrus</i> sp. <i>Citrus</i> sp. <i>Citrus</i> sp. <i>Prunus</i> sp. <i>Spiraea</i> sp. <i>Malus domestica</i>	États-Unis FL États-Unis FL États-Unis FL États-Unis FL États-Unis IL États-Unis IL États-Unis VA	Miller, 1929 Thompson, 1928 Miller, 1928 Watson, 1926 Heiss, 1936 Heiss, 1936 Short et Bergh, 2004
Puceron de la digitale	<i>Aulacorthum solani</i> (Kaltenbach) = <i>Macrosiphum solanifolii</i>	<i>Capsicum annuum</i> L. <i>Capsicum annuum</i> L.  <i>Lactuca sativa</i> L. N/A	Canada QC Canada QC  États-Unis CA États-Unis OH	Bellefeuille <i>et al.</i> , 2019 Lab Bellefeuille <i>et al.</i> , 2021 Lab GH Smith et Chaney, 2007 Lab Guyton, 1924
Puceron du chardon ou de l'artichaut	<i>Brachycaudus cardui</i> (L.) = <i>Aphis carduii</i>	Thistles (Asteraceae) : N/A	États-Unis IL Canada ON	Heiss, 1936 Curran, 1920
Puceron vert du prunier	<i>Brachycaudus helichrysi</i> (Kaltenbach)	<i>Cornus</i> sp.	États-Unis IL	Heiss, 1936
Puceron de l'asperge	<i>Brachycorynella asparagi</i> (Mordvilko)	<i>Asparagus officinalis</i> L.	États-Unis NJ	Angalet et Stevens, 1977
Puceron cendré du chou	<i>Brevicoryne brassicae</i> (L.) = <i>Aphis brassicae</i>	<i>Brassica</i> sp. <i>Sinapsis</i> sp. <i>Brassica oleracea</i> var. <i>italica</i> N/A N/A <i>Brassica</i> sp.	États-Unis IL États-Unis IL États-Unis CA  Canada ON États-Unis CO États-Unis OH	Heiss, 1936 Heiss, 1936 Chaplin-Kramer <i>et al.</i> , 2011  Curran, 1920 Jones, 1922 Metcalf, 1912
	<i>Cavariella pastinacae</i>	<i>Heracleum sphondylium</i> L.  = <i>Heracleum lanatum</i>	Canada	Battula et Robinson, 1983
	<i>Capitophorus carduinus</i> (Walker) = <i>C. flaveolus</i>	<i>Cynara cardunculus</i> var. <i>scolymus</i> (L.)	États-Unis LA	Vige, 1939
Puceron de l'Elaeagnus	<i>Capitophorus elaeagni</i> (Del Guercio)	<i>Cynara scolymus</i> L.	États-Unis LA	Jones, 1918



Puceron noir du peuplier baumier	<i>Chaitophorus populicola</i> Thomas	<i>Populus balsamifera</i> L. <i>Populus</i> sp.	Canada MA États-Unis WI	Battula et Robinson, 1983 Rojo <i>et al.</i> , 2003
Petit puceron du noyer	<i>Chromaphis juglandicola</i> (Kaltenbach)	<i>Juglans</i>	États Unis	Rojo <i>et al.</i> , 2003
	<i>Cinara atlantica</i> (Wilson) = <i>Cinara corolina</i>	<i>Pinus resinosa</i> Aiton	N/A Canada ON	Vockeroth, 1992 Bradley, 1961
Puceron du pin gris	<i>Cinara banksiana</i>	<i>Pinus banksiana</i> Lamb	Canada ON	Bradley, 1961
	<i>Cinara confinis</i> (Koch)	<i>Abies balsamea</i> (L.)	États-Unis ME	Struble <i>et al.</i> , 1976
	<i>Cinara (Schizolachnus) pini-radiatae</i> (Davidson))	<i>Pinus resinosa</i> Aiton	Canada ON	Grobler, 1962
Puceron cendré du pommier	<i>Dysaphis plantaginea</i> (Passerini)	<i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh.	États-Unis OH États-Unis VA Canada ON Canada ON	Holdsworth, 1970 Short et Bergh, 2004 Hagley, 1974 Curran, 1920
Puceron lanigère du pommier	<i>Erisoma lanigerum</i> (Hausmann)	<i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus domestica</i> Borkh.	Canada Canada NS États-Unis VA États-Unis WA États-Unis VA États-Unis VA États-Unis VA États-Unis VA États-Unis OH États-Unis IL	Vockeroth, 1992 Hna Evenhuis, 1961 Bergh et Stallings, 2016 Gontijo <i>et al.</i> , 2012 Bergh et Short, 2008 Short et Bergh, 2005 Short et Bergh, 2004 Bergh et Louque, 2000 Holdsworth, 1970 Heiss, 1936
	<i>Georgiaphis ulmi</i> (Wilson)	<i>Ulmus rubra</i> Muhl.	États-Unis IL	Heiss, 1936
Puceron farineux du prunier	<i>Hyalopterus pruni</i> (Geoffroy)	Plante hôte non identifiée	États Unis	Rojo <i>et al.</i> , 2003
Puceron des feuilles de groseillier et de la laitue	<i>Hyperomyzus lactucae</i> (L.) = <i>Amphorophora cosmopolitana</i>	<i>Lactuca</i> sp. <i>Sonchus arvensis</i> L.	États-Unis IL Canada MN	Heiss, 1936 Battula et Robinson, 1983
	<i>Lipaphis pseudobrassicae</i> = <i>Aphis pseudobrassicae</i>	Turnip/radish/mustard/ rape/collard/rutabaga/ cabbage <i>Brassica rapa</i> var. <i>rapa</i> L. <i>Rutabaga</i> <i>Turpin</i>	États-Unis TX  États-Unis IL  États-Unis FL États-Unis FL	Paddock, 1916  Heiss, 1936  Thompson, 1928 Thompson, 1928
Puceron du navet	<i>Lypaphis erysimi</i> (Kaltenbach)	<i>Brassica campestris</i> L.	États Unis	Rojo <i>et al.</i> , 2003
	<i>Macchiatella rhamni</i> (Boyer de Fonscolombe) = <i>Aphis rhamni</i>	N/A	États-Unis MN	Telford, 1939
	<i>Macrosiphoniella sanborni</i> (Gillette)	<i>Chrysanthemum</i> sp.	États-Unis IL	Heiss, 1936

Puceron vert et rose de la pomme de terre	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas)	<i>Solanum tuberosum</i> L.	États Unis	Rojo <i>et al.</i> , 2003
	<i>Melanaphis sacchari</i> (Zehntner)	<i>Sorghum bicolor</i> (L.)	Mexique États-Unis TX États-Unis TX	Cortez-Mondaca <i>et al.</i> , 2016 Bowling <i>et al.</i> , 2016 Maxson <i>et al.</i> , 2019
Puceron pousse-sapin	<i>Mindarus abietinus</i> Koch	<i>Abies balsamea</i> (L.)	Canada QC	Berthiaume <i>et al.</i> , 2016
	<i>Myzocallis punctatus</i> (Monell) = <i>Myzocallis alhambra</i>	<i>Quercus</i> sp.	États-Unis IL	Heiss, 1936
Puceron noir du cerisier	<i>Myzus cerasi</i> (Fabricius)	<i>Prunus</i> N/A	Canada ON Canada ON	Ross, 1918 Curran, 1920
Puceron vert du Pêcher	<i>Myzus persicae</i> (Sulzer)	NA <i>Prunus persica</i> (L.) Batsch <i>Brassica oleracea</i> L. <i>Solanum tuberosum</i> L. <i>Solanum tuberosum</i> L. <i>Solanum tuberosum</i> L. <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> L. <i>Capsicum annuum</i> L.	Canada États-Unis  États-Unis Canada QC Canada QC Canada QC États-Unis, MN  Canada QC	Vockeroth, 1992 Rojo <i>et al.</i> , 2003  Tian <i>et al.</i> , 2015 Bellefeuille <i>et al.</i> , 2021 Lab Bellefeuille <i>et al.</i> , 2019 Lab Ouattara <i>et al.</i> , 2022 Lab Weires et Chiang, 1973  Gonzalez <i>et al.</i> , 2023
	<i>Nasonovia (Kahimia) borealis</i> Heie	<i>Heuchera</i> sp.	Canada MN	Battula et Robinson, 1983
Puceron de la laitue	<i>Nasonovia ribisnigri</i> (Mosley)	<i>Lactuca sativa</i> L.	États-Unis CA	Smith et Chaney, 2007
Puceron du trèfle	<i>Nearctaphis bakeri</i> (Cowen)	<i>Trifolium spp</i> <i>Trifolium spp</i>	États-Unis IL États-Unis ID	Heiss, 1936 Smith, 1923
Puceron de l'écorce du pin	<i>Pineus strobi</i> (Hartig)	<i>Pinus strobus</i>	États-Unis MN	Raske et Hodson, 1964
Puceron de l'érable négondo	<i>Periphyllus negundinis</i> (Thomas) = <i>Chaitophorus negundinis</i>	<i>Acer negundo</i> L. <i>Acer negundo</i> L. N/A <i>Acer negundo</i> L.	Canada MN États-Unis IL États-Unis CO États-Unis IA	Battula et Robinson, 1983 Heiss, 1936 Jones, 1922 Webster, 1917
Puceron du houblon	<i>Phorodon humuli</i> (Schrank)	<i>Humulus lupulus</i> L.	États-Unis NY	Hawley, 1918
	<i>Pterocomma populifoliae</i> (Fitch)	<i>Populus grandidentata</i> Michx.	États-Unis MI	Sanders et Knight, 1968
Puceron des écorces du saule	<i>Pterocomma salicis</i> (L.) = <i>Melanoxanthus salicti</i>	<i>Salix nigra</i> Marsh.	États-Unis OH	Heiss, 1936
Puceron du saule	<i>Pterocomma smithiae</i> (Monell) = <i>Melanoxantherium smithiae</i> = <i>Clavigerus smithiae</i>	N/A <i>Salix</i> sp.	États-Unis États-Unis LA	Jones, 1922 Vige, 1939
Le puceron jaune du rosier	<i>Rhodobium porosum</i> (Sanderson) = <i>Myzus porosus</i>	<i>Rosa</i> sp.	États-Unis LA	Vige, 1939

Puceron des graminées	<i>Rhopalosiphum insertum</i> (Walker)	<i>Malus domestica</i> Borkh.	États Unis	Rojo <i>et al.</i> , 2003
Puceron du maïs	<i>Rhopalosiphum maidis</i> (Fitch) = <i>Aphis maidis</i>	Céréales	États-Unis CA	Wildermuth et Walter, 1932
Puceron bicolore des céréales	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus)	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>Hordeum vulgare</i> L. <i>Zea mays</i> L. <i>Eleusine coracana</i> Gaert	Canada QC Canada QC Canada QC	Bellefeuille <i>et al.</i> , 2021 Lab Ouattara <i>et al.</i> , 2022 lab Gonzalez <i>et al.</i> , 2023
Puceron vert des graminées	<i>Schizaphis graminum</i> (Rondani) = <i>Toxoptera graminum</i>	Céréales	États-Unis MN	Wadley, 1931
Puceron des céréales	<i>Sitobion avenae</i> (Fabricius) = <i>Siphocoryne avenae</i>	Gramineae	États-Unis OH	Metcalf, 1912 Phillips, 1916
	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Solidago</i> sp.	Canada MN	Battula et Robinson, 1983
Puceron de la rudbeckia	<i>Uroleucon rudbeckiae</i> (Fitch)	<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	États-Unis IL	Heiss, 1936
	Sp.	<i>Pinus resinosa</i> Aiton	États-Unis ME	Bean, 1950
	Sp.	<i>Vicia</i> sp.	États-Unis IL	Clem <i>et al.</i> , 2022a Lab
	Sp = <i>macrosiphum</i> sp	<i>Lactuca canadensis</i>	Canada ON	Curran, 1920
		<i>Phramite</i> sp.	États-Unis OH	Metcalf, 1912

Références Hna = Plante hôte non spécifiée ; Lab = expérience en Laboratoire GH = Serre

#### 1.2.3.4 *Eupeodes americanus* : un agent de lutte biologique prometteur

Il existe plusieurs caractéristiques conférant à un prédateur le caractère de bon agent de lutte biologique. La première caractéristique importante est sa capacité à détecter des proies (colonies de pucerons) et à pondre ses œufs près de ces colonies et ce, surtout si les larves sont peu mobiles (Sentis *et al.*, 2012). De plus, un bon agent recherche ses proies efficacement grâce à une bonne capacité de vol (Almohamad *et al.*, 2009). Cela est notamment le cas des syrphes puisqu'ils sont dotés d'une forte mobilité à exploiter les ressources et à distribuer leurs œufs sur de larges superficies (Almohamad *et al.*, 2009). Ils sont également capables, dans certains agrosystèmes, de localiser les colonies de pucerons avant les autres prédateurs aphidiphages (Almohamad *et al.*, 2009). Les femelles ont d'ailleurs une forte capacité de reproduction et ont pour habitude de pondre près des colonies de pucerons (Almohamad *et al.*, 2009). D'après Chandler (1968a), la distance moyenne entre les œufs de syrphe et le plus proche puceron se situe entre 1 et 24 mm suivant les espèces. Par exemple, *E. balteatus* pond à une distance moyenne de 4 mm du plus proche puceron. En second lieu, un agent de lutte biologique qui répond à des populations croissantes de pucerons et qui pond ses œufs en conséquence (réponse numérique reproductive) est considéré comme étant idéal pour réguler les populations de ravageurs avant qu'elles atteignent des niveaux économiquement importants (Hamilton *et al.*, 2015 ; Almohamad *et al.*, 2009). Ainsi, il existe un lien étroit

entre le seuil économique des ravageurs et la densité minimale de pucerons déclenchant la ponte. En d'autres mots, la densité minimale de ponte du prédateur ne doit pas être supérieure au seuil d'intervention afin de garantir le succès des lâchers. La densité minimale de ponte d'*E. americanus* n'est pas connue et il peut contrôler de fortes infestations de pucerons de la digitale sur poivrons (> 200) (résultats non publiés). Cette thèse doit donc évaluer la densité minimale de pucerons déclenchant la ponte de la femelle *E. americanus*, afin de garantir la suppression des pucerons lorsque les densités sont encore faibles. Les résultats seront comparés à *A. aphidimyza*, déjà commercialisé et très utilisé par les producteurs québécois.

Par ailleurs, pour compléter cet aspect de la régulation des populations de pucerons, l'efficacité d'un agent de lutte biologique repose également sur sa voracité (Beltrà *et al.*, 2018). Les syrphes, par exemple, ont la capacité de dévorer un nombre important de pucerons plus que nécessaire à leur développement (Almohamad *et al.*, 2009). Fauteux *et al.*, (2023) a montré qu'une larve d'*E. americanus* consomme entre de 1780 à 2266 pucerons en seulement 7 jours, résultat bien supérieur à la voracité d'un grand nombre d'agents de lutte commerciaux.

Enfin, pour être considérés comme de bons auxiliaires de lutte biologique, les agents doivent être capables de compléter son cycle vital dans l'environnement où il est introduit et ne fait pas de dommages aux plantes en culture que l'on vise à protéger (Huffaker, 2012). Les syrphes sont aphidiphages et n'attaquent donc pas la culture. Au contraire, les adultes lui sont même favorables dû à leur implication dans la pollinisation. Au Québec, un bon agent de lutte biologique doit être actif tout au long de la saison de production, notamment durant l'hiver en serres caractérisé par des températures faibles et une courte photopériode. Les syrphes sont connus comme étant des insectes résistants au froid (Honěk et Kocourek, 1988 ; Hart *et al.*, 1997). Spécifiquement *E. americanus* est actif à basse température que ce soit pour l'activité de vol, de la ponte et de la voracité (Bellefeuille *et al.*, 2019). En revanche, cette thèse doit évaluer l'effet des courtes photopériodes d'hiver ainsi que l'ajout de lumière artificielle sur la performance du prédateur notamment afin de confirmer son utilisation en serres d'hiver. Toutes les caractéristiques citées précédemment rendent les syrphes importants en tant qu'ennemis naturels des pucerons. Une nouvelle revue de littérature met d'ailleurs en avant l'intérêt des syrphes dû à leur double service écosystémique en tant que pollinisateur et agent de lutte biologique (Dunn *et al.*, 2020). Même si certains points restent à approfondir, *E. americanus* semble être un agent de lutte biologique très prometteur.

#### 1.2.3.5 Élevage de masse et commercialisation

Un élevage de masse réussi et rentable est une étape importante dans la commercialisation d'un nouvel ennemi naturel. Différentes espèces de syrphes aphidiphages sont élevées en masse dans le commerce en Europe : *E. balteatus* (Syrphidend™, ©Koppert ; Baltecombat, ©Biocom), *Sphaerophoria rueppellii* Linnaeus 1758 (Diptera : Syrphidae) (Sphaerophoria-System, ©Biobest Group ; Ruecombat, ©Biocom). Ce système peut être adapté pour élever le syrphe d'Amérique. Cependant, contrairement à ces deux espèces, *E. americanus* nymphose dans le sol, tandis que les syrphes européens nymphosent sur les feuilles des plantes. Par conséquent, la technique d'élevage en masse doit être adaptée pour collecter les nymphes sur le sol comme cela se fait déjà pour l'élevage commercial d'*A. aphidimyza*. En mai 2020, la commercialisation d'*Eupeodes corrolae* Fabricius 1794 (Diptera : Syrphidae) (Eupeodes-System, ©Biobest Group) est lancée en Europe, ce qui encourage l'utilisation et la commercialisation d'*Eupeodes americanus* au Canada. Enfin, le stockage au froid est souvent une étape essentielle des agents de lutte biologique produits en élevage de masse. Chez plusieurs espèces de syrphes, le seuil de développement thermique se situe entre 5 et 7 ° C (Hart *et al.*, 1997). Par conséquent, l'étape finale consistera à étudier la tolérance à l'entreposage au froid des pupes d'*E. americanus*. L'élevage de masse d'*E. americanus* a été lancé en 2020 par l'entreprise Applied Bio-nomics Ltd. (Victoria, Colombie-Britannique).

# EFFICACITÉ DU SYRPHE D'AMÉRIQUE CONTRE LES PUCERONS EN SERRE

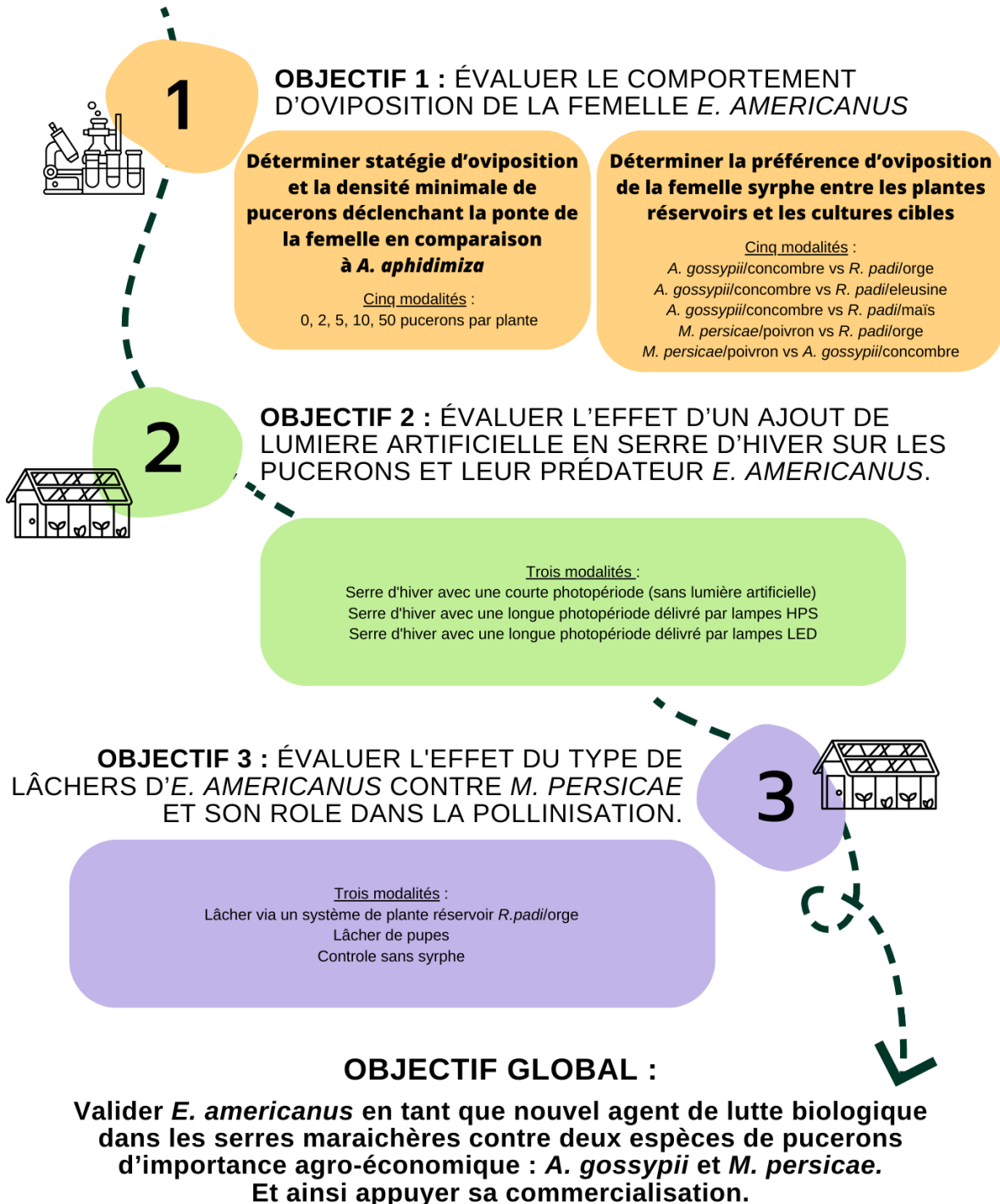


Figure 1.7: Organigramme de la thèse.

### 1.3.1 Objectif général

L'objectif principal de cette étude est d'évaluer le syrphe d'Amérique en tant que nouvel agent de lutte biologique contre les pucerons sous serre. Plus particulièrement, il s'agit de valider *E. americanus* contre deux espèces de pucerons d'importance agroéconomique : *A. gossypii* et *M. persicae*. Pour atteindre cet objectif global, plusieurs objectifs spécifiques ont été définis. Tout d'abord, il est nécessaire d'approfondir la compréhension de la biologie de cet insecte en répondant à des questions essentielles concernant son efficacité dans une stratégie de lutte biologique, telles que la densité de puceron déclenchant la ponte et les préférences d'oviposition. Ensuite, il faudra évaluer son efficacité dans les cultures sous serre contre les pucerons, tout en prenant en compte certains facteurs pouvant influencer cette efficacité, tels que le type de lâchers (système de plante réservoir ou lâchers de pupes), les courtes photopériodes en serre d'hiver et l'utilisation de lumière additionnelle artificielle (Figure 1.7).

### 1.3.2 Objectif 1 en laboratoire : Évaluer le comportement d'oviposition de la femelle *E. americanus*

Afin de définir le comportement d'oviposition de la femelle *E. americanus*, différents paramètres ont été étudiés : sa stratégie d'oviposition, la densité minimale de puceron déclenchant la ponte et enfin ses préférences de pontes entre différentes plantes hôtes/pucerons.

#### 1.3.2.1 Sous-objectif 1 : Quelle est la stratégie d'oviposition de la femelle syrphe en comparaison à *A. aphidimyza*, prédateur déjà commercialisé ?

Au chapitre 2, la stratégie d'oviposition du syrphe d'Amérique est évaluée. Nous avons formulé l'hypothèse qu'*E. americanus* possède une stratégie d'oviposition de type réponse numérique reproductive proportionnelle, c'est-à-dire que la femelle pond ses œufs proportionnellement à la taille de la colonie de pucerons. En effet, logiquement, plus la colonie de pucerons est grande, plus les messages favorisant l'oviposition sont présents pour la femelle syrphe (phéromones, miellat...). En addition, la densité minimale de pucerons déclenchant la ponte de la femelle est déterminée. Nous avons alors testé l'hypothèse qu'*E. americanus* possèdent de densité minimale de ponte basse puisque dans la littérature, *E. balteatus* a une densité minimale de 5 pucerons déclenchant la ponte (Samuel *et al.*, 2013). Or *E. americanus* et *E. balteatus* font partie de la même sous-famille (les Syrphinae) et de la même tribu (Syrphini) donc il se pourrait qu'ils aient le même seuil de pucerons déclenchant la ponte.

### 1.3.2.2 Sous-objectif 2 : Quelle est la préférence d'oviposition de la femelle syrphe entre les plantes réservoirs et les cultures cibles ?

En second lieu, les préférences de pontes sont importantes dans un agrosystème surtout lorsque des plantes réservoirs sont utilisées. Il est fondamental que l'agent de lutte biologique préfère pondre sur la culture cible où se trouve le ravageur cible plutôt que sur le système de plante réservoir. Il est également important de connaître les préférences du syrphe dans le cas de cultures mixtes. Au chapitre 3, nous avons formulé une première hypothèse selon laquelle *E. americanus* a des préférences de ponte suivant les différentes espèces de pucerons avec un classement hiérarchique du plus au moins préféré. En effet, la préférence peut venir des composés volatiles dérivés des pucerons, appelés aussi kairomones qui sont excrétés par les cornicules. Dans la littérature, les femelles syrphe (*E. balteatus*) préfèrent pondre leurs œufs dans des colonies de *Lipaphis erysimi* plutôt que des colonies d'*A. gossypii* (Samuel *et al.*, 2013). De plus, les différentes espèces de pucerons peuvent avoir un comportement différent face à la prédation, ce qui expliquerait la préférence des syrphes pour telle ou telle espèce (notamment la présence de soldat dans la colonie qui perce les œufs de syrphes) (Almohamad *et al.*, 2009). En parallèle, dans le cas où la même espèce de puceron est testée sur deux plantes hôtes différentes, nous avons émis une seconde hypothèse selon laquelle la préférence d'oviposition d'*E. americanus* est influencée par la plante hôte. Premièrement, les synomones de la plante sont un facteur important dans la préférence de ponte. En effet, le contenu en métabolites secondaires des plantes peut jouer un rôle d'attraction ou de répulsif pour les insectes du niveau trophique secondaire et tertiaire (Vanhaelen, 2001 ; McCloskey et Isman, 1993). Par exemple, en réponse à une attaque d'herbivore, les plantes peuvent émettre des Composés Organiques Volatils (COV) qui attirent les parasitoïdes ou prédateurs (Turlings *et al.*, 1990). D'après Vanhaelen *et al.*, (2001), le contenu allelochimique des plantes influence la préférence d'oviposition des syrphes : un taux élevé en métabolites secondaires est relié à une fécondité plus élevée du prédateur. Francis *et al.*, (2001), quant à lui, indique que la plante hôte influence le contenu chimique des pucerons s'alimentant dessus et ainsi possède une importance dans la relation tritrophique. Deuxièmement, la morphologie et la surface de la plante hôte sont des facteurs importants dans la préférence de ponte. En effet, plusieurs caractères morphologiques des plantes entrent en compte dans le comportement d'oviposition des syrphes (présence de trichomes, présence de fleurs, taille et forme des feuilles...) (Almohamad *et al.*, 2009). D'après Verheggen *et al.*, (2009), l'oviposition des syrphes est plus importante sur des plantes à surfaces lisses que des plantes avec trichomes comme la tomate. La préférence d'*E. americanus* se portera donc sans doute sur le poivron, l'orge ou encore l'éleusine qui ont une surface lisse, suivi du maïs et enfin du concombre qui eux possèdent des trichomes.



### 1.3.3 Objectif 2 en serre expérimentale : Évaluer l'effet d'un ajout de lumière artificielle en serre d'hiver sur les pucerons et sur l'oviposition de son prédateur *E. americanus*.

Au Canada, les serres d'hiver sont caractérisées par une très courte photopériode (8h de lumière/jour), ce qui peut entraîner l'entrée en diapause et donc l'inefficacité des agents de lutte biologique. Afin de rallonger la saison de culture, une grande partie des producteurs utilisent de la lumière artificielle additionnelle afin d'allonger la photopériode (16h de lumière/jour). Pour cela, ils peuvent utiliser des lampes HPS ou bien des lampes LED, toutes deux n'émettant pas les mêmes longueurs d'onde.

Au chapitre 4, il a fallu étudier premièrement l'effet d'un ajout de lumière artificielle sur les pucerons et leur prédateur en culture sous serres d'hiver, notamment afin de visualiser l'effet de la modification de la photopériode. Nous avons formulé l'hypothèse que l'ajout de lumière artificielle améliore la performance du ravageur et de son prédateur. D'après la bibliographie, l'ajout de lumière peut agir positivement sur l'activité des ennemis naturels (Takabayashi *et al.*, 1994 ; Maeda *et al.*, 2000). De plus, comme indiqué précédemment, les courtes photopériodes dans les serres sans lumière et les températures froides augmentent le risque d'entrée en diapause des insectes auxiliaires et réduiraient ainsi l'efficacité de la population contre les pucerons.

En second temps, il était important de comparer l'effet des lampes HPS aux lampes LED sur la relation tritrophique entre la plante, les pucerons et le prédateur *E. americanus*. Nous avons établi une hypothèse selon laquelle la longueur d'onde émise modifie le comportement d'*E. americanus* et des pucerons. En effet, la qualité de la lumière et notamment les longueurs d'onde émises sont différentes entre les HPSL et les LED. D'après Vänninen *et al.*, (2010) et Johansen *et al.*, (2011), c'est un facteur qui influencerait les arthropodes directement et indirectement via les plantes.

### 1.3.4 Objectif 3 en serre expérimentale : Déterminer le type de lâchers le plus efficace afin d'optimiser l'utilisation en serre d'*E. americanus* en tant qu'agent de lutte biologique aphidiphage contre *M. persicae* et évaluer le rôle d'*E. americanus* dans la pollinisation.

Au chapitre 5, l'efficacité des lâchers de pupes est comparée à l'utilisation de plante réservoir pour le contrôle des pucerons et la pollinisation des poivrons. Nous avons émis l'hypothèse que la méthode de lâcher générant le meilleur contrôle des pucerons est celle intégrant un système de plante réservoir. En effet, le système de plante réservoir représente plus de réserve de nourriture et d'habitat pour les syrphes ainsi la colonie sera déjà présente avant l'infestation, pourra perdurer en serre et sera plus efficace. L'effet positif d'un système de plante réservoir et en parallèle de ressources additionnelles florales sur les syrphes

a été plusieurs fois prouvé dans la littérature (Bellefeuille *et al.*, 2019 ; Frank, 2009 ; Pineda et Marcos-Garcia, 2008c). Enfin, nous avons formulé une dernière hypothèse selon laquelle *E. americanus* possède un rôle non négligeable dans la pollinisation des plants de poivron sous serre. En effet, le double service écosystémique des syrphes est de plus en plus mis en avant (Dunn *et al.*, 2020). Pekas *et al.*, (2020) a montré notamment qu'*E. corollae* augmente le rendement et le set de graine des poivrons. Or le syrphe d'Amérique fait partie du même genre « *Eupeodes* » et pourrait donc avoir ce même potentiel en tant que pollinisateur.

## CHAPITRE 2

### **EVALUATING A NEW APHID BIOCONTROL AGENT: THE ROLE OF APHID DENSITY IN MODULATING OVIPOSITION BEHAVIOUR IN THE AMERICAN HOVERFLY, *EUPEODES AMERICANUS*, AND THE APHID MIDGE, *APHIDOLETES APHIDIMYZA*.**

Noémie Gonzalez, Arlette Fauteux, Jean-Christophe Louis, Rosemarije Buitenhuis et Éric Lucas

Gonzalez, N., Fournier, M., Buitenhuis, R., & Lucas, E. (2024). Evaluating a new aphid biocontrol agent: The role of aphid density in modulating oviposition behaviour in the American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and the aphid midge, *Aphidoletes aphidimyza*. *Journal of Applied Entomology*, 148, 5–12.  
<https://doi.org/10.1111/jen.13202>

## Abstract / Résumé

Hoverfly larvae are voracious predators of aphids but have limited dispersal capacity, so their survival depends critically on female selection of oviposition sites. For aphid control purposes, the ability of females to find small aphid colonies is especially valuable. In this study, the oviposition strategy and minimum aphid density triggering the oviposition of the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), was compared with that of the aphid midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847) (Diptera: Cecidomyiidae), a predator commercially available in Canada as a reference. Oviposition behaviour was evaluated at densities of 0, 2, 5, 10, and 50 aphids per plant. This was tested on two economically significant plant/aphid systems: pepper plants infested by the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer 1776) (Hemiptera: Aphididae), and cucumber plants infested with the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover 1877. Results showed that both predators lay their eggs in proportion to the size of the colony of aphids. Oviposition by *E. americanus* required a minimum density of 5 aphids on cucumber but only 2 on pepper, whereas for *A. aphidimyza*, it was also 5 aphids on cucumber, but 10 on pepper. The hoverfly laid more than twice as many eggs as *A. aphidimyza* on pepper. It also laid more eggs on pepper than on cucumber and the pattern is the opposite for *A. aphidimyza*. Therefore, the identity of the aphid-host plant complex appears to modulate the oviposition of these predators. This study demonstrates the ability of *E. americanus* to respond to lower densities of aphids than *A. aphidimyza* early in the infestation on sweet pepper plants and shows that its oviposition rate is at least as effective as *A. aphidimyza* on cucumber. Consequently, these attributes of its oviposition behaviour indicate that *E. americanus* has great potential for use as an aphid biocontrol agent in these crops.

Keywords: pepper, cucumber, *Aphis gossypii*, *Myzus persicae*, prey density, oviposition behaviour

Les larves de syrphes sont des prédateurs voraces des pucerons mais ont une capacité de dispersion limitée, de sorte que leur survie dépend principalement du choix des sites de ponte par les femelles. Dans le but de contrôler les pucerons, la capacité des femelles à trouver de petites colonies de pucerons est particulièrement précieuse. Dans cette étude, la stratégie de ponte et la densité minimale de pucerons déclenchant la ponte du syrphe d'Amérique, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera : Syrphidae), ont été comparées à celles de la cécidomyie du puceron, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847) (Diptera : Cecidomyiidae), un prédateur disponible commercialement au Canada. Le comportement de ponte a été évalué à des densités de 0, 2, 5, 10 et 50 pucerons par plante. Cela a été testé sur deux

systèmes plante/puceron économiquement importants : des plants de poivron infestés par le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Sulzer 1776) (Hemiptera : Aphididae) et des plants de concombre infestés par le puceron du melon, *Aphis gossypii* Glover 1877. Les résultats ont montré que les deux prédateurs pondent leurs œufs en proportion de la taille de la colonie de pucerons. La ponte par *E. americanus* nécessitait une densité minimale de 5 pucerons sur le concombre, mais seulement 2 sur poivron, tandis que pour *A. aphidimyza*, c'était également 5 pucerons sur concombre, mais 10 sur poivron. Le syrphe pondait plus de deux fois plus d'œufs qu'*A. aphidimyza* sur poivron. Il pondait également plus d'œufs sur poivron que sur concombre, et le schéma était inverse pour *A. aphidimyza*. Par conséquent, l'identité du système plante hôte/puceron semble moduler la ponte de ces prédateurs. Cette étude montre la capacité d'*E. americanus* à répondre à des densités de pucerons plus faibles qu'*A. aphidimyza* en début d'infestation sur les plants de poivron et montre que son taux de ponte est au moins aussi efficace qu'*A. aphidimyza* sur les concombres. Par conséquent, ces caractéristiques de son comportement de ponte indiquent que *E. americanus* a un grand potentiel en tant qu'agent de lutte biologique contre les pucerons dans ces cultures.

Mots-clés: poivron, concombre, *Aphis gossypii*, *Myzus persicae*, densité de proie, comportement d'oviposition

## 2.1 Introduction

When selecting new biological control agents, it is important to ensure they possess key traits for successful biocontrol such as high longevity, fecundity, reproductive and killing rate, or even good searching efficiency (Plouvier et Wajnberg, 2018 ; Yano, 2006). Oviposition behaviour is, therefore, a crucial component in aphidophagous predators, particularly with low mobility larvae (Almohamad *et al.*, 2006 ; Ambrosino *et al.*, 2007 ; Lucas et Brodeur, 1999 ; Rodríguez-Gasol *et al.*, 2020). Consequently, the choice of oviposition site and the factors that stimulate oviposition are critical determinants for larval survivorship and for their efficacy within a biological control strategy. The aphid prey targeted by these predators are major pests due to their rapid growth potential (Knapp *et al.*, 2020 ; Rabasse et Van Steenis, 1999). In commercial greenhouses, climatic factors and plant conditions are often optimal for aphid development and reproduction (Knapp *et al.*, 2020 ; Rabasse, 1980). Therefore, aphid control measures must be implemented during the early stages of an infestation when their density is still low. In various greenhouse crops, the economic threshold for aphids remains exceedingly low. For instance, on sweet pepper, the threshold for green peach aphids, *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera: Aphididae) is

considered to be 0.061 aphids per leaf in Spain (La-Spina *et al.*, 2008) and 0.19 to 0.23 aphids/plant in India (Sharma *et al.*, 2022). In Canada, control of the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae), on cucumber is recommended as soon as the first aphid is detected in the crop (Richard et Boivin, 1994). Hence, it is important that the minimum aphid density required to trigger predator oviposition remains as low as possible in order for predator augmentation strategies to be effective, especially against aphids.

The American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), is a new biological control agent in Canada. Flight, oviposition, and feeding activities occur at temperatures below 18 degrees Celsius (°C), and it has shown efficacy in commercial greenhouses against the foxglove aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach, 1843) (Hemiptera: Aphididae) (Bellefeuille *et al.*, 2019 ; 2021). The predation strategy of its larvae is furtive (i.e., in close contact with prey colonies, without triggering defensive acts) and is similar to the aphid midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847) (Diptera: Cecidomyiidae) (Lucas et Brodeur, 2001 ; Meseguer *et al.*, 2021), which is commercially available and frequently released against aphids in Canadian greenhouse crops (Gullino *et al.*, 2020). This species has already been extensively studied, and it has been shown that adults exhibit a prey-density-dependent oviposition behaviour (Jandricic *et al.*, 2013 ; Sentis *et al.*, 2012). To date, on the contrary, the oviposition strategy of *E. americanus* has remained unexplored, even though hoverfly oviposition patterns have been shown to be influenced by various factors such as female age, presence of intra- or interspecific competitors or visual and chemical stimuli (Almohamad *et al.*, 2007, 2009 ; Dunn *et al.*, 2020 ; Sadeghi et Gilbert, 2000a). Three distinct hoverfly oviposition strategies have been described. First, in the prey-independent strategy, females lay eggs even in the absence of aphids, as observed in species such as *Platycheirus manicatus* (Meigen, 1822) and *Platycheirus peltatus* (Meigen, 1822) (Diptera: Syrphidae) (Chandler, 1968a, 1968c ; Rotheray et Gilbert, 2011 ; Wilkinson et Rotheray, 2017). Secondly, within the proportional allocation strategy, females lay eggs in proportion to the size of the aphid colony, a behaviour found in species like *Episyrphus balteatus* De Geer, 1776, (Diptera: Syrphidae) (Almohamad *et al.*, 2006, 2008 ; Ambrosino *et al.*, 2007 ; Singh *et al.*, 2022) ; for this species, a minimum density of five aphids is necessary to trigger oviposition (Samuel *et al.*, 2013). Lastly, in the high-density strategy, species lay eggs only on heavily infested plants (Chandler 1968b), leading to the least desirable outcomes for biological control.

The main objective of this research was to investigate the oviposition strategy employed by the American hoverfly, *E. americanus*, and to draw comparisons with the oviposition behaviour of the aphid midge, *A.*

*aphidimyza*, which serves as a commercial reference. Additionally, the study sought to determine and compare the aphid population threshold that triggers oviposition, thus assessing the potential of these predators as biological control agents against aphid infestations within agroecosystems. This study focused on two economically significant plant/aphid interactions in Canada: pepper plants infested by *M. persicae* and cucumber plants infested with *A. gossypii*.

## 2.2 Materials and Methods

### 2.2.1 Plants

Green sweet pepper, *Capsicum annum* L., 1753 (Solanaceae), plants (cv. hybrid Aristotle X3R, Norseco®) and cucumber, *Cucumis sativus* L., 1753 (Cucurbitaceae), plants (cv. hybrid Speedway, Norseco®) were grown in the greenhouses of Université du Québec à Montréal (UQAM) at 25°C during the day, 19°C at night, and 60% RH and 16: 8 (L: D) under high-pressure sodium lamps (GE® High-Pressure Sodium HID Light Bulbs, Model Lucalox™ PSL 750 W). Seedlings were transplanted in plastic pots (9 × 9 cm) (Kord Products®, Burlington, ON, Canada) at a density of one plant per pot. The plugs and substrate used were a humus content potting mix enriched with compost (Garden soil, Fafard®). The plants were watered as needed and provided weekly with a fertilizer (20–20–20 NPK). No chemical insecticides were applied to the plants.

### 2.2.2 Insect rearing

All insect colonies were kept at the UQAM in the biocontrol laboratory. Melon aphids (*A. gossypii*) were reared on cucumber, and green peach aphids (*M. persicae*) on potato, *Solanum tuberosum* L., 1753 (Solanaceae) in a 35 × 35 × 35 cm cage kept in a growth chamber (Conviron™, Model E15, Canada) at 24°C, with a 16: 8 (L:D) photoperiod and 70% relative humidity (RH). *Eupeodes americanus* rearing was done as described in Bellefeuille *et al.*, (2019). However, in this study, broad bean plants *Vicia faba* L., 1753 (Fabaceae) infested with pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) (Hemiptera: Aphididae), were placed in the centre of the cage to allow females to lay eggs after mating and the larvae were transferred on barley plants *Hordeum vulgare* L., 1753 (Poaceae) infested with *Rhopalosiphum padi* (L., 1758) (Hemiptera: Aphididae). *Aphidoletes aphidimyza* pupae were obtained from Applied Bio-Nomics Ltd. and then reared in the laboratory on broad bean plants infested with *A. pisum* in a 35 × 35 × 70 cm cage kept in a growth chamber at 24°C, with a 16: 8 (L:D) photoperiod and 70% RH. A sugar: water mixture (1:10 vol/vol) in a cup was added as a food source for adults.

### 2.2.3 Determination of the two predators' oviposition behaviour

This test was carried out for two different aphid species on two host plants: *M. persicae* on pepper and *A. gossypii* on cucumber. A female of *E. americanus* (7 days old, corresponding to maximum pre-oviposition period) (Ouattara, personal communication) or *A. aphidimyza* (2 days old, corresponding to maximum pre-oviposition period) (Elarnaouty *et al.*, 2003) was introduced into a ventilated transparent cylinder measuring 45 x 18 cm. This cylinder contained a plant with 6-7 unfolded leaves (pepper), or 3-4 unfolded leaves (cucumber) infested with 0, 2, 5, 10, or 50 aphids, representing the five treatments. All aphids used were second-stage instar nymphs (L2) to prevent any aphid reproduction during the test. The aphids were introduced a few hours before the experiment on the underside of the second leaf from the top. To allow adults to feed, in each cylinder with *E. americanus*, an artificial flower and sugar water (1:10 v/v) were provided, and for *A. aphidimyza*, only sugar water. The artificial flower was made of a wooden stick with a cotton pad at its end, soaked in a mixture of water and honey (3:1 v/v), and covered with pollen (Bellefeuille *et al.*, 2021). The cylinder was placed in a growth chamber (Conviron™, Model E15, Canada) ( $24.41 \pm 1.85^{\circ}\text{C}$ , 16:8 (L:D), 60% RH) for 3 days. The growth chamber was equipped with a small booster lamp (UL®, Model E253679 150 W) at ground level, lighting from 8 PM to 11 PM to mimic twilight, which is essential for the aphid midge oviposition (Ruzicka et Havelka, 1998). Observations were made on the whole plant 72h after the introduction of the adults. The presence/absence of eggs and their number was observed, and the position of the eggs was noted (stem, leaf adaxial or abaxial surface, and apex). The number of aphids was counted to verify that the density of aphids did not change (decrease or increase). If it was the case, the data were discarded. Finally, the condition of the adults (living/dead) and the plant were also noted. For each treatment, the test was repeated up to 20 times or until at least ten tests resulted in oviposition (n=15-20 replicates per treatment).

### 2.2.4 Data analysis

Statistical analyses were carried out with R 4.0.5 software (R Core Team, 2020). The percentages of females that laid eggs and the positions of eggs on the plant were analysed with Fisher's exact tests and a Bonferroni correction was used to control the experiment-wide error rate. The positions of eggs on pepper were studied only at a density of 50 aphids because below that, *A. aphidimyza* laid eggs on very few plants, yielding insufficient data for analysis. The number of eggs laid in 72h at different aphid densities by the predators was analysed with a zero-inflated generalized linear mixed model with a Poisson distribution (ZIP) because of excess zeros. Zeros were considered to be important in this study, because they represented a choice of no oviposition. Pairwise comparisons were made using the estimated marginal



means method of the package “emmeans” (Length, 2022) using the Tukey method for p-value estimation for significance among treatments. The numbers of eggs laid on pepper versus cucumber were compared using a Kruskal-Wallis test since data were not normally distributed and violated homoscedasticity even after transformations. For each test, the significance level was set at  $\alpha = 0.05$ .

## 2.3 Results

### 2.3.1 Percentage of females laying eggs

The percentage of females that laid eggs increased with aphid density (Figure 2.1). On cucumber (Figure 2.1I), *E. americanus* and *A. aphidimyza* did not have significant differences in percentages of females that laid eggs at each aphid density tested. Both predators showed similar patterns: the percent of females laying eggs increased at low aphid densities (0-2-5) with a significantly higher proportion of females laying eggs at 5 aphids per plant compared to the control treatment with 0 aphids per plant (respectively, odds ratio = 0, 95% confidence interval (CI) = 0.00-0.27,  $p = 0.003$  ; odds ratio = Inf, 95% CI = 3.43-Inf,  $p = 0.009$ ). Then there were no further increases at the still higher aphid densities (10-50). On pepper (Figure 2.1II), a significantly higher percentage of *E. americanus* females laid eggs at densities of 2 and 5 aphids per plant as compared to *A. aphidimyza* females (respectively, odds ratio = 0, 95% CI = 0.00-0.36,  $p = 0.018$  ; odds ratio = 0.06, 95% CI = 0.05-0.42,  $p = 0.013$ ). The two predators showed different patterns: *E. americanus* showed strong oviposition at just 2 aphids per plant (odds ratio = 0, 95% CI = 0.00-0.36,  $p = 0.018$ ), and no further increases in percent females ovipositing at higher aphid densities, whereas *A. aphidimyza* showed gradually-increasing oviposition only at medium to high aphid densities (5-50 aphids per plant) with a significance only at 50 aphids per plants compared to the control (odds ratio = 0, 95% CI = 0.00-0.36,  $p = 0.018$ ).

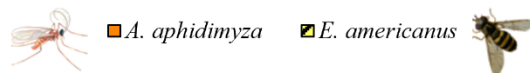
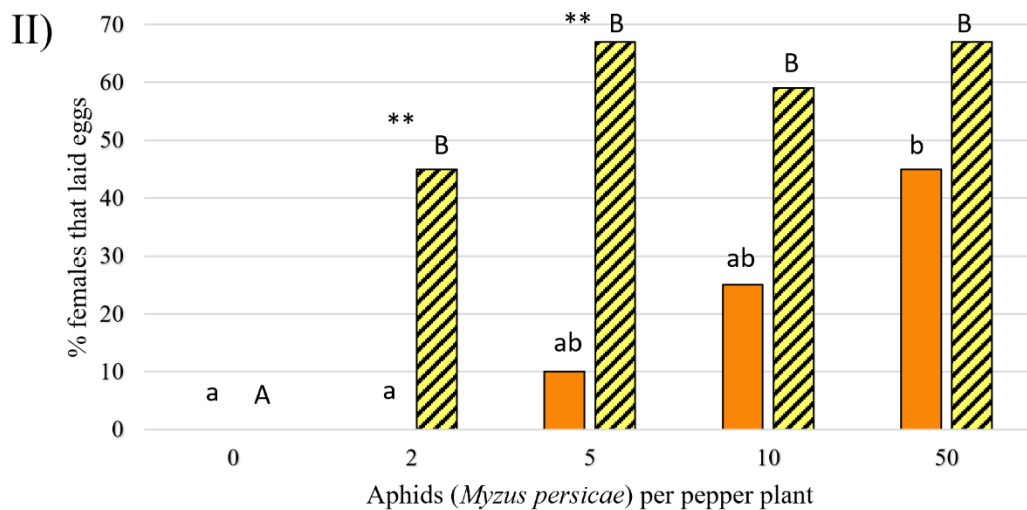
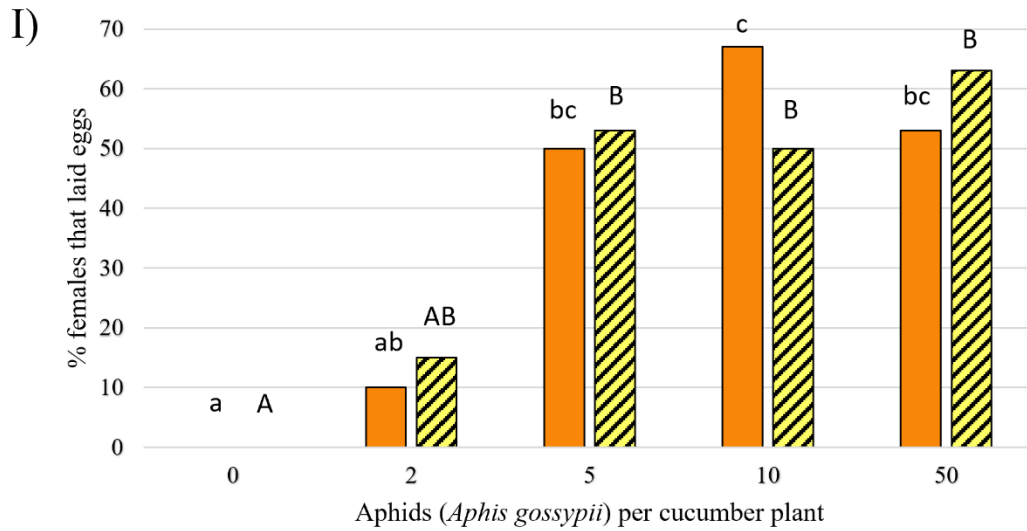


Figure 2.1: Percentage of female *E. americanus* and *A. aphidimyza* that laid eggs depending on aphid density for (I) *Aphis gossypii* on cucumber and (II) *Myzus persicae* on pepper. Significant differences between the two predators at the same aphid density are showed by asterisks with a p-value <0.05 (Fisher tests with Bonferroni correction). The following significance code is taken into account: “\*\*\*” p-value between 0.001 and 0.01. Differences letter indicate a significant difference of a p-value <0.05 (differences between the aphid density: lowercase for *A. aphidimyza*, uppercase for *E. americanus*).

### 2.3.2 Minimum aphid density for oviposition

On cucumber, the number of eggs laid by *E. americanus* and *A. aphidimyza* depended on aphid density ( $\chi^2 = 117.81$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.0001$ ) (Figure 2.2I). The minimum density of aphids triggering egg laying in *E.*

*americanus* and *A. aphidimyza* was 5 aphids (z.ratio = 9.64,  $P < 0.0001$  and z.ratio = 9.85,  $p < 0.0001$ ). There were no differences between the two predators in terms of number of eggs laid ( $\chi^2 = 0.08$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.772$ ). On pepper, the number of eggs laid by *E. americanus* and *A. aphidimyza* was also correlated to aphid density ( $\chi^2 = 78.02$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.0001$ ) (Figure 2.2II). The minimum density of aphids triggering oviposition in *E. americanus* female was 2 aphids (z.ratio = 4.91,  $p < 0.0001$ ) and in comparison, *A. aphidimyza* laid eggs at a threshold of 10 aphids (z.ratio = -2.91,  $p < 0.0001$ ). At 5 aphids per plant, only 2 out of 20 *A. aphidimyza* females laid eggs and, in low numbers (1 and 7 eggs). Finally, there were significant differences between the two predators' oviposition rates, with *E. americanus* laying more eggs than *A. aphidimyza* at every aphid density bar the aphid-free controls (z.ratio = -4.91,  $p < 0.0001$  for 2 aphids density ; z.ratio = -7.92,  $p < 0.0001$  for 5 aphids density ; z.ratio = -9.30,  $p < 0.0001$  for 10 aphids density ; z.ratio = -9.43,  $p < 0.0001$  for 50 aphids density).

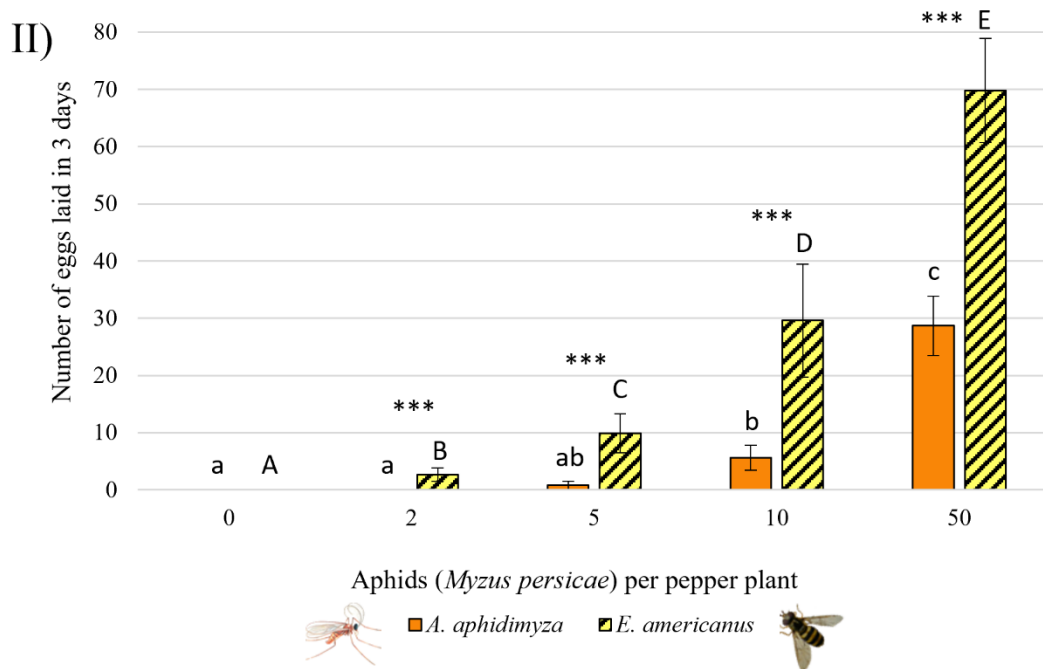
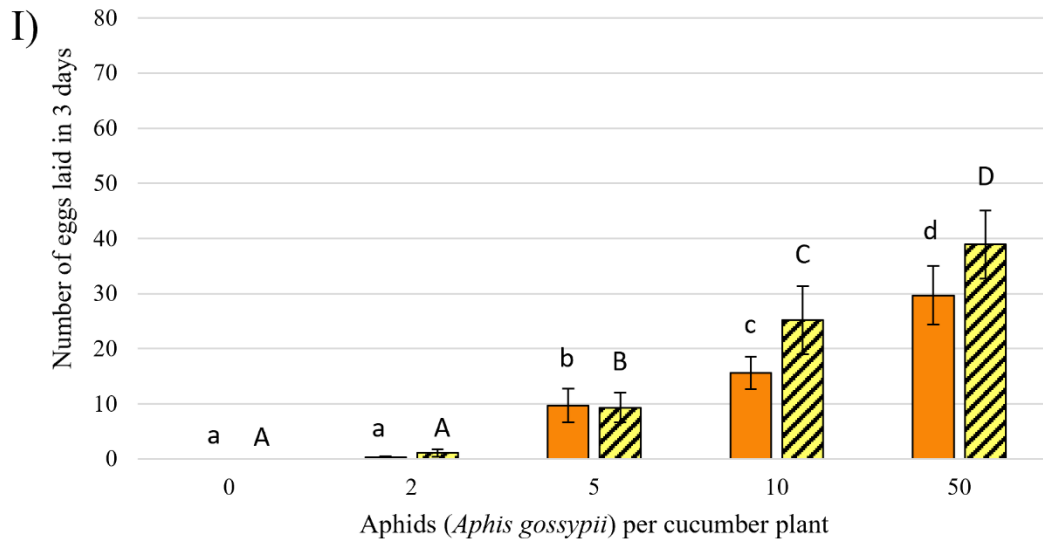


Figure 2.2: Number of eggs laid in 3 days by *E. americanus* and *A. aphidimyza*, depending on aphid density ( $\pm$  SE) for (I) *Aphis gossypii* on cucumber and (II) *Myzus persicae* on pepper. Significant differences between the two predators at the same aphid density are shown by asterisks with a p-value  $<0.05$  (Zero-inflated Poisson regression). The following significance code is taken into account: “\*\*\*” corresponds to a p-value

between 0 and 0.001. Differences letter indicate a significant difference of a p-value <0.05 (differences between the aphid density: lowercase for *A. aphidimyza*, uppercase for *E. americanus*).

### 2.3.3 Effect of plant/aphid systems on oviposition

The different plant/aphid systems used in this experiment influenced the oviposition of the two predators. At a threshold of 50 aphids, *E. americanus* laid almost twice the number of eggs on pepper than on cucumber (respectively,  $69.8 \pm 6.2$  and  $38.9 \pm 5.2$  eggs,  $\chi^2 = 6.23$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.013$ ) (Figure 2.2). It laid also significantly more eggs on pepper than on cucumber at a threshold of 2 aphids ( $\chi^2 = 4.32$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.038$ ). In contrast, *A. aphidimyza* laid significantly more eggs on cucumber than on pepper at a threshold of 5 and 10 aphids (respectively,  $\chi^2 = 11.31$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.0008$  and  $\chi^2 = 15.60$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.018$ ).

At an aphid density of 50 on pepper, the two predators laid eggs on all parts of the plant: apex, leaf abaxial surface, leaf adaxial surface, and stem, with no differences between the predators ( $p > 0.1$ ). However, a significantly higher proportion of *A. aphidimyza* females placed part of its eggs on the apex compared to the leaf adaxial surface ( $p = 0.033$ ), while there were no differences among plant parts for *E. americanus*. On cucumber, the two predators also laid their eggs on every part of the plant and there were no differences between the two predators ( $p > 0.1$ ). However, for *E. americanus* at 5, 10, 50 aphid density, a significantly higher proportion of females laid part of its eggs on the leaf abaxial surface (respectively,  $p = 0.033$ ,  $p = 0.007$  and  $p = 0.019$ ), while there were no differences among plant parts for *A. aphidimyza*. Finally, in each treatment, the majority of the aphid individuals stayed on the underside leaves of the cucumbers but migrated to the apex on pepper.

## 2.4 Discussion

This study demonstrates that *E. americanus* and *A. aphidimyza* both lay their eggs according to the Proportional allocation strategy, that is, in proportion to the size of the colony of aphids, supporting our first hypothesis. This is the first time that this aspect of *E. americanus* biology has been documented, whereas it was already known for *A. aphidimyza* (Jandricic *et al.*, 2013 ; Sentis *et al.*, 2012). It has also previously been documented for other hoverfly species, including *E. balteatus* (Almohamad *et al.*, 2006, 2008 ; Ambrosino *et al.*, 2007 ; Singh *et al.*, 2022), *Ischiodon scutellaris* (Fabricius, 1805), *Eupeodes frequens* (Matsmura, 1917) and *Metasyrphus confrater* (Wiedemann, 1830) (Singh *et al.*, 2022). This strategy is the most suitable for biological control, which enhances the potential of the hoverfly as a promising new biological control agent. Indeed, proportional allocation allows the predator population to optimize the survival and reproductive success of their offspring based on the available food resources.

This efficiency ensures that the predator population remains sustainable over time, which is crucial for effective and long-term biological control (He *et al.*, 2006 ; Murdoch *et al.*, 1985 ; Sentis *et al.*, 2012). In addition, *E. americanus* has a low minimum aphid density triggering oviposition with a threshold of 2 aphids per plant on sweet pepper and 5 aphids per plant on cucumber. These results are similar to the cited research on *E. balteatus* (Kan, 1988), a well-studied European species, being part of the same subfamily and tribe (Syrphinae, Syrphini). Indeed, Kan (1988) showed that *E. balteatus* selects small aphid colonies (1-3 maple aphids, *Yamatocallis tokyoensis* (Takahashi, 1923) and *Periphyllus californiensis* (Shinji)). Furthermore, Samuel *et al.*, (2013) reported that it laid eggs in aphid colonies comprised of as few as 5-10 mustard aphids, *Lipaphis pseudobrassicae* (Davis, 1914) on mustard (*Sinapis alba* L. 1953). Finally, Sutherland *et al.*, (2001) similarly demonstrated that *E. balteatus* laid significantly more eggs on bean plants with 5 pea aphids compared to plants devoid of aphids. However, it is worth noting that their experiment lasted 5 days (120h) and their aphid colonies had greatly increased by the end of the experiment. Consequently, to avoid this phenomenon in our study, the time of the experiment was reduced to three days (72h) and only aphids of the second larval stage were selected to infest the plants.

In comparison to *E. americanus*, *A. aphidimyza* had an oviposition threshold of 5 aphids on cucumber, which increased to 10 aphids on pepper. Results also showed that *E. americanus* laid more than twice the number of eggs on pepper and had a greater proportion of females laying eggs on plants with low-density aphid colonies compared to *A. aphidimyza*. Comparing *E. americanus* and *A. aphidimyza* makes it possible to evaluate *E. americanus* against a commercial reference used by producers in Canada. Therefore, *E. americanus* respond to low densities of aphids early in the infestation and shows that its oviposition is better than *A. aphidimyza* on sweet pepper plant and similar on cucumber.

The American hoverfly also has other characteristics that make it a very promising biological control agent, potentially more efficient than *A. aphidimyza*. Indeed, *E. americanus* has a much larger adult longevity and a shorter hatching time than the midge (Ouattarra *et al.*, 2022). It also has a greater larval voracity for a similar development time, with an individual *E. americanus* larva consuming an average of 1780 bird cherry-oat aphids, *Rhopalosiphum padi* L. (Hemiptera: Aphididae) or 2266 *A. gossypii* during its lifespan (Fauteux *et al.*, 2023), compared to 7–80 aphids depending on aphid size consumed by one *A. aphidimyza* larva (Boulanger *et al.*, 2019 ; Harizanova et Ekbohm, 1997 ; Nijveldt, 1988 ; Uygun, 1971). Other factors that also encourage the use of *E. americanus* in greenhouses crops are its tolerance to cooler temperature

(Alotaibi, 2008 ; Bellefeuille *et al.*, 2019 ; Lee *et al.*, 2008) and the dual pollination and pest control roles of syrphids (Dunn *et al.*, 2020 ; Pekas *et al.*, 2020).

It is possible to study the performance of a predator on different plant/aphid systems through no-choice tests. The results of our study have shown that *E. americanus* laid more eggs on the pepper / *M. persicae* complex than on cucumber / *A. gossypii* and the reverse was true for the aphid midge. These findings confirm the literature, as previous studies indicate that hoverflies are more efficient (oviposition and larval mobility) on plants with smooth surfaces (Verheggen *et al.*, 2009), while the gall midge lays more eggs on parts of plants with a high density of trichomes (Lucas et Brodeur, 1999). Another study evaluated the effect of cucumber and pepper leaf surfaces on predation efficiency and voracity of the hoverfly *E. balteatus* against *A. gossypii* (Sobhani *et al.*, 2013). They showed that both factors were higher on sweet pepper leaves which emphasizes the importance of physical traits of host plant surface on hoverfly performance and supporting our results. Sadeghi (2002) and Almohamad *et al.*, (2007) demonstrated that the oviposition of female syrphids is correlated with offspring performance on preferred host plants because the larvae have limited dispersal abilities (Ambrosino *et al.*, 2007 ; Chandler, 1969 ; Scholz et Poehling, 2000). However, it is also important to test this performance in two-choice tests to highlight the predator's preference in certain real greenhouse situations. Indeed, these preferences are important to determine effective biological control strategies in Canada where these two systems are often found within the same greenhouse or when using banker plants. The only study concerning *E. americanus* showed that it has no oviposition preference between the two systems (pepper/*M. persicae* and cucumber/*A. gossypii*) when tested together indicating that another factor comes into play in the choice of oviposition and contradicting the consensus from previous studies (Gonzalez *et al.*, 2023). From a biocontrol point of view, this means that the oviposition preference of *E. americanus* should not prevent the control of both pests in mixed crops.

Finally, the position of the hoverfly eggs was also influenced by the host plant in our study. On cucumber, oviposition was significantly higher on the leaf abaxial surface, where the density of trichomes on the leaf surface is the smallest and where the majority of melon aphids were found. In parallel, on sweet pepper, *E. americanus* laid eggs on all parts of the plant, but the majority of the eggs were laid on the apices of the plants, which generally followed the movement of the peach aphids. In comparison, *A. aphidimyza* eggs were significantly focused on the apices of sweet pepper but were found on every part of the cucumber plant. These results show that the two predators have a common niche or niche overlap which may lead

to resource competition and sometimes competitive exclusion of the other predator if used together (Crowder et Snyder, 2010). In Europe, Hindayana *et al.*, (2001), proved that the hoverfly *E. balteatus*, can be both intraguild predator and intraguild prey depending on the relative body size of the competitors. However, when confronted with *A. aphidimyza*, *E. balteatus* consistently assumed the role of an intraguild predator. It is important to investigate intraguild predation in future studies and identify suitable predator combinations for success in biological control of aphids.

To conclude, comparing the oviposition strategy of the two predators confirmed that *E. americanus* has great potential as a biological control agent against aphids in greenhouse crops. Indeed, *E. americanus* laid more eggs than the commercial midge on pepper and at lower aphid densities, meaning its oviposition is more effective and may control aphids at the start of the infestation (only 2 aphids per plant). Moreover, *E. americanus* laid a similar number of eggs compared to the midge on cucumber, which indicates that it could potentially be at least as effective as the midge in this crop. Further work is however required to confirm this in semifield or field settings (Dunn *et al.*, 2020). Additional research is needed to assess the ability of gravid *E. americanus* females to locate outbreaks of the major aphid pests *M. persicae* and *A. gossypii* within large greenhouse complexes.

## 2.5 Acknowledgment

We thank Applied Bio-nomics Ltd. for providing us *A. aphidimyza* and for supporting this project. We also thank the entire team from the Biocontrol laboratory (UQAM) and Jill Vandermeerschen for statistics advice. Funded in part by the Government of Canada under the Canadian Agricultural Partnership's AgriScience Program, a federal, provincial, territorial initiative.

## 2.6 Author contributions

Noémie Gonzalez: Conceptualization; investigation; methodology; writing – original draft; writing – review and editing; visualization; formal analysis; data curation. Marc Fournier: Conceptualization; methodology; writing – review and editing; supervision. Rosemarije Buitenhuis: Conceptualization; methodology; writing – review and editing; supervision; funding acquisition. Eric Lucas: Conceptualization; methodology; writing – review and editing; supervision; funding acquisition.

## 2.7 References

Almohamad, R., Verheggen, F., Francis, F., et Haubruge, E. (2006). Evaluation of hoverfly *Episyrphus*



- balteatus* De Geer (Diptera : Syrphidae) oviposition behaviour toward aphid-infested plants using a leaf disc system. *Communications in agricultural and applied biological sciences*, 71(2 Pt B), 403-412.
- Almohamad, R., Verheggen, F., Francis, F., et Haubruge, E. (2008). Impact of aphid colony size and associated induced plant volatiles on searching and oviposition behaviour of a predatory hoverfly. *Belgian Journal of Entomology*, 10, 1-10.
- Almohamad, R., Verheggen, F., et Haubruge, E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera : Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.
- Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F., et Haubruge, E. (2007). Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(1), 13-21. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00596.x>
- Alotaibi, S. (2008) Mass production and utilization of the predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) for controlling aphids. *Glob j biotechnol biochem*, 3, 1–7.
- Ambrosino, M. D., Jepson, P. C., et Luna, J. M. (2007). Hoverfly oviposition response to aphids in broccoli fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122(2), 99-107. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00499.x>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M., et Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey130>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M., et Lucas, E. (2021). Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera : Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biological Control*, 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Boulanger, F.-X., Jandricic, S., Bolckmans, K., Wäckers, F. L., et Pekas, A. (2019). Optimizing aphid biocontrol with the predator *Aphidoletes aphidimyza*, based on biology and ecology. *Pest Management Science*, 75(6), 1479-1493. <https://doi.org/10.1002/ps.5270>
- Chandler, A. E. F. (1968a). Some factors influencing the occurrence and site of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Annals of Applied Biology*, 61(3), 435-446. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04545.x>
- Chandler, A. E. F. (1968b). Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Annals of Applied Biology*, 61(3), 415-423. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04543.x>
- Chandler, A. E. F. (1968c). The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Annals of Applied Biology*, 61(3), 425-434. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04544.x>
- Chandler, A. E. F. (1969). Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Animal Behaviour*, 17(4), 673-678.

[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(69\)80011-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(69)80011-4)

Crowder, D. W., et Snyder, W. E. (2010). Eating their way to the top? Mechanisms underlying the success of invasive insect generalist predators. *Biological Invasions*, 12(9), 2857-2876.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-010-9733-8>

Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C. R., et Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera : Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Management Science*, 76(6), 1973-1979. <https://doi.org/10.1002/ps.5807>

Elarnaouty, S. A., Sayed, S., et Tawfik, M. F. S. (2003). Preliminary experiments for rearing and use of the predatory aphid midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae) for controlling the cotton aphid, *Aphis gossypii* on cucumber. *Egyptian journal of biological pest control*, 13, 25-29.

Fauteux, A., Soares, A. O., et Lucas, E. (2023). Larval development and voracity of *Eupeodes americanus* (Diptera : Syrphidae): comparison of the focal prey *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) and the banker prey *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Insect Science*.  
<https://doi.org/10.1111/1744-7917.13255>

Gonzalez, N., Fauteux, A., Louis, J.-C., Buitenhuis, R., et Lucas, E. (2023). Oviposition Preference of the American Hoverfly, *Eupeodes americanus*, between Banker Plants and Target Crops. *Insects*, 14(3), 295. <https://doi.org/10.3390/insects14030295>

Gullino, M. L., Albajes, R. et Nicot, P. C. (dir.). (2020). *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (2nd ed. 2020 edition). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5>

Harizanova, V., et Ekbohm, B. (1997). An Evaluation of the Parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera : Braconidae) and the Predator *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) for Biological Control of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on Cucumber. *Journal of Entomological Science*, 32(1), 17-24. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-32.1.17>

He, X. Z., Teulon, D. a. J., et Wang, Q. (2006). Oviposition strategy of *Aphidius ervi* (Hymenoptera Aphidiidae) in response to host density. *New Zealand Plant Protection*, 59, 190-194.  
<https://doi.org/10.30843/nzpp.2006.59.4540>

Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D., et Poehling, H.-M. (2001). Intraguild Predation among the Hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera : Syrphidae) and Other Aphidophagous Predators. *Biological Control*, 20(3), 236-246. <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0895>

Jandricic, S. E., Wraight, S. P., Gillespie, D. R., et Sanderson, J. P. (2013). Oviposition behavior of the biological control agent *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae) in environments with multiple pest aphid species (Hemiptera: Aphididae). *Biological Control*, 65(2), 235-245.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.01.013>

Kan, E. (1988). Assessment of aphid colonies by hoverflies. I maple aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera : Syrphidae). *Journal of Ethology*, 6(1), 39-48.  
<https://doi.org/10.1007/BF02348860>

- Knapp, M., Palevsky, E. et Rapisarda, C. (2020). Insect and Mite Pests. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 101-146). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_4)
- La-Spina, M., Hermoso de Mendoza, A., Carbonell, E. A., et Pérez Panadés, J. (2008). Economic thresholds of *Myzus persicae* (Hemiptera, Aphididae) on commercial greenhouse sweet pepper. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas (España)*, 34, 485-491.
- Lee, S.-G., Kim, H.-H., Kim, T.-H., Park, G.-J., Kim, K.-H., et Kim, J.-S. (2008). Development Model of the Foxglove Aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) on Lettuce. *Korean journal of applied entomology*, 47(4), 359-364. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2008.47.4.359>
- Length, R.V. (2022) *Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means*. R package version 1.7.2. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lucas, É., et Brodeur, J. (1999). Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622-627. <https://doi.org/10.1093/ee/28.4.622>
- Lucas, É., et Brodeur, J. (2001). A Fox in Sheep's Clothing : Furtive Predators Benefit from the Communal Defense of Their Prey. *Ecology*, 82(11), 3246-3250. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3246:AFISSC\]2.0.CO ;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3246:AFISSC]2.0.CO ;2)
- Meseguer, R., Levi-Mourao, A., Fournier, M., Pons, X., et Lucas, E. (2021). May predator body-size hamper furtive predation strategy by aphidophagous insects? *PLOS ONE*, 16(9), e0256991. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256991>
- Murdoch, W. W., Chesson, J., et Chesson, P. L. (1985). Biological Control in Theory and Practice. *The American Naturalist*, 125(3), 344-366.
- Nijveldt, W. (1988) Cecidomyiidae. Dans Minks AK, Harrewijn P (dir.), *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, vol. 2B. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 271– 277
- Ouattara, T. Y., Fournier, M., Rojo, S., et Lucas, E. (2022). Development cycle of a potential biocontrol agent : The American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and comparison with the commercial biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(5), 394-401. <https://doi.org/10.1111/eea.13152>
- Pekas, A., De Craecker, I., Boonen, S., Wäckers, F. L., et Moerkens, R. (2020). One stone ; two birds : Concurrent pest control and pollination services provided by aphidophagous hoverflies. *Biological Control*, 149, 104328. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104328>
- Plouvier, W. N., et Wajnberg, E. (2018). Improving the efficiency of augmentative biological control with arthropod natural enemies : A modeling approach. *Biological Control*, 125, 121-130. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.05.010>
- Rabasse, J.M. (1980) Dynamique des populations d'aphides sur aubergine en serre. Considérations générales sur la colonisation et le développement des populations de quatre espèces dans le Sud de la France, *IOBC/WPRS Bulletin* 3(2), 187–198.

- Rabasse, J.M. et Van Steenis, M. J. (1999). Biological Control of Aphids. Dans R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J. C. Van Lenteren et Y. Elad (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 235-243). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5\\_16](https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_16)
- R Core Team. (2020) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Richard, C., Boivin, G. (1994) Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada. *Ottawa : Société Canadienne de Phytopathologie et Société d'entomologie du Canada*.
- Rodríguez-Gasol, N., Alins, G., Veronesi, E. R., et Wratten, S. (2020). The ecology of predatory hoverflies as ecosystem-service providers in agricultural systems. *Biological Control*, 151, 104405. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104405>
- Rotheray, G. E., et Gilbert, F. (2011). *The Natural History of Hoverflies*. Cardigan: Forrest Text.
- Ruzicka, Z., et Havelka, J. (1998). Effects of oviposition-detering pheromone and allomones on *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *European Journal of Entomology*, 95(2), 211-216.
- Sadeghi, H. (2002). The Relationship Between Oviposition Preference and Larval Performance in an Aphidophagous Hover Fly, *Syrphus ribesii* L. (Diptera : Syrphidae). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 4(1), 1-10.
- Sadeghi, Hussein, et Gilbert, F. (2000a). Aphid suitability and its relationship to oviposition preference in predatory hoverflies. *Journal of Animal Ecology*, 69(5), 771-784. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00433.x>
- Samuel, R. N., Dass, I. J., et Singh, R. (2013). Studies on oviposition behaviour and egg hatching pattern of an aphid predator, *Episyrphus balteatus* (De geer) (Diptera : Syrphidae) : A promising biocontrol agent. *Journal of Aphidology*, 27, 45-52.
- Scholz, D., et Poehling, H.-M. (2000). Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94(2), 149-158. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00615.x>
- Sentis, A., Lucas, É., et Vickery, W. L. (2012). Prey Abundance, Intraguild Predators, Ants and the Optimal Egg-laying Strategy of a Furtive Predator. *Journal of Insect Behavior*, 25(6), 529-542. <https://doi.org/10.1007/s10905-012-9320-1>
- Sharma, S., Sood, A. K., et Ghongade, D. S. (2022). Assessment of losses inflicted by the aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) to sweet pepper under protected environment in north western Indian Himalayan region. *Phytoparasitica*, 50(1), 51-62. <https://doi.org/10.1007/s12600-021-00951-7>
- Singh, P., Kaur, R., Sharma, S., et Aggarwal, N. (2022). Ovipositional/Numerical response of aphidophagous syrphids (Diptera:Syrphidae) at varying prey densities of *Lipaphis erysimi* and *Brevicoryne brassicae* (Homoptera:Aphididae). <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2336567/v1>
- Sobhani, M., Madadi, H. et Gharali, B. (2013). Host plant effect on functional response and consumption

rate of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) feeding on different densities of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Crop Protection*, 2(3), 375-385.

Sutherland, J. P., Sullivan, M. S., et Poppy, G. M. (2001). Oviposition behaviour and host colony size discrimination in *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91(5), 411-418. <https://doi.org/10.1079/ber2001117>

Uygun, N. (1971). Der Einfluß der Nahrungsmenge auf Fruchtbarkeit und Lebensdauer von *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera : Itonididae). *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 69(1-4), 234-258. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1971.tb03206.x>

Verheggen, F. J., Capella, Q., Schwartzberg, E. G., Voigt, D., et Haubruge, E. (2009). Tomato-aphid-hoverfly : A tritrophic interaction incompatible for pest management. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(3), 141-149. <https://doi.org/10.1007/s11829-009-9065-8>

Wilkinson, G., et Rotheray, G. (2017). *Melanostoma scalare* (Meigen) larvae (Diptera, Syrphidae) feed on Diptera larvae in leaf litter. *Dipterists Digest*, 24, 53-60.

Yano, E. (2006). Ecological considerations for biological control of aphids in protected culture. *Population Ecology*, 48(4), 333-339. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0008-2>

**CHAPITRE 3**  
**OVIPOSITION PREFERENCE OF THE AMERICAN HOVERFLY, *EUPEODES AMERICANUS*, BETWEEN  
BANKER PLANTS AND TARGET CROPS**

Noémie Gonzalez, Arlette Fauteux, Jean-Christophe Louis, Rosemarije Buitenhuis et Éric Lucas

Article publié dans la revue *Insects* :

Gonzalez, N. ; Fauteux, A. ; Louis, J.-C. ; Buitenhuis, R. ; Lucas, E. (2023) Oviposition Preference of the American Hoverfly, *Eupeodes americanus*, between Banker Plants and Target Crops. *Insects*, 14, 295.

<https://doi.org/10.3390/insects14030295>

## Abstract / Résumé

Assessing the oviposition preferences of predatory hoverflies is a key factor in the prediction of the success of these biological control agents against aphids in greenhouses, especially when using banker plant systems or in mixed-crop contexts. In this study, two aspects of the oviposition preferences of the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), were evaluated. Firstly, the preference between the banker plant and the target crop was evaluated for three banker plant species (barley, finger millet, or corn) and two target crops (cucumber or pepper). Secondly, the preference between the same two target crops was assessed. Female oviposition preferences were evaluated via two-choice experiments using different plant/aphid systems. The results showed that, for the cucumber crops, the species of banker plant used drastically influenced the oviposition preference of the hoverfly, with a preference for barley over cucumber, cucumber over finger millet, and no preference between corn and cucumber. Unlike cucumber, when used with pepper, barley engendered a preference for the target crop. We conclude that the barley banker plant could be adequate for aphid control in pepper but not in cucumber crops. In a mixed-crop context, the American hoverfly had no preference between cucumber and pepper, which means it has the potential to protect both crops in a mixed-crop greenhouse context. This study shows that the banker plant system should be carefully chosen according to the crops/aphids present in the greenhouse to optimize the impact of the hoverfly as a biocontrol agent. Further work is required to confirm this choice of banker plant in semifield or field testing.

Keywords: aphidophagous hoverflies ; Syrphidae ; biocontrol ; *Aphis gossypii* ; *Myzus persicae* ; *Rhopalosiphum padi* ; greenhouse crops

L'évaluation des préférences de ponte des syrphes prédateurs est un facteur clé dans la prédiction du succès de ces agents de lutte biologique contre les pucerons dans les serres, en particulier lors de l'utilisation de systèmes de plantes réservoir ou dans des contextes de cultures mixtes. Dans cette étude, deux aspects des préférences de ponte du syrphe d'Amérique, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera : Syrphidae), ont été évalués. Dans un premier temps, la préférence entre la plante réservoir et la culture cible a été évaluée pour trois espèces de plantes réservoir différentes (orge, éleusine ou maïs) et deux cultures cibles (concombre ou poivron). Deuxièmement, la préférence entre ces deux cultures cibles a été évaluée. Les préférences de ponte des femelles ont été évaluées via des expériences à deux choix utilisant différents systèmes plante/pucerons. Les résultats ont montré que, pour le concombre, l'espèce

de plante réservoir utilisée influençait drastiquement la préférence de ponte du syrphe, avec une préférence pour l'orge par rapport au concombre, au concombre par rapport à l'éleusine, et aucune préférence entre le maïs et le concombre. Contrairement au concombre, lorsque l'orge est utilisée face au poivron, cela a engendré une préférence pour la culture cible. Nous concluons que la plante réservoir d'orge pourrait être adéquat pour le contrôle des pucerons dans le poivron, mais pas dans les cultures de concombre. Dans un contexte de cultures mixtes, le syrphe d'Amérique n'avait aucune préférence entre le concombre et le poivron, ce qui signifie qu'il a le potentiel de protéger les deux cultures dans un contexte de serre mixtes. Cette étude montre que le système de plante réservoir doit être soigneusement choisi en fonction des cultures/pucerons présents dans la serre pour optimiser l'impact du syrphe en tant qu'agent de lutte biologique. D'autres travaux sont nécessaires pour confirmer ce choix de plante réservoir lors d'essais en serres expérimentale ou commerciales.

Mots-clés : syrphes aphidiphages ; Syrphidae ; lutte biologique ; *Aphis gossypii* ; *Myzus persicae* ; *Rhopalosiphum padi* ; culture sous serre

### 3.1 Introduction

Aphids are major greenhouse pests (Knapp *et al.*, 2020 ; Rabasse et Van Steenis, 1999). Their management used to be mainly achieved via chemical control, but nowadays, the use of pesticides can be problematic because aphids may become resistant to several active ingredients and because of their harmful effects (Capinera, 2004 ; Mahmood *et al.*, 2016 ; Rabasse et Van Steenis, 1999). As an alternative, more and more growers implement integrated pest management (IPM). In temperate climates, biological aphid control strategies generally include inundative releases of parasitoids of the genus *Aphidius* combined with predators like the aphid midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani, 1847 (Diptera: Cecidomyiidae) (Knapp *et al.*, 2020). Predatory hoverflies, such as *Sphaerophoria rueppellii*, *Episyrphus balteatus*, and *Eupeodes corollae*, are also used in greenhouses in Europe (Amorós-Jiménez *et al.*, 2012b, 2014 ; Pekas *et al.*, 2020 ; Pineda et Marcos-García, 2008a). However, those biological control agents have variable efficacy against aphids across crops and are not always reliable as stand-alone treatments (Jandricic *et al.*, 2016 ; La-Spina *et al.*, 2019 ; Prado *et al.*, 2015). Moreover, this method can be costly as a preventive strategy, especially when using biological control agents with a short life cycle since they need to be introduced too often (Boll *et al.*, 2001 ; Fischer et Léger, 1997). Therefore, aphids remain a major concern in several greenhouse crops (Knapp *et al.*, 2020). For example, the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover 1877 (Hemiptera: Aphididae), is today still one of the most important pests limiting the production of cucumber (*Cucumis*



*sativus* L.) in many countries (Alaserhat *et al.*, 2021 ; Chi *et al.*, 2019 ; Garzo *et al.*, 2003 ; Kahia *et al.*, 2021 ; Polat Akköprü, 2018). The development of new biological control methods is, therefore, necessary to improve aphid control and prevent crop losses.

The main problem associated with the biological control of aphids as a curative method is the delayed action of natural enemies (Fischer et Léger, 1997 ; Payton Miller et Rebek, 2018). Even when aphid colonies are found early, the delay between detection, the introduction of biological control agents, and the time required for them to take effect often allow pest populations to increase beyond the economic threshold (Fischer et Léger, 1997). Among other methods, banker plants could constitute a potential solution as they ensure the constant presence of biological control agents in the crop by providing an alternative food source and oviposition sites even before the arrival of pests (Frank, 2010 ; Huang *et al.*, 2011). One possible drawback of banker plants is that they may act as a sink for the biocontrol agents and, thus, divert them from the target crop (Frank, 2010 ; Huang *et al.*, 2011). The success of banker plants depends, then, largely on balance between the quality of the banker prey and the oviposition preference of the predator for the target prey. The biological control agent must be able to develop and reproduce on the banker plant but choose to leave it, at least partially, when pests invade the crop (Frank, 2010 ; Yano, 2019). Therefore, when evaluating the efficacy of a biocontrol agent used in a banker plant system, it is necessary to investigate its oviposition behavior and, more specifically, its preference among all the plants and aphid species involved (Frank, 2010). Moreover, in greenhouse production, two or three aphid species are often present at the same time. For example, intercropping integrates two crops or more under the same greenhouse (Cecílio Filho *et al.*, 2011, 2015 ; Rezende *et al.*, 2011), creating a similar scenario where oviposition behavior is an important factor for biological control efficacy.

Determining the optimal use of banker plants is also very important for new biocontrol agents. Predatory flies of the Syrphidae family (Diptera) generally exhibit characteristics that predispose them to be successful biological control agents. For example, they tend to have a high voracity, a good flight and searching ability, and a high fecundity (Almohamad *et al.*, 2009 ; Rodríguez-Gasol *et al.*, 2020). The American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), which, at the aphidophagous larval stage and a pollinator adult stage, shows great potential at controlling aphids. Previous research at the Biocontrol laboratory of Université du Québec à Montréal (UQAM) on the American hoverfly has shown that this species is active at low temperatures, e.g., for flight, oviposition, and predation activities (Bellefeuille *et al.*, 2019), which enables it to efficiently control the foxglove

aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach 1843) (Hemiptera: Aphididae) in Canadian greenhouse crops (Bellefeuille *et al.*, 2021). Furthermore, *E. americanus* has a longer larval development time (i.e., predacious stage) and longer adult longevity compared to the commercially available aphidophagous predator *A. aphidimyza* (Ouattara *et al.*, 2022). However, knowing that hoverfly larvae do not disperse very well, their control depends largely on the dispersion and oviposition of the females (Rodríguez-Gasol *et al.*, 2020).

Hoverfly oviposition preference is influenced by numerous factors, such as predation risk and the presence of intraspecific or interspecific competitors (Almohamad *et al.*, 2010 ; Amiri-Jami *et al.*, 2016 ; Dunn *et al.*, 2020 ; Hemptinne *et al.*, 1993 ; Pineda *et al.*, 2007). However, the most important factors are usually aphid species, nutritional quality, and density (Almohamad *et al.*, 2007 ; Dunn *et al.*, 2020 ; Sadeghi et Gilbert, 2000a). For example, the female hoverflies of *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776), (Diptera: Syrphidae) prefer to lay their eggs in colonies on the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera: Aphididae) and the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1773) (Hemiptera: Aphididae) rather than in colonies on the vetch aphid, *Megoura viciae* Buckton, 1876 (Hemiptera: Aphididae) on broad beans (*Vicia faba* L.) (Vanhaelen *et al.*, 2001). Another factor influencing the oviposition preference of syrphid females is the host plant species, both in terms of physical traits and chemicals emitted by the plant (Almohamad *et al.*, 2007 ; Dunn *et al.*, 2020). According to Vanhaelen *et al.*, (2001), *E. balteatus* prefers white mustard (*Sinapis alba* L.) to rapeseed (*Brassica napus* L.) and broad beans.

The present study aims to evaluate the oviposition behavior of the American hoverfly in common greenhouse contexts in temperate regions, that is, cucumber or pepper (*Capsicum annuum* (L.)) crops, with or without banker plants. Both of those crops are affected by major pests: the melon aphid on cucumber and the green peach aphid on pepper (Messelink *et al.*, 2020a, 2020b). Three species of banker plants were evaluated in this study: barley (*Hordeum vulgare* L.), corn (*Zea mays* L.), and finger millet (*Eleusine coracana* Gaert). Those plant species were selected because either they are commonly used, such as barley, or have already demonstrated their efficiency in previous studies, such as corn and finger millet (Bellefeuille *et al.*, 2021 ; Fischer et Léger, 1997 ; Frank, 2010 ; Goh *et al.*, 2001 ; Huang *et al.*, 2011 ; Jacobson et Croft, 1998). They are also well suited for the experiment since they are all used with the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. (Hemiptera: Aphididae), as prey.

Our first objective was to evaluate if the oviposition preferences of the American hoverfly are suitable for the control of the melon aphid on cucumber using three banker plant species. For that, we verified if the American hoverfly prefers laying eggs on cucumber rather than on the banker plants. We also verified if some banker plant species were more suitable than others, i.e., leading to a larger proportion of eggs laid on the focal crop and a higher total number of eggs. Our second objective was to verify that the oviposition preference of the American hoverfly is suitable for the control of the green peach aphid on pepper using the barley banker plant (being the most commonly used), expecting that, proportionally, more eggs are laid on pepper than on barley. We also verified if that banker plant was more appropriate for this crop than for cucumber, i.e., leading to a larger proportion of eggs laid on the focal crop and a higher total number of eggs. Finally, our third objective was to verify if the oviposition behavior of the American hoverfly was suitable for the simultaneous control of both the melon aphid on cucumber and the green peach aphid on pepper in a mixed crop greenhouse context, expecting an equal proportion of eggs laid on both focal crops.

## 3.2 Materials and Methods

### 3.2.1 Plants

The crop plants used during the experiment were pepper (Solanaceae) (cv. hybrid Aristotle X3R, Norseco, Laval, Canada) and cucumber (Cucurbitaceae) (cv. hybrid Speedway, Norseco). The banker plants used were barley (Sollio Agriculture, Quebec, Canada), finger millet (Snake River Seed Cooperative, USA), and corn (Sollio agriculture). All plants were sown and grown in the greenhouses of UQAM at 25 °C during the day, 19 °C at night, and 60% relative humidity (RH) and 16:8 (L:D) under high-pressure sodium lamps. Seedlings of cucumber, pepper, and corn were transplanted in plastic pots (9 × 9 cm). The number of barley and finger millet seeds was constant between the replicates (identical volume planted in plastic pots (9 × 9 cm)). The plugs and substrate used were a humus-content potting mix enriched with compost (Garden soil, Fafard, Agawam, USA). The plants were watered as needed and provided weekly with a fertilizer (20–20–20 NPK). No chemical insecticides were applied to the plants. All species used during the experiment had a vegetative growth phenological stage. Cucumber had 4 leaves, pepper had 6–7 leaves, and corn had 4–5 leaves. Barley and finger millet were approximately 15 cm in height.

### 3.2.2 Insect rearing

All insect colonies were kept at UQAM in the Biocontrol laboratory. *Aphis gossypii* were reared on cucumber and *M. persicae* on pepper in a 35 × 35 × 35 cm cage kept in a growth chamber at 24 °C, with a

16:8 (L:D) photoperiod and 70% RH. Wild adults of *E. americanus* were collected on *Phlox* sp. (L.) in Sainte-Agathe-de-Lotbinière (N 46°23'726" W 71°21'446"), Québec, Canada, in 2014. Hoverfly colonies were refreshed yearly with new wild individuals. American hoverfly rearing was done as described in Bellefeuille *et al.*, (2019) except for the oviposition method. In the present case, four broad bean plants (*Vicia faba* (L.)) infested with pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) (Hemiptera: Aphididae) were placed in the center of the cage to allow females to lay eggs after mating. The larvae were transferred to barley plants infested with the bird cherry-oat aphid. When needed, *R. padi* were transferred onto finger millet or corn before using them for the experiment.

### 3.2.3 Objective 1: Suitability of Three Banker Plant Species to Control *A. gossypii* on Cucumber

To evaluate the suitability of the three banker plants, the oviposition preferences of *E. americanus* between each banker plant and *A. gossypii* on cucumber were verified. Three different choice trials (with barley, finger millet, and corn) were performed (Figure 3.1A).

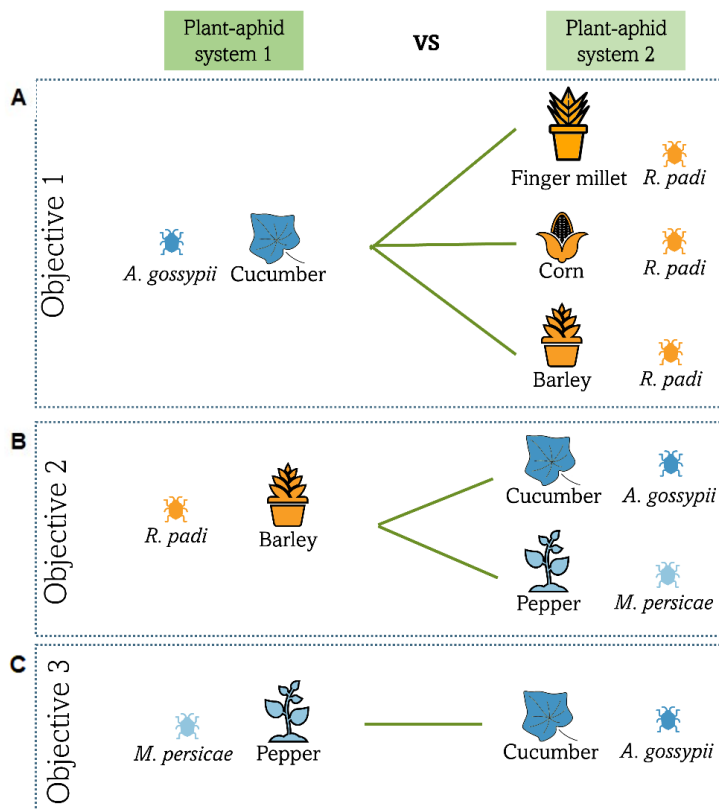


Figure 3.1: Composition of the different choice trials as plant/aphid systems. Banker plants are represented in orange, cucumber in blue, and pepper in light blue.

Each choice trial was carried out in a 50 × 45 × 58 cm transparent plastic box with a muslin-screened lid, and two 20 × 20 cm screened windows (Figure 3.2B). One banker plant with *R. padi* (alternative prey) was placed at one end of the box, and one cucumber plant with *A. gossypii* (focal crop and pest) was placed at the opposite end of the box (Figure 3.2A). A total of 100 aphids of mixed developmental stages were placed on each plant in the box. Such a high number of aphids was chosen to better study oviposition since hoverflies prefer to lay eggs on plants with high densities of aphids (Almohamad *et al.*, 2009). Each plant was provided with an artificial flower and a mixture of sugar:water (1:10 v/v) in a small cup with a roll of dental cotton sticking out of the lid for feeding the adult hoverflies. The artificial flower was made of a wooden stick with a cotton pad at its end, soaked in a mixture of water and honey, and covered with bee pollen (Miel Gauvin Inc., Saint-Hyacinthe, Canada) (Figure3.2A). For each replicate, a one-week-old female hoverfly was released in the middle of the plastic box between the two plant/aphid systems (Figure 3.2A). The test lasted four days, during which time the box was placed in a Conviron growth chamber at 25 °C, 16:8 (L:D) photoperiod, and 50% RH (Figure3.2B). After four days, the eggs laid were counted on each plant. In the case of barley and finger millet, the plants were cut at the base of each stem to ensure egg count accuracy. Fifteen replicates were performed per choice trial. The quality of the aphid colonies was checked, and the replicates in which the aphids did not develop correctly (abundance less than the initial individuals), were not considered.

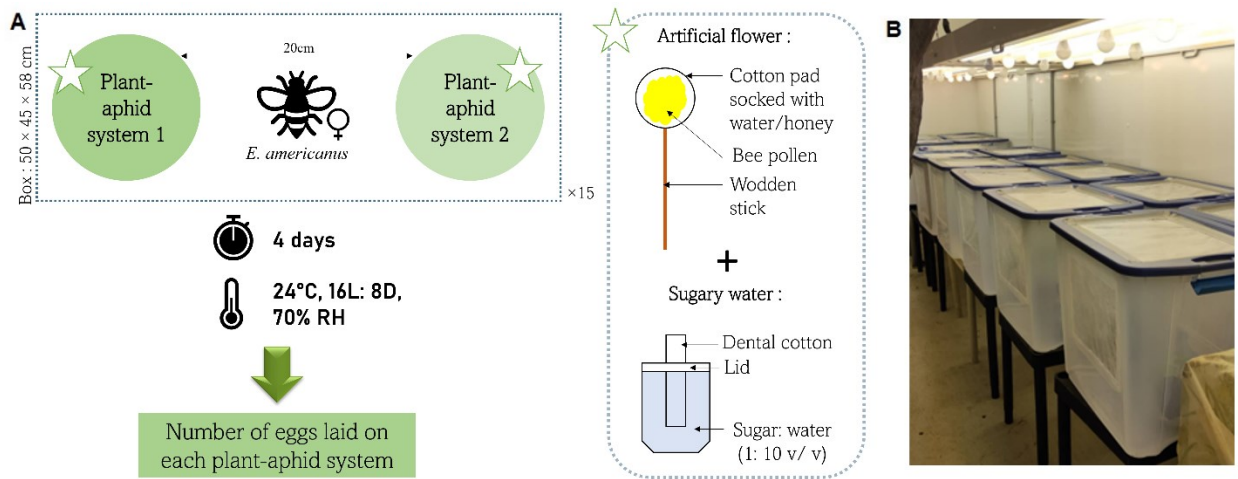


Figure 3.2: (A) Experimental design of the choice trial used to determine the oviposition preference of *E. americanus* between two different plant/aphid systems ; (B) plastic boxes used to conduct the choice trials and placed in a Conviron growth chamber.

Before their introduction to the experiments, female hoverflies that newly emerged were put together in a screen cage measuring 30 × 30 × 60 cm for one week at a ratio of two males to three females. The hoverflies were left in groups so that each female copulated with several males, which reduced the chances of using an unfertilized female for a test in the event of a dysfunctional male. They were fed with one artificial flower and sugary water, as described above. One broad bean plant infested with pea aphids was also placed in the center of the cage because the presence of an oviposition stimulus was proven to be necessary for hoverflies to lay fertile eggs and avoid the resorption of eggs (Branquart et Hemptinne, 2000 ; Orengo-Green *et al.*, 2022).

#### 3.2.4 Objective 2: Suitability of Barley Banker Plant Species to Control *M. persicae* on Pepper and Comparison with *A. gossypii* on Cucumber

To evaluate the suitability of the barley banker plant for the control of *M. persicae* on pepper, the oviposition preferences of *E. americanus* between those two plant/aphid systems were verified in a choice trial (Figure 3.1B). The same methods as for objective 1 were used. The results were compared with the choice trial realized for objective 1 between barley banker plant and *A. gossypii* on cucumber.

#### 3.2.5 Objective 3: Suitability of the American Hoverfly to Control Aphids in a Mixed Crop Greenhouse Context

To evaluate the suitability of *E. americanus* in mixed crops, its oviposition preference between *M. persicae* on pepper and *A. gossypii* on cucumber was verified in a choice trial (Figure 3.1C). The same method as for objective 1 was used.

#### 3.2.6 Data Analysis

Statistical analyses were carried out with R 4.0.5 software. For all the experiments, the normality and homoscedasticity of the residuals were verified with Shapiro–Wilk tests ( $p > 0.05$ ) and the diagnostic plots were inspected (residuals vs. fitted, normal QQ plot, scale location, constant leverage). If they could not be obtained, even after square root, log, or inverse transformations, nonparametric tests were used. For each test, the significance level was set at  $\alpha = 0.05$ . Throughout the manuscript, the sample size (n) is defined as the number of individuals or observations included in a statistical analysis.

For the first objective, the difference between the proportion of eggs laid by females on cucumber/*A. gossypii* and on the three banker plant systems was analyzed with nonparametric paired Wilcoxon tests

or *t*-tests, depending on the normality and homoscedasticity of the residuals. Afterward, within each choice trial, the number of eggs laid by females on the target crop cucumber (and in total) were, respectively, square root- and log-transformed. The impact of the banker plant system (corn, barley, or finger millet with *R. padi*) on those two parameters was tested by one-way analysis of variance (ANOVAs). Posthoc Tukey's HSD tests were then performed to identify which banker plant systems engendered a significantly different number of laid eggs in total and on the focal crop.

For objective 2, the difference between the proportion of eggs laid on pepper/*M. persicae* and on barley/*R. padi* was tested by a paired *t*-test. To verify if the barley banker plant was more adapted to the pepper or cucumber crops, the differences in the number of eggs laid during those two choice trials were analyzed (barley vs. pepper and barley vs. cucumber). The number of eggs laid on the focal crop (pepper or cucumber) was compared using a nonparametric paired Wilcoxon test. The total number of eggs laid in those choice trials (on the banker plant and on the focal crop) was compared with a *t*-test.

For objective 3, the difference between the proportion of eggs laid by females on the pepper/*M. persicae* and cucumber/*A. gossypii* crop systems was analyzed with a nonparametric paired Wilcoxon test.

### 3.3 Results

#### 3.3.1 Objective 1: Suitability of Three Banker Plant Species to Control *A. gossypii* on Cucumber

Concerning the three choice trials (cucumber/*A. gossypii* and banker plant (barley, finger millet, and corn/*R. padi*), the females showed statistically significant oviposition preferences in two out of the three trials (Figure 3.3A). The female hoverflies laid a significantly larger proportion of eggs on the barley banker plant than on cucumber (respectively,  $82.0 \pm 8.0\%$  and  $18.0 \pm 8.3\%$ ;  $n = 30$ ,  $V = 8$ , and  $p = 0.003$ ). Moreover, in some cases, the female chose to lay all her eggs only on one of the two plants. In this trial, 46.6% of females laid all their eggs only on barley. In contrast, the female hoverflies laid a significantly higher proportion of eggs on cucumber than on the finger millet banker plant (respectively,  $94.5 \pm 3.6\%$  and  $5.5 \pm 3.6\%$ ;  $n = 30$ ,  $V = 120$ , and  $p < 0.001$ ) and 53.3% of females laid all their eggs only on cucumber. Finally, the female hoverflies had no oviposition preference between the cucumber and the corn banker plant (respectively,  $55.4 \pm 7.7\%$  and  $44.7 \pm 7.7\%$  of eggs laid on each plant/aphid system;  $n = 30$ ,  $t = 0.653$ ,  $df = 14$ , and  $p = 0.524$ ) but only 6.6% of females laid all their eggs only on corn.

All females laid between  $92.0 \pm 6.4$  and  $173.0 \pm 18.7$  eggs in total during the trials (Figure 3.3B). This total number of eggs laid (per female) varied significantly according to the banker plant species vs. cucumber ( $n = 45$ ,  $F = 10.15$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ). Females laid 38 to 47% fewer eggs in the choice trial between cucumber and barley. The difference was significant compared to the choice trials between cucumber and finger millet or corn (respectively,  $p = 0.007$  and  $p < 0.001$ ) (Figure 3.3B).

Similarly, in those choice trials, the number of eggs laid on cucumber varied significantly, depending on which banker plant system it was paired with ( $n = 45$ ,  $F = 28.82$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ) (Figure 3.3B). The number of eggs laid on the target crop, cucumber, in the presence of barley as a banker plant was significantly lower than with finger millet by 88% ( $p < 0.001$ ) and corn by 83% ( $p < 0.001$ ). The number of eggs laid on cucumber with finger millet or corn as the banker plants was not significantly different ( $p = 0.122$ ).



Figure 3.3: (A) Proportion of eggs laid by *E. americanus* between cucumber and the three banker plant systems. Significant differences between plant-aphid systems are shown by asterisks ( $\alpha = 0.05$ , paired Wilcoxon test or *t*-test). The following significance code is taken into account: “\*\*\*” corresponds to a  $p$ -



value under 0.001, “\*\*\*”  $p$ -value between 0.001 and 0.01. Beyond that, the  $p$ -values are codified with “ns”. The bars represent the mean  $\pm$  SE ; (B) number of eggs laid by *E. americanus* in choice trials involving cucumber and three banker plant systems. The letters indicate significant differences, with an alpha = 0.05. Uppercase letters indicate differences between the total number of eggs laid in 4 days (ANOVA followed by Tukey’s HSD test). Lowercase letters indicate differences between the number of eggs laid on the target crop (ANOVA followed by Tukey’s HSD test). The bars represent the mean  $\pm$  SE.

### 3.3.2 Objective 2: Suitability of Barley Banker Plant Species to Control *M. persicae* on Pepper and Comparison with *A. gossypii* on Cucumber

In the choice trial with pepper/*M. persicae* and the barley/*R. padi* banker plant system, the female hoverflies laid a significantly larger proportion of eggs on pepper compared to barley (Figure 3.4A) (respectively,  $66.7 \pm 7.3\%$  and  $33.3 \pm 7.3\%$ ,  $n = 30$ ,  $t = -2.372$ ,  $df = 14$ , and  $p = 0.032$ ), and 13.3% of females laid all their eggs only on pepper. When comparing this trial with the choice trial between cucumber and barley (objective 1), the total number of eggs laid per female was significantly 66% higher in the choice trial with pepper than in the one with cucumber ( $n = 30$ ,  $t = 2.2234$ ,  $df = 15.647$ , and  $p = 0.041$ ) (Figure 3.4B). Moreover, the number of eggs laid on the focal crop was significantly higher on a scale of 8.45 times in the choice trial involving pepper than in the one involving cucumber ( $n = 30$ ,  $W = 18$ ,  $p < 0.001$ ) (Figure 3.4B).

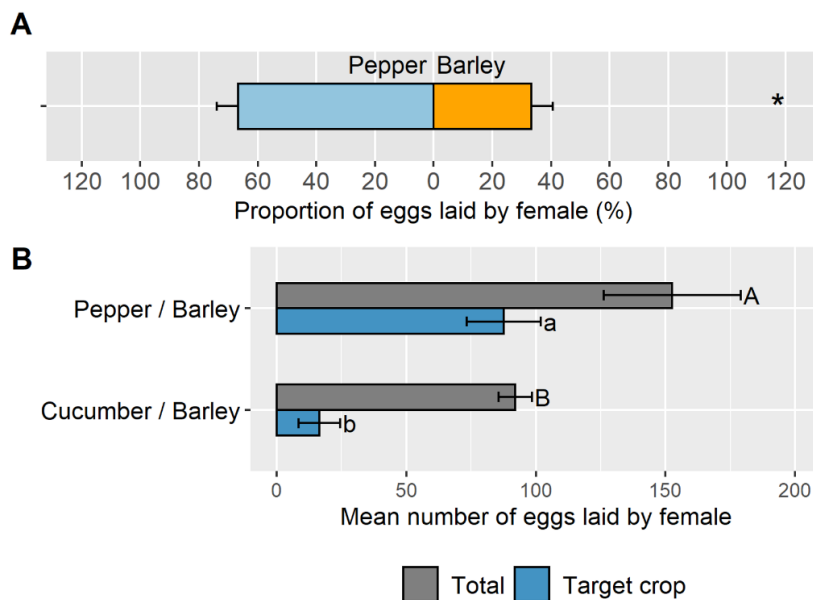


Figure 3.4: (A) Proportion of eggs laid by *E. americanus* between pepper and barley banker plant system. Significant differences between plant-aphid systems are shown by asterisks (alpha = 0.05,  $t$ -test). The following significance code is taken into account: “\*” corresponds to a  $p$ -value between 0.01 and 0.05. Beyond that, the  $p$ -values are codified with “ns”. The bars represent the mean  $\pm$  SE ; (B) number of eggs

laid by *E. americanus* in choice trials involving barley banker plant system and two major crops (cucumber and pepper). The letters indicate significant differences, with an alpha = 0.05. Uppercase letters indicate differences between the total number of eggs laid in 4 days (*t*-test). Lowercase letters indicate differences between the number of eggs laid on the target crop (paired Wilcoxon test). The bars represent the mean  $\pm$  SE.

### 3.3.3 Objective 3: Suitability of the American Hoverfly to Control Aphids in a Mixed Crop Greenhouse Context

In the mixed crop choice trial, the female hoverflies had no oviposition preference between pepper/*M. persicae* and cucumber/*A. gossypii* (Figure 3.5) (respectively,  $64.1 \pm 7.9\%$  and  $35.9 \pm 7.9\%$  of eggs laid on each plant/aphid system ;  $n = 30$ ,  $V = 89$ , and  $p = 0.105$ ), but 20.0% of the females laid all their eggs only on pepper.

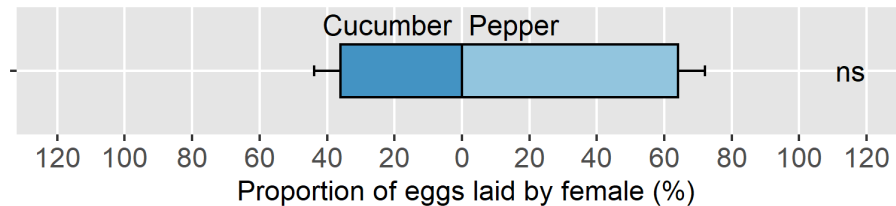


Figure 3.5: Proportion of eggs laid by *E. americanus* between pepper and cucumber. Significant differences between the plant-aphid systems are shown by asterisks (alpha = 0.05, paired Wilcoxon test). Beyond 0.05, the *p*-values are codified with “ns”. The bars represent the mean  $\pm$  SE.

## 3.4 Discussion

The oviposition preferences of the female hoverflies are influenced by numerous factors, including the host plant, aphid species, aphid colony size, the presence of intra- or interspecific competitors, female age, and the food resources for the adults (Almohamad *et al.*, 2009). All of these factors must be taken into account when establishing strategies for biological control using hoverflies against aphids. When using a banker plant system, a good biological control agent should prefer the target crop/prey combination to the banker plant to ensure the success of the biological control strategy (Frank, 2010 ; Higashida *et al.*, 2016 ; Yano, 2019). Indeed, *E. americanus* should readily reproduce both on the banker plants and the target crop, and the newly emerged females from the banker plants should move quickly to the target crop (Higashida *et al.*, 2016 ; Huang *et al.*, 2011 ; Payton Miller et Rebek, 2018 ; Yano, 2019). In the present case, *E. americanus* should prefer *A. gossypii* on cucumber or *M. persicae* on pepper to *R. padi* on banker plants.

The results showed that when cucumber was the target crop, *E. americanus* oviposition preferences changed drastically depending on which banker plant was used. In this case, only the host plant species changed between choice trials since they were all carrying the same banker prey, *R. padi*. It is, therefore, the characteristics of these host plants which influenced the oviposition choice. *Eupeodes americanus* showed a significant preference for ovipositing on barley banker plant rather than on cucumber ( $82.0 \pm 8.0\%$  compared to  $18.0 \pm 8.3\%$ ), which could be due to the difference in leaf surface morphology. Indeed, hoverfly larvae and adults are negatively affected by plants with a high density of trichomes (Almohamad *et al.*, 2009 ; Riddick et Simmons, 2014 ; Sobhani *et al.*, 2013 ; Verheggen *et al.*, 2009). Sadeghi (2002) and Almohamad *et al.*, (2007) proved that the oviposition preference of female syrphids is correlated with offspring performance on preferred host plants because the aphidophagous larvae have limited dispersal abilities (Ambrosino *et al.*, 2007 ; Chandler, 1969 ; Scholz et Poehling, 2000). For example, the oviposition of *E. balteatus* was lower on tomato cultivars, with a high density of trichomes, than on broad bean, *Vicia faba* L., which has a smooth surface (Verheggen *et al.*, 2009). This may explain the preference of the American hoverfly for the smooth-surfaced barley banker plant rather than the pubescent cucumber. Similarly, the American hoverfly did not have any oviposition preferences between cucumber and corn banker plant. This could be attributed to the fact that both plants have trichomes. Indeed, various studies have investigated the negative impact of corn leaf trichomes on insects and particularly on oviposition (Durbey et Sarup, 1982 ; Kumar, 1992 ; Widstrom *et al.*, 1979). In parallel, the preference of *E. americanus* to oviposit on cucumber compared to the finger millet banker plant could be due to prey accessibility and availability (Almohamad *et al.*, 2009 ; Cortesero *et al.*, 2000). Indeed, the dense architecture of the finger millet greatly reduces the prey's accessibility to female hoverflies. Bird cherry-oat aphids, *R. padi*, at low density, are found hiding at the base of finger millet stems (personal observation), and the density of these stems constituting the banker plant left little access for the hoverflies.

The total number of eggs laid also varied between each choice trial. Indeed, our results showed that when combined with cucumber, both corn and finger millet induced a higher total number of eggs laid in each choice trial compared to barley. Further studies are needed to explain these results. For example, the differences in the quantity and composition of honeydew produced on the different banker plants could be an initial step to investigate since it can influence the number of eggs laid by hoverflies (Budenberg et Powell, 1992 ; Leroy *et al.*, 2014 ; Scholz et Poehling, 2000 ; Sutherland *et al.*, 2001). These results, and the strong preference for barley over cucumber, lead to a significantly lower mean number of eggs laid on the

target crop than in the trials with corn and finger millet. In the context of the biological control of *A. gossypii* on cucumber by *E. americanus*, both finger millet and corn could constitute better banker plant systems than barley since they maximized both the oviposition of females and the number of eggs laid on the target crop cucumber. They also require less maintenance and have high longevity due to their resistance to hot greenhouse temperatures and high aphid abundance, especially compared to barley (Fischer et Léger, 1997 ; Jacobson et Croft, 1998 ; Payton Miller et Rebek, 2018). Nonetheless, finger millet was the only banker plant where *E. americanus* showed a strong negative preference compared to cucumber, which constitutes a good attribute for a banker plant (53.3% of females laid all their eggs only on cucumber). This is even more important in commercial greenhouses where the density of aphids, at least at the beginning of the infestation, will be higher on the banker plant than on the protected crop. This could redirect the preference towards the banker plant. Indeed, it has been proven that aphid density is also an important factor for hoverfly oviposition (Almohamad *et al.*, 2006, 2009 ; Ambrosino *et al.*, 2007 ; Nelson *et al.*, 2012 ; Sutherland *et al.*, 2001). For this reason, finger millet is more appropriate than corn for the control of *A. gossypii* by *E. americanus* in cucumber, but future field or semifield studies are needed to confirm this conclusion.

The efficiency of a banker plant system also depends largely on the target crop it is used with. Indeed, a good banker plant for a specific target crop may not be appropriate in another greenhouse context. Our results concur with that since, contrary to cucumber, barley seems a more suitable banker plant for pepper. Indeed, females chose to oviposit preferentially on pepper over barley ( $66.7 \pm 7.3\%$  compared to  $33.3 \pm 7.3\%$ ). Moreover, both the total number of eggs laid and eggs laid on the target crop were higher in the pepper vs. barley trial than in the cucumber vs. barley trial. This higher total number of eggs laid can be explained by the different attributes of the pepper/*M. persicae* system, such as pepper plant morphology (smooth surface), aphid species preference, chemical cues, etc. (Almohamad *et al.*, 2010 ; Pu *et al.*, 2019 ; Sadeghi et Gilbert, 2000a). Overall, the results suggest that the barley banker plant is more appropriate for the control of *M. persicae* in pepper crops than for the control of *A. gossypii* in cucumber crops. This highlights the great importance of choosing a specific banker plant system according to the target crop.

Finally, in the mixed crops, we expected the American hoverfly to prefer pepper because of its smoother surface than a pubescent cucumber, but our results showed that there was no oviposition preference between the two systems: pepper/*M. persicae* and cucumber/*A. gossypii*. From a biocontrol point of view, this means that the oviposition preference of *E. americanus* should not prevent the control of both pests

in mixed crops. However, differences in the population growth rates between the two aphid species could be responsible for the observed results, and they should, therefore, be interpreted cautiously. Indeed, *A. gossypii* has a higher growth rate than *M. persicae* (Knapp *et al.*, 2020 ; Parajulee, 2007 ; Satar *et al.*, 2008) ; thus, the population density may have been different after the 4 days of the experiment. Since the oviposition of hoverflies is positively affected by higher aphid densities (Almohamad *et al.*, 2006, 2009 ; Ambrosino *et al.*, 2007 ; Nelson *et al.*, 2012 ; Sutherland *et al.*, 2001), the absence of preference may be due to changes in the relative densities of aphid species. Additionally, as demonstrated above, banker plants are not equally suitable for all crops, so in the case of mixed crops, care should be taken to find a banker plant that fits both crops.

Furthermore, in all the choice trials, even when a significant preference was found, there was an intraspecific variability in the specialization of the oviposition site selection. For example, when cucumber was used with finger millet, 53.3% of the females laid 100% of their eggs on the target crop, while the rest still chose to lay a small proportion of their eggs on the banker plant. This begs the question, are American hoverflies generalist aphidophagous individuals, or is the species considered as such since it is composed of multiple specialists with varying targets? If this is the case, an artificial selection program may be applied to different isogroup lines in order to improve the level of aphid biocontrol, depending on the context (Parajulee, 2007 ; Pu *et al.*, 2019 ; Satar *et al.*, 2008).

### 3.5 Conclusion

This study showed the impact of different banker plant/focal crop systems on the oviposition preferences of the American hoverfly and its optimization in the context of biocontrol against aphids. The finger millet banker plant should be more suitable for the control of *A. gossypii* in cucumber crops, with the barley banker plant suitable for the control of *M. persicae* in pepper crops. Furthermore, this study confirms that the oviposition preference of *E. americanus* is adequate for the control of aphids in mixed cucumber/pepper crops. Of course, it is essential to confirm these oviposition preferences in the context of a commercial greenhouse in order to validate our recommendations for the choice of banker plant. It is also necessary to determine how aphid density on the focal crop will affect the female oviposition behavior, e.g., at which focal aphid density the predator will start laying eggs on the target crop, and also what is the performance of the syrphid larvae when preying upon banker and focal aphids.

### 3.6 Acknowledgments

We thank the entire team from the Biocontrol laboratory (UQAM) and Jill Vandermeerschen for the statistics advice. A special thanks to Maxime Lamonde-Dubé and Jeremie Pelletier for their help in conducting the experiment. This work was supported by Applied Bio-nomics Ltd. and by the Government of Canada under the Canadian Agricultural Partnership's AgriScience Program, a federal, provincial, and territorial initiative. This study was also funded by the Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), following the program Prime-Vert 18-009-UQAM and by a CRSNG discovery grant to Eric Lucas.

### 3.7 Author contributions

Conceptualization, methodology, Eric Lucas, Rosemarije Buitenhuis Jean-Christophe Louis, Arlette Fauteux and Noémie Gonzalez; investigation, Noémie Gonzalez and Jean-Christophe Louis; formal analysis, writing—original draft preparation, Arlette Fauteux and Noémie Gonzalez; writing—review and editing, Arlette Fauteux, Noémie Gonzalez, Eric Lucas and Rosemarije Buitenhuis; supervision and funding acquisition, Eric Lucas and Rosemarije Buitenhuis. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

### 3.8 References

- Alaserhat, İ., Canbay, A. et Özdemir, İ. (2021). Aphid Species, Their Natural Enemies in Vegetables from Erzincan, Turkey: First Record of the Parasitoid Wasp *Aphelinus mali* (Haldeman) parasitizing *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach). *Journal of Agricultural Sciences*, 27(1), 16-25. <https://doi.org/10.15832/ankutbd.574812>
- Almohamad, R., Verheggen, F., Francis, F. et Haubruge, E. (2006). Evaluation of hoverfly *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae) oviposition behaviour toward aphid-infested plants using a leaf disc system. *Communications in agricultural and applied biological sciences*, 71(2 Pt B), 403-12.
- Almohamad, R., Verheggen, F. et Haubruge, E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.
- Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F. et Haubruge, E. (2007). Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(1), 13-21. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00596.x>
- Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F. et Haubruge, E. (2010). Intraguild interactions between the predatory hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and the Asian ladybird, *Harmonia*

- axyridis (Coleoptera: Coccinellidae): Effect of larval tracks. *European Journal of Entomology*, 107(1), 41-45. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.004>
- Ambrosino, M. D., Jepson, P. C. et Luna, J. M. (2007). Hoverfly oviposition response to aphids in broccoli fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122(2), 99-107. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00499.x>
- Amiri-Jami, A. R., Sadeghi, H., Gilbert, F., Moravvej, G. et Asoodeh, A. (2016). Oviposition preference of aphidophagous hoverflies toward oviposition site quality: The presence of intra- and interspecific competitor, glucosinolate content, and prey species. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(2), 275-280. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2016.02.002>
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. et Marcos-García, M. (2012b). Prey availability and abiotic requirements of immature stages of the aphid predator *Sphaerophoria rueppellii*. *Biological Control*, 63. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.06.001>
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. et Marcos-García, M. Á. (2014). Feeding preferences of the aphidophagous hoverfly *Sphaerophoria rueppellii* affect the performance of its offspring. *BioControl*, 59(4), 427-435. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9577-8>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1). <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey130>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2021). Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biological Control*, 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Boll, R., Geria, A., Marconi, A., Migliore, O., Salles, M. et Fauvergue, X. (2001). Contre les pucerons en serres de concombre, les plantes-relais : une solution de lutte biologique? *Phytoma: La Défense des Végétaux*, 536, 40-44.
- Branquart E. et Hemptinne J.-L. (2000) Development of Ovaries, Allometry of Reproductive Traits and Fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) *Eur. J. Entomol.*, 97, 165–170. <https://doi.org/10.14411/eje.2000.031>.
- Budenberg, W. J. et Powell, W. (1992). The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64(1), 57-61. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb01594.x>
- Capinera, J. L. (2004). Melon Aphid or Cotton Aphid, *Aphis gossypii* Glover (Insecta: Hemiptera: Aphididae): EENY-173/IN330, 11/2000. *EDIS*, 2004(2).
- Cecílio Filho, A. B., Neto, F. B., Rezende, B. L. A., Barros Júnior, A. P. et de Lima, J. S. S. (2015). Indices of bio-agroeconomic efficiency in intercropping systems of cucumber and lettuce in greenhouse. *Australian Journal of Crop Science*, 9(2), 1154-1164, Lismore, N.S.W.

- Cecílio Filho, A. B., Rezende, B. L. A., Barbosa, J. C. et Grangeiro, L. C. (2011). Agronomic efficiency of intercropping tomato and lettuce. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias*, 83(3), 1109-1119. <https://doi.org/10.1590/s0001-37652011000300029>
- Chandler, A. E. F. (1969). Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Animal Behaviour*, 17(4), 673-678. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(69\)80011-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(69)80011-4)
- Chi, B., Zhang, X., Shi, Q., Wang, N. et Liu, Y. (2019). Colored plastic films affect demographic characteristics of *Aphis gossypii* on cucumber plants. *International Journal of Pest Management*, 65(4), 338-347. <https://doi.org/10.1080/09670874.2018.1522016>
- Cortesero, A. M., Stapel, J. O. et Lewis, W. J. (2000). Understanding and Manipulating Plant Attributes to Enhance Biological Control. *Biological Control*, 17(1), 35-49. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0777>
- Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C. R. et Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera: Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Management Science*, 76(6), 1973-1979. <https://doi.org/10.1002/ps.5807>
- Durbey, S. L. et Sarup, P. (1982). Morphological characters--development and density of trichomes on varied maize germplasms in relation to preferential oviposition by the stalk borer, *Chilo partellus* (Swinhoe). *Journal of entomological research*, 6, 187-196.
- Fischer, S. et Léger, A. (1997). Lutte biologique contre les pucerons du concombre en serre au moyen de plantes banques. *Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture*, 29(2), 119-126.
- Frank, S. D. (2010). Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biological Control*, 52(1), 8-16. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.011>
- Garzo, E., Diaz, B. et Fereres, A. (2003). Settlement rate of *Aphis gossypii* (Hemiptera, Aphididae) and transmission efficiency of Cucumber mosaic virus in melons protected with Kaolin-particle films. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 1(4), 65-71. <https://doi.org/10.5424/sjar/2003014-49>
- Goh, H. G., Kim, J. H. et Han, M. W. (2001). Application of *Aphidius colemani* Viereck for Control of the Aphid in Greenhouse. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 4(2), 171-174. [https://doi.org/10.1016/S1226-8615\(08\)60119-3](https://doi.org/10.1016/S1226-8615(08)60119-3)
- Hemptinne, J.-L., Doucet, J.-L. et Petersen, J.-E. (1993). Optimal foraging by hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Mechanisms. *Eur. J. Entomol*, 903, 451-455.
- Higashida, K., Yano, E., Nishikawa, S., Ono, S., Okuno, N. et Sakaguchi, T. (2016). Reproduction and oviposition selection by *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) on the banker plants with alternative prey aphids or crop plants with pest aphids. *Applied Entomology and Zoology*, 51(3), 445-456. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0420-9>



- Huang, N., Enkegaard, A., Osborne, L. S., Ramakers, P. M. J., Messelink, G. J., Pijnakker, J. et Murphy, G. (2011). The Banker Plant Method in Biological Control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(3), 259-278. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.572055>
- Jacobson, R. J. et Croft, P. (1998). Strategies for the Control of *Aphis gossypii* Glover (Hom.: Aphididae) with *Aphidius colemani* Viereck (Hym.: Braconidae) in Protected Cucumbers. *Biocontrol Science and Technology*, 8(3), 377-387. <https://doi.org/10.1080/09583159830180>
- Jandricic, S. E., Wraight, S. P., Gillespie, D. R. et Sanderson, J. P. (2016). Biological Control Outcomes Using the Generalist Aphid Predator *Aphidoletes aphidimyza* under Multi-Prey Conditions. *Insects*, 7(4), 75. <https://doi.org/10.3390/insects7040075>
- Kahia, M., Nguyen, T., McCune, F., Naasz, R., Antoun, H. et Fournier, V. (2021). Insecticidal effect of *Bacillus pumilus* PTB180 and *Bacillus subtilis* PTB185 used alone and in combination against the foxglove aphid and the melon aphid (Hemiptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 153(6), 1-15. <https://doi.org/10.4039/tce.2021.41>
- Knapp, M., Palevsky, E. et Rapisarda, C. (2020). Insect and Mite Pests. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 101-146). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_4)
- Kumar, H. (1992). Inhibition of Ovipositional Responses of *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae) by the Trichomes on the Lower Leaf Surface of a Maize Cultivar. *Journal of Economic Entomology*, 85(5), 1736-1739. <https://doi.org/10.1093/jee/85.5.1736>
- La-Spina, M., Jandricic, S. E. et Buitenhuis, R. (2019). Short-Term Increases in Aphid Dispersal From Defensive Dropping Do Not Necessarily Affect Long-Term Biological Control by Parasitoids. *Journal of Economic Entomology*, 112(4), 1552-1559. <https://doi.org/10.1093/jee/toz064>
- Leroy, P. D., Almohamad, R., Attia, S., Capella, Q., Verheggen, F. J., Haubruge, E. et Francis, F. (2014). Aphid honeydew: An arrestant and a contact kairomone for *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) larvae and adults. *European Journal of Entomology*, 111(2), 237-242. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.028>
- Mahmood, I., Imadi, S. R., Shazadi, K., Gul, A. et Hakeem, K. R. (2016). Effects of Pesticides on Environment. Dans K. R. Hakeem, M. S. Akhtar et S. N. A. Abdullah (dir.), *Plant, Soil and Microbes: Volume 1: Implications in Crop Science* (p. 253-269). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-27455-3\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27455-3_13)
- Messelink, G. J., Calvo, F. J., Marín, F. et Janssen, D. (2020a). Cucurbits. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 537-566). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_19)
- Messelink, G. J., Labbé, R., Marchand, G. et Tavella, L. (2020b). Sweet pepper. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 513-535). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_19)
- Nelson, E. H., Hogg, B. N., Mills, N. J. et Daane, K. M. (2012). Syrphid flies suppress lettuce aphids. *BioControl*, 57(6), 819-826. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9457-z>

- Ouattara, T. Y., Fournier, M., Rojo, S. et Lucas, E. (2022). Development cycle of a potential biocontrol agent: the American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and comparison with the commercial biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(5), 394-401. <https://doi.org/10.1111/eea.13152>
- Parajulee, M. N. (2007). Influence of Constant Temperatures on Life History Parameters of the Cotton Aphid, *Aphis gossypii*, Infesting Cotton. *Environmental Entomology*, 36(4), 666-672. <https://doi.org/10.1093/ee/36.4.666>
- Payton Miller, T. L. et Rebek, E. J. (2018). Banker Plants for Aphid Biological Control in Greenhouses. *Journal of Integrated Pest Management*, 9(1), 1-8. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmy002>
- Pekas, A., De Craecker, I., Boonen, S., Wäckers, F. L. et Moerkens, R. (2020). One stone ; two birds: concurrent pest control and pollination services provided by aphidophagous hoverflies. *Biological Control*, 149, 104328. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104328>
- Pineda, A. et Marcos-García, M. A. (2008a). Evaluation of several strategies to increase the residence time of *Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae) releases in sweet pepper greenhouses. *Annals of Applied Biology*, 152(3), 271-276. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00215.x>
- Pineda, A., Morales, I., Marcos-García, M. A. et Fereres, A. (2007). Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. *Biological Control*, 42(3), 274-280. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.05.017>
- Polat Akköprü, E. (2018). The effect of some cucumber cultivars on the biology of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Phytoparasitica*, 46(4), 511-520. <https://doi.org/10.1007/s12600-018-0689-z>
- Prado, S. G., Jandricic, S. E. et Frank, S. D. (2015). Ecological Interactions Affecting the Efficacy of *Aphidius colemani* in Greenhouse Crops. *Insects*, 6(2), 538-575. <https://doi.org/10.3390/insects6020538>
- Pu, D., Zheng, Z., Liu, H., Wang, X., Wu, X., Chen, Y., Deng, J., Chen, X. et Li, Y. (2019). Development and reproduction of the hoverfly *Eupeodes corollae* (Diptera: Syrphidae). *SDRP Journal of Earth Sciences et Environmental Studies*, 4(4), 654-660. <https://doi.org/10.25177/JESES.4.4.RA.519>
- Rabasse, J.-M. et Van Steenis, M. J. (1999). Biological Control of Aphids. Dans R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J. C. Van Lenteren et Y. Elad (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 235-243). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5\\_16](https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_16)
- Rezende, B. L. A., Cecílio Filho, A. B., Barros Júnior, A. P., Porto, D. R. Q. et Martins, M. I. E. G. (2011). Economic analysis of cucumber and lettuce intercropping under greenhouse in the winter-spring. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias*, 83(2), 705-717. <https://doi.org/10.1590/s0001-37652011000200028>
- Riddick, E. W. et Simmons, A. M. (2014). Do plant trichomes cause more harm than good to predatory insects? *Pest Management Science*, 70(11), 1655-1665. <https://doi.org/10.1002/ps.3772>

- Rodríguez-Gasol, N., Alins, G., Veronesi, E. R. et Wratten, S. (2020). The ecology of predatory hoverflies as ecosystem-service providers in agricultural systems. *Biological Control*, 151, 104405. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104405>
- Sadeghi, H. (2002). The Relationship Between Oviposition Preference and Larval Performance in an Aphidophagous Hover Fly, *Syrphus ribesii* L. (Diptera: Syrphidae). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 4(1), 1-10.
- Sadeghi, H. et Gilbert, F. (2000a). Aphid suitability and its relationship to oviposition preference in predatory hoverflies. *Journal of Animal Ecology*, 69(5), 771-784. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00433.x>
- Satar, S., Kersting, U. et Uygun, N. (2008). Effect of temperature on population parameters of *Aphis gossypii* Glover and *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) on pepper. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115(2), 69-74. <https://doi.org/10.1007/BF03356241>
- Scholz, D. et Poehling, H.-M. (2000). Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94(2), 149-158. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00615.x>
- Sobhani, M., Madadi, H. et Gharali, B. (2013). Host plant effect on functional response and consumption rate of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) feeding on different densities of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Crop Protection*, 2(3), 375-385.
- Sutherland, J. P., Sullivan, M. S. et Poppy, G. M. (2001). Oviposition behaviour and host colony size discrimination in *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91(5), 411-418. <https://doi.org/10.1079/ber2001117>
- Vanhaelen, N., Haubruge, E., Gaspar, C. et Francis, F. (2001). Oviposition preferences of *Episyrphus balteatus*. *Mededelingen (Rijksuniversiteit Te Gent. Fakulteit Van De Landbouwkundige En Toegepaste Biologische Wetenschappen)*, 66(2a), 269-275.
- Verheggen, F. J., Capella, Q., Schwartzberg, E. G., Voigt, D. et Haubruge, E. (2009). Tomato-aphid-hoverfly: a tritrophic interaction incompatible for pest management. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(3), 141-149. <https://doi.org/10.1007/s11829-009-9065-8>
- Widstrom, N. W., Mcmillian, W. W. et Wiseman, B. R. (1979). Ovipositional Preference of the Corn Earworm and the Development of Trichomes on Two Exotic Corn Selections. *Environmental Entomology*, 8(5), 833-839. <https://doi.org/10.1093/ee/8.5.833>
- Yano, E. (2019). Functions of banker plants for biological control of arthropod pests in protected culture. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 14(006). <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914006>

## CHAPITRE 4

### SPOTLIGHT ON *EUPEODES AMERICANUS*: OVIPOSITION AND FERTILITY UNDER HPS- AND FULL SPECTRUM LED-EXTENDED PHOTOPERIOD IN NORTHERN GREENHOUSES

Noémie Gonzalez, Rosemarije Buitenhuis et Éric Lucas

Gonzalez, N., Buitenhuis, R., & Lucas, E. (2023). Spotlight on *Eupeodes americanus*: Oviposition and fertility under HPS-and full spectrum LED-extended photoperiod in northern greenhouses. *Biological Control*, 187, 105382. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105382>

## Abstract / Résumé

In northern temperate regions, high-pressure sodium vapor (HPS) or light-emitting diode (LED) lights for supplemental lighting in winter greenhouses are used to extend the photoperiod and increase plant production. These different greenhouse light treatments influence crop pests and their natural enemies. In this study, different greenhouse light treatments were evaluated for their effect on the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera: Aphididae) and its predator the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae). In particular, the development of *M. persicae* and the oviposition and egg hatchability of *E. americanus* were studied under three light treatments in winter greenhouse: 1) short photoperiod of natural sunlight, and extended photoperiod using either 2) full spectrum LED or 3) HPS lights. The results showed that both extended photoperiod treatments significantly increased *M. persicae* population growth by 103-130%, after 12 days compared to short photoperiod of sunlight. Compared to the winter short photoperiod of sunlight, extending the photoperiod did not affect the oviposition of female hoverflies in terms of fecundity, fertility, and niche use (i.e., position of eggs on the plant). Nevertheless, extended photoperiod significantly increased the egg hatchability of *E. americanus* by 9% (HPS) and 16% (LED) compared to short photoperiod of sunlight. This treatment had the highest proportion of unhatched eggs (13%). Finally, LED lights decreased the proportion of unhatched eggs by 71% compared to HPS lights. This study, therefore, confirms the potential of the American hoverfly as a biological control agent in winter greenhouses, both with or without artificial light.

Keywords: Photoperiod ; Aphid ; Syrphidae ; Oviposition ; *Myzus persicae* ; Greenhouse crops

Dans les régions tempérées du nord, des lampes à vapeur de sodium à haute pression (HPS) ou à diodes électroluminescentes (DEL) pour un éclairage supplémentaire dans les serres d'hiver sont utilisées pour prolonger la photopériode et augmenter la production végétale. Ces différents traitements lumineux dans les serres influencent les ravageurs des cultures et leurs ennemis naturels. Dans cette étude, différents traitements de lumière en serre ont été évalués pour leur effet sur le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera : Aphididae) et sur son prédateur, le syrpe d'Amérique, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera : Syrphidae). En particulier, le développement de *M. persicae* ainsi que la ponte et l'éclosion des œufs d'*E. americanus* ont été étudiés sous trois traitements lumineux en serre d'hiver : 1) une courte photopériode de lumière naturelle et une photopériode prolongée en

utilisant soit 2) des LED à spectre complet ou 3) Lumières HPS. Les résultats ont montré que les deux traitements à photopériode prolongée augmentaient de manière significative la croissance de la population de *M. persicae* de 103 à 130 %, après 12 jours, par rapport à une courte photopériode de lumière solaire. Comparativement à la courte photopériode hivernale de lumière solaire, l'extension de la photopériode n'a pas affecté la ponte des syrphes femelles en termes de fécondité, de fertilité et d'utilisation de la niche (c'est-à-dire la position des œufs sur la plante). Néanmoins, une photopériode prolongée a augmenté de manière significative le taux d'éclosion des œufs d'*E. americanus* de 9 % (HPS) et de 16 % (LED) par rapport à une photopériode courte de lumière solaire. Ce traitement présentait la plus forte proportion d'œufs non éclos (13 %). Enfin, les lumières LED ont réduit la proportion d'œufs non éclos de 71 % par rapport aux lumières HPS. Cette étude confirme donc le potentiel du syrphe américain comme agent de lutte biologique dans les serres d'hiver, avec ou sans lumière artificielle.

Mots-clés: Photopériode ; Puceron ; Syrphidae ; Oviposition ; *Myzus persicae* ; cultures sous serre

#### 4.1 Introduction

In greenhouses, several advances in light technology have been developed to optimize plant production and increase yield (Hemming, 2009 ; Verheul *et al.*, 2022). Light can be modified either by using photosensitive covers (Johansen *et al.*, 2011 ; Lopez-Marín *et al.*, 2019 ; Yáñez Díaz *et al.*, 2021) or by adding artificial lighting (Johansen *et al.*, 2011 ; Vänninen *et al.*, 2010). Greenhouse ornamental growers in northern temperate regions such as northeastern North America or Scandinavia tend to use supplemental lighting in winter to increase production (Dorais, 2003 ; Vänninen et Johansen, 2005). In 2015, nearly 40% of the areas specializing in greenhouse vegetables in Quebec, Canada were using artificial lighting during winter months (Ministère de l'Agriculture and des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), 2018). High-pressure sodium vapor (HPS) lamps are the dominant light source currently installed in greenhouses (Marcelis *et al.*, 2019 ; Moe *et al.*, 2006 ; Viršilė *et al.*, 2017), but only 35-40% of the photons released by HPSs are located in the Photosynthetically Active Radiation (PAR), which represent the portion of the light spectrum utilized by plants for photosynthesis (Katzin *et al.*, 2020). Consequently, many studies have focused instead on the use of light-emitting diode (LED) lights to deliver a relatively specific light spectrum used by plants and reduce energy consumption (Bantis *et al.*, 2018 ; Davis et Burns, 2016 ; Harjunowibowo *et al.*, 2018 ; Katzin *et al.*, 2020 ; Singh *et al.*, 2015). However, having a higher cost of lighting installation (initial capital cost), LEDs are currently less used by producers despite their great potential (Kowalczyk *et al.*, 2020 ; Mitchell *et al.*, 2012 ; Nelson et Bugbee, 2014).

Arthropods perceive light through photoreceptor cells located in the retina of their compound eyes (Döring et Chittka, 2007 ; Klowden, 2007 ; Mizunami, 1994). They are sensitive to wavelengths ranging from UV light to red for some insects (Prokopy et Owens, 1983 ; Qiu et Arikawa, 2003) and can detect polarized light (Klowden, 2007) or even measure photoperiodic time (Nunes et Saunders, 1999). The light can thus have direct effects on insects and their biological clock (Johansen *et al.*, 2011). The light environment created by a combination of artificial lighting and sunlight may influence arthropods not only directly but also indirectly through changes in the physical and biochemical traits of plants (Davis et Burns, 2016 ; Johansen *et al.*, 2011 ; Lazzarin *et al.*, 2021 ; Maeda *et al.*, 2000 ; Vänninen *et al.*, 2010, 2012). For example, light can affect morphology features in plants such as leaf thickness or trichomes density which can subsequently impact insects (Vänninen *et al.*, 2010).

Among the arthropods found in greenhouses, aphids are major pests (Knapp *et al.*, 2020 ; Rabasse et Van Steenis, 1999). Notably, the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera: Aphididae) is one of the most important agricultural pests in the world, particularly in greenhouse sweet pepper crops (Cantó-Tejero *et al.*, 2022b ; Van Emden et Harrington, 2017 ; Kumar et Gavkare, 2014) but also in many others vegetable and ornamental crops (Van Emden et Harrington, 2017). This specie also possesses the ability to infest sweet peppers in winter or spring greenhouses (Gilkeson et Hill, 1987 ; Satar *et al.*, 2008). Biological control is commonly used to control aphids (Blümel, 2004), but many natural enemies used to manage pests are known to be affected by light. The artificial light environment of greenhouses can influence activities such as parasitism (Zilahi-Balogh *et al.*, 2006, 2009), predation (Takabayashi *et al.*, 1994 ; Maeda *et al.*, 2000 ; Zilahi-Balogh *et al.*, 2007 ; Ogino *et al.*, 2016 ; Park *et al.*, 2022), oviposition (Zilahi-Balogh *et al.*, 2007), reproduction, development (Stack et Drummond, 1997 ; Suzuki *et al.*, 2007 ; Nissinen *et al.*, 2017 ; Pakyari et McNeill, 2020), survival (Ogino *et al.*, 2016 ; Park *et al.*, 2022), location of the host and photoperiodic rhythms of both pests and beneficials (Johansen *et al.*, 2011). Li et Margolies (1991) also demonstrated that light affects the positioning of pest mites on plants (migration from the upper to the lower surface of the leaf in the presence of light). Therefore, it is possible that additional artificial light influences microhabitat selection on plants by pests and natural enemies (upper or underside surface of leaves, stems, apices, and fruits) (Jansen et Stamp, 1997 ; Cisneros et Rosenheim, 1998).

Studies have been carried out to determine the influence of LEDs on the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday, 1834 (Hymenoptera: Braconidae) and its host, *M. persicae* (Cochard *et al.*, 2017, 2019a, 2019b). Shorten the photoperiod decreased the activity of the parasitoid, including the rate of parasitism and the

oviposition of females (Cochard *et al.*, 2019b). Furthermore, the biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847) (Diptera: Cecidomyiidae), generalist predator capable to attack *M. persicae*, can not be used in winter because it diapauses during these months (Gilkesson et Hill, 1986 ; Hofsvang et Hågvar, 1982 ; Yamane *et al.*, 2012). Therefore, the development of new biological control agents that are effective under short photoperiods is necessary to improve aphid control and prevent crop losses.

The aphidophagous larval stage of the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), shows high potential to control aphids, particularly the foxglove aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach, 1843) (Hemiptera: Aphididae) in greenhouse crops (Bellefeuille *et al.*, 2021). Previous research at the Biocontrol Laboratory of Université du Québec à Montréal (UQAM) on *E. americanus* has shown that this species remains efficient at low temperatures (12, 15, and 18°C.), e.g., for flight, oviposition, and predation activities (Bellefeuille *et al.*, 2019), which potentially enables its use in winter greenhouse crops.

The aim of the study is therefore to evaluate the effect of different greenhouse light treatments on *M. persicae* development and more particularly on the oviposition and egg hatchability of its predator, *E. americanus*. Our first objective was to determine whether short winter photoperiods (changes in the quantity of light) negatively affected aphids and *E. americanus* compared to an extended photoperiod (16L:8D). Our second objective was to investigate whether LED or HPS lights (changes in the spectral quality of light, wavelengths) used to lengthen the photoperiod in winter affected aphids and *E. americanus* differently.

## 4.2 Materials and Methods

### 4.2.1 Plants

Green sweet pepper plants, *Capsicum annuum* L., 1753 (Solanaceae) (cv. hybrid Aristotle X3R, Norseco) were sown and grown in the greenhouses of Université du Québec à Montréal (UQAM) at 25° C during the day, 19° C at night, and 60% RH and 16L:8D under HPS lights. Seedlings were transplanted in plastic pots (13 × 13 cm). The plugs and substrate used were a humus content potting mix enriched with compost (Garden soil, Fafard) and mixed half-half with Pro-Mix® BX Mycorrhizae. The plants were watered as needed and provided weekly with a fertilizer (20–20–20 NPK). No chemical insecticides were applied to the plants.



#### 4.2.2 Insect rearing

All insect colonies were kept at UQAM in the biocontrol laboratory. Green peach aphids (*M. persicae*) were collected on eggplant in a Québec greenhouse, Canada in 2016. The colony was reared on pepper plants in a 35 × 35 × 35 cm cage kept in a growth chamber at 24°C, with a 16L:8D photoperiod (Philips 800 Series 32 Watt fluorescent bulbs, F32T8/TL841) and 70% relative humidity (RH). Wild adults of *E. americanus* were collected on Phlox sp. (L.) in Sainte-Agathe-de-Lotbinière (N 46 ° 23'726", W 71 ° 21'446"), Québec, Canada in 2014. Hoverfly colonies were refreshed yearly with new wild individuals (Skevington *et al.*, 2019). *Eupeodes americanus* routine rearing was done as described in Ouattara *et al.*, (2022).

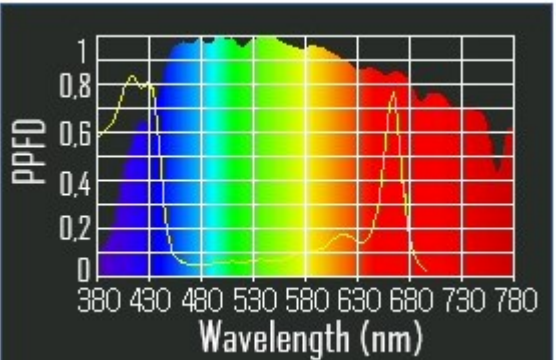
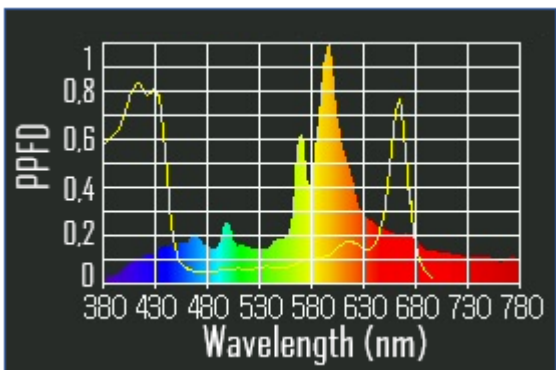
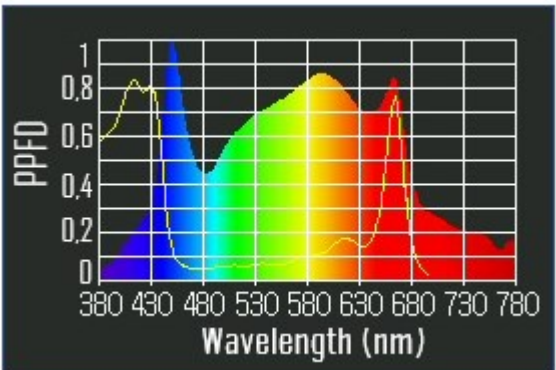
All female hoverflies used in this experiment were one week old (corresponding to maximum pre-oviposition period) (Ouattara, personal communication). Before their introduction in experiment units, newly emerged hoverflies were put together in a insect-proof screen cage (allowing light to pass through) measuring 30x30x60 cm for one week at a ratio of 2 males to 3 females in order to avoid harassment by males for reproduction. This type of screen cage was installed under each light treatment to be sure that the females used were in their respective experimental light treatment during mating and preoviposition period. The hoverflies were left in groups so that each female copulated with several males, which reduced the probability of using an unfertilized female for a test, in the event of a dysfunctional male. They were fed with one artificial flower and mixture of sugar: water (1:10 v/v) in a small cup with a roll of dental cotton sticking out of the lid for feeding the adult hoverfly. The artificial flower was made of a wooden stick with a cotton pad at its end, soaked in a mixture of water and honey (3:1 v/v), and covered with pollen (Miel Gauvin Inc., Saint-Hyacinthe, Canada). One broad bean plant infested with pea aphids was also placed in the center of the cage because the presence of an oviposition stimulus was proven to be necessary for hoverflies to lay fertile eggs and avoid the resorption of eggs (Branquart et Hemptinne, 2000 ; Orengo-Green *et al.*, 2022).

#### 4.2.3 Light sources and greenhouse experimental design

All experiments were done in a greenhouse of UQAM set up at 24° C during the day, 19° C at night, and 60% RH. The experimental design tested three different light treatments: 1) sunlight only, 2) sunlight with HPS light extended photoperiod, and 3) sunlight with full spectrum LED light extended photoperiod. Characteristics of light spectra of the different light sources are found in Table 4.1. These three treatments were separated on the greenhouse tables by polyethylene tarps opaque to light (Groupe Horticole Ledoux inc, QC, Canada, Model 140-110-011000). Finally, in each section, wooden cages (91 × 91 × 61 cm) covered

with insect-proof screen with a corrugated plastic panel base (Coroplast) and a door fastened by hook and loop tape for access to plants were used as experimental units for the experiments (Figure 4.1).

Table 4.1: Characteristic of light spectra of light sources used for the experiment. Data were collected with the LI-180 Spectrometer (LI-COR Inc., USA) at the plant level (100 cm from the lights). The yellow line is the reference spectrum for chlorophyll a (420 and 660 nm) and b (435 and 643 nm) for blue and red wavelengths. It is internal to the spectrometer, please disregard it.

Light source	Light spectrum	Red to blue ratio in light spectrum (R/B)
Sunlight		1.51
HPS light		2.94
LED light		1.95

HPS, high-pressure sodium ; LED, light-emitting diode ; PPFD, Photosynthetic Photon Flux Density.

The HPS lights were those already used in the greenhouses of UQAM with GE High-Pressure Sodium HID Light Bulbs (Model Lucalox™ PSL 750W) and adjusted to a photoperiod of 16L:8D. Full spectrum LED growth lights used were supplied by Futur Vert, QC, Canada (Model FKX10 330W) and adjusted to a photoperiod of 16L:8D. LED lights were adjusted to obtain an identical light intensity to HPS lights at the top of the plants which was between 300 to 350  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  depending on the distribution of the experimental units below the lamps (measured with the LI-180 Spectrometer (LI-COR Inc., USA)). To minimise any bias arising from variation in different lights of the same type and the effect of positioning in the greenhouse, two temporal blocks were carried out with different sets of lights and the arrangement of the sections on the greenhouse table (Block 1 from 15 December 2021 to 19 January 2022, and Block 2 from 19 January 2022 to 15 February 2022) (Figure 4.1). During the first block, the mean photoperiod in Montréal, QC, Canada was 8.49 hours of light per day (at 45.5°N, -73.5°W <http://www.sunrisesunset.com/custom.asp>, 2022). During the second block, it was 9.46 hours of light per day. Light intensity in the sunlight treatment was around 95  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  during a clear sky day and measured with the LI-180 Spectrometer (LI-COR Inc., USA). HOBO® Data Loggers were used to measure the local temperature under each light source at the level of the plants to find out if the heat produced by the lamps could have an effect (every 15 min for 15 days during the second block).

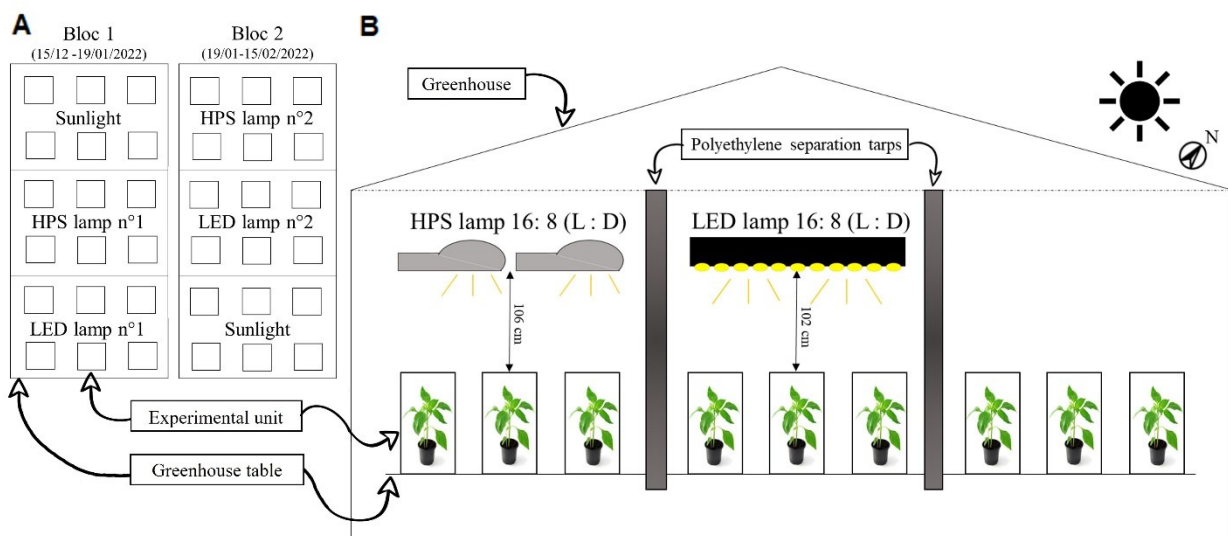


Figure 4.1: Experimental design carried out in the greenhouse. (A) Top view of the greenhouse table representing the locations of treatments for two blocks, (B) Lateral view of the greenhouse with multiple experimental units containing one pepper plant in which *M. persicae* or *E. americanus* experiments were carried out. Three light treatments were tested, 1) short photoperiod of sunlight, 2) short photoperiod

extended with LEDs and 3) short photoperiod extended with HPSs (16:8 (L:D)). Each treatment was separated by an opaque polyethylene tarp.

#### 4.2.4 Effect of light treatments on aphids

The effect of light treatment on *M. persicae* population growth was evaluated in the wooden cages described as an experimental unit. In each cage, a green sweet pepper plant with 6-7 leaves was inoculated with 10 third instar aphid nymphs. The number of aphids per plant was then counted at different time intervals: 3, 5, 8, 10, and 12 days after inoculation. The counting was done starting from the bottom of the plant and going up to avoid any oversight. Aphids falling at the bottom of the cage were also counted. The location of aphid colonies on the plant was also observed at the end of the experiment. The presence or absence of aphids on the apex, the stem, the leaf underside and upperside per plant was also noted. Thus, a percentage of plants with aphids at different positions on the plant was obtained. Each light treatment had 15 replicates, i.e., experimental units (N=270).

#### 4.2.5 Effect of light treatments on *E. americanus* oviposition and egg hatchability

The effect of light treatment on *E. americanus* oviposition was also evaluated in the wooden cages described as an experimental unit. In each cage, a green sweet pepper plant with 6-7 leaves was inoculated using a brush with 100 *M. persicae* of mixed developmental stages from 1st-instar nymphs to adults chosen as uniformly as possible between repetitions. Such a high number of aphids was chosen to better study oviposition since some hoverflies prefer to lay eggs on plants with high densities of aphids (Almohamad *et al.*, 2009). A single female hoverfly was released in each cage, and each plant was provided with an artificial flower as described above and a mixture of sugar: water (1:10 v/v).

After three days, the female was removed from the cage (all females were alive and laid eggs) and the experimental unit was left in the same conditions for two additional days corresponding to the time necessary for the hatching of the eggs (Ouattara *et al.*, 2022). At the end of these two days, the eggs were counted to calculate the fecundity per female (i.e., number of eggs laid in 72h). More specifically, all aerial parts of plants were inspected under a stereo microscope and the eggs were classified into three different categories: hatched eggs, unhatched eggs, and cannibalized eggs. The hatched eggs are recognizable because there remains an empty envelope, open from below. Unhatched eggs are identified as an egg filled with a white liquid visible after puncturing the egg with a needle. Finally, cannibalized eggs are dried eggs that have been fed upon by a hoverfly larva and have a hole (see explanatory pictures in Figure 4.2). The proportion of eggs in each category was calculated as the number of successfully hatched eggs,

unhatched eggs or cannibalized eggs divided by the total number of eggs. Since the larvae are not a reliable indicator because of their mobility, the fertility per female was determined as the number of hatched eggs which correspond to the number of larvae produced per female (there is only one larva per egg). Finally, the position of eggs on the plant was also recorded at the end of the experiment. The presence or absence of eggs on the apex, the stem, the leaf underside and upperside of each plant was noted. Thus, a percentage of plants with *E. americanus* eggs at different positions on the plant was obtained. Once again, each light treatment had 15 replicates.



Figure 4.2: Morphology of the different egg types of *E. americanus* (A) hatched egg, (B) unhatched egg, and (C) cannibalized egg (pictures taken with Digital MicroscopeVHX-6000 series, Keyence).

#### 4.2.6 Data analysis

Statistical analyses were carried out with R 4.0.5 software (R Core Team, 2021). Because data were not normally distributed and violates homoscedasticity even after transformations, temperatures under each light source were compared using a Kruskal-Wallis test, and a Dunn's multiple comparison test was used to identify treatments that were significantly different from each other. The number of *M. persicae* over time for each light treatment were square-root transformed to achieve normality (Ives, 2015) and then were analyzed using a linear mixed-effects model ('lme4' package in R) (Bates *et al.*, 2015) with time and treatment as fixed explanatory variables and experimental unit as a random factor. The validation of the model was done with Shapiro tests and Q-Q plots for the normality of residuals. Pairwise comparisons were made using the estimated marginal means method of the 'emmeans' package (Length, 2022) using a Bonferroni method for p-value estimation for significance among treatments. The total number of eggs laid by *E. americanus* and the number of hatched eggs were square-root transformed and then tested by one-way analysis of variance (ANOVA) with light treatment as the explanatory variable. A Tukey's HSD test was used to identify light treatments that were significantly different from each other. The percentage of plants with aphids or *E. americanus* eggs at different positions on the plant were both analyzed with Fisher's exact tests and a Bonferroni adjustment was used to reduce errors caused by multiple comparisons. Finally, a contingency table containing the egg hatchability data (hatched, unhatched, and cannibalized) was created and analyzed with a Chi-squared goodness-of-fit test and multiple comparisons with a Holm p-value adjustment method. Assumptions for parametric analyses were fulfilled following a Shapiro-Wilk test of normality ( $p > 0.05$ ). The homoscedasticity of the residuals was verified with the inspection of diagnostic plots (residuals vs. fitted, normal QQ plot, scale location, constant leverage). For each test, the significance level was set at  $\alpha = 0.05$ . All analyses were validated by the Consulting Service in Data Analysis (SCAD) at UQAM.

### 4.3 Results

#### 4.3.1 Temperatures under each light treatment

During the day, temperatures were highest under HPS lights, followed by LED lights, and coolest under short photoperiod of sunlight, with all pairwise comparisons being statistically significant (Table 4.2, respectively  $p < 0.0001$ ,  $p < 0.0001$ , and  $p < 0.0001$ ). Note that the large number of samples ( $n=677$  for night data, and  $n=672$  for day data) enables detection of very small effects statistically. Effectively, the

difference between the highest and lowest mean temperature during the day was only 2.6°C (HPS vs sunlight) and 0.8°C during the night (LED vs sunlight) (Table 4.2).

Table 4.2: Mean day and night temperatures (°C degrees) under each light source, measured with HOBO® Loggers during 15 days. The letters indicate the significant differences between light sources with an alpha = 0.05 (Kruskal-Wallis test).

Time of the day	Treatment	Temperatures ± SE	Kruskal-Wallis test
Day (8 a.m to 8 p.m)	Sunlight	21.7 ± 0.1	a
	HPS	24.3 ± 0.1	b
	LED	22.9 ± 0.1	c
Night (8 p.m to 8 a.m)	Sunlight	18.4 ± 0.1	a
	HPS	19.1 ± 0.1	a
	LED	19.2 ± 0.1	b

#### 4.3.2 Effect of light treatment on aphids

During the experiments, the different light source treatments had no effect on the plant's morphology in terms of color changes, morphological modifications, and development (major elongation, rolling of leaves, leaf color changes or stunted growth).

Aphid population growth differed significantly among light treatments (Figure 4.3). There was no difference in population growth under extended photoperiod whether it was with LED or HPS lights (t ratio = -0.716, p = 0.756). After 10 days of infestation, the aphid population was nearly significantly higher under LED lights than sunlight only (t ratio = 2.274, p = 0.071). This trend continued so that at the end of the experiment (at 12 days), the population of *M. persicae* under LED lights was significantly higher by 130% than under short photoperiod of sunlight (t ratio = 3.012, p = 0.012) and the difference under HPS lights was close to significant (103% higher, t ratio = 2.297, p = 0.067).

At the end of the 12 days, aphids were found on every part of the pepper plant: apex, leaf underside, leaf upperside, and stem. The percentage of plants with aphids on the four different plant parts did not differ between the different light treatments (respectively, p = 0.33, p = 1, p = 1, and p = 0.46). Both in the HPS light treatment and the sunlight treatment, the percentage of plants with aphids on the stem was significantly lower compared to the apex, leaf under and upperside (respectively p < 0.0001, p < 0.0001, p < 0.0001 and p = 0.0001, p < 0.0001, p < 0.0001). Under LED lights, the percentage of plants with aphids



on the stem was significantly lower compared to the leaf under and upperside, but not compared to the apex (respectively,  $p = 0.0003$ ,  $p = 0.003$ , and  $p = 0.16$ ).

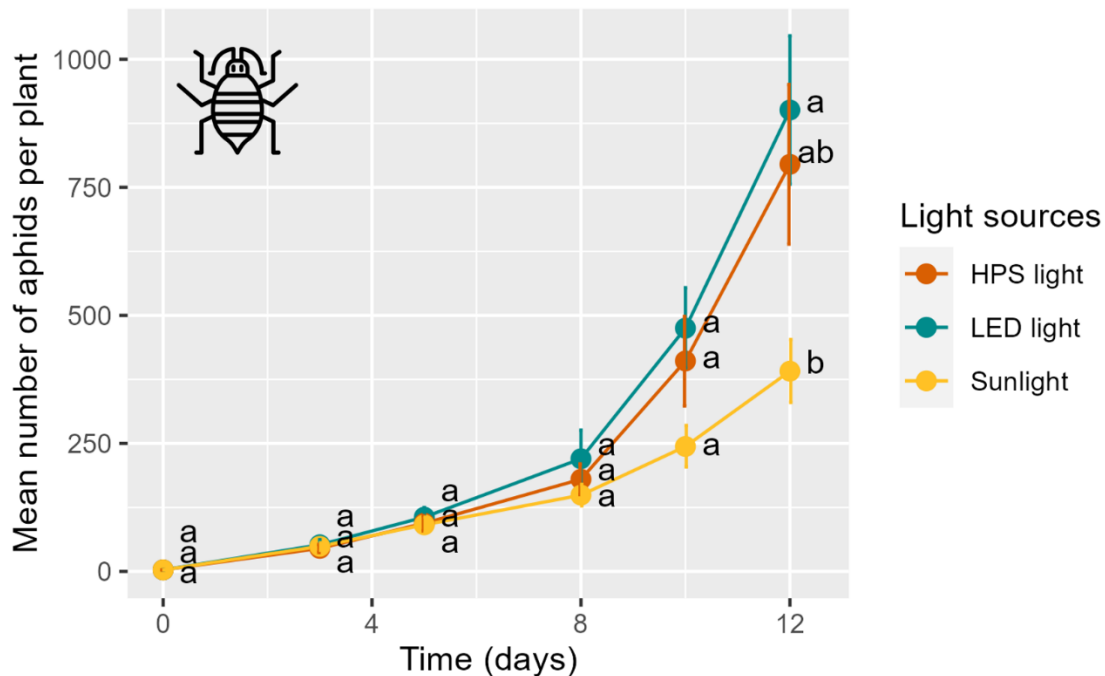


Figure 4.3: Mean number of *M. persicae* aphids per pepper plant from 0 to 12 days after ten nymphs were inoculated on each plant (no-choice experiment ;  $n = 15$  per treatment group). Plant replicates were either exposed to short photoperiod of sunlight or extended photoperiod using LED or HPS lights. The letters indicate the significant differences at each time point with an alpha = 0.05 (linear mixed-effects model). The lines represent the mean  $\pm$  SE.

#### 4.3.3 Effect of light treatment on *E. americanus* oviposition

All females laid eggs during the experiment. The fecundity (i.e., number of eggs laid in 72h) and the fertility (i.e., number of hatched eggs) of female hoverflies did not differ whatever the light treatment (respectively,  $F_{2,41}=0.56$ ,  $p=0.58$  and  $F_{2,41}=1.35$ ,  $p=0.27$ ) (Figure 4.4A and B).

Eggs were found on every part of the pepper plant: apex, leaf underside, leaf upperside, and stem, except under sunlight where no eggs were laid on the stem (Figure 4.5). Oviposition took place mostly on apex and leaf underside. Indeed, the percentage of plants with eggs laid on the stem was significantly lower than on the apex under each light treatment (respectively  $p < 0.0001$  ;  $p=0.0003$  and  $p < 0.0001$ ). Under short photoperiod of sunlight, the percentage of plants with eggs laid on the leaf upperside was also

significantly lower than on the apex ( $p = 0.038$ ). Finally, the position of eggs on the plant did not differ between the different light treatments (respectively,  $p = 0.32$ ,  $p = 0.34$ ,  $p = 0.93$ , and  $p = 0.14$ ) (Figure 4.5).

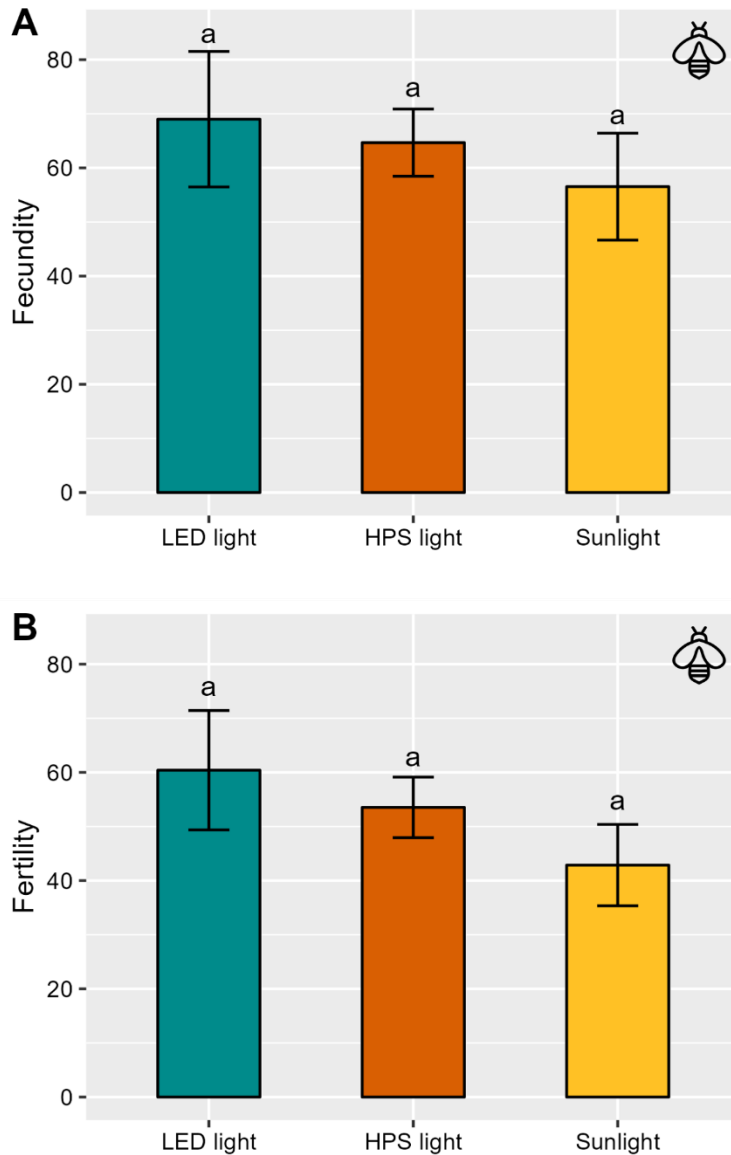


Figure 4.4: Oviposition of *E. americanus* under different light sources in the greenhouse, (A) fecundity (i.e., number of eggs laid in three days), and (B) fertility (i.e., number of hatched eggs) ( $n=15$ ). Plant replicates were either exposed to short photoperiod of sunlight or extended photoperiod using LED or HPS lights. The letters indicate the significant differences with an alpha = 0.05 (ANOVA followed by Tukey's HSD test). The lines represent the mean  $\pm$  SE.

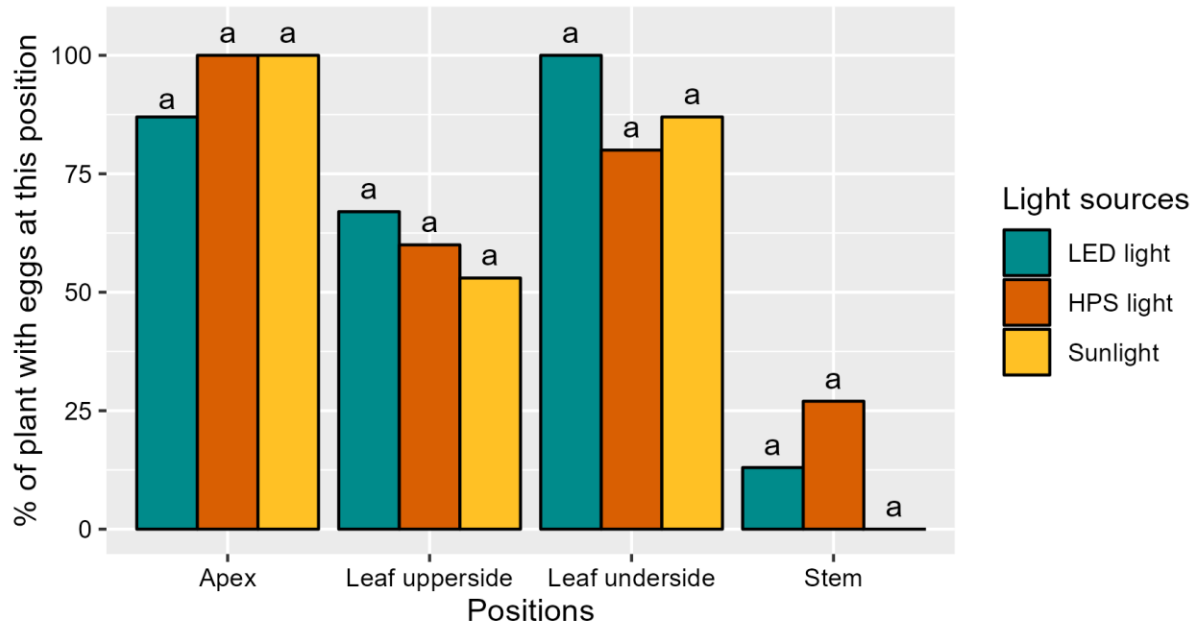


Figure 4.5: Percentage of plants with eggs of *E. americanus* at different positions on the pepper plant depending on light sources used in the greenhouse (n = 15). The letters indicate the significant differences between light treatment with an alpha = 0.05 (Fisher's exact tests with Bonferroni correction).

#### 4.3.4 Effect of light treatment on *E. americanus* egg hatchability

The relative percentage of *E. americanus* eggs that were either hatched, unhatched or cannibalized differed among the light treatments ( $\chi^2= 83.5$ ,  $p < 0.0001$ ) (Figure 4.6). First, the percentage of hatched eggs was significantly higher by 9 and 16 % under HPSs and LEDs extended photoperiod compared to short photoperiod of sunlight (respectively, 83%, 88%, and 76%,  $p < 0.0001$  and  $p < 0.0001$ ). Conversely, the percentage of unhatched eggs was significantly lower by 46 and 85% under HPS and LED than under sunlight (respectively, 7%, 2%, and 13%,  $p < 0.0001$  and  $p = 0.020$ ). Using LED instead of HPS also decreased by 71% the percentage of unhatched eggs ( $p < 0.0001$ ). Finally, the percentage of cannibalized eggs was the same whatever the light treatment ( $p = 1$ ).

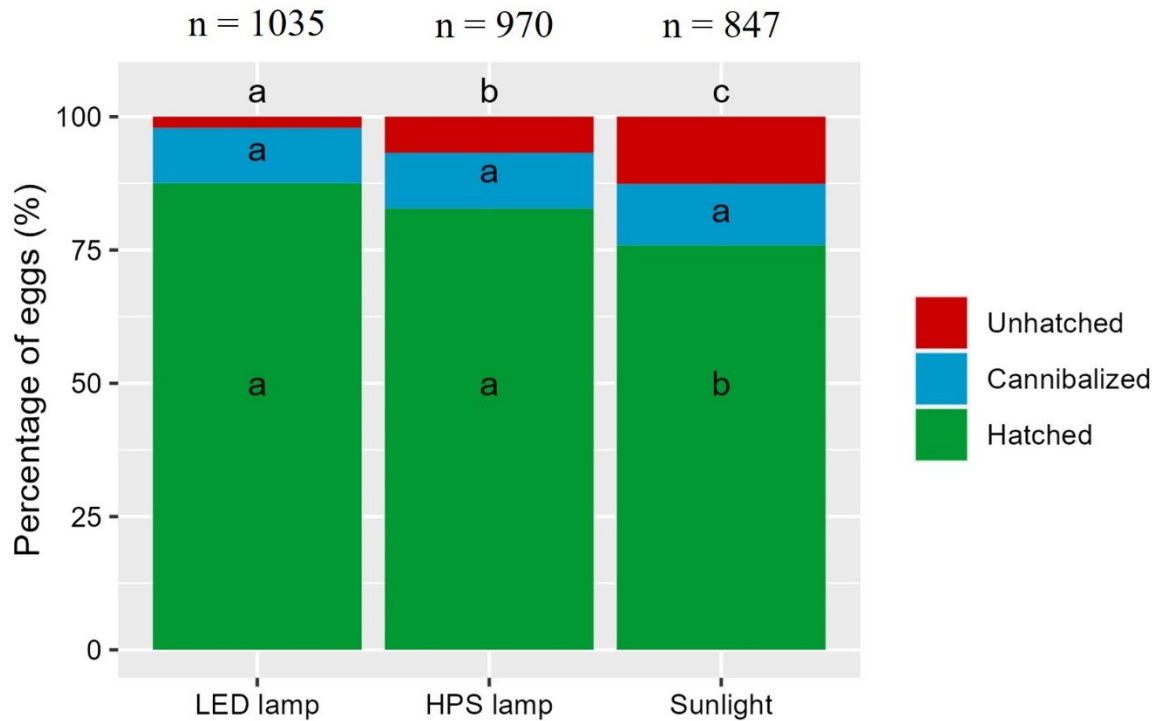


Figure 4.6: Fate of eggs depending on light sources used in the greenhouse: hatched, unhatched, or cannibalized eggs. The letters indicate the significant differences between light sources with an alpha = 0.05 (Chi-squared goodness-of-fit test and multiple comparisons with Holm correction).

#### 4.4 Discussion

##### 4.4.1 Effect of light treatment on aphids

Insects living in the northern regions face a drastically reduced day length in winter. While no difference in morphology on plants was recorded during the experiment, our results showed that in a winter greenhouse crop, *M. persicae* population growth is slowed when reared under a short photoperiod of sunlight compared to an extended photoperiod using either HPS or full spectrum LED light. Though the difference in aphid population growth was not significantly different between HPS and the natural sunlight short photoperiod, the growth rate was nearly significantly lower in the sunlight treatment ( $p = 0.067$  and on the figure 4.3 with the means  $\pm$  SE). Further research with increased replication will be necessary to establish whether HPS does in fact enhance aphid population growth. The use of artificial light in winter greenhouses is therefore favorable to the development of aphid pests, which should be considered when planning aphid control.

Two main hypotheses may explain the difference observed in aphid populations: temperature and diurnality. Our data showed that day temperatures at the plant level were cooler under short photoperiod of sunlight (mean = 21.7°C, SE = 0.1) than extended photoperiod using HPS (mean = 24.3°C, SE = 0.1) and LED (mean = 22.9°C, SE = 0.1) (heat produced locally by the lamps). However, temperature is known to play a role in insect development (Davis *et al.*, 2006 ; Denlinger et Lee, 2010 ; Harrington et Stork, 1995 ; Ratte, 1985). Satar *et al.*, (2008) showed that the *M. persicae* development time is shorter as temperatures increase (20.0, 22.5, and 25.0°C) which could therefore explain why the use of LEDs and HPSs in greenhouses increased *M. persicae* population growth. In parallel, studies on the effects of photoperiod commonly focus on diapause, but very little research to date has looked at the effect of photoperiod on insect population growth rate (Goettel et Philogène, 1978 ; Kutcherov *et al.*, 2018). Our second hypothesis is that our results could be explained by the fact that aphids are diurnal insects and feed mostly during the day (Gomez *et al.*, 2006 ; Taylor *et al.*, 2012). Therefore, their rate of development may be partly linked to day length. Lastly, Dáder *et al.*, (2014) showed that *M. persicae* growth population was affected by light via key plant physiological factors such as carbohydrate accumulation and free amino acids content for example. Consequently, additional research is required to confirm whether photoperiod can similarly influence *M. persicae* through plant-mediated mechanisms.

Finally, in our study, the utilization of lights with a different light spectrum than natural sunlight, did not seem to reduce aphid development in the greenhouse as was seen for other light spectral quality changing technologies such as UV blocking net (Chyzik *et al.*, 2003 ; Legarrea *et al.*, 2012).

#### 4.4.2 Effect of light treatment on *E. americanus* oviposition and egg hatchability

The effect of light on aphidophagous hoverflies has also been poorly studied, which makes this study the first to evaluate the effect of supplemental light treatments on the American hoverfly, *E. americanus*. Our results show that *E. americanus* oviposition is not significantly affected by short photoperiods and females stay active in terms of fecundity, fertility, and niche use. Its egg hatchability also stayed relatively high, between 76% and 88% depending on the light treatment. *Eupeodes americanus*, therefore, shows great potential as a biological control agent available to growers during the winter months, with or without artificial supplemental light. It could fill the lack of aphid biocontrol agents available during this period (Hofsvang et Hågvar, 1982 ; Geiger *et al.*, 2009 ; Gilkeson et Hill, 1986 ; Wilson, 1966). Indeed, in Canada, the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) enters in diapause at 12L:12D and 14°C (Tougeron *et al.*, 2019) as well as the predator *A. aphidimyza* (21°C) (Gilkeson et Hill, 1986). Only one other

predator is commercially available during winter, *Micromus variegatus* (Fabricius, 1793) (Neuroptera: Hemerobiidae) which is part of the brown lacewings, known for their resistance to cold (extremely low threshold of 4.1°C for larvae) (Neuenschwander *et al.*, 1975).

Concerning hoverflies, shorter photoperiod (12L:12D, 25°C) significantly decreased the total fecundity of the hoverfly *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae) compared to longer photoperiod (14L:10D, 25°C) (Orengo-Green *et al.*, 2022). Hondelmann et Poehling (2007), also showed that lower photoperiod (11 L, 10 L, and 8 L) stopped almost completely the development of the ovaries of *Episyrphus balteatus* (DeGeer, 1776) (Diptera: Syrphidae) and for that reason decreased the oviposition compared to longer photoperiod. Our study shows therefore that *E. americanus* is less affected by photoperiod changes than other aphidophagous hoverfly species and that it is adapted to northern regions where the day length decreases greatly in winter. The different light treatments also had no impact on the microhabitat selection of *E. americanus*. This is related to the presence of aphids, mainly on the apex and undersides of the leaves, a behavior known to be greatly influenced by the presence or absence of light (Calabrese et Edwards, 1976).

Our study was also the first to evaluate the effect of HPS and full spectrum LED lights on aphidophagous hoverflies in greenhouses. The results showed that HPS and LED lights did not vary significantly in their effect on *E. americanus* in terms of fecundity, fertility, and niche use. This agrees with the literature where hoverflies were not negatively influenced by changes in the spectral quality of light (wavelengths received) (Amorós-Jiménez *et al.*, 2020). Indeed, Amorós-Jiménez *et al.*, (2020) proved that the use of photoselective nets (UV blocking nets) and the release of the hoverfly *S. rueppellii* were compatible strategies. On the contrary, studies proved that modifying the spectral quality of light using artificial lighting, whether full spectrum light or narrow-bandwidth light (NBL), can positively or negatively affects parasitoids (Cochard *et al.*, 2017, 2019a, 2019b ; Park *et al.*, 2023) and other natural enemies in a species-specific way (Meijer *et al.*, 2023 ; Ogino *et al.*, 2016 ; Park et Lee, 2021 ; Park *et al.*, 2023 ; Yáñez Díaz *et al.*, 2021). In terms of biological control, our results show on the contrary that the use of artificial lighting in greenhouses did not enhance the potential of *E. americanus* since fertility is equal between our treatments. The aphidophagous stage of *E. americanus* are larvae, therefore fertility is the suitable variable to measure the potential impact on aphid control. Future studies on the effect of light on the predation rate of *E. americanus* larvae should be done to test this last important variable in biological control. In parallel, in our results, the use of HPS and full spectrum LED significantly increased the proportion of hatched eggs compared to sunlight only.

LED lights even significantly decreased the percent of infertile eggs compared to HPS lights from 7% to 2%. Despite this difference, the overall fertility (larvae per female) did not differ. It means that in a biocontrol perspective this difference will not have a significant impact on aphid population. We can propose the hypothesis that in commercial rearing facilities during a specific period the exposition to artificial light may improve the syrphid production. However, this has to be cautiously studied in order to see whether this difference will be biologically significant. Since adding artificial light improved egg hatchability but not fertility, it means that a compensation must take place. In the literature, egg hatchability of hoverflies is influenced by photoperiod (Beck, 1980). A shorter photoperiod significantly decreased egg fertility and thus the hatching rate of the hoverfly *S. rueppellii* (Orengo-Green *et al.*, 2022). We can discard the hypothesis that this is due to a delay in egg maturation under short photoperiod of sunlight or HPS lights. In our study, eggs that failed to hatch were considered infertile, as they remained unhatched even after extending their incubation time under the same conditions for an additional 5 days (7 days in total after the last day of oviposition, data not shown). Therefore, *E. americanus* egg hatchability was clearly influenced by the spectral quality of light since a significant difference between LED and HPS lights was observed. Our second hypothesis is that it is due to a phenomenon called photoreactivation (reparation of deleterious effects of UVB by simultaneous or subsequent exposition to radiation of longer wavelength) that might be enhanced when using LEDs (Dulbecco, 1949 ; Kalthoff *et al.*, 1978 ; Kelner, 1949 ; Suzuki *et al.*, 2014). Indeed, in greenhouses, the solar radiation entering can range from 280 to 3000 nm (Lamnatou et Chemisana, 2013), which can include ultraviolet radiations (UV) (UVB: 280–320 nm and UVA: 320–380 nm) (Lopez *et al.*, 2017). Various studies have shown that UVB can have a negative impact on arthropod egg hatchability because of deleterious effects on embryonic development as in the cases of spider mites (Koveos *et al.*, 2017 ; Ohtsuka et Osakabe, 2009 ; Sakai et Osakabe, 2010 ; Sakai *et al.*, 2012 ; Suzuki *et al.*, 2014 ; Tian *et al.*, 2019), the sciarid *Sciarid ocellaris* (Diptera, Sciaridae) (Perondini, 1984) and chironomids in the genus *Smittia* (Kalthoff et Jäckle, 1982 ; Kalthoff *et al.*, 1978). Photoreactivation seems to be enhanced when organisms are exposed to blue light (350–450 nm) (Han et Kain, 1993 ; Kalthoff *et al.*, 1978 ; Sancar, 2003 ; Suzuki *et al.*, 2014). Because the spectrum of the LED light used in our study has a distinct peak in the blue compared to HPS which only has a peak in the orange (Table 4.1), LEDs could enhance photoreactivation (Suzuki *et al.*, 2014) and therefore explain why we found a significant decrease in egg infertility compared to HPSs. Proofs of deleterious effects of UVB on *E. americanus* eggs and the presence of a photoreactivation system must be studied to confirm this hypothesis. Actually, this presents a knowledge gap for all hoverfly species.

Our last hypothesis explaining why LED were better than HPS light in terms of egg infertility relates on tri-trophic interactions. On plant, no apparent major morphological changes were observed however, it is possible that physiological or minor morphological changes occurred under the different light treatments. Indeed, different photosynthetic characteristics of plants are known to be modified by LED lighting such as the contents of sugar types in leaves or plant emission of volatile organic compounds (VOCs) (Massa *et al.*, 2008 ; Meijer *et al.*, 2023 ; Pinho, 2008 ; Yeh et Chung, 2009). Such changes can have an impact on herbivory and on the prey which could impact the tri-trophic interactions: plant-pest-predator including factors like pest growth population, predator attraction or egg-laying choice (Vänninen *et al.*, 2010 ; Dáder *et al.*, 2014). Further research is therefore needed to verify if plant-mediated effects of artificial lighting take place depending on treatments and how they affect *M. persicae* and *E. americanus*.

Finally, in greenhouses, the position of the additional light source using LEDs can be top or intra-canopy illuminations (Gómez *et al.*, 2013 ; Joshi *et al.*, 2019). Goulard *et al.*, (2018) showed that the hoverfly *E. balteatus* is negatively affected by bottom compared to overhead lighting. Our study evaluated the impact of the modification of the light environment when the light source was placed above the organisms. Therefore, future studies should investigate the effect of modifying the position of LED lights on crop pests and natural enemies.

At temperate latitudes, photoperiod and temperature are the two main variables responsible for diapause in insects (Denlinger, 2022 ; Miki *et al.*, 2020 ; Pener, 1992). It would therefore be important to evaluate these conditions together and study the diapause induction of *E. americanus*, which would help to determine its limits of use and the possibility of cold storage and transport of this beneficial insect in the diapausing stage (Van Lenteren et Tommasini, 1999). Lastly, it should also be interesting to test the use of *E. americanus* in unheated greenhouses during winter where both low temperature and short photoperiod are present. This type of winter cultivation in unheated shelter is a growing trend particularly in Quebec and will require the development of adapted biological control programs. This could contribute to our results and recommendations on the use of American hoverfly in winter.

#### 4.5 Conclusion

In conclusion, this study provides new evidence on the compatibility of *E. americanus* as a biocontrol agent and current (HPS) and future (full spectrum LEDs) lighting techniques used in crops. Our findings suggest that the use of *E. americanus* is compatible in winter greenhouses with or without artificial lighting since



changes in light quantity but also in spectral quality did not negatively affect *E. americanus* oviposition in terms of fecundity, fertility, and niche use. Finally, further work is needed to confirm our results in commercial greenhouses.

#### 4.6 Acknowledgment

We thank Futur Vert, QC for providing us with the LED lights. We also thank the entire team from the 'Laboratoire de Lutte Biologique' and Jill Vandermeerschen for statistics advice. A special thanks to Maxime Lamonde-Dubé for her help to conduct the experiment and Morgane Canovas for her advises concerning LED lights and method. We also thank Dylan Hodgkiss for his help, especially for English corrections. We thank Applied Bio-nomics Ltd. for supporting this project. Funded in part by the Government of Canada under the Canadian Agricultural Partnership's AgriScience Program, a federal, provincial, territorial initiative.

#### 4.7 Author contributions

Noemie Gonzalez: Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing – original draft, Writing – review & editing. Rosemarije Buitenhuis: Conceptualization, Methodology, Supervision, Writing – review & editing, Funding acquisition. Eric Lucas: Conceptualization, Methodology, Supervision, Writing – review & editing, Funding acquisition.

#### 4.8 References

- Almohamad, R., Verheggen, F. et Haubruge, E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.
- Amorós-Jiménez, R., Plaza, M., Montserrat, M., Marcos-García, M. Á. et Fereres, A. (2020). Effect of UV-Absorbing Nets on the Performance of the Aphid Predator *Sphaerophoria rueppellii* (Diptera: Syrphidae). *Insects*, 11(3), 166. <https://doi.org/10.3390/insects11030166>
- Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N. et Radoglou, K. (2018). Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae*, 235, 437-451. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.058>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beck, S. D. (1980). *Insect Photoperiodism* (2 édition). Academic Press.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents

- Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8.  
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iey130>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2021). Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biological Control*, 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Blümel, S. (2004). Biological control of aphids on vegetable crops, Dans K.M. Heinz, R.G. Van Driesche, M.P. Parrella (dir.) *Biocontrol in protected culture* (p. 297-312). Ball Publishing.
- Branquart, E. et Hemptinne, J.-L. (2000). Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 97, 165-170. <https://doi.org/10.14411/eje.2000.031>
- Calabrese, E. J. et Edwards, L. J. (1976). Light and Gravity in Leaf-side Selection by the Green Peach Aphid, *Myzus persicae*. *Annals of the Entomological Society of America*, 69(6), 1145-1146.  
<https://doi.org/10.1093/aesa/69.6.1145>
- Cantó-Tejero, M., Guirao, P. et Pascual-Villalobos, M. J. (2022b). Aphicidal activity of farnesol against the green peach aphid – *Myzus persicae*. *Pest Management Science*, 78(6), 2714-2721.  
<https://doi.org/10.1002/ps.6902>
- Chyzik, R., Dobrinin, S. et Antignus, Y. (2003). Effect of a UV-deficient environment on the biology and flight activity of *Myzus persicae* and its hymenopterous parasite *Aphidius matricariae*. *Phytoparasitica*, 31(5), 467-477. <https://doi.org/10.1007/BF02979740>
- Cisneros, J. J. et Rosenheim, J. A. (1998). Changes in the Foraging Behavior, Within-Plant Vertical Distribution, and Microhabitat Selection of a Generalist Insect Predator: an Age Analysis. *Environmental Entomology*, 27(4), 949-957. <https://doi.org/10.1093/ee/27.4.949>
- Cochard, P., Galstian, T. et Cloutier, C. (2017). Light Environments Differently Affect Parasitoid Wasps and their Hosts' Locomotor Activity. *Journal of Insect Behavior*, 30(6), 595-611.  
<https://doi.org/10.1007/s10905-017-9644-y>
- Cochard, P., Galstian, T. et Cloutier, C. (2019a). The influence of light environment on host colour preference in a parasitoid wasp. *Ecological Entomology*, 44(1), 105-117.  
<https://doi.org/10.1111/een.12678>
- Cochard, P., Galstian, T. et Cloutier, C. (2019b). The proportion of blue light affects parasitoid wasp behavior in LED-extended photoperiod in greenhouses: Increased parasitism and offspring sex ratio bias. *Biological Control*, 133, 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.004>
- Dáder, B., Gwynn-Jones, D., Moreno, A., Winters, A. et Fereres, A. (2014). Impact of UV-A radiation on the performance of aphids and whiteflies and on the leaf chemistry of their host plants. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 138, 307–316.  
<https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.06.009>
- Davis, J. A., Radcliffe, E. B. et Ragsdale, D. W. (2006). Effects of High and Fluctuating Temperatures on *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 35(6), 1461-1468.

<https://doi.org/10.1093/ee/35.6.1461>

- Davis, P. A. et Burns, C. (2016). Photobiology in protected horticulture. *Food and Energy Security*, 5(4), 223-238. <https://doi.org/10.1002/fes3.97>
- Denlinger, D. L. (2022). *Insect Diapause*. Cambridge University Press.
- Denlinger, D. L. et Lee, R. E. Jr. (2010). *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge University Press.
- Dorais, M. (2003). The use of supplemental lighting for vegetable crop production: light intensity, crop response, nutrition, crop management, cultural practices. Canadian Greenhouse Conference, October 9, 2003, Toronto, Ontario.  
<http://www.agrireseau.qc.ca/legumesdeserre/Documents/CGC-Dorais2003fin2.PDF>
- Döring, T. F. et Chittka, L. (2007). Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1), 3-16. <https://doi.org/10.1007/s11829-006-9000-1>
- Dulbecco, R. (1949). Reactivation of Ultra-Violet-Inactivated Bacteriophage by Visible Light. *Nature*, 163(4155), 949-950. <https://doi.org/10.1038/163949b0>
- Geiger, F., Wäckers, F. L. et Bianchi, F. J. J. A. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, 54(4), 529-535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Gilkeson, L. A. et Hill, S. B. (1986). Genetic selection for and evaluation of non diapause lines of predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* (rondani) (diptera: cecidomyiidae). *The Canadian Entomologist*, 118(9), 869-879. <https://doi.org/10.4039/Ent118869-9>
- Gilkeson, L. A. et Hill, S. B. (1987). Release Rates for Control of Green Peach Aphid (Homoptera: Aphidae) by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) Under Winter Greenhouse Conditions. *Journal of Economic Entomology*, 80(1), 147-150.  
<https://doi.org/10.1093/jee/80.1.147>
- Goettel, M. S. et Philogène, B. J. R. (1978). Effects of photoperiod and temperature on the development of a univoltine population of the banded woollybear, *Pyrrharctia (Isia) isabella*. *Journal of Insect Physiology*, 24(6), 523-527. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(78\)90053-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(78)90053-7)
- Gómez, C., Morrow, R. C., Bourget, C. M., Massa, G. D. et Mitchell, C. A. (2013). Comparison of Intracanopy Light-emitting Diode Towers and Overhead High-pressure Sodium Lamps for Supplemental Lighting of Greenhouse-grown Tomatoes. *HortTechnology*, 23(1), 93-98.  
<https://doi.org/10.21273/HORTTECH.23.1.93>
- Gomez, S. K., Oosterhuis, D. M., Hendrix, D. L., Johnson, D. R. et Steinkraus, D. C. (2006). Diurnal pattern of aphid feeding and its effect on cotton leaf physiology. *Environmental and Experimental Botany*, 55(1), 77-86. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.10.001>
- Goulard, R., Verbe, A., Vercher, J.-L. et Viollet, S. (2018). Role of the light source position in freely falling hoverflies' stabilization performances. *Biology Letters*, 14(5), 20180051.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0051>

- Han, T. et Kain, J. M. (1993). Blue Light Photoreactivation in Ultraviolet-Irradiated Young Sporophytes of *Alaria esculenta* and *Laminaria saccharina* (phaeophyta). *Journal of Phycology*, 29(1), 79-81. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1993.tb00282.x>
- Harjunowibowo, D., Ding, Y., Omer, S. et Riffat, S. (2018). Recent active technologies of greenhouse systems: a comprehensive review. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 24(1). <https://nottingham-repository.worktribe.com/index.php/output/1218573/recent-active-technologies-of-greenhouse-systems-a-comprehensive-review>
- Harrington, R. et Stork, N. (1995). *Insects in a changing environment*. <https://www.osti.gov/biblio/285091>
- Hemming, S. (2009). Use of natural and artificial light in horticulture - Interaction of plant and technology. *Acta Horticulturae*, 907. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2011.907.1>
- Hofsvang, T. et Hågvar, E. B. (1982). Comparison between the parasitoid *Ephedrus cerasicola* Starý and the predator *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) in the control of *Myzus persicae* (Sulzer). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 94(1-5), 412-419. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1982.tb02587.x>
- Hondelmann, P. et Poehling, H.-M. (2007). Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124(2), 189-200. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00568.x>
- Ives, A. R. (2015). For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), 828-835. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12386>
- Jansen, M. P. T. et Stamp, N. E. (1997). Effects of light availability on host plant chemistry and the consequences for behavior and growth of an insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82(3), 319-333. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00146.x>
- Johansen, N. S., Vänninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I. et Shipp, L. (2011). In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. *Annals of Applied Biology*, 159(1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00483.x>
- Joshi, N. C., Ratner, K., Eidelman, O., Bednarczyk, D., Zur, N., Many, Y., Shahak, Y., Aviv-Sharon, E., Achiam, M., Gilad, Z. et Charuvi, D. (2019). Effects of daytime intra-canopy LED illumination on photosynthesis and productivity of bell pepper grown in protected cultivation. *Scientia Horticulturae*, 250, 81-88. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.02.039>
- Kalthoff, K. et Jäckle, H. (1982). Photoreactivation of Pyrimidine Dimers Generated by a Photosensitized Reaction in RNA of Insect Embryos (*Smittia* Spec.). Dans C. Hélène, M. Charlier, Th. Montenay-Garestier et G. Laustriat (dir.), *Trends in Photobiology* (p. 173-188). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9203-7\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9203-7_15)
- Kalthoff, K., Urban, K. et Jackle, H. (1978). Photoreactivation of RNA in UV-irradiated insect eggs (*Smittia* sp., Chironomidae, Diptera) II. Evidence for heterogeneous light-dependent repair activities.

- Photochemistry and Photobiology*, 27(3), 317-322. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1978.tb07606.x>
- Katzin, D., Van Mourik, S., Kempkes, F. et Van Henten, E. J. (2020). GreenLight – An open source model for greenhouses with supplemental lighting: Evaluation of heat requirements under LED and HPS lamps. *Biosystems Engineering*, 194, 61-81. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2020.03.010>
- Kelner, A. (1949). Photoreactivation of ultraviolet-irradiated *Escherichia coli*, with special reference to the dose-reduction principle and to ultraviolet-induced mutation. *Journal of Bacteriology*, 58(4), 511-522. <https://doi.org/10.1128/jb.58.4.511-522.1949>
- Klowden, M. J. (2007). *Physiological Systems in Insects* (2 edition). Academic Press.
- Knapp, M., Palevsky, E. et Rapisarda, C. (2020). Insect and Mite Pests. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 101-146). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_4)
- Koveos, D. S., Suzuki, T., Terzidou, A., Kokkari, A., Floros, G., Damos, P. et Kouloussis, N. A. (2017). Egg hatching response to a range of ultraviolet-B (UV-B) radiation doses for four predatory mites and the herbivorous spider mite *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, 71(1), 35-46. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0102-x>
- Kowalczyk, K., Olewnicki, D., Mirgos, M. et Gajc-Wolska, J. (2020). Comparison of Selected Costs in Greenhouse Cucumber Production with LED and HPS Supplemental Assimilation Lighting. *Agronomy*, 10(9), 1342. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091342>
- Kumar, S. et Gavkare, O. (2014). Incidence of the Green Peach Aphid [*Myzus persicae* (Sulzer)] on Sweet Pepper under Greenhouse Environment. *Himachal Journal of Agricultural Research*, 40(1), 84-86.
- Kutcherov, D., Lopatina, E. B. et Balashov, S. (2018). Convergent photoperiodic plasticity in developmental rate in two species of insects with widely different thermal phenotypes. *European Journal of Entomology*, 115, 624-631. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.060>
- Lamnatou, Chr. et Chemisana, D. (2013). Solar radiation manipulations and their role in greenhouse claddings: Fresnel lenses, NIR- and UV-blocking materials. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 18, 271-287. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2012.09.041>
- Lazzarin, M., Meisenburg, M., Meijer, D., Van Ieperen, W., Marcelis, L. F. M., Kappers, I. F., Van der Krol, A. R., Van Loon, J. J. A. et Dicke, M. (2021). LEDs Make It Resilient: Effects on Plant Growth and Defense. *Trends in Plant Science*, 26(5), 496-508. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.11.013>
- Legarrea, S., Diaz, B. M., Plaza, M., Barrios, L., Morales, I., Viñuela, E. et Fereres, A. (2012). Diminished UV radiation reduces the spread and population density of *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) [Hemiptera: Aphididae] in lettuce crops. *Horticultural Science*, 39(No. 2), 74-80. <https://doi.org/10.17221/79/2011-HORTSCI>
- Length, R.V. (2022). Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.7.2. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

- Li, J. et Margolies, D. C. (1991). Factors affecting location of Banks grass mite, *Oligonychus pratensis* (Acari: Tetranychidae), on corn leaves. *Experimental et Applied Acarology*, 12(1), 27-34. <https://doi.org/10.1007/BF01204397>
- Lopez, R., Fisher, P. et Runkle, E. (2017). Introduction to Specialty Crop Lighting. Dans R. Lopez, P. Fisher (dir.), *Light Management in Controlled Environments* (p. 180). CreateSpace Independent Publishing Platform.
- Lopez-Marín, J., Galvez, A., Otalora, G. et del Amor, F. M. (2019). Photosensitive shade nets for pepper cultivation in southeastern Spain. *Acta Horticulturae*, (1252), 183-190. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1252.24>
- Maeda, T., Takabayashi, J., Yano, S. et Takafuji, A. (2000). Effects of Light on the Tritrophic Interaction Between Kidney Bean Plants, Two-Spotted Spider Mites and Predatory Mites, *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental et Applied Acarology*, 24(5), 415-425. <https://doi.org/10.1023/A:1006449108245>
- Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), (2018). Portrait-diagnostic sectoriel des légumes de serre au Québec. Bibliothèque et Archives nationales du Québec, Bibliothèque et Archives Canada ISBN : 978-2-550-80571-7.
- Marcelis, L., Costa, J. M. et Heuvelink, E. (2019). Achieving sustainable greenhouse production: present status, recent advances and future developments. *Achieving sustainable greenhouse cultivation*, 1-14. <https://doi.org/10.19103/as.2019.0052.01>
- Massa, G. D., Kim, H.-H., Wheeler, R. M. et Mitchell, C. A. (2008). Plant Productivity in Response to LED Lighting. *HortScience*, 43(7), 1951-1956. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1951>
- Meijer, D., Van der Vleut, J., Weldegergis, B. T., Costaz, T., Duarte, M. V. A., Pekas, A., Van Loon, J. J. A. et Dicke, M. (2023). Effects of far-red light on tritrophic interactions between the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) and the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* on tomato. *Pest Management Science*. <https://doi.org/10.1002/ps.7358>
- Miki, T., Shinohara, T., Chafino, S., Noji, S. et Tomioka, K. (2020). Photoperiod and temperature separately regulate nymphal development through JH and insulin/TOR signaling pathways in an insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 201922747. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922747117>
- Mitchell, C. A., Both, A. J., Bourget, C. M., Burr, J. F., Kubota, C., Lopez, R. G., Morrow, R. C. et Runkle, E. S. (2012). LEDs: the future of greenhouse lighting! *Chronica Horticulturae*, 52(1), 6-12.
- Mizunami, M. (1994). Processing of Contrast Signals in the Insect Ocellar System. *Zoological science*, 11(2), 175-190.
- Moe, R., Grimstad, S. O. et Gislerød, H. (2006). The use of artificial light in year round production of greenhouse crops in Norway. *Acta Horticulturae*, 711, 35-42. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.711.2>
- Nelson, J. A. et Bugbee, B. (2014). Economic Analysis of Greenhouse Lighting: Light Emitting Diodes vs.

- High Intensity Discharge Fixtures. *PLOS ONE*, 9(6), e99010.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099010>
- Neuenschwander, P., Hagen, K. S. et Smith, R. F. (1975). Predation on aphids in California's alfalfa fields. *Hilgardia*, 43, 53-78. <https://doi.org/10.3733/hilg.v43n02p053>
- Nissinen, A. I., Pinto-Zevallos, D., Jauhainen, L. et Vänninen, I. (2017). The effect of photoperiod and light quality on *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae) nymphal development, fecundity and longevity. *Biological Control*, 108.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.02.001>
- Nunes, M. V. et Saunders, D. (1999). Photoperiodic Time Measurement in Insects: A Review of Clock Models. *Journal of Biological Rhythms*, 14(2), 84-104.  
<https://doi.org/10.1177/074873049901400202>
- Ogino, T., Uehara, T., Muraji, M., Yamaguchi, T., Ichihashi, T., Suzuki, T., Kainoh, Y. et Shimoda, M. (2016). Violet LED light enhances the recruitment of a thrip predator in open fields. *Scientific Reports*, 6(1), 32302. <https://doi.org/10.1038/srep32302>
- Ohtsuka, K. et Osakabe, M. (Mh. ). (2009). Deleterious Effects of Uv-B Radiation on Herbivorous Spider Mites: They Can Avoid It by Remaining on Lower Leaf Surfaces. *Environmental Entomology*, 38(3), 920-929. <https://doi.org/10.1603/022.038.0346>
- Orengo-Green, J. J., Casas, J. L. et Marcos-García, M. Á. (2022). Effect of Abiotic Climatic Factors on the Gonadal Maturation of the Biocontrol Agent *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae). *Insects*, 13(7), 573. <https://doi.org/10.3390/insects13070573>
- Ouattara, T. Y., Fournier, M., Rojo, S. et Lucas, E. (2022). Development cycle of a potential biocontrol agent: the American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and comparison with the commercial biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(5), 394-401. <https://doi.org/10.1111/eea.13152>
- Pakyari, H. et McNeill, M. R. (2020). Effects of photoperiod on development and demographic parameters of the predatory thrips *Scolothrips longicornis* fed on *Tetranychus urticae*. *Bulletin of Entomological Research*, 110(5), 620-629. <https://doi.org/10.1017/S0007485320000115>
- Park, Y. et Lee, J.-H. (2021). UV-LED lights enhance the establishment and biological control efficacy of *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *PLOS ONE*, 16(1), e0245165.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245165>
- Park, Y., Lee, J.-H. et Lim, U. T. (2022). Use of UV-LED light to enhance establishment of *Nesidiocoris tenuis* for control of *Bemisia tabaci* infesting greenhouse tomato. *Biological Control*, 170, 104936. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104936>
- Park, Y., Lee, Y. S., Sarker, S., Ham, E. H. et Lim, U. T. (2023). Attractiveness of four wavelengths of LED light: UV (385 nm), violet (405 nm), blue (450 nm), and red (660 nm) for seven species of natural enemies. *Biological Control*, 179, 105166. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105166>
- Pener, M. P. (1992). Environmental Cues, Endocrine Factors, and Reproductive Diapause in Male Insects.

- Chronobiology International*, 9(2), 102-113. <https://doi.org/10.3109/07420529209064521>
- Perondini, A. L. P. (1984). Photoreactivation of U.V.-induced Cytoplasmatic Lesions in Eggs of *Sciara ocellaris*. *International Journal of Radiation Biology and Related Studies in Physics, Chemistry and Medicine*, 45(3), 257-260. <https://doi.org/10.1080/09553008414550361>
- Pinho, P. (2008). *Usage and control of solid-state lighting for plant growth*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Usage-and-control-of-solid-state-lighting-for-plant-Pinho/e8f0e9c35eb99d993fc4cd63529aebf26b7dadec>
- Prokopy, R. J. et Owens, E. D. (1983). Visual Detection of Plants by Herbivorous Insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 337-364. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002005>
- Qiu, X. et Arikawa, K. (2003). Polymorphism of red receptors: sensitivity spectra of proximal photoreceptors in the small white butterfly *Pieris rapae crucivora*. *Journal of Experimental Biology*, 206(16), 2787-2793. <https://doi.org/10.1242/jeb.00493>
- Rabasse, J.-M. et Van Steenis, M. J. (1999). Biological Control of Aphids. Dans R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J. C. Van Lenteren et Y. Elad (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 235-243). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5\\_16](https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_16)
- Ratte, H. T. (1985). Temperature and Insect Development. Dans K. H. Hoffmann (dir.), *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects* (p. 33-66). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-70020-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-70020-0_2)
- R Core Team, (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>. (accessed 31 August 2023)
- Sakai, Y. et Osakabe, M. (2010). Spectrum-specific damage and solar ultraviolet radiation avoidance in the two-spotted spider mite. *Photochemistry and Photobiology*, 86(4), 925-932. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2010.00739.x>
- Sakai, Y., Sudo, M. et Osakabe, M. (2012). Seasonal changes in the deleterious effects of solar ultraviolet-B radiation on eggs of the two spotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 47(1), 67-73. <https://doi.org/10.1007/s13355-011-0090-6>
- Sancar, A. (2003). Structure and Function of DNA Photolyase and Cryptochrome Blue-Light Photoreceptors. *Chemical Reviews*, 103(6), 2203-2238. <https://doi.org/10.1021/cr0204348>
- Satar, S., Kersting, U. et Uygun, N. (2008). Effect of temperature on population parameters of *Aphis gossypii* Glover and *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) on pepper. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115(2), 69-74. <https://doi.org/10.1007/BF03356241>
- Skevington, J., Locke, M., Young, A., Moran, K., Crins, W. et Marshall, S. (dir.). (2019). *Field Guide to the Flower Flies of Northeastern North America*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691192512>
- Singh, D., Basu, C., Meinhardt-Wollweber, M. et Roth, B. (2015). LEDs for energy efficient greenhouse



- lighting. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 49, 139-147.  
<https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.117>
- Stack, P. A. et Drummond, F. A. (1997). Reproduction and Development of *Orius insidiosus* in a Blue Light-Supplemented Short Photoperiod. *Biological Control*, 9(1), 59-65.  
<https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0520>
- Suzuki, T., Amano, H., Goto, E., Takeda, M. et Kozai, T. (2007). Effects of extending the light phase on diapause induction in a Japanese population of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, 42(2), 131-138. <https://doi.org/10.1007/s10493-007-9083-0>
- Suzuki, T., Yoshioka, Y., Tsarsitalidou, O., Ntalia, V., Ohno, S., Ohyama, K., Kitashima, Y., Gotoh, T., Takeda, M. et Koveos, D. S. (2014). An LED-based UV-B irradiation system for tiny organisms: System description and demonstration experiment to determine the hatchability of eggs from four *Tetranychus* spider mite species from Okinawa. *Journal of Insect Physiology*, 62, 1-10.  
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.01.005>
- Takabayashi, J., Dicke, M. et Posthumus, M. A. (1994). Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: Variation caused by biotic and abiotic factors. *Journal of Chemical Ecology*, 20(6), 1329-1354. <https://doi.org/10.1007/BF02059811>
- Taylor, S. H., Parker, W. E. et Douglas, A. E. (2012). Patterns in aphid honeydew production parallel diurnal shifts in phloem sap composition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142(2), 121-129. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01206.x>
- Tian, C.-B., Li, Y.-Y., Wang, X., Fan, W.-H., Wang, G., Liang, J.-Y., Wang, Z.-Y. et Liu, H. (2019). Effects of UV-B radiation on the survival, egg hatchability and transcript expression of antioxidant enzymes in a high-temperature adapted strain of *Neoseiulus barkeri*. *Experimental and Applied Acarology*, 77(4), 527-543. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00361-9>
- Tougeron, K., Baaren, J. van, Lann, C. L. et Brodeur, J. (2019). Diapause expression in a Québec, Canada population of the parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist*, 151(3), 345-349. <https://doi.org/10.4039/tce.2019.1>
- Van Emden, H. F. et Harrington, R. (2017). *Aphids as Crop Pests* (2nd Edition). CABI.
- Van Lenteren, J. C. et Tommasini, M. G. (1999). Mass Production, Storage, Shipment and Quality Control of Natural Enemies. Dans R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J. C. Van Lenteren et Y. Elad (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 276-294). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5\\_20](https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_20)
- Vänninen, I. et Johansen, N. S. (2005). Artificial lighting (AL) and IPM in greenhouses. *IOBC/wprs Bull*, 28(1), 295-304.
- Vänninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I., Johansen, N. S. et Shipp, L. (2010). In the light of new greenhouse technologies: 1. Plant-mediated effects of artificial lighting on arthropods and tritrophic interactions. *Annals of Applied Biology*, 157(3), 393-414.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00438.x>

- Vänninen, I., Pinto-Zevallos, D., Nissinen, A., Johansen, N. et Shipp, L. (2012). Prospecting the use of artificial lighting for integrated pest management. *Acta horticulturae*, 956, 593-608. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.956.71>
- Verheul, M. J., Maessen, H. F. R., Paponov, M., Panosyan, A., Kechasov, D., Naseer, M. et Paponov, I. A. (2022). Artificial top-light is more efficient for tomato production than inter-light. *Scientia Horticulturae*, 291, 110537. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110537>
- Viršilė, A., Olle, M. et Duchovskis, P. (2017). LED Lighting in Horticulture. Dans S. Dutta Gupta (dir.), *Light Emitting Diodes for Agriculture: Smart Lighting* (p. 113-147). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-5807-3\\_7](https://doi.org/10.1007/978-981-10-5807-3_7)
- Wilson, F. (1966). The Conservation and Augmentation of Natural Enemies. *Pest Articles et News Summaries. Section A. Insect Control*, 12(1-2), 40-46. <https://doi.org/10.1080/04345546609415380>
- Yamane, M., Yano, E., Matsumoto, Y., Yoshioka, S., Kawai, T., Toyonishi, H. et Nakamura, T. (2012). Effect of photoperiod and temperature on the induction of diapause in a Japanese strain of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Applied Entomology and Zoology*, 47(1), 17-26. <https://doi.org/10.1007/s13355-011-0084-4>
- Yáñez Díaz, M. J., Rodríguez, M. A., Musleh, S., Silva, G. et Lucas, E. (2021). Photo-selective nets (PSNs) affect predation by *Harmonia axyridis* on *Myzus persicae*. *Biological Control*, 164, 104780. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104780>
- Yeh, N. et Chung, J.-P. (2009). High-brightness LEDs—Energy efficient lighting sources and their potential in indoor plant cultivation. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 13(8), 2175-2180. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2009.01.027>
- Zilahi-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. et Brodeur, J. (2006). Influence of Light Intensity, Photoperiod, and Temperature on the Efficacy of Two Aphelinid Parasitoids of the Greenhouse Whitefly. *Environmental Entomology*, 35(3), 581-589. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.3.581>
- Zilahi-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. et Brodeur, J. (2007). Predation by *Neoseiulus cucumeris* on western flower thrips, and its oviposition on greenhouse cucumber under winter vs. summer conditions in a temperate climate. *Biological Control*, 40(2), 160-167. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.10.011>
- Zilahi-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. et Brodeur, J. (2009). Comparison of Searching Behaviour of Two Aphelinid Parasitoids of the Greenhouse Whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* under Summer vs. Winter Conditions in a Temperate Climate. *Journal of Insect Behavior*, 22(2), 134-147. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9160-1>

**CHAPITRE 5**

**COMPARISON OF TWO RELEASE STRATEGIES FOR THE AMERICAN HOVERFLY, *EUPEODES AMERICANUS*, AGAINST THE GREEN PEACH APHID IN GREENHOUSES: BANKER PLANT VS. PUPAL RELEASE.**

Noémie Gonzalez, Rosemarije Buitenhuis et Éric Lucas

Article en révision dans la revue *Crop Protection*

## Abstract / Résumé

Predatory hoverflies can provide dual ecosystem services since adults are pollinators and larvae are aphidophagous biocontrol agents. In the present study, we compare the effects of two release strategies, banker plant and pupal release on the potential of the American hoverfly, *Eupeodes americanus* to control *Myzus persicae* and to improve pollination of sweet pepper (*Capsicum annuum*) in research greenhouses. Results show that *E. americanus* effectively controls aphids regardless of the release strategy with 92 and 98% of reduction respectively for pupae and banker plant releases compared to the control. However, the production of new adult hoverflies over time without needing additional releases is an advantage of the banker plant strategy. Indeed, adults' number were multiplied by 7 throughout the duration of the experiment, i.e., 8 weeks while the pupal release strategy had a constant number of adults with no increase. Finally, the use of *E. americanus* significantly increased the fruit yield by 88.4% and 97.5% respectively for banker plant and pupae release treatments compared to the control. However, further studies are necessary to confirm its impact on pollination of sweet pepper plant since a greater occurrence of malformation in fruit occurred in both hoverfly treatments. In conclusion, the present study is the first to clearly demonstrate that *E. americanus* is an efficient predator against *M. persicae* via banker plant or pupal release. It also reveals its potential as a pollinator, another key ecosystem service in agricultural production.

Keywords: Syrphidae, Ecosystem services, Greenhouses, *Myzus persicae*, pollinisation.

Les syrphes prédateurs peuvent fournir des services écosystémiques doubles puisque les adultes sont pollinisateurs et les larves sont des agents de biocontrôle aphidiphages. Dans la présente étude, nous comparons les effets de deux stratégies de lâchers, la plante réservoir et le lâcher de pupes, sur le potentiel du syrphé d'Amérique, *Eupeodes americanus*, pour contrôler *Myzus persicae* et pour améliorer la pollinisation du poivron doux (*Capsicum annuum*) dans des serres expérimentales. Les résultats montrent qu'*E. americanus* contrôle efficacement les pucerons, quelle que soit la stratégie de lâcher, avec respectivement 92 et 98 % de réduction pour les lâchers de pupes et de plantes réservoirs par rapport au témoin. Cependant, la production de nouveaux adultes syrphes au fil du temps sans avoir besoin de lâchers supplémentaires est un avantage de la stratégie de la plante réservoir. En effet, le nombre d'adultes a été multiplié par 7 tout au long de la durée de l'expérience, soit 8 semaines, tandis que la stratégie de lâcher de pupes a eu un nombre constant d'adultes sans augmentation. Enfin, l'utilisation de *E. americanus* a

augmenté significativement le rendement de 88,4 % et 97,5 % respectivement pour les traitements de lâcher de plantes réservoirs et de pupes par rapport au témoin. Cependant, des études supplémentaires sont nécessaires pour confirmer son impact sur la pollinisation du poivron doux puisqu'une plus grande occurrence de malformation des fruits s'est produite dans les deux traitements de syrphes. En conclusion, la présente étude est la première à démontrer clairement qu'*E. americanus* est un prédateur efficace contre *M. persicae* via la plante réservoir ou le lâcher de pupes. Elle révèle également son potentiel en tant que pollinisateur, un autre service écosystémique clé dans la production agricole.

Mot-clés: Syrphidae, Services écosystémiques, Serres, *Myzus persicae*, pollinisation.

## 5.1 Introduction

The green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera: Aphididae) is among the most harmful arthropod pests of crops in the world particularly in sweet pepper greenhouse (Kumar et Gavkare, 2014; Van Emden et Harrington, 2017; Cantó-Tejero *et al.*, 2022). It also affects many other agricultural and ornamental crops as it can feed on more than 400 host species (Van Emden et Harrington, 2017; Singh *et al.*, 2020). The negative impacts of *M. persicae* on crops include feeding damage, presence of high population densities which reduce growth rate of the plant, and most importantly, the transmission of economically important plant diseases such as sooty mold and viruses (Frantz *et al.*, 2004; Saljoqi, 2009; Bos *et al.*, 2010).

In order to reduce its impact, biological control is a commonly employed strategy (Blümel, 2004). For example, hoverflies, belonging to the Syrphidae family have great qualities as biological control agents (Dunn *et al.*, 2020). They are known for being efficient predators against whiteflies and thrips, but more particularly against aphids (Almohamad *et al.*, 2009; Jiang *et al.*, 2022). In Europe, three hoverfly species are commercially available for aphid control: *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann, 1820) (Amorós-Jiménez *et al.*, 2012b, 2014), *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) (Katzbiotech, 2020) and *Eupeodes corollae* (Fabricius, 1794) (Pekas *et al.*, 2020; Moerkens *et al.*, 2021). In Canada, one species recently became commercially available to growers: the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae). It shows high potential to control the foxglove aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach, 1843) (Hemiptera: Aphididae) in greenhouse crops at low temperatures (Bellefeuille *et al.*, 2021) but its activity and efficacy against other major aphid species remains to be investigated.

The main problem associated with biological control of aphids as a curative method is the delayed action of natural enemies (Fischer et Léger, 1997; Payton Miller et Rebek, 2018). For example, even when aphid colonies are found early, the delay between the detection, the introduction of biological control agents, and the time required for them to take effect often allow aphid populations to increase beyond the economic threshold (Fischer et Léger, 1997). This is particularly true for hoverflies, as their adult females exhibit a pre-oviposition period lasting from 5 to 8 days (Geusen-Pfister, 1987; Soleyman - Nezhadiyan, 1996; Belliure et Michaud, 2001). Afterward, the females search out and lay eggs in aphid colonies, and the larvae only hatch after an additional 2 to 3 days (Arcaya *et al.*, 2017; Ouattara *et al.*, 2022). To counter this, the introduction of hoverflies can be done preventively before infestations occur. There are different methods to release this predator, which may be more suitable either for preventative or curative strategies. First, syrphid flies can be released as pupae which represents the most common developmental stage sold as a commercial product (Pineda et Marcos-García, 2008a; Pekas *et al.*, 2020; Biocom, 2023). In more rare cases, hoverflies eggs or larvae can be released (Amorós-Jiménez *et al.*, 2012a). Alternatively, hoverflies can be released using banker plants (a.k.a., open-rearing systems, biocontrol plants). Here hoverflies are released onto an alternative plant (usually a cereal) infested with aphid (usually different from the target pest) which create a long-lasting rearing unit for hoverflies in the crop (Frank, 2010; Huang *et al.*, 2011; Payton Miller et Rebek, 2018; Gonzalez *et al.*, 2023).

Compared to other natural enemies with low rates of dispersal, hoverfly adults are highly mobile and can migrate over large distances (Hondelmann *et al.*, 2005; Clem *et al.*, 2022, 2023). Therefore, their use in augmentative biological control requires different release strategies since high rates of dispersal reduce their likelihood of establishment (Heimpel et Asplen, 2011). Indeed, Pineda et Marcos-García (2008a) proved that *E. balteatus* tend to leave the greenhouse if side walls were open. Increasing the residence time of hoverflies inside the greenhouse is therefore a major concern to address when establishing a biological control strategy. The use of banker plant promotes the survival, longevity, and reproduction of natural enemies inside greenhouses by providing them with essential resources such as food or shelter (Arnó *et al.*, 2000; Gurr *et al.*, 2000; Huang *et al.*, 2011). Therefore, this method appears to have a better potential than adults release (Bellefeuille *et al.*, 2021). Another method mentioned in the literature is the addition of floral resources, which are shown to help encourage the hoverfly population to remain inside greenhouses and the entry of wild individuals (Pineda et Marcos-García, 2008a, 2008b; Hogg *et al.*, 2011; Martínez-Uña *et al.*, 2013).

Syrphidae also known as flower flies need pollen for egg maturation and nectar as an energy source (Almohamad *et al.*, 2009; Van Rijn et Wäckers, 2016). As a result, they can contribute to pollination of different plant species (Rader *et al.*, 2016, 2009; Klecka *et al.*, 2018). Several studies have proven that Syrphidae are important pollinators in commercial crops such as oilseed rape, strawberries, sweet pepper, cranberries, mangoes, watermelon or onions (Bohart *et al.*, 1970; Jarlan *et al.*, 1997a, 1997b; Jauker et Wolters, 2008; Hodgkiss *et al.*, 2018, 2019; Gervais *et al.*, 2018; Sánchez *et al.*, 2022a, 2022b). In Europe, two species of non-aphidophagous hoverflies with saprophagous larvae are even commercially available for pollination: *Eristalis tenax* (L.) and *Eristalinus aeneus* (Scopoli) (Polyfly, 2023).

Recently, the dual ecosystem services provided by aphidophagous hoverflies as pollinators and biological control agents has received more attention (Wotton *et al.*, 2019; Dunn *et al.*, 2020; Singh *et al.*, 2020). Pekas *et al.*, (2020) and Moerkens *et al.*, (2021) proved that the commercially available hoverflies *E. corollae* and *S. rueppellii* can respectively control *M. persicae* and *A. solani* infestations and simultaneously enhance pollination services in sweet pepper plants. Van Oystaeyen *et al.*, (2022) found similar results in strawberry crops against the strawberry aphid, *Chaetosiphon fragaefolii* (Cockerell, 1901) (Hemiptera: Aphididae). Such studies on the dual ecosystem service of hoverflies have never been conducted in North America, but *E. americanus* may have the same potential. Indeed, the hoverfly genus *Eupeodes*, to which it belongs, has been reported to be more effective at pollination than *E. balteatus* and *S. rueppellii* (Hodgkiss *et al.*, 2018; Pekas *et al.*, 2020). The present study therefore aims to evaluate this possible dual ecosystem service provided by the American hoverfly in experimental sweet pepper greenhouses.

Our first objective was to verify that *E. americanus* can effectively control *M. persicae* on sweet pepper plants for at least two months. Our second objective was to compare the efficacy of the two release strategies of hoverflies mentioned earlier: banker plant or pupal release. Particularly we investigated their impact on the leaving rate and the production of new hoverflies in greenhouses. Our third objective was to verify if the use of *E. americanus* as a biocontrol agent also has an impact on the pollination of pepper plant and eventually on crop yield.

## 5.2 Materials and Methods

### 5.2.1 Plants

Green sweet pepper, *Capsicum annum* L. (Solanaceae) (cv. hybrid Aristotle X3R, Norseco), sweet alyssum, *Lobularia maritima* (L.) (Brassicaceae) (cv. Carpet of Snow, Mr Fothergill's Seeds Ltd) and barley *Hordeum*

*vulgare* (L.) (Poaceae) (Sollio agriculture) were sown and grown in the greenhouses of Université du Québec à Montréal (UQÀM) at 25°C during the day, 19°C at night, and 60% RH and 16:8 (L:D) photoperiod under high-pressure sodium lamps. Seedlings were transplanted in plastic pots (13 × 13 cm). The plugs and substrate used were a humus content potting mix enriched with compost (Garden soil, Fafard). Only for pepper the humus was mixed half-half with Pro-Mix® BX Mycorrhizae. The plants were watered as needed and provided weekly with a fertilizer (4.0 g/L of 20–20–20 NPK). No chemical insecticides were applied to the plants.

### 5.2.2 Insect rearings

All insect colonies were kept at UQÀM in the Biocontrol laboratory. Green peach aphids (*M. persicae*) were reared on pepper and bird cherry-oat aphids, *Rhopalosiphum padi* L. (Hemiptera: Aphididae) were reared on barley in a 35 × 35 × 35 cm cage kept in a growth chamber at 24°C, with a 16:8 (L:D) photoperiod and 70% relative humidity (RH).

Wild adults of *E. americanus* were collected on Phlox sp. (L.) in Sainte-Agathe-de-Lotbinière (N 46 ° 23'726 "W 71 ° 21'446"), Québec, Canada in 2014. Hoverfly colonies were augmented yearly with new wild individuals. American hoverfly rearing was done as described in Ouattara *et al.*, (2022). Adults were reared on broad bean plants (*Vicia faba* L., Fabaceae) infested with pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae), while larvae were reared on barley plants infested with *R. padi*.

### 5.2.3 Greenhouse experimental design

The experiment was carried out in two greenhouses at UQÀM set up at 24°C during the day, 19°C at night, 60% RH, and 16:8 (L:D) photoperiod under high-pressure sodium lamps (Fig. 5.1A). Six experimental cages (2 × 1 × 1.2 m) were used, three in each greenhouse (Fig. 5.1B). The cages were made of a wooden frame covered by floating row cover as insect net (NOVAGRYL P-19) and a corrugated plastic panel base (Coroplast). A sloping roof was added on top with one side 48 cm high and the other 56 cm to mimic the shape of a malaise trap. On the higher side, a trap container was inserted into the cage to allow hoverflies to leave the experimental cage if they wanted to. This allowed to evaluate the leaving rate of flying syrphids. The trap container consisted of a small plastic water bottle (739 ml) cut in two parts. The top part of the bottle was inverted and inserted within the bottom part of the bottle. A hole measuring 1 cm in diameter was made in the cap to allow the hoverflies to pass. The bottom of the bottle was cut and



replaced by muslin to promote air flow (Fig. 5.1C). Hoverflies can thus leave the experimental cage by passing through the hole but cannot navigate back up the narrow opening and thus end up trapped.

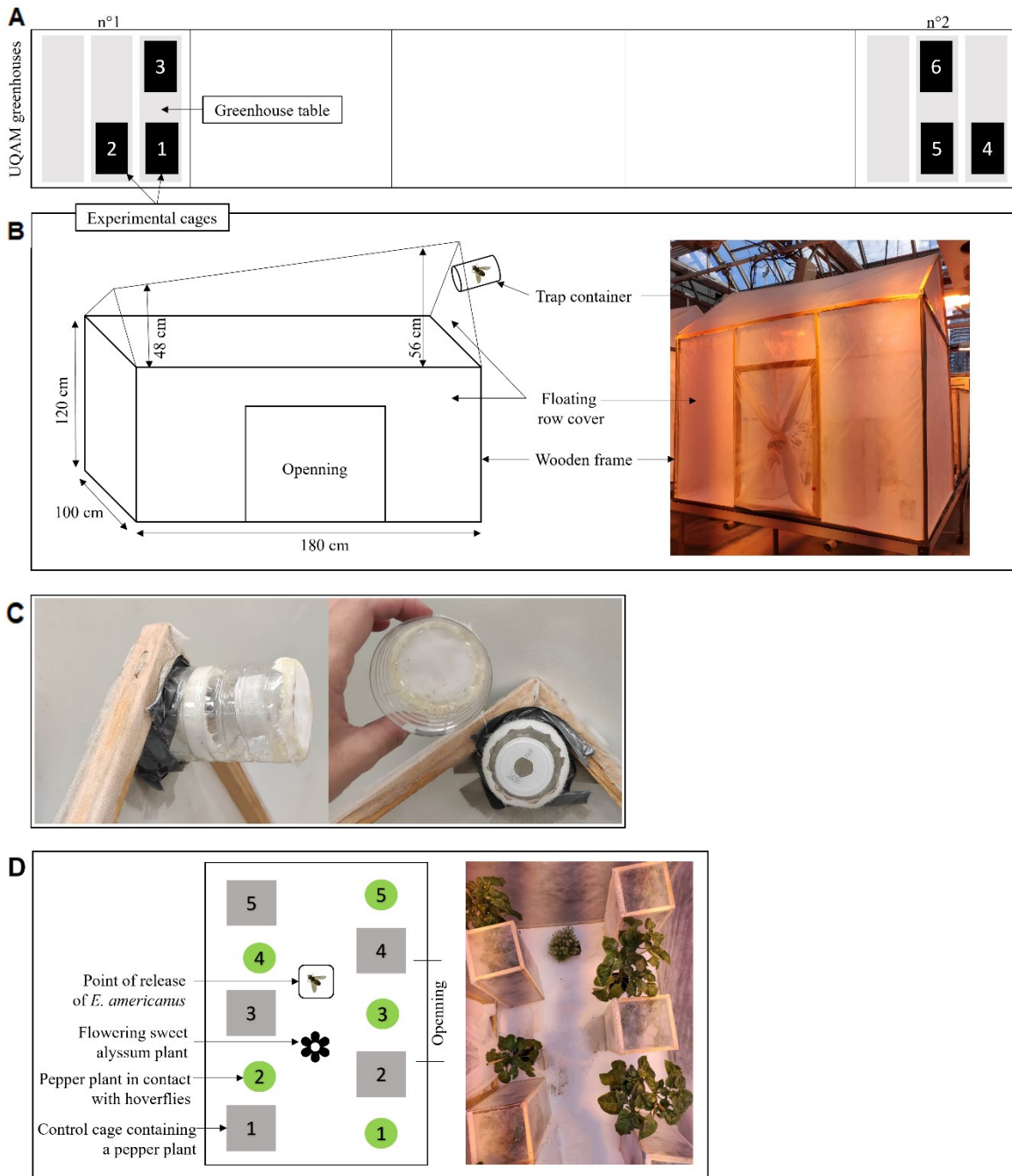


Figure 5.1: Experimental design carried out in the greenhouse. (A) Top view of the greenhouse complex showing the locations of the 6 experimental cages in greenhouses number 1 and 2, (B) Lateral view of the experimental cage in which experiments were carried out, (C) Trap container located at the top of the experimental cage which allowed *E. americanus* adults to leave and (D) Experimental design inside the

experimental cage with five pepper plants in contact with hoverflies (numbers enclosed in circular outlines) and five pepper plant inside cages as control (numbers enclosed in square outlines).

In each experimental cage, ten pepper plants were introduced (approximately 0.55 m high). Five of them were used as control and not accessible to hoverflies because they were placed in wooden cages (26 × 26 × 62 cm) covered by muslin. The small cages were covered with floating row cover with a corrugated plastic panel base (Coroplast) and a door fastened by hook and loop tape for access to the plants. The five other plants were accessible to hoverflies (Fig. 5.1D). One flowering sweet alyssum plant was placed in the center of each experimental cage. This addition was necessary since adults use pollen for egg maturation of syrphid females (Schneider, 1969; Sadeghi and Gilbert, 2000; Pinheiro *et al.*, 2013; Arcaya *et al.*, 2017). The flowering plant was replaced by a new one as needed just before the flowers finished blooming, approximately every two weeks.

The experiment lasted 8 weeks and was repeated twice (June-July 2021 and April-May 2022). The plants were watered as needed and provided with a fertilizer (4.0 g/L of 20–20–20 NPK) every two weeks. HOBOTM Data Loggers were used to measure the temperature and RH within experimental cages every 30 min.

#### 5.2.4 Effect of release treatments on *M. persicae* control by *E. americanus*

Two different release strategies for hoverflies were studied: release using a banker plant system or release of pupae. During each repetition of this experiment, three experimental cages were used per release treatment and were evenly distributed across the two greenhouses.

**Banker plant strategy:** One banker plant system (barley/*R. padi*) per experimental cage was introduced at week 0 with 10 *E. americanus* larvae (first adults emerged during week 2). A new banker plant system was introduced each week (with no hoverfly larvae) while the old banker plant remained in the experimental cage for an additional four weeks to allow emergence of new hoverflies. Consequently, by the end of the experiment, there were 3 banker plants per cage. In this study, the banker plant consisted of a barley plant infested with *R. padi* since *E. americanus* prefers to oviposit on sweet pepper compared to barley, promoting its performance in the crop (Gonzalez *et al.*, 2023).

**Pupal release strategy:** For this treatment, 10 pupae were released at week 1 in small wooden cages (26 × 26 × 62 cm) placed in the middle of the experimental cage and containing one flowering sweet alyssum plant for adults to feed on when they emerged. Presumably this technique reduces the tendency of

hoverflies to leave the greenhouse. After 4 days, adults were released by opening the small cage. This release corresponds to the moment when the adults emerged from the banker plant system in the other treatment, i.e. during week 2. This made it possible to synchronise the timing when the adults in the two treatments were able to contact the pepper plants.

Previous observations showed that releases of *E. americanus* adults in commercial greenhouses did not work (Bellefeuille *et al.*, 2021). Indeed, because of their high dispersal capacity, adult hoverflies often leave the greenhouse before they start ovipositing (Pineda et Marcos-García, 2008a). Therefore, this technique for pupae release was done in order to habituate the adults to the greenhouse environment and reduce their escape. Only one pupal release was done.

Pepper plants (control and treatment) were inoculated with aphids in week 2 for which three apterous adults of *M. persicae* were placed on each pepper plant. Every week, starting in week 3, the number of *M. persicae*, *E. americanus* eggs and larvae per plant were counted. The number of adult hoverflies inside the experimental cage and their behavior was also noted. At the same time, the number of hoverflies that decided to leave the experimental cage via the trap container was counted and the sex ratio determined. At the end of 8 weeks, the banker plants were incubated in a 35 × 35 × 35 cm cage kept in a growth chamber at 24°C, with a 16:8 (L:D) photoperiod and 70% relative humidity (RH). During the following three weeks, the number of hoverflies emerging from the banker plants was counted and the sex ratio determined. This number, in addition to the number of adults in the experimental cage and in the trap container at the end of 8 weeks made it possible to calculate the total number of hoverflies produced per treatment, starting from the 10 individuals that were released at the start of the experiment.

In the case of spontaneous aphid parasitism, mummies were counted and removed from plant every week. Parasitism reached a maximum of 13% of aphids per experimental cage.

#### 5.2.5 Effect of *E. americanus* on pollination of sweet pepper plants

Before *E. americanus* releases (during week 1), the flowers of all the peppers were removed to be able to determine the effect of the hoverflies on pollination. During the same week, the buds of each plant were counted in order to ensure that it was similar between the treatments. By the end of the experiment, the fruits per plant were harvested and counted. Subsequently, the fruits were weighed using a precision balance in order to obtain the yield (g) per experimental cage and treatment. Finally, the fruits were

dissected to count the number of seeds per fruit per experimental cage and treatment. If malformations inside the fruits are discovered, they are noted by presence or absence.

#### 5.2.6 Data analysis

A few observations were removed from the dataset due to contamination by parasitoids, or hoverfly larvae invading the control cages. After the 8 weeks of experiment (2021-2022), the final total dataset corresponds to 196 subsamples (i.e., counts on one plant) for the banker plant treatment, 200 for the pupal treatment and 388 for the control.

Statistical analyses were carried out with R 4.0.5 software (R Core Team, 2020). For each test, the significance level was set at  $\alpha = 0.05$ . The number of aphids, hoverfly eggs and larvae per plant over time for treatment were log transformed to achieve normality and then were analyzed using a linear mixed-effects model ('lme4' package in R) (Bates *et al.*, 2015). Treatment and time (year and week) were the fixed factors to account for repeated measures over time and plant nested within the experimental cage replicate the random factor. Validation of the linear mixed effects models was done visually by plotting the residuals versus the fitted values. Afterwards, one-way ANOVA was applied to the model to compare the global liking. Pairwise comparisons were made using the estimated marginal means method of the 'emmeans' package (Length, 2022) using a Tukey method for p-value estimation for significance among treatments. The same method was used to analyze the number of adults inside the experimental cages and the number that left it over time for treatment. For all these analyses linear mixed effects models, the first few weeks when all repetitions of each treatment were at zero were discarded to help achieve normality.

For the next analyses, assumptions for parametric analyses were fulfilled following a Shapiro–Wilk test of normality ( $p > 0.05$ ) and with the inspection of diagnostic plots (residuals vs fitted, normal QQ plot, scale lo-cation, constant leverage). If normality and homoscedasticity could not be obtained, even after square root, log, or inverse transformations, non-parametric tests were used. To compare the difference in total adults produced at the end of the experiment, a Wilcoxon test was performed since data did not meet normality. The sex ratio of adults leaving the greenhouse and that of adults produced per treatment were tested using Student's t-tests. Fruit yield per experimental cages was tested by one-way analysis of variance (ANOVA) with release treatment as the explanatory variable. A Tukey's HSD test was used to identify release treatments that were significantly different from each other. The number of buds per plant,

fruit weight and the number of seed per fruit were tested using a Kruskal-Wallis test, and a Dunn's multiple comparison test was used to identify treatments that were significantly different from each other.

Finally, the presence of malformation in fruit was analysed using a generalized linear model (GLM) with a binomial error distribution with the treatment as fixed factor, and the presence/absence of malformation as response variable. Pairwise comparisons were made using the estimated marginal means method of the 'emmeans' package using a Tukey method for p-value estimation for significance among treatments.

### 5.3 Results

#### 5.3.1 Effect of different release treatments on *M. persicae* control by *E. americanus*

Environmental conditions in both greenhouses were very similar: The average temperature and relative humidity (RH) in greenhouse n°1 were (mean±SE) 24.48 ± 0.04 °C (min 17.03 °C; max 37.48 °C) and 58.24% ± 0.17% RH (min 14.04%; max 90.11%). At the same time, the average temperature and relative humidity (RH) in greenhouse n°2 were (mean±SE) 24.92 ± 0.04 °C (min 17.99 °C; max 36.99.6 °C) and 51.09% ± 0.22% RH (min 9.65%; max 94.95%).

Aphid numbers (*M. persicae*) differed significantly among treatments ( $F_{2, 624.83} = 225.78$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.2A). In both the banker plant and the pupal treatments, *M. persicae* numbers were significantly lower on the exposed plants compared to the control plants (respectively,  $t$  ratio= -17.58,  $df=629$ ,  $p < 0.0001$  and  $t$  ratio=16.26,  $df=623$ ,  $p < 0.0001$ ). After 8 weeks, aphid reduction reached 98% and 92% in the banker plant and pupal treatments respectively, compared to the control which had on average of 7535 ± 740 individuals per plant. No significant differences were found regarding aphid suppression between the two different release techniques ( $t$  ratio=-0.92,  $df=622$ ,  $p= 0.631$ ).

The number of *E. americanus* eggs per pepper plant was higher in the pupal treatment than in the banker plant treatment ( $F_{1, 237.16} = 43.55$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.2B). Finally, the number of *E. americanus* larvae per plant was also higher in the pupal treatment than in the banker plant treatment ( $F_{1,233.02} = 11.22$ ,  $p=0.0009$ ) (Fig. 5.2C).

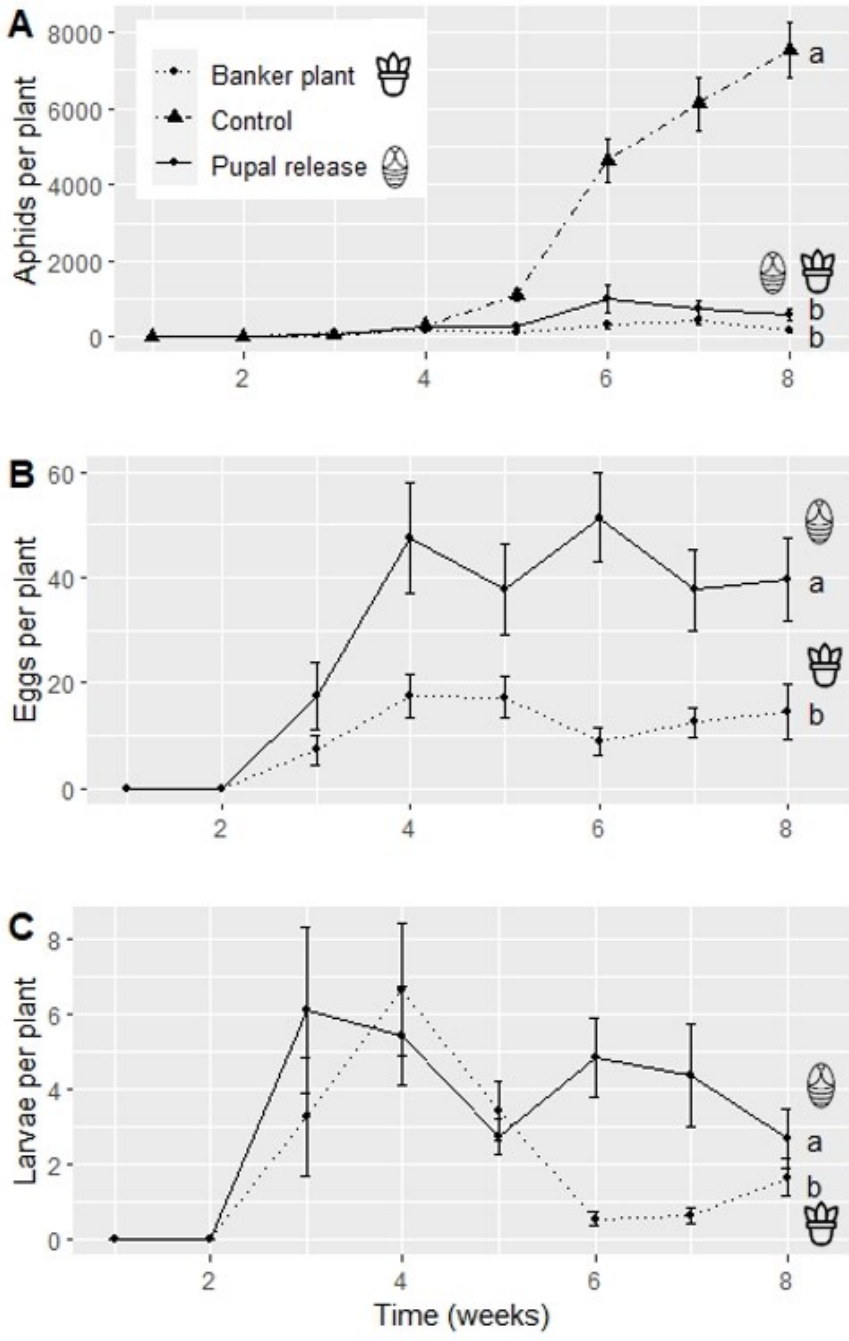


Figure 5.2: Mean number of A. *Myzus persicae*, B. *Eupeodes americanus* eggs and C. *E. americanus* larvae per pepper plant. Treatments include the release of *E. americanus* either with a banker plant or pupae or

no contact with hoverflies (control). Lines with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (linear mixed-effects model). The lines represent the mean  $\pm$  SE.

### 5.3.2 Effect of release treatments on *E. americanus* adults' presence and production

Over the course of the experiment, the number of *E. americanus* adults inside the experimental cage differed between treatments with a higher number in the banker plant treatment ( $F_{1, 47.13} = 69.29$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.3A). The number of adults that left the cages and were trapped was also higher in the banker plant treatment ( $F_{1, 46.81} = 33.65$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.3B), representing a proportion of total escape of 23% and 18% for the pupal treatment. The sex ratio of hoverflies that left the cage was balanced between male and female regardless of the treatment ( $t = -0.34$ ,  $df = 7.9907$ ,  $p = 0.744$  for the pupal release treatment and  $t = -1.04$ ,  $df = 9.9963$ ,  $p = 0.325$  for the banker plant treatment) (Table 5.1).

Table 5.1: Mean number of *Eupeodes americanus* females and males escaping the experimental cage by treatment during the total duration of the experiment and analysed using Student's t-tests. Data are the means  $\pm$  SE.

Treatment	n	Male	Female	Total adults	t	p-value
Pupae release	5	5.2 $\pm$ 2.1	4.2 $\pm$ 2.1	9.4 $\pm$ 4.0	-0.34	0.744
Banker plant	6	23.7 $\pm$ 3.9	18.0 $\pm$ 3.8	41.7 $\pm$ 5.4	-1.04	0.325

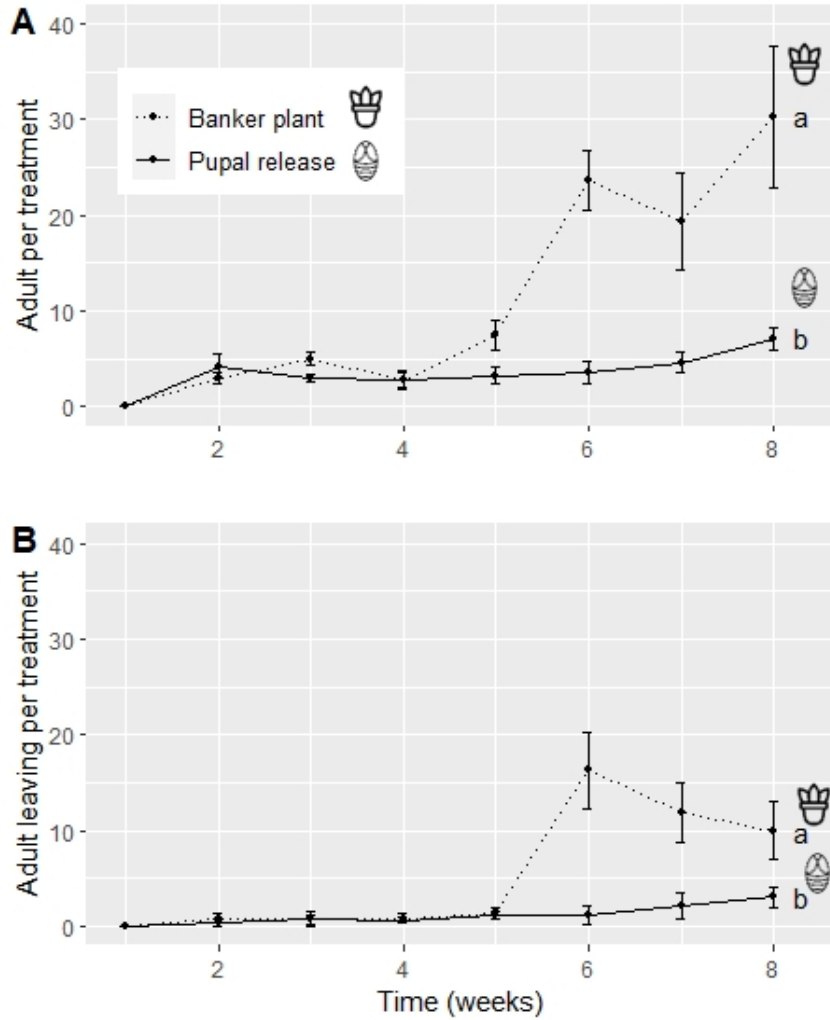


Figure 5.3: Mean number of A. *Eupeodes americanus* adult inside experimental cage, B. *E. americanus* adult leaving the experimental cage and trapped in the trap container. Treatment include the release of *E. americanus* either with a banker plant or pupae. Lines with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (linear mixed-effects model). The lines represent the mean  $\pm$  SE.

By the end of the experiment, the total number of *E. americanus* adults produced from 10 individuals released at the start of the experiment increased only in the banker plant treatment with  $68.2 \pm 12.1$  adults in total after 8 weeks (Table 5.2). Under the pupal treatment, the number of hoverfly remained stable throughout the weeks and did not increase with  $10 \pm 2.1$  adults after 8 weeks. Comparing the two treatments, the number of adults produced by the end of the experiment was significantly higher when releasing hoverflies with a banker plant system than when releasing pupae ( $W = 30$ ,  $p = 0.008$ ) (Fig. 5.4).



Finally, the sex-ratio was similar under each treatment ( $t = -0.66$ ,  $df = 7.8855$ ,  $p = 0.529$  for the pupal release treatment and  $t = 0.13$ ,  $df = 9.7778$ ,  $p = 0.896$  for the banker plant treatment) (Table 5.2).

Table 5.2: Mean number of *Eupeodes americanus* females and males produced by treatment from 10 individuals released at the start of the experiment and analysed using Student's t-tests. Data are the means  $\pm$  SE.

Treatment	n	Male	Female	Total adults	Range of total Individuals	t	p-value
Pupae release	5	5.6 $\pm$ 1.4	4.4 $\pm$ 1.2	10.0 $\pm$ 2.1	3-16	-0.66	0.529
Banker plant	6	33.5 $\pm$ 6.6	34.7 $\pm$ 5.7	68.2 $\pm$ 12.1	26-102	0.13	0.896

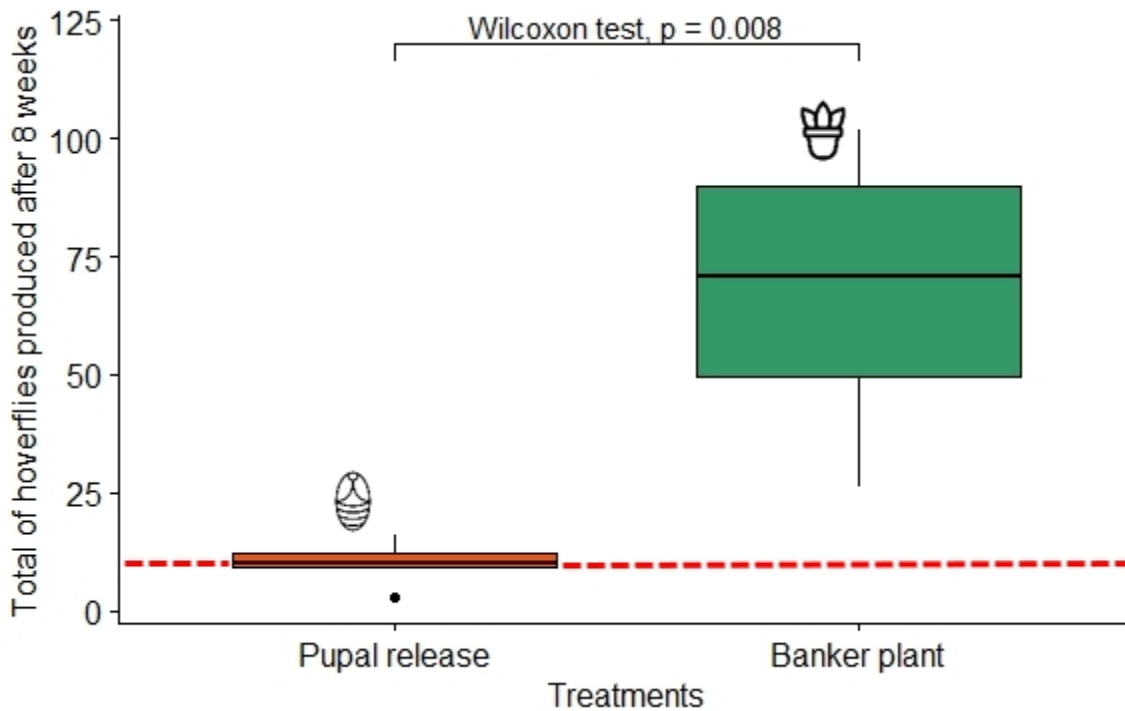


Figure 5.4: Mean number of total *Eupeodes americanus* produced by treatment from 10 individuals released at the start of the experiment (represented by the dashed line). Treatment include the release of *E. americanus* either with a banker plant or pupae.

### 5.3.3 Effect of *E. americanus* on pollination of sweet pepper plants

The number of flower buds at the start of the experiment was not significantly different among the three treatments ( $\chi^2 = 3.99$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.136$ ). During the experiments, adults were observed feeding on the sweet alyssum but also on flowers of pepper plant. Fruit yield differed significantly among treatments ( $F_{2, 19} = 8.03$ ,  $p = 0.003$ ) (Fig. 5.5). The experimental cages with the banker plant treatment ( $1528 \pm 256$  g; mean  $\pm$  SE) and the pupal treatment ( $1602 \pm 142$  g) provided a significantly higher fruit yield compared to the control ( $811 \pm 110$  g) (respectively,  $p = 0.012$  and  $p = 0.009$ ). This was equivalent to an increase of 88.4% and 97.5% in yield respectively for banker plant and pupae release treatments. No significant difference in fruit yield was found between *E. americanus* release treatments ( $p = 0.958$ ).

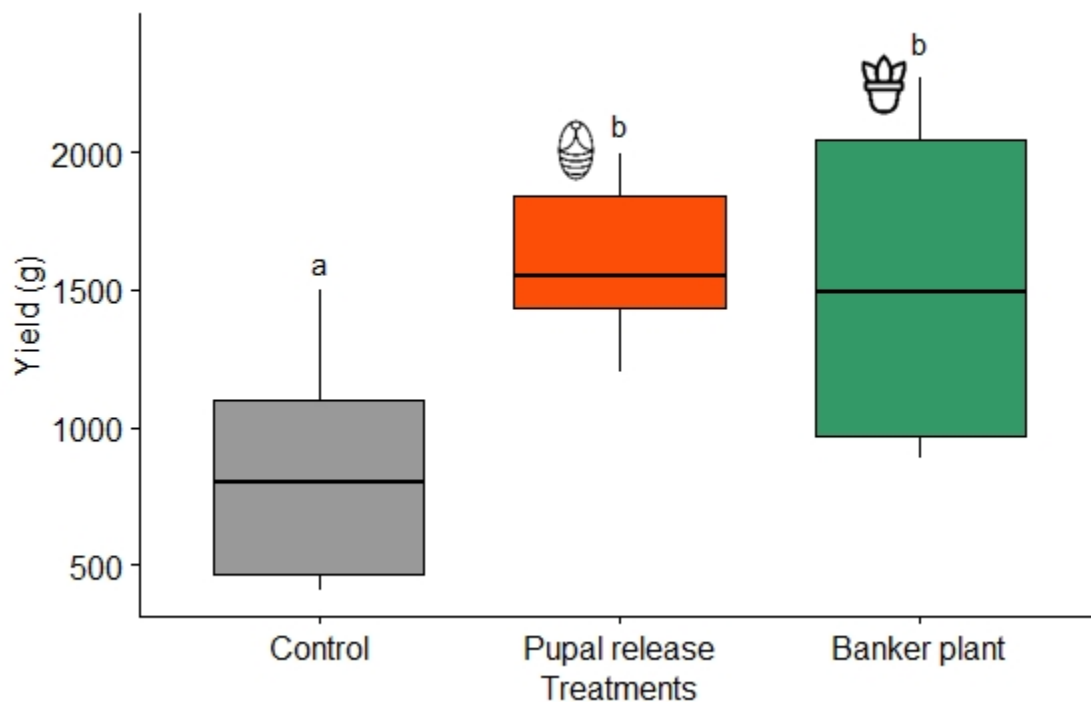


Figure 5.5: Fruit yield (g) from experimental cages with sweet pepper plants visited by *Eupeodes americanus* introduced with a banker plant or pupal release and control plant that were not visited by hoverflies. Plants in all treatments were originally infested with *Myzus persicae*. Box plots with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (ANOVA followed by Tukey's HSD test).

The mean fruit weight did not differ between treatment ( $\chi^2 = 1.37$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.503$ ). However, the seed set per fruit differed significantly between treatment ( $F_{2, 368} = 8.07$ ,  $p = 0.0004$ ) (Fig. 5.6). The control had a higher seed set than the banker plant treatment and the pupal release treatment (respectively,  $p = 0.0003$

and  $p = 0.016$ ). However, a malformation was found in numerous fruit during both years of the experiment. The malformation consisted of the development of small new fruit inside the parent fruit (see explanatory picture at Fig. 5.7A). The occurrence of these malformations was significantly higher in the treatments using *E. americanus* compared to the control with no hoverflies (Fig. 5.7B). Indeed, only 13.64% of the fruit in the control had malformation against 32.56% for the banker plant treatment ( $z\text{-ratio} = -3.51$ ,  $p = 0.001$ ) and 36.36% for the pupal treatment ( $z\text{-ratio} = 3.99$ ,  $p = 0.0002$ ). No significant difference in presence of malformation in fruit was found between *E. americanus* releases treatments ( $z\text{-ratio} = 0.62$ ,  $p = 0.810$ ).

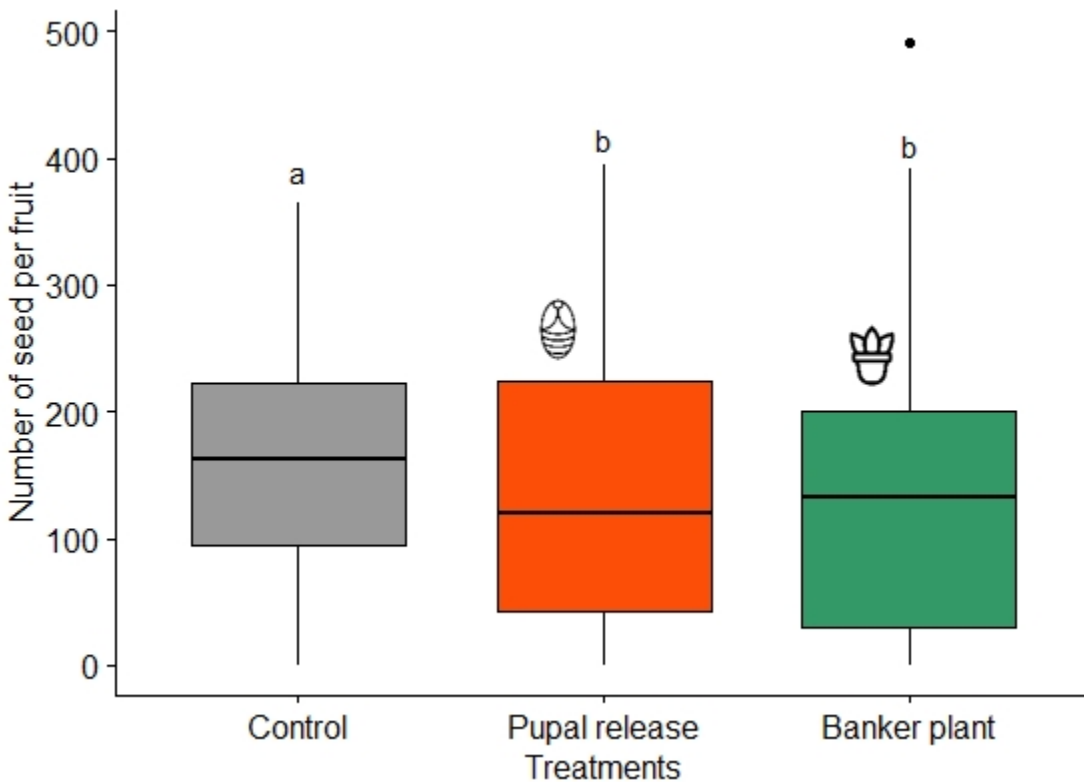


Figure 5.6: Mean number of seed per fruit with sweet pepper plants visited by *Eupeodes americanus* introduced with a banker plant or pupal release and control plant that were not visited by hoverflies. Plants

in all treatments were originally infested with *Myzus persicae*. Box plots with different letters attached indicate significant differences between treatment with an alpha = 0.05 (Kruskall-Wallis test).

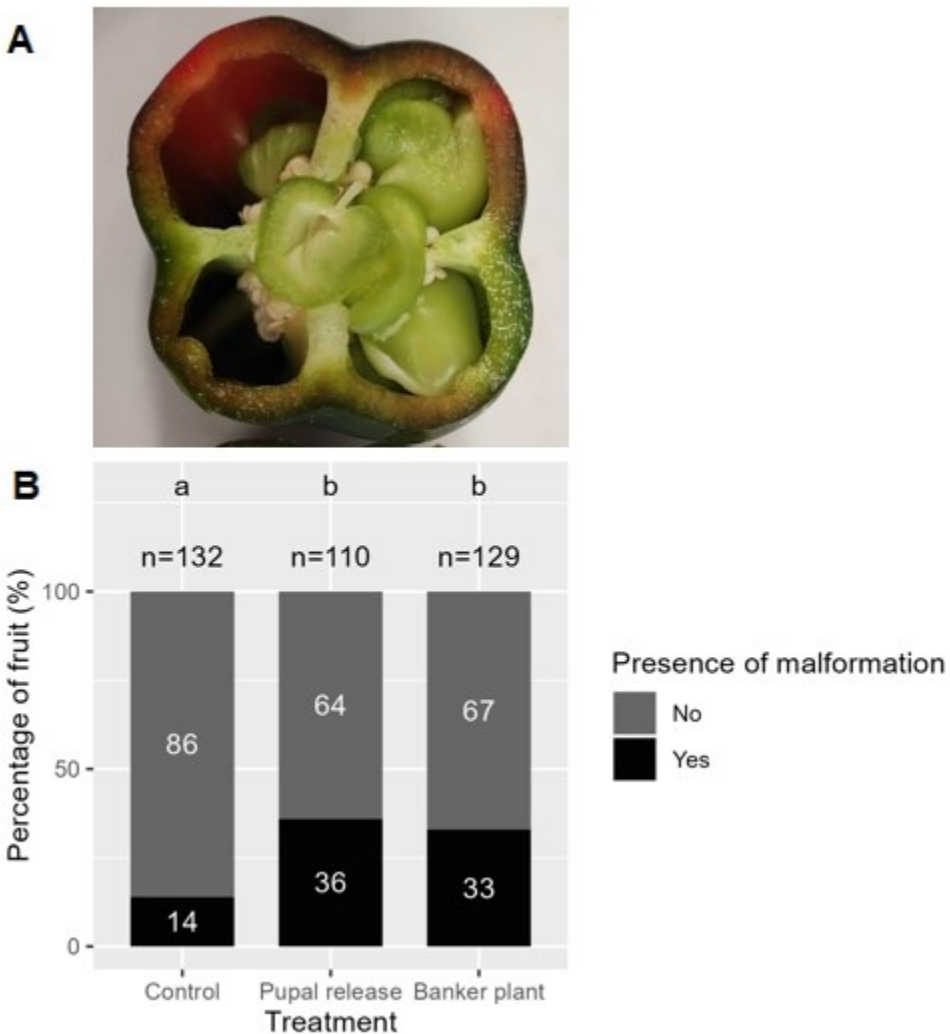


Figure 5.7: (A) Malformation found in pepper fruits during both years in which the experiment was carried out, (B) Total number of fruits with presence and absence of malformation inside per treatment. This was recorded from experimental cages with sweet pepper plants visited by *E. americanus* introduced with a banker plant or pupal release and control plant that were not visited by hoverflies. Plants in all treatments were originally infested with *M. persicae*. Bars with different letters attached indicate significant differences in the presence of malformation between treatment with an alpha = 0.05 (GLM).

#### 5.4 Discussion

Our first objective was to establish the potential of the aphidophagous hoverfly *E. americanus* to control *M. persicae* on sweet peppers in greenhouses. The results demonstrate that the syrphid predator effectively controlled aphid populations on sweet pepper plants during 8 weeks under experimental

conditions. This study is therefore the first to provide data on the performance of *E. americanus* against the green peach aphid *M. persicae* in a greenhouse environment. Its control was highly effective regardless of the release strategy reaching 92 and 98% of aphid reduction. In comparison, *E. corollae* and *S. rueppellii* were respectively able to control *M. persicae* with a reduction between 71 to 80% and 64 to 84% in experimental greenhouses (Pekas *et al.*, 2020). Confirming the effectiveness of the American hoverfly in commercial greenhouses against *M. persicae* will be the ultimate step. Previous studies in commercial greenhouses, showed that *E. americanus* effectively reduced *A. solani* populations in six weeks (Bellefeuille *et al.*, 2021).

Our second objective was to compare the efficacy of the two release techniques of hoverflies: the banker plant system or the pupal release. *Eupeodes americanus* effectively controlled *M. persicae* infestation for two months and both release strategy, banker plant or pupal release performed similarly. Considering female oviposition, the results showed that significantly more eggs per pepper plant were laid in the pupal treatment than in the banker plant treatment. This can be explained because hoverflies laid part of their eggs load on the banker plants, thus reducing the number of eggs laid on the pepper plants.

Considering the larvae, the significant higher number of eggs in the pupal treatment (on average double the number of eggs compare to the banker plant treatment) resulted in an higher number of larvae per plant compared to the banker plant treatment during week 6 and 7. However, in both treatments, the number of larvae remains very low compared to the number of eggs laid. Therefore, a compensation effect must have taken place, and we suspect this was due to the insufficient quantity of aphids available for the complete development of the larvae. Fauteux *et al.*, (2023) showed that *E. americanus* larvae need a large number of aphid (i.e., approx. 2266 individuals of *Aphis gossypii*) to complete their development. A second potential explanation may be related to larval cannibalism, since hoverfly larvae are known to attack and consume conspecifics (eggs and larvae) when prey are scarce (Branquart *et al.*, 1997; Belliure et Michaud, 2001). The low larval survival observed in our study, regardless of the release strategy, has been previously reported for highly voracious biological control agents when access to food is limited (Rojo *et al.*, 1996; Beltrà *et al.*, 2018; Bouvet *et al.*, 2019; Pekas *et al.*, 2020; Moerkens *et al.*, 2021). This may be especially applicable for hoverflies of the *Eupeodes* genus which are more voracious than other species (Rojo *et al.*, 1996; Amorós-Jiménez *et al.*, 2012b; Pu *et al.*, 2019; Pekas *et al.*, 2020; Moerkens *et al.*, 2021). According to Moerkens *et al.*, (2021), highly voracious *Eupeodes* species can be used more effectively on aphid hot spots while less voracious hoverfly species are likely to be more effective on early, low-density aphid

infestations. However, such high larval mortality should not affect the biocontrol of the aphid pests since any increase in the aphid populations would lead to a reduction of cannibalism and an increase of larval survival.

Considering that adult hoverfly production, after 8 weeks following application of banker plants was multiplied by 7 relative to the number of hoverflies originally present, this system represents a real economic advantage for producers, since the hoverfly population increases considerably without new releases required. In comparison, the pupal release strategy had a relatively constant number of adult hoverflies throughout the duration of the experiment, i.e., 8 weeks. *Eupeodes americanus* adults have a lifespan of 18.68 days (Ouattara *et al.*, 2022) which means that few larvae were able to complete their development on sweet pepper plant alone. The production of new adult hoverflies over time without the need for regular new releases is therefore an advantage of the banker plant strategy (Bellefeuille *et al.*, 2021). In the literature, adult hoverflies produced using the pupal release strategy were not effective in commercial Mediterranean greenhouses (Pineda et Marcos-Garcia, 2008a) since they left the greenhouse soon after emerging from the pupae. Our particular pupal release strategy using small wooden cages and a flowering plant therefore has an interesting potential in greenhouses open to the outside. It allows the emerging hoverflies to become acclimated to their environment and once released, they tend to stay at the bottom of the experimental cage where the pepper plants are located. In our study, only a small number of adults left the cages. This strategy must now be validated in commercial greenhouses.

Concerning residence time, a significantly higher number of hoverflies escaped the cages in the banker plant treatment compared to the pupal release treatment. However, aphid control was still effective. Furthermore, this could be attributed to the higher number of adult individuals in the banker plant treatment compared to the pupal release strategy. Previous work showed that adult *E. americanus* released via banker plant, remained inside commercial greenhouses for 6 weeks even with the side doors open (Bellefeuille *et al.*, 2021). These encouraging results, contrasting with Pineda et Marcos-García (2008b) may be linked to the season/site/agronomic system. Pineda et Marcos-García (2008b) studied hoverflies banker plant releases during summer in Southern Spain, while the experiment of Bellefeuille *et al.*, (2021) took place during spring at low temperature (18°C) in Canada. Moreover, *Eupeodes* species have a high tolerance to low temperatures compared to other hoverfly species such as *S. rueppellii* (Pineda et Marcos-García, 2008c; Bellefeuille *et al.*, 2019). Seasonality and temperatures therefore seem to be an important factor to consider when releasing hoverflies (Pekas *et al.*, 2020).

Our third objective was to establish the effect of *E. americanus* as a pollinator of the pepper plants and its potential impact on crop yield. Results showed that fruit yield was significantly higher in the presence of hoverflies (increased by 88.4% and 97.5% respectively for banker plant and pupae release treatments) compared to the control. Fruit yield is linked both to the impact of aphid pest populations and to pollination success and thus represents the best measure for the effect of the hoverfly released in the greenhouse. Our results are in agreement with the literature in which aphidophagous hoverflies also increased fruit yield between 62% and 390% (Hodgkiss *et al.*, 2018; Pekas *et al.*, 2020; Moerkens *et al.*, 2021).

The results showed no differences in individual fruit weight compared to the control and even a higher seed set in the control than in the hoverfly treatments which is the opposite of what can be seen in the literature (Hodgkiss *et al.*, 2018; Pekas *et al.*, 2020; Moerkens *et al.*, 2021). Our results may be due to the deformations in fruit that occurred more in the hoverfly treatments than in the control (i.e., small fruit inside the parent fruit). These deformations are referred as internal proliferations or carpelloids structure (CLS) and are correlated with a reduced seed set and fruit weight (Tiwari *et al.*, 2011; Thanopoulos *et al.*, 2013). For these reasons, future studies must be carried out to fully understand this process and confirm the impact of hoverflies on pollination. Special attention should be paid to establishing an appropriate protocol for the study of pollination, as our study was initially designed only to compare the two types of hoverfly releases on aphid control. Other European studies demonstrated that *E. corollae* and *Eupeodes frequens* (Matsumura, 1917) (Diptera: Syrphidae) (same genus as the American hoverfly) are great pollinators and are more efficient than *E. balteatus* and *S. rueppellii* (Hodgkiss *et al.*, 2018; Pekas *et al.*, 2020). These studies and the increase in yield seen in our results, reassure us of the significant potential of *E. americanus* as a pollinator.

In conclusion, the present study which is the first to evaluate the double ecosystem services provided by Nearctic hoverflies (i.e., aphid control and pollination), clearly demonstrated that the American hoverfly is an effective predator, not only against the foxglove aphid, *A. solani* but also against the green peach aphid, *M. persicae*. Both release strategies, banker plant or pupal release allow great aphid control. In spite of the need for further research, this study has demonstrated that the American hoverfly has a great potential at providing a substantial pollinating effect, another key ecosystem service in agricultural systems.

## 5.5 Acknowledgments

We thank Applied Bio-nomics Ltd. for supporting this project. Special thanks to Marc Fournier, Maxime Lamonde-Dubé, Jean-Christophe Louis and Jeremie Pelletier for their help to conduct the experiment. We also thank the entire team from the Biocontrol laboratory (UQAM) and Jill Vandermeersch for statistics advice. This study was funded in part by the Government of Canada under the Canadian Agricultural Partnership's AgriScience Program, a federal, provincial, territorial initiative.

## 5.6 Author Contribution

Conceptualization; Methodology Noémie Gonzalez, Rosemarije Buitenhuis, Eric Lucas; Analysis; Investigation, and Data Curation; Writing—Original Draft and Visualization, Noémie Gonzalez; Writing—Review and Editing, Noémie Gonzalez, Rosemarije Buitenhuis, Eric Lucas; Funding acquisition and Supervision, Rosemarije Buitenhuis, Eric Lucas. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

## 5.7 References

- Almohamad, R., Verheggen, F. et Haubruge, E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.
- Amorós-Jiménez, R., Belliure, B., González-Franco, L., Pose-Pardiñas, Á., Fereres, A., Ángeles, M. et Marcos-García, M. (2012a). *Releasing syrphid larvae (Diptera: Syrphidae) as an effective aphid biocontrol strategy in Mediterranean sweet-pepper greenhouses.*
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. et Marcos-García, M. Á. (2012b). Prey availability and abiotic requirements of immature stages of the aphid predator *Sphaerophoria rueppellii*. *Biological Control*, 63(1), 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.06.001>
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. et Marcos-García, M. Á. (2014). Feeding preferences of the aphidophagous hoverfly *Sphaerophoria rueppellii* affect the performance of its offspring. *BioControl*, 59(4), 427-435. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9577-8>
- Arcaya, E., Pérez-Bañón, C., Mengual, X., Zubcoff-Vallejo, J. J. et Rojo, S. (2017). Life table and predation rates of the syrphid fly *Allograpta exotica*, a control agent of the cowpea aphid *Aphis craccivora*. *Biological Control*, 115, 74-84. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.09.009>
- Arnó, J., Ariño, J., Español, R., Martí, M. et Alomar, Ò. (2000). Conservation of *Macrolophus caliginosus* Wagner (Het. Miridae) in commercial greenhouses during tomato crop-free periods. *Conservation of Macrolophus caliginosus Wagner (Het. Miridae) in commercial greenhouses during tomato crop-free periods.*, 23(1), 241-246.



- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey130>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2021). Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biological Control*, 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Belliure, B. et Michaud, J. P. (2001). Biology and Behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera: Syrphidae), an Important Predator of Citrus Aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(1), 91-96. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0091:BABOPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0091:BABOPC]2.0.CO;2)
- Beltrà, A., Wäckers, F. L., Nedvěd, O. et Pekas, A. (2018). Predation rate and performance of three ladybirds against the green peach aphid *Myzus persicae* in sweet pepper. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(6), 491-499. <https://doi.org/10.1111/eea.12691>
- Biocom, (2023). Biocom – Ruecombat. <https://en.biocom.es/ruecombat> (Accessed 15 April 2023).
- Blümel, S. (2004) Biological control of aphids on vegetable crops. Dans K.M., Heinz, R.G., Van Driesche et M.P. Parrella (dir.), *Biocontrol in protected culture* (p. 297–312). Ball Publishing, Batavia, USA.
- Bohart, G.E., Nye, W.P. et Hawthorn, L.R. (1970). Onion pollination as affected by different levels of pollinator activity. *Utah Agricultural Experiment Station Bulletin*, 482, 460.
- Bos, J. I. B., Prince, D., Pitino, M., Maffei, M. E., Win, J. et Hogenhout, S. A. (2010). A Functional Genomics Approach Identifies Candidate Effectors from the Aphid Species *Myzus persicae* (Green Peach Aphid). *PLOS Genetics*, 6(11), e1001216. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001216>
- Bouvet, J. P. R., Urbaneja, A., Pérez-Hedo, M. et Monzó, C. (2019). Contribution of predation to the biological control of a key herbivorous pest in citrus agroecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 88(6), 915-926. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12982>
- Branquart, E., Hemptinne, J.-L., Bauffe, C. et Benfekih, L. (1997). Cannibalism in *Episyrphus balteatus* (Dipt: Syrphidae). *BioControl*, 42, 145-152. <https://doi.org/10.1007/BF02769892>
- Cantó-Tejero, M., Casas, J. L., Marcos-García, M. Á., Pascual-Villalobos, M. J., Florencio-Ortiz, V. et Guirao, P. (2022a). Essential oils-based repellents for the management of *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae*. *Journal of Pest Science*, 95(1), 365-379. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01380-5>
- Clem, C. S., Hobson, K. A. et Harmon-Threatt, A. N. (2022a). Do Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae) engage in long-distance migration? An assessment of evidence and mechanisms. *Ecological Monographs*, 92(4), e1542. <https://doi.org/10.1002/ecm.1542>
- Clem, C. S., Hobson, K. A. et Harmon-Threatt, A. N. (2023). Insights into natal origins of migratory Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae): new evidence from stable isotope ( $\delta^2\text{H}$ ) assignment

- analyses. *Ecography*, 2023(2), e06465. <https://doi.org/10.1111/ecog.06465>
- Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C. R. et Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera: Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Management Science*, 76(6), 1973-1979. <https://doi.org/10.1002/ps.5807>
- Fauteux, A., Soares, A. O. et Lucas, E. (s. d.). Larval development and voracity of *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae): comparison of the focal prey *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) and the banker prey *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Insect Science*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13255>
- Fischer, S. et Léger, A. (1997). Lutte biologique contre les pucerons du concombre en serre au moyen de plantes banques. *Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture*, 29(2), 119-126.
- Frank, S. D. (2010). Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biological Control*, 52(1), 8-16. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.011>
- Frantz, J. D., Gardner, J., Hoffmann, M. P. et Jahn, M. M. (2004). Greenhouse Screening of Capsicum Accessions for Resistance to Green Peach Aphid (*Myzus persicae*). *HortScience*, 39(6), 1332-1335. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.6.1332>
- Gervais, A., Chagnon, M. et Fournier, V. (2018). Diversity and Pollen Loads of Flower Flies (Diptera: Syrphidae) in Cranberry Crops. *Annals of the Entomological Society of America*, 111(6), 326-334. <https://doi.org/10.1093/aesa/say027>
- Geusen-Pfister, H. (1987). Studies on the biology and reproductive capacity of *Episyrphus balteatus* Deg. (Dipt., Syrphidae) under greenhouse conditions. *Journal of Applied Entomology*, 104(3), 261-270.
- Gonzalez, N., Fauteux, A., Louis, J.-C., Buitenhuis, R. et Lucas, E. (2023). Oviposition Preference of the American Hoverfly, *Eupeodes americanus*, between Banker Plants and Target Crops. *Insects*, 14(3), 295. <https://doi.org/10.3390/insects14030295>
- Gurr, G. M., Wratten, S. D. et Barbosa, P. (2000). Success in Conservation Biological Control of Arthropods. Dans G. Gurr et S. Wratten (dir.), *Biological Control: Measures of Success* (p. 105-132). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4)
- Heimpel, G. et Asplen, M. (2011). A 'Goldilocks' hypothesis for dispersal of biological control agents. *Biocontrol*, 56, 441-450. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9381-7>
- Hodgkiss, D., Brown, M. J. F. et Fountain, M. T. (2018). Syrphine hoverflies are effective pollinators of commercial strawberry. *Journal of Pollination Ecology*, 22, 55-66. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2018\)five](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2018)five)
- Hodgkiss, D., Brown, M. J. F. et Fountain, M. T. (2019). The effect of within-crop floral resources on pollination, aphid control and fruit quality in commercial strawberry. *Agriculture, Ecosystems et Environment*, 275, 112-122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.02.006>
- Hogg, B. N., Nelson, E. H., Mills, N. J. et Daane, K. M. (2011). Floral resources enhance aphid suppression

- by a hoverfly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141(2), 138-144.  
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01174.x>
- Hondelmann, P., Borgemeister, C. et Poehling, H.-M. (2005). Restriction fragment length polymorphisms of different DNA regions as genetic markers in the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 95(4), 349-359.  
<https://doi.org/10.1079/BER2005366>
- Huang, N., Enkegaard, A., Osborne, L. S., Ramakers, P. M. J., Messelink, G. J., Pijnakker, J. et Murphy, G. (2011). The Banker Plant Method in Biological Control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(3), 259-278. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.572055>
- Jarlan, A., De Oliveira, D. et Gingras, J. (1997a). Effects of *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) Pollination on Characteristics of Greenhouse Sweet Pepper Fruits. *Journal of Economic Entomology*, 90(6), 1650-1654. <https://doi.org/10.1093/jee/90.6.1650>
- Jarlan, A., De Oliveira, D. et Gingras, J. (1997b). Pollination by *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) and Seed Set of Greenhouse Sweet Pepper. *Journal of Economic Entomology*, 90(6), 1646-1649. <https://doi.org/10.1093/jee/90.6.1646>
- Jauker, F. et Wolters, V. (2008). Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia*, 156(4), 819-823. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1034-x>
- Jiang, S., Li, H., He, L. et Wu, K. (2022). Population Fitness of *Eupeodes corollae* Fabricius (Diptera: Syrphidae) Feeding on Different Species of Aphids. *Insects*, 13(6), 494. <https://doi.org/10.3390/insects13060494>
- Klecka, J., Hadrava, J., Biella, P. et Akter, A. (2018). Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network. *PeerJ*, 6, e6025. <https://doi.org/10.7717/peerj.6025>
- Kumar, S. et Gavkare, O. (2014). Incidence of the Green Peach Aphid [ *Myzus persicae* (Sulzer)] on Sweet Pepper under Greenhouse Environment. *Himachal Journal of Agricultural Research*, 40(1), 84-86.
- Length, R.V. (2022). Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.7.2. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans> (Accessed 31 August 2023)
- Martínez-Uña, A., Martín, J. M., Fernández-Quintanilla, C. et Dorado, J. (2013). Provisioning Floral Resources to Attract Aphidophagous Hoverflies (Diptera: Syrphidae) Useful for Pest Management in Central Spain. *Journal of Economic Entomology*, 106(6), 2327-2335. <https://doi.org/10.1603/EC13180>
- Moerkens, R., Boonen, S., Wäckers, F. L. et Pekas, A. (2021). Aphidophagous hoverflies reduce foxglove aphid infestations and improve seed set and fruit yield in sweet pepper. *Pest Management Science*, 77(6), 2690-2696. <https://doi.org/10.1002/ps.6342>
- Ouattara, T. Y., Fournier, M., Rojo, S. et Lucas, E. (2022). Development cycle of a potential biocontrol agent: the American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and comparison with the commercial biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(5), 394-401. <https://doi.org/10.1111/eea.13152>

- Payton Miller, T. L. et Rebeck, E. J. (2018). Banker Plants for Aphid Biological Control in Greenhouses. *Journal of Integrated Pest Management*, 9(1), 1-8. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmy002>
- Pekas, A., De Craecker, I., Boonen, S., Wäckers, F. L. et Moerkens, R. (2020). One stone ; two birds: concurrent pest control and pollination services provided by aphidophagous hoverflies. *Biological Control*, 149, 104328. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104328>
- Pineda, A. et Marcos-García, M. a. (2008a). Evaluation of several strategies to increase the residence time of *Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae) releases in sweet pepper greenhouses. *Annals of Applied Biology*, 152(3), 271-276. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00215.x>
- Pineda, A. et Marcos-García, M. Á. (2008b). Seasonal Abundance of Aphidophagous Hoverflies (Diptera: Syrphidae) and Their Population Levels In and Outside Mediterranean Sweet Pepper Greenhouses. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(2), 384-391. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[384:SAOAH2\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[384:SAOAH2]2.0.CO;2)
- Pineda, A. et Marcos-García, M. Á. (2008c). Use of selected flowering plants in greenhouses to enhance aphidophagous hoverfly populations (Diptera: Syrphidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 44(4), 487-492. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697584>
- Polyfly, (2023). *Polyfly - Hoverfly pollination*. <http://polyfly.es/en/>
- Pinheiro, L. A., Torres, L., Raimundo, J. et Santos, S. A. P. (2013). Effect of floral resources on longevity and nutrient levels of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Biological Control*, 67(2), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.07.010>
- Pu, D., Zheng, Z., Liu, H., Wang, X., Wu, X., Chen, Y., Deng, J., Chen, X., Li, Y. et Desk, S. (2019). Development and reproduction of the hoverfly *Eupeodes corollae* (Diptera: Syrphidae). *Journal of Earth Sciences et Environmental Studies*, 4(4). <https://www.siftdesk.org/article-details/Development-and-reproduction-of-the-hoverfly-emEupeodesemem-corollae-emDiptera-Syrphidae/519>
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P. D., Howlett, B. G., Winfree, R., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., Arthur, A. D., Andersson, G. K. S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Entling, M. H., Foully, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., ... Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 146-151. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>
- Rader, R., Howlett, B. G., Cunningham, S. A., Westcott, D. A., Newstrom-Lloyd, L. E., Walker, M. K., Teulon, D. A. J. et Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1080-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rojo, S., Hopper, K. et Marcos-García, M. (1996). Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81,

- 53-59. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1996.tb02014.x>
- Sadeghi, H. et Gilbert, F. (2000b). The effect of egg load and host deprivation on oviposition behaviour in aphidophagous hoverflies. *Ecological Entomology*, 25(1), 101-108. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00237.x>
- Saljoqi, A.-U.-R. (2009). Population dynamics of *Myzus persicae* (sulzer) and its associated natural enemies in spring potato crop, peshawar-pakistan. *Sarhad J.Agri.*, 25, 452-456
- Sánchez, M., Velásquez, Y., González, M. et Cuevas, J. (2022a). Hoverfly pollination enhances yield and fruit quality in mango under protected cultivation. *Scientia Horticulturae*, 304, 111320. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111320>
- Sánchez, M., Velásquez, Y., González, M. et Cuevas, J. (2022b). Pollination Effectiveness of the Hoverfly *Eristalinus aeneus* (Scopoli, 1763) in Diploid and Triploid Associated Watermelon Crop. *Insects*, 13(11), 1021. <https://doi.org/10.3390/insects13111021>
- Schneider, F. (1969). Bionomics and Physiology of Aphidophagous Syrphidae. *Annual Review of Entomology*, 14(1), 103-124. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.000535>
- Singh, P., Thakur, M., Sharma, K. C., Sharma, H. K. et Nayak, R. K. (2020). Larval feeding capacity and pollination efficiency of the aphidophagous syrphids, *Eupeodes frequens* (Matsmura) and *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae) on the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.) (Homoptera: Aphididae) on mustard crop. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30(1), 105. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00300-6>
- Soleyman-Nezhadiyan, E. (1996). *The ecology of Melangyna viridiceps and Simosyrphus grandicornis (Diptera : Syrphidae) and their impact on populations of the rose aphid, Macrosiphum rosae.* [Thèse de Doctorat, Agricultural University, Peshawar, Pakistan]. <https://digital.library.adelaide.edu.au/dspace/handle/2440/18976>
- Thanopoulos, Ch., Bouranis, D. et Passam, H. C. (2013). Comparative development, maturation and ripening of seedless and seed-containing bell pepper fruits. *Scientia Horticulturae*, 164, 573-577. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.10.010>
- Tiwari, A., Vivian-Smith, A., Voorrips, R., Habets, M., Xue, L., Offringa, R. et Heuvelink, E. (2011). Parthenocarpic potential in *Capsicum annuum* L. is enhanced by carpelloid structures and controlled by a single recessive gene. *BMC plant biology*, 11, 143. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-143>
- Van Emden, H. van, Harrington, R. (2017). *Aphids as Crop Pests, 2 edition.* ed. Cabi, Wallingford, Oxfordshire, UK ; Boston, MA.
- Van Oystaeyen, A., Tuytens, E., Boonen, S., De Smedt, L., Bellinkx, S., Wäckers, F. et Pekas, A. (2022). Dual purpose: Predatory hoverflies pollinate strawberry crops and protect them against the strawberry aphid, *Chaetosiphon fragaefolii*. *Pest Management Science*, 78(7), 3051-3060. <https://doi.org/10.1002/ps.6931>
- Van Rijn, P. C. J. et Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and

abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 925-933. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605>

Wotton, K. R., Gao, B., Menz, M. H. M., Morris, R. K. A., Ball, S. G., Lim, K. S., Reynolds, D. R., Hu, G. et Chapman, J. W. (2019). Mass Seasonal Migrations of Hoverflies Provide Extensive Pollination and Crop Protection Services. *Current Biology*, 29(13), 2167-2173.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.036>

## CONCLUSION

Les cultures sous serres représentent un environnement favorable pour les ravageurs tout au long de la saison et parmi eux, les pucerons sont des plus dommageables (MacGillivray, 1972 ; Knapp *et al.*, 2020). Au Canada, le puceron vert du pêcher, *M. persicae* sur poivron et le puceron du melon, *A. gossypii* sur concombre sont des ravageurs majeurs en serre (Gillespie, 2001 ; Jandricic *et al.*, 2023). La lutte chimique peut être utilisée, mais dans un contexte de changements climatiques et de transition vers une agriculture durable, des alternatives aux pesticides sont développées (Rabasse et Van Steenis, 1999 ; Capinera, 2004 ; Mahmood *et al.*, 2016 ; Vanoosthuysen *et al.*, 2018). Parmi elles, la lutte biologique est une méthode de plus en plus utilisée, mais qui comporte encore des enjeux. En effet, le contrôle des pucerons se fait par de multiples lâchers d'agents de lutte biologique, mais fréquemment cela ne suffit pas puisque ces ravageurs ont un taux de croissance très élevé et peuvent causer des dommages rapidement (Knapp *et al.*, 2020 ; Rabasse et Van Steenis, 1999). Par ailleurs, au Québec, les agents de lutte biologique commercialisés ont montré leur limite à basses températures et courtes photopériodes, en entrant en diapause (Gilkeson et Hill, 1986 ; Tougeron *et al.*, 2019). Il est donc important de compléter l'offre actuelle en trouvant de nouveaux agents de lutte biologique capables de contrôler ces différents pucerons dans les serres. C'est dans ce contexte qu'un nouvel agent de lutte, le syrpe d'Amérique, a été étudié dans ce projet, afin d'évaluer son potentiel contre les pucerons en serre : *M. persicae* et *A. gossypii*. Pour rappel, les objectifs étaient premièrement d'étudier certains aspects clefs de sa biologie tel que son comportement d'oviposition et les préférences de ponte de la femelle. Ce sont des questions essentielles afin de déterminer si c'est une espèce potentiellement utilisable avec succès en lutte biologique. En second lieu, il s'agissait d'évaluer certains facteurs pouvant influencer son efficacité contre les pucerons tels que les systèmes de plante réservoir, les stratégies de lâchers et la lumière artificielle additionnelle en serre d'hiver.

### **Résultats et retour sur les objectifs de recherche**

Tout d'abord, le comportement d'oviposition du syrpe d'Amérique, *E. americanus*, a été comparé à celui de la cécidomyie des pucerons, *A. aphidimyza*, un prédateur commercialisé au Canada (chapitre 2). Les résultats ont montré que les deux prédateurs pondent leurs œufs proportionnellement à la taille de la colonie de pucerons. De plus, la densité minimale induisant la ponte d'*E. americanus* est basse : 5 pucerons du melon, *A. gossypii* sur concombre et seulement 2 pucerons verts du pêcher, *M. persicae* sur poivron.

Pour *A. aphidimyza*, c'est également 5 pucerons sur concombre, mais 10 sur poivron. Cette étude démontre donc la capacité d'*E. americanus* à répondre à de faibles densités de pucerons au début de l'infestation. De plus, *E. americanus* a pondu plus du double du nombre d'œufs qu'*A. aphidimyza* sur le poivron et à des densités de pucerons plus faibles. Il a également pondu un nombre d'œufs similaire à celui d'*A. aphidimyza* sur le concombre. Ces observations démontrent donc que la ponte du syrphe d'Amérique peut surpasser celle d'*A. aphidimyza* sur le poivron tout en maintenant au moins le même niveau d'efficacité sur le concombre. Cette comparaison entre les deux prédateurs confirme ainsi le fort potentiel du syrphe d'Amérique en tant qu'agent de lutte biologique contre les pucerons. De plus, nos résultats révèlent une différence significative dans le nombre d'œufs pondus par *E. americanus* entre le poivron et le concombre, avec un schéma inverse pour *A. aphidimyza*. L'oviposition des prédateurs est donc influencée par le système hôte-puceron, ouvrant ainsi la voie à notre étude ultérieure.

Dans un second temps, il est impératif de prendre en considération les préférences d'oviposition du syrphe, surtout dans des contextes de culture mixte ou lorsque des systèmes de plantes réservoirs sont employés, afin d'optimiser leur efficacité. Dans ce cas, un bon agent de contrôle biologique doit préférer la culture cible/proie au système de plante réservoir pour assurer le succès de la stratégie de lutte biologique (Frank, 2010 ; Higashida *et al.*, 2016 ; Yano, 2019) (chapitre 3). Les résultats ont montré que le système de plantes réservoirs utilisé (orge, maïs ou éleusine) influençait drastiquement la préférence de ponte du syrphe. *E. americanus* a une préférence d'oviposition pour l'orge face au concombre, pour le concombre face à l'éleusine et aucune préférence entre le maïs et le concombre. Le système de plante réservoir avec l'éleusine est donc plus approprié à la lutte contre *A. gossypii* dans les cultures de concombres, et l'orge plus adapté pour le contrôle de *M. persicae* dans les cultures de poivrons. Cette étude montre que le système de plante réservoir doit être soigneusement choisi en fonction des cultures et pucerons présents dans la serre afin d'optimiser l'impact du syrphe comme agent de lutte biologique. Dans le futur, d'autres types de système de plante réservoir doivent être évalués tel que le phragmite infesté avant le puceron farineux du prunier, *Hyalopterus pruni* (Geoffroy, 1762). De plus, dans un contexte de polyculture ou culture mixte, le syrphe d'Amérique n'avait aucune préférence entre le concombre et le poivron, ce qui signifie qu'il a le potentiel de protéger les deux cultures lorsque présentes dans la même serre.

Les deux chapitres suivants ont permis d'évaluer l'efficacité du syrphe en cultures sous serre contre *M. persicae*, ainsi qu'évaluer certains facteurs pouvant influencer cette efficacité tels que le type de lâchers et la lumière additionnelle en serre. En effet, en serre d'hiver, les producteurs utilisent la lumière artificielle



afin d'allonger la photopériode. Pour cela, l'installation de lampes HPS est employé mais actuellement les lampes LED gagnent en popularité en raison de leurs nombreux avantages (efficacité énergétique, spectre ajustable, durée de vie...). Les résultats du chapitre 4 ont montré que l'oviposition d'*E. americanus* n'est pas affectée par l'ajout de lumière artificielle (lampes HPS ou LED) en termes de fécondité, de fertilité et d'utilisation de niche (position des œufs sur la plante). Son taux d'éclosion des œufs reste également très satisfaisant quel que soit le traitement (>75%). Son utilisation est donc compatible dans les serres d'hiver, avec ou sans éclairage artificiel, puisque les changements de quantité de lumière, mais aussi de qualité spectrale ne l'ont pas affecté négativement. Cela vient ainsi renforcer l'idée que le syrphe d'Amérique est un très bon candidat en serre d'hiver au Québec, d'autant plus qu'il est efficace à basse température (Bellefeuille *et al.*, 2019 ; 2021). Néanmoins, notre étude a prouvé que l'utilisation de LED ou de HPS augmente respectivement de 16 % et 9 % le taux d'éclosion des œufs d'*E. americanus* par rapport à une serre sans éclairage artificiel. De plus, les lampes LED ont permis de diminuer de manière significative la proportion d'œufs non éclos par rapport à l'utilisation de lampes HPS, passant de 7 à 2%. Ce chapitre montre donc également la compatibilité entre le syrphe et les nouvelles techniques d'éclairage utilisées dans les cultures et démontre l'impact positif de l'utilisation de ces LED. En parallèle, l'étude a prouvé que la lumière artificielle en serre augmente la croissance de la population de *M. persicae* de 103 à 130 %, après 12 jours, par rapport à une serre sans lumière artificielle. L'utilisation de la lumière artificielle dans les serres d'hiver est donc favorable au développement des ravageurs et doit être prise en compte lors de la planification de la lutte contre les pucerons.

Enfin, le dernier chapitre qui compose cette thèse avait pour objectif d'évaluer l'efficacité du syrphe contre *M. persicae* via différentes stratégies de lâcher (chapitre 5). Les résultats ont tout d'abord permis de montrer en serres expérimentales qu'*E. americanus* contrôle efficacement *M. persicae* avec 92 à 98% de réduction par rapport au témoin. Le type de lâchers, via plante réservoir ou via lâchers de pupes, n'a pas eu d'impact sur le contrôle et sont pareillement efficace. Cependant, l'utilisation de plantes réservoirs permet de produire naturellement de nouveaux syrphes adultes au fil du temps, sans nécessiter de lâchers supplémentaires. En effet, le nombre de syrphes adultes a été multiplié par 7 alors que la stratégie de lâcher de pupes produisait un nombre constant de syrphes adultes, sans augmentation. En parallèle, ce dernier chapitre présente la première étude à évaluer le double service écosystémique rendu par les syrphes néarctiques (c'est-à-dire le contrôle des pucerons et la pollinisation). En effet, les résultats montrent que l'utilisation de syrphes a augmenté significativement le rendement en poivron de 88,4% et 97,5% respectivement pour les traitements de lâcher via plante réservoir et via pupes par rapport au

témoin sans pollinisateur. Néanmoins, des études supplémentaires sont nécessaires afin d'affirmer que cela provient d'une meilleure pollinisation des plants par les syrphes ou seulement d'un effet indirect via le contrôle des pucerons.

En parallèle de cette thèse, un dernier article a été publié dans la revue Agriculture pour comparer l'impact des fleurs artificielles par rapport à une espèce florale (le sarrasin) sur l'amélioration des performances d'*E. americanus*, incluant la survie, la longévité des adultes, ainsi que la fécondité des femelles (Gonzalez *et al.*, 2024). Les résultats ont montré que les syrphes performaient très bien et de manière similaire en présence de sarrasin et de fleurs artificielles, ce qui confirme la possibilité d'utilisation de ces deux approches par les producteurs pour soutenir les lâchers de syrphes. En parallèle, l'Alysse maritime est une espèce de plante florale qui a également permis au syrphe de performer durant 8 semaines, comme décrit dans le dernier article de cette thèse (chapitre 5).

De plus, des essais en serres commerciales d'aubergine et de poivron ont été réalisés durant l'été 2021 afin de tester les lâchers du syrphe d'Amérique via plante réservoir. Les résultats, présentés en ANNEXE C, ont permis de montrer que, dans les deux cultures, le lâcher de syrphe via plante réservoir a été fonctionnel, c'est-à-dire qu'il y a bien eu des observations de syrphes adultes après l'introduction. De même, des femelles adultes sont arrivées à localiser les pucerons et à pondre dans les colonies, mais le pourcentage de contrôle qui leur est attribué est difficilement calculable dû à la présence importante d'autres ennemis naturels. Enfin, les adultes sont restés dans les serres pour plusieurs semaines (4 semaines en culture d'aubergine et 6 semaines en culture de poivron), mais la plupart ont probablement quitté la culture après leur émergence ou n'ont pas survécu et sont morts dans la serre. Concernant les plantes réservoirs, elles ont été fonctionnelles en culture de poivron, mais pas assez pour augmenter la population de syrphe. En culture d'aubergine, l'arrosage du système de plante réservoir n'a pas été efficace donc aucune conclusion sur leur efficacité n'a pu être établie. Un système d'arrosage automatique est donc très important afin d'éviter ce problème. Enfin, une description morphologique des stades larvaires du syrphe d'Amérique, *E. americanus* a été effectuée dans le cadre d'une collaboration avec une étudiante à la maîtrise du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM, Arlette Fauteux (ANNEXE A).

## Conclusion générale et suite des études

En conclusion, ce projet a permis de montrer le potentiel important du syrpe d'Amérique en tant que nouvel agent de lutte biologique. Les caractéristiques principales du syrpe d'Amérique étudiées durant cette thèse et dans les précédentes études ont été résumées dans un tableau récapitulatif disponible à la page suivante (Tableau 4). Une attention particulière a été apportée en indiquant le caractère positif ou négatif de chacun de ces critères.

Tableau 4 : Caractéristiques d'*E. americanus* définies positivement ou négativement dans un contexte de lutte biologique.

	Point positif	Point négatif
<b>Caractéristiques d'<i>E. americanus</i> observées durant cette thèse :</b>		
Ponte proportionnelle à la densité de pucerons (Chapitre 2)	X	
Faible densité minimale de pucerons pour induire la ponte (Chapitre 2)	X	
Oviposition influencée négativement par les plantes avec des trichomes (Chapitres 2 et 3)		X
N'est pas influencé négativement par les courtes photopériodes en serre d'hiver sans lumière artificielle (Chapitre 4)	X	
N'est pas influencé négativement par la lumière artificielle (HPS ou LED) (Chapitre 4)	X	
Contrôle efficacement <i>M. persicae</i> en serre expérimentale (Chapitre 5)	X	

Peut-être relâché via plante réservoir ou sous forme de pupes (Chapitre 5)	X	
Augmente le rendement de poivron (Chapitre 5)	X	
Observation d'adultes en serre d'été ouverte durant 4-6 semaines après un lâcher via plante réservoir (Annexe C)	X	
<b>Caractéristiques d'<i>E. americanus</i> observées dans les études précédentes :</b>		
Est actif à basses températures (12, 15, and 18°C.) pour le vol, l'oviposition et la prédation (Bellefeuille <i>et al.</i> , 2019 ; 2021)	X	
Contrôle efficacement <i>A. solani</i> à basse température (Bellefeuille <i>et al.</i> , 2021)	X	
Possède une voracité larvaire très élevée (Fauteux <i>et al.</i> , 2023)	X	
Inefficacité des lâchers de syrpe adulte en serre commerciale (Bellefeuille <i>et al.</i> , 2021)		X
Présence de formicidés peut altérer l'efficacité des plante réservoir (Bellefeuille <i>et al.</i> , 2021)		X
Le temps de développement larvaire (stade de prédation) est significativement plus long que chez <i>A. aphidimyza</i> (Ouattara <i>et al.</i> , 2022).	X	
Fécondité considérablement > à <i>A. aphidimyza</i> (Ouattara <i>et al.</i> , 2022).	X	

## Utilisation des syrphes en serre d'été/automne

L'utilisation du syrphe d'Amérique via plante réservoir en serres commerciales d'été ou d'automne n'a pas abouti à l'établissement à long terme de la population de syrphes (Annexe C, Fauteux, 2023). Plusieurs hypothèses ont alors été avancées afin d'expliquer ce phénomène : la présence en été de parasitoïdes de syrphe, la dispersion trop importante des adultes et leur migration en fin d'été, ainsi que la présence d'autres ennemies naturelles empêchant son établissement (Annexe C). Les interactions du syrphe d'Amérique avec d'autres agents de lutte biologique est un aspect essentiel qui reste à étudier, notamment en ce qui concerne les relations intraguïdes afin de conseiller au mieux les producteurs quant à son utilisation. Cette problématique est actuellement explorée par l'équipe du Centre de Recherche Agroalimentaire de Mirabel (CRAM). Pour toutes ces raisons, l'utilisation du syrphe via plante réservoir en serre ouverte d'été ou à l'automne demande davantage de précautions. Dans ces conditions, il serait donc plus judicieux d'effectuer des lâchers de pupes à intervalle régulier ainsi que garder les cloisons fermées le plus possible après les lâchers (installation de filet anti-insecte) (Pineda and Marcos-García, 2008a). En revanche, due au coût présentement élevé du syrphe d'Amérique (128\$CAD pour 50 pupes), cette méthode engendrerait un budget conséquent pour le producteur. Ainsi, en été, la lutte biologique par conservation (ajout de plante fleurie) pourrait être une méthode plus adaptée et moins coûteuse due à la présence importante et naturelle de diverses espèces de syrphes aphidiphages (Annexe C ; Pineda and Marcos-García, 2008a). Dans ce cas, ouvrir les cloisons latérales des serres afin d'augmenter leur entrée est conseillé (Pineda and Marcos-García, 2008a). Enfin, l'ajout de plante fleurie est un paramètre très important pour, à la fois inciter les syrphes à rester dans la serre après les lâchers, mais aussi inciter les syrphes naturellement présents à entrer dans la culture. En effet, la littérature a montré que l'implantation de plante fleurie dans la culture ou bien de bandes fleuries en périphérie des serres augmente la présence des syrphes (Pineda and Marcos-García, 2008b). Pour cela, les producteurs ont la possibilité d'utiliser l'alyse maritime (chapitre 5) ou/et le sarrasin (tous deux possédant des fleurs très ouvertes et peu profondes) ou bien opter pour l'utilisation de fleurs artificielles (Gonzalez *et al.*, 2024, Leman *et al.*, 2023). La préférence du syrphe pour différentes plantes florales est également importante afin de choisir les espèces les plus adéquates. Cette problématique fait l'objet d'un projet de maîtrise de l'Université Laval, qui compare l'alyse maritime, le sarrasin, la coriandre et le poivron. En parallèle et afin de supprimer la problématique liée à la grande dispersion des adultes, une autre méthode serait également très intéressante : l'utilisation du syrphe d'Amérique en curatif, directement dans les foyers de pucerons via des lâchers de larves ou d'œuf. En effet, Wyss *et al.*,(1999) ont observé une grande efficacité des lâchers

de larves et/ou d'œufs de prédateur aphidiphage, et semble être plus appropriée que les lâchers de pupes et d'adultes. Cette méthode est d'autant plus intéressante avec le syrpe d'Amérique, *E. americanus* puisqu'il possède une voracité très élevée. En effet, Fauteux *et al.*,(2023) a montré qu'une larve d'*E. americanus* consomme entre de 1780 à 2266 pucerons en seulement 7 jours, résultat bien supérieur à la voracité d'un grand nombre d'agents de lutte commerciaux (Hopper *et al.*, 2011). Des lâchers d'œufs ou de larves sont donc très intéressants pour un contrôle curatif à haute densité de pucerons. Afin de rendre cette méthode disponible pour les producteurs, la faisabilité de ces formats de vente doit être développée et adaptée à l'élevage de masse du syrpe. Des bouteilles de 500 à 1000 larves d'*E. balteatus* et *S. rueppellii* sont déjà commercialisées en Espagne par l'entreprise ©Biocom. Développer un système identique semble donc possible au Canada. En revanche, actuellement aucune entreprise ne met à disposition des œufs de syrpes et leur collecte en élevage de masse représente donc le défi le plus important pour la mise en place de cette méthode.

#### Utilisation des syrpes en serre d'hiver/printemps

L'utilisation du syrpe d'Amérique via plante réservoir en serres commerciales d'hiver / de printemps au contraire a été un succès (Bellefeuille *et al.*, 2019 ; 2021). Cette différence d'efficacité par rapport aux saisons de culture pourrait s'expliquer de différentes manières. Premièrement, Fauteux (2023) suggère qu'en hiver/printemps les parasitoïdes de syrpe sont moins actifs puisque Smith et Chaney (2007) ont prouvé que le taux de parasitisme augmente avec la maturité des cultures. Ainsi, lâcher les syrpes en début de saison pourrait contribuer au succès d'établissement des populations. En second temps, au Canada, très peu d'agents de lutte biologique sont disponibles en hiver en raison des faibles températures et photopériodes causant leur entrée en diapause. Ainsi, durant cette période le syrpe d'Amérique fait face à beaucoup moins de compétition pour la ressource qu'en serre d'été, ce qui pourrait également expliquer cette différence d'efficacité. De nombreuses études discutent également de l'importance de la saison de culture par rapport à l'efficacité des lâchers de syrpes (Pekas *et al.*, 2020 ; Bellefeuille *et al.*, 2019).

Actuellement, au Québec, les producteurs rencontrent des problèmes de pucerons en culture d'hiver même lorsque les températures atteignent les 5°C et ne disposent d'aucun moyen de lutte pour y remédier. L'activité du syrpe d'Amérique à très basse température (5°C) doit donc être étudiée dans le futur. C'est un besoin qui a été identifié durant la réunion du Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP) Cultures

marâchères en serre organisé par le Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ) le 18 janvier 2023. En parallèle, nos résultats composant le chapitre 4 ont également montré que le syrphe d'Amérique peut être utilisé dans des serres sans lumière artificielle mais également dans des serres utilisant des lampes HPS ou LED afin de rallonger la photopériode. Le syrphe d'Amérique est donc un candidat très intéressant en serre d'hiver ou de printemps pour le contrôle des pucerons. Une expérimentation est en cours au Laboratoire de Lutte Biologique afin d'estimer les conditions environnementales déclenchant l'entrée en diapause du syrphe d'Amérique. D'autres expériences en contexte de serre commerciales sont nécessaires afin de confirmer cela. Une maîtrise au Laboratoire de Lutte Biologique en collaboration avec le CRAM va commencer et aborder cette problématique de contrôle de pucerons en serre d'hiver à très basses températures (5, 8 et 12°C).

#### Utilisation des syrphes en culture d'intérieur et leur rôle dans la pollinisation

Mis à part les serres, les cultures d'intérieur appelées plus communément ferme urbaine ou ferme verticale sont actuellement en plein essor dans de nombreuses régions à travers le monde. Au Canada, ce type de culture présente un intérêt particulier car elle permet une production continue tout au long de l'année, même pendant l'hiver. En 2021, le Québec a accordé une aide financière de 6,8 millions de dollars pour l'implantation de nouvelles fermes verticales (Radio-Canada, 2021). Ces cultures se réalisent dans différents types de bâtiments clos tels que des entrepôts, des conteneurs d'expédition, des bâtiments résidentiels ou commerciaux, ainsi que des tours de culture. Ces installations exploitent l'espace vertical en utilisant plusieurs niveaux superposés pour cultiver les plantes. Cette approche permet une utilisation optimale de l'espace vertical disponible, générant ainsi une récolte substantielle malgré la limitation de l'espace. De plus, ces installations sont souvent équipées de technologies avancées pour surveiller et contrôler les conditions de croissance, garantissant ainsi des paramètres optimaux pour les plantes. Par exemple, il n'y a pas d'accès direct à la lumière naturelle, et les cultures dépendent principalement de l'éclairage artificiel, généralement fourni par des lampes LED. Les ravageurs peuvent infester ce type de culture de deux manières : via l'introduction de plants infestés ou par la ventilation à flux. À mon avis, compte tenu des résultats de cette thèse, le syrphe d'Amérique semble bien adapté à ce type d'environnement et présente un fort potentiel. En effet, le caractère complètement clos des cultures d'intérieur limite la dispersion des syrphes adultes et nous savons que le syrphe performe extrêmement bien dans des environnements clos tels que testés en laboratoire. De plus, grâce au chapitre 4 et à notre élevage en laboratoire depuis 2014, nous savons également qu'il est compatible avec la lumière artificielle,

même délivré par des lampes LED. Au Canada, une culture d'intérieur d'importance économique non négligeable est le cannabis. Cependant, deux des trois principaux ravageurs auxquels il est confronté sont des pucerons, à savoir le puceron du cannabis (*Phorodon cannabis* Passerini) et le puceron rouge du riz (*Rhopalosiphum rufiabdominalis* Sasaki) (Cranshaw *et al.*, 2018 ; Lagos-Kutzet *al.*, 2018 ; Cranshaw et Wainwright-Evans, 2020 ; Lemay *et al.*, 2022). Par conséquent, de futures études sur l'efficacité du syrphe d'Amérique contre ces ravageurs pourraient être intéressantes pour les raisons mentionnées précédemment. Enfin, l'un des enjeux majeurs en cultures d'intérieur est de trouver des pollinisateurs efficaces puisque les pollinisateurs naturels n'ont aucun accès à la culture. Pour cette raison, un nombre limité de cultures ne peuvent être cultivées que par l'agriculture verticale, favorisant les espèces caractérisées par l'autopollinisation comme la laitue. Les plantes nécessitant une pollinisation comme les fraises doivent être pollinisées à la main, ce qui nécessite le temps et le travail du personnel (Birkby, 2016 ; Naqvi *et al.*, 2022). L'enjeu actuel est donc de trouver un pollinisateur efficace dans ce type d'environnement. C'est ici que les syrphes sont doublement intéressants, car en plus d'être impliqué dans la lutte biologique, ils sont également des pollinisateurs efficaces (Pekas *et al.*, 2020 ; Hodgkiss *et al.*, 2018). En effet, comme vu dans notre chapitre 5, l'utilisation du syrphe d'Amérique a permis d'augmenter significativement le rendement de poivron. Des études supplémentaires sont nécessaires afin de confirmer ainsi que quantifier son rôle dans la pollinisation mais grâce à son double service écosystémique, le syrphe d'Amérique est un candidat redoutable en agriculture verticale. Cette problématique est actuellement étudiée par Agriculture et Agri-Food Canada en culture conteneur.

Les insectes pollinisateurs fournissent un service écosystémique vital pour la pollinisation des cultures dans les plantes sauvages, et plus de 75 % des cultures dans le monde bénéficient de la pollinisation par les insectes grâce à des rendements accrus à la récolte. Le nombre de pollinisateurs sauvages, en particulier les abeilles, diminue à l'échelle mondiale en raison de l'agriculture industrielle, des agents pathogènes, de la perte de biodiversité, de l'utilisation de pesticides et du changement climatique (Kluser and Peduzzi, 2007 ; Rhodes, 2018). Ce déclin pose un risque important pour la production de nombreuses cultures et menace la sécurité alimentaire. Attirer et diversifier les pollinisateurs en agriculture est donc un enjeu majeur de nos jours. Les syrphes font partie du second groupe de pollinisateurs les plus importants juste derrière les hyménoptères comprenant la famille des Apinae (abeilles, bourdons) (Ssymank *et al.*, 2008). Actuellement, les syrphes obtiennent de plus en plus d'attention (Dunn *et al.*, 2020 ; Singh *et al.*, 2020, Wotton *et al.*, 2019 ; Pekas *et al.*, 2020 ; Hodgkiss *et al.*, 2018). En effet, l'aménagement des cultures avec l'ajout de bandes fleuries est une pratique de plus en plus utilisée pour les attirer (Pineda



and Marcos-García, 2008b) et plusieurs entreprises proposant les syrphes comme service de pollinisation ont même vu le jour tel que ©POLYFLY SL. en Espagne ou encore ©Pollinator and Orchard Management Ltd., alias Olombria en Angleterre. En Amérique du Nord, il reste encore beaucoup de travail afin d'augmenter la connaissance et la potentielle utilisation des syrphes indigènes dans nos cultures.

#### Potentiel d'utilisation des syrphes dans d'autres systèmes

Précédemment, Bellefeuille *et al.*, (2021) a montré qu'*E. americanus* est efficace contre le puceron de la digitale, *A. solani* et cette thèse permet d'ajouter *M. persicae* à la liste, un autre puceron des plus dommageables. De plus, les résultats de cette thèse ainsi que ceux obtenus durant la maîtrise d'Arlette Fauteux (2023), ont montré que le syrphe d'Amérique possède un potentiel important pour contrôler le puceron du melon, *A. gossypii*. Par la suite, il sera intéressant d'étudier son efficacité contre d'autres espèces de pucerons d'importance économique puisqu'*E. americanus* est un aphidiphage généraliste (Rojo *et al.*, 2003), que ce soit en serre ou en plein champs. Toutefois, cela ne serait envisageable qu'à condition de développer des solutions pour limiter la dispersion des syrphes en dehors des cultures en plein champ. Pour cela, l'utilisation de la lutte biologique par conservation pourrait être privilégiée (aménagement de la culture afin d'augmenter la population de syrphe indigène et ainsi le contrôle des pucerons) (Pineda and Marcos-García, 2008b). En parallèle, l'entreprise Biocom SL. en Espagne réalise des lâchers de syrphes commerciaux efficace en plein champs grâce à l'implantation de plusieurs inter rangs d'alyse maritime ou via des lâchers de larves de syrphe.

- Par exemple, le puceron de la pomme de terre, *M. euphorbiae* cause des dégâts au Québec en culture maraîchère (sous serre : laitue, aubergine, poivron, épinard, fraises et en plein champs : pomme de terre, betteraves, etc.) et ornementale (roses, dahlias, pétunias, etc.) (MAPAQ, 2018 ; 2023). L'essai en serre commerciale présenté dans l'annexe C a montré qu'*E. americanus* a réussi à localiser et pondre dans les colonies de *M. euphorbiae* en culture d'aubergine.
- Diverses espèces de pucerons tel que *Nasonovia ribisnigri* (Mosley, 1841), *M. persicae* et *M. euphorbiae* affectent également grandement la culture de laitue au Québec (MAPAQ, 2018 ; Gard et Giovanna, 2020). Le syrphe d'Amérique est l'une des espèces de syrphes couramment présentes dans ces cultures (Bugg *et al.*, 2008) et est adapté à la surface lisse des feuilles. De plus, plusieurs études, notamment en Californie, montre que les syrphes sont efficaces contre les pucerons dans cette culture (Smith *et al.*, 2008 ; Hopper *et al.*, 2011 ; Nelson *et al.*, 2012).

- Le marché de la pomme au Québec atteint 61,45 millions de dollars avec environ 4 792 hectares (ha) de vergers en 2019 (Institut de la statistique du Québec, 2021). Cependant, l'utilisation récente de filets d'exclusion dans les vergers a introduit un nouveau défi en matière de contrôle des pucerons. En effet, bien que ces filets puissent être efficaces pour protéger les cultures du carpocapse de la pomme (*Cydia pomonella*), ils ont engendré une recrudescence des populations de ravageur secondaire tel que les pucerons. Les filets restreignent l'accès des ennemis naturels aux colonies de pucerons, entravant ainsi leur capacité à les réguler naturellement la population de ravageurs (Gagnon Lupien *et al.*, 2014 ; Gagnon Lupien et Beaulieu, 2022). Une approche intéressante consisterait à envisager des lâchers de syrphes directement à l'intérieur des filets, ce qui permettrait non seulement de limiter leur dispersion en dehors de la culture, mais aussi de favoriser leur présence pour lutter contre les ravageurs.
- Avec l'augmentation du nombre de microbrasseries au Québec, les houblonnières en exploitation sont passées d'une dizaine en 2009 à 41 exploitations en 2021 (Méthot-Langlois, 2022). Cependant, le puceron du houblon *Phorodon humuli* (Schrank, 1801) est l'un des principaux ravageurs de cette culture. Des tests de prédation et de reproduction sur ce puceron seraient donc intéressants afin de déterminer si le syrphe d'Amérique peut être ajouté à la liste des insectes auxiliaires disponibles en houblonnière.
- Enfin, le puceron des pousses du sapin, *M. abietinus*, est un des principaux ravageurs des arbres de Noël au Québec. Il cause des dommages économiques importants sur les pousses annuelles du sapin et affecte sa qualité esthétique. *Eupeodes americanus* est l'espèce de syrphe la plus abondante s'attaquant à *M. abietinus* en culture de sapin (Berthiaume *et al.*, 2016) et représente donc un très bon candidat pour le contrôle biologique de ce ravageur.

Le syrphe d'Amérique, *E. americanus* est le premier syrphe commercialisé en Amérique du Nord. Un grand nombre d'espèces indigènes reste encore à étudier que ce soit pour des questions de lutte biologique, de pollinisation ou des deux services écosystémiques combinés. Par exemple, Jarlan *et al.*, (1997a, 1997b) a montré l'implication d'*Eristalis tenax* dans la pollinisation des serres de poivron au Québec. D'après Skevington *et al.*, (2019), deux sous-familles de syrphe prédateur sont connues en Amérique du Nord nord-est : les Pipizinae (spécialiste des pucerons des racines) avec 30 espèces et les Syrphinae avec 136 espèces. Comme mentionné dans l'annexe C, nous avons également observé une présence significative de syrphes aphidiphages naturels dans les cultures d'intérêt économique au Québec. Outre *E. americanus*, on peut identifier plusieurs espèces appartenant aux genres *Sphaerophoria* spp., *Syrphus* spp., *Epistrophe* spp.,

ainsi que *Toxomerus* spp., tels que *Toxomerus marginatus* et *Toxomerus geminatus* (Skevington *et al.*, 2019). Il en existe bien plus et peuvent être retrouvés dans le guide de terrain des syrphes du nord-est de l'Amérique du Nord écrit par Skevington *et al.*, (2019). Des travaux d'échantillonnage, d'identification, de mise en place d'élevage et de tests comportementaux en laboratoire sont donc à mettre en place au Canada afin d'élargir nos connaissances et pouvoir bénéficier de tout ce que les nombreuses espèces de syrphes ont à offrir.

En somme, cette thèse montre que le syrphe d'Amérique a un grand potentiel pour combattre les pucerons en serre. Elle identifie aussi certaines conditions nécessaires à son utilisation, comme les stratégies de lâcher, le choix des plantes réservoirs, et l'effet de l'éclairage artificiel en serre. Il reste cependant encore beaucoup de questions à explorer, telles que la compatibilité du syrphe avec d'autres agents de lutte, le nombre de plantes réservoirs nécessaires par hectare, ou encore son efficacité contre d'autres espèces de pucerons...

**ANNEXE A**  
**MORPHOLOGICAL DISCRIMINATION OF THE LARVAL INSTARS OF *EUPEODES AMERICANUS***  
**(DIPTERA: SYRPHIDAE)**

Arlette Fauteux, Noémie Gonzalez, António O. Soares et Éric Lucas

Courte communication publiée dans la revue *Phytoprotection* :

Fauteux, A., Gonzalez, N., Soares, A. O. et Lucas, É. (2022). Morphological determination of the larval instars of *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae). *Phytoprotection*, 102(1), 30–34.

<https://doi.org/10.7202/1093947ar>

## 1. Résumé / Abstract

In North America, the potential of the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), as a biocontrol agent has been demonstrated, particularly against the foxglove aphid *Aulacorthum solani* Kaltenbach, 1843 (Hemiptera: Aphididae). Since no information is available to distinguish the larval instars of this species, the present study used the semi-continuous observation (time-lapse photography and stereo microscope) of the three larval stages to build a table of morphological traits and a dichotomic key for discriminating the larval instars by observation under stereo microscope. Discriminating traits are black hairs at first instar and fused posterior breathing tubes at third instar.

Key words: Black hairs, molt, posterior breathing tubes, time-lapse photography, biocontrol.

En Amérique du Nord, le potentiel du syrpe d'Amérique, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), comme agent de lutte biologique a été démontré, notamment contre le puceron de la digitale, *Aulacorthum solani* Kaltenbach, 1843 (Hemiptera: Aphididae). Aucune information n'étant disponible pour distinguer macroscopiquement les stades larvaires de cette espèce, la présente étude a utilisé l'observation semi-continue (photographie image par image et observation à la loupe binoculaire) des trois stades larvaires pour construire un tableau de traits morphologiques et une clé dichotomique pour discriminer les stades larvaires par observation à la loupe binoculaire. Les traits discriminants sont la présence de poils noirs au premier stade et la fusion des tubes respiratoires postérieurs au troisième stade.

Mots-clés: Poils noirs, mue, tubes respiratoires postérieurs, photographie image par image, lutte biologique

## 2. Introduction

Hoverflies (Diptera: Syrphidae) have proven to play an important role in the ecosystem due to their dual services as pollinators (adult) and biological control agents (larvae) (Dunn *et al.*, 2020). Since 2014, works from the Biocontrol laboratory of University of Quebec in Montreal (UQAM) on the American hoverfly, *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae), has shown that this species is able to be active at low temperatures (12-14-18°C), e.g., for: (i) flight, (ii) oviposition, and (iii) feeding activities (Bellefeuille *et al.*, 2017 ; 2019). Due to those characteristics, this species shows great potential as a biological agent, even when temperature is low. *Eupeodes americanus* can feed on more than 25 aphid

species (Rojo *et al.*, 2003 ; Vockeroth, 1992) including several major pests in Quebec greenhouses such as the green peach aphid *Myzus persicae* Sulzer, 1776 (Hemiptera: Aphididae), the foxglove aphid, *Aulacorthum solani* Kaltentbach, 1843 (Hemiptera: Aphididae), the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris, 1776 (Hemiptera: Aphididae) and the melon aphid *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae).

While *E. americanus* appears to be a promising biological control agent, many biological traits remain to be explored such as its voracity, development, and hibernation habits. Regarding their morphological traits, only adults are well described, notably with identification keys (Vockeroth, 1992 ; Skevington *et al.*, 2009). However, for most hoverfly species, larval instars have not been differentiated in most of the earlier works. According to Joshi et Ballal (2013) and Rotheray et Gilbert (2011), this is probably due to the fact that exuviae are not easily visible by being very thin, transparent, and often crumpled and damaged. In Europe, the morphological description of syrphid larvae is more advanced with notably a key for third instar larvae of most European genera (Láska *et al.*, 2013) and a color guide (Rotheray, 1993). Some studies tend to describe all three larval instars, but they often only provide information on variable traits such as color and body length (Davidson, 1919 ; Bergh et Short, 2008). The full development of the posterior breathing tubes is usually a fundamental criterion to identify the third instar larvae of Syrphidae (Hartley, 1961 ; Rotheray et Gilbert, 2011), but it has not been confirmed for *E. americanus*. Ouattara *et al.*, (2022) showed that, like most hoverflies (Rotheray, 1993 ; Skevington *et al.*, 2019), *E. americanus* has three larval instars. However, the identification of the larval instars through morphological characters remains incomplete. This lack of knowledge is a barrier to further studies on this species. Notably, identification of instars is necessary to evaluate the syrphid's development or voracity since aspects like development time, mortality, or number of preys consumed vary between instars. This study aims to provide a dichotomous key of discriminating morphological traits to differentiate the three larval instars of *E. americanus*.

### 3. Material and methods

#### a) Insect rearing

Insect rearing was carried out at UQAM in the Biocontrol laboratory. The melon aphids, *A. gossypii*, were reared on cucumber, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitales: Cucurbitaceae), the bird cherry-oat aphid, *R. padi*, on barley plants, *Hordeum vulgare* L. (Poales: Poaceae), and the pea aphid, *A. pisum*, on broad bean plants *Vicia faba* L. (Fabales: Fabaceae) (25°C, 16 L: 8 D photoperiod, and 60% R.H.). *Eupeodes americanus*,

rearing was done as described in Bellefeuille *et al.*, (2019). Adults were fed with pollen and sugared water and larvae were fed with *R. padi* reared on barley.

b) Photography methods for first to second instar differentiation

Eleven larvae were observed from egg hatch to the second instar (during approximately three days) using a time-lapse photography technique to visualize molting, usually difficult to observe. Eggs were allowed to hatch on a broad bean leaf placed on humid cotton in a 5 cm diameter opened Petri dish. After hatching, larvae were transferred to cucumber or barley leaves placed on agar gel in the same type of opened Petri dish (21°C, 9 L: 15 D photoperiod, and 45% R.H). Polytetrafluoroethylene insect barrier, PTFE Plus (Formica®) was used to prevent larvae from escaping. Larvae were fed *ad libitum* either with melon aphids or bird cherry-oat aphids. The Petri dish was kept under ambient light during the day and under an LED lightbulb (120 volts, 150 mA, Luminus®PLYB1305D) in a basic reflector lamp with a red filter that was continuously on at night. ISO and exposition time were the same during day and night (ISO-400 and ¼ second exposition time). Time-lapse was set at a 5 min delay between each shot and a Canon EOS 50D® with a 4x optical zoom was used. The camera was placed at approximately 65 cm above the petri dish. Photos were observed twice a day. The molting was identified by the behavior of the larva (standing still for a moment and then stepping out of its exoskeleton, leaving it on the leaf) and by observing the exuviae using a binocular microscope. Less than 24 hours after molting (after confirming that no other molt took place between first molt and observation) larvae were observed under a binocular microscope. A preliminary descriptive grid from the first to the second instar was created assessing principal morphological traits for each instar. ImageJ (an open-source image processing program developed by the National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA) software was used to measure the length of all larvae less than 10 minutes after hatching or molting (n=13 for first instar and n=11 for second instar).

c) Observation method for second to third instar differentiation

To confirm if the finding of Rotheray et Gilbert (2011) could be applied to *E. americanus* third instar larvae, ten new second instar larvae were placed individually in Petri dishes and fed with *A. pisum* (24°C, 16 L: 8 D photoperiod and 40% R.H). Time-lapse photography could not be used since third instar larvae were too mobile. Larvae were observed twice a day under a stereo microscope until molt. The posterior breathing tubes development was described. Molt of larvae was determined by observation of the exuviae. Less than

24h after molting, the larvae were measured using ImageJ. Thanks to this experiment, the descriptive grid was completed up to third instar.

d) Confirmation of *E. americanus* larval instars descriptive grid

The grid was then confirmed with the daily observation of 13 larvae from 24 hours after hatching until the third instar, reared in controlled conditions (25 °C, 16 L: 8 D photoperiod and 60% R.H.), and given *ad libitum* *A. gossypii* and *R. padi* aphids.

#### 4. Results

Results allowed the determination of primary and secondary traits (Table A.1). Primary traits are constant over time and among individuals and are used to discriminate the larval instars of *E. americanus*. Secondary traits are more descriptive and may vary significantly over time (at the same instar) or according to the individual. Two primary traits have been established. The color of the dorsal hairs serves to differentiate the first instar from the two others. Noticeably, only the first instar has long black hairs which become translucent in the second and third instars (Figure A.1). The fusion of posterior breathing tubes, forming two contiguous circles, is the main trait that discriminates the third from the other instars. In fact, posterior breathing tubes are clearly spaced from each other in the first and second instars (Figure A.2). Several secondary traits differ between the three instars (Figure A.3). For example, the number of spicules on the surface of the integument increases and gradually forms a pattern (forming dense groups of spicules distributed regularly among the dorsal surface of the integument). The thickness of the white stripes visible on the dorsal part of the larva also gradually increases over time. The stripes of the third instar larvae can be up to four times as wide as the stripes of the first instar larvae. The appearance of the integument also changes during development, going from glossy and translucent to matt and partially opaque. Finally, the length of the larvae can be used as a general indicator of the instar but varies greatly among individuals and depending on rearing conditions. Less than 24h after hatching or molting, first, second, and third instar larvae measure respectively about  $1,23 \pm 0,06$  mm  $3,08 \pm 0,09$  mm, and  $7,43 \pm 0,37$  mm.



Table A.1: Morphological traits grid for discrimination of the three larval instars of *E. americanus*. The primary traits allow the differentiation of the three larval instars by observation under the stereo microscope. The secondary traits are additional information and may vary slightly depending on the individual.

		First instar larvae	Second instar larvae	Third instar larvae
PRIMARY TRAITS	<b>Hairs</b>	Dorsal view: 9 transverse rows of 8 <b>long black hairs</b> each except for the rows of the two first segments containing 4 to 6 very small <b>black hairs</b> . Hairs of the first transverse row are not all the same size.	Translucent hairs at the same places as the 1 <sup>st</sup> instar.	Translucent hairs at the same places as the previous instars.
	<b>Posterior breathing tubes</b>	Separated pale brown circular breathing tubes.	Bigger and lithely darker brown circular breathing tubes. Appearance of more bumps and still separated at base.	<b>Larger and darker brown circular breathing tubes fused at the base.</b>
SECONDARY TRAITS	<b>Appearance of the integument</b>	Glossy and translucent.	Progressively more mast and opaque.	Mast and partially opaque.
	<b>Longitudinal dorsal view</b>	Very thin transverse white stripes if they are visible.	Still very thin but more defined transverse white stripes.	Thicker transverse white stripes. Sometimes joined with yellowish stripes.
	<b>Spicules at the surface of the integument</b>	No or few very small black spicules evenly distributed over the entire integument except the ventral part.	Few to many black spicules evenly distributed over the entire integument except on the ventral surface. No obvious pattern.	Densification of black spicules in certain places forming defined black spots in a regular pattern.
	<b>Body-length after molt (mm)</b>	1,21 ± 0,06	3,08 ± 0,09	7,43 ± 0,37

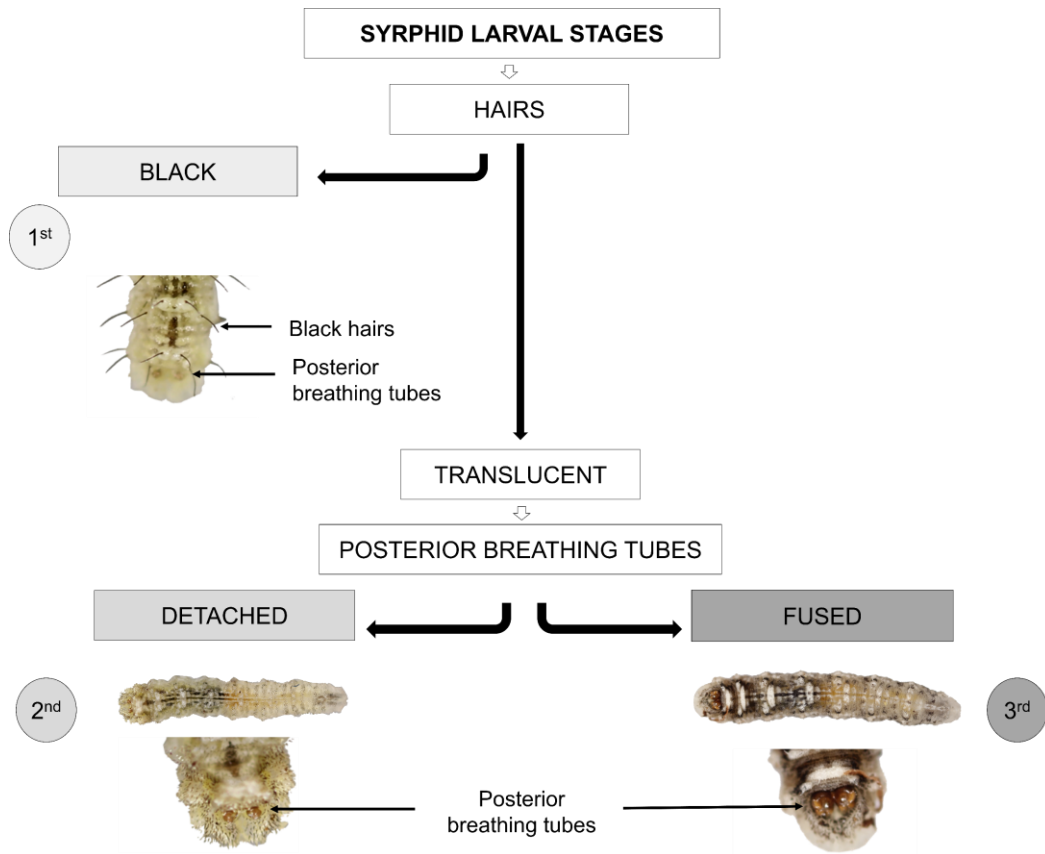


Figure A.1: Dichotomous key for larval instars identification of *E. americanus*

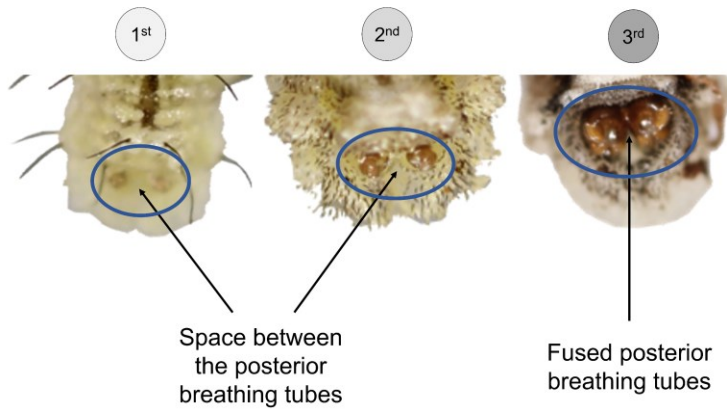


Figure A.2: Detailed pictures of the posterior breathing tubes of *E. americanus* larvae

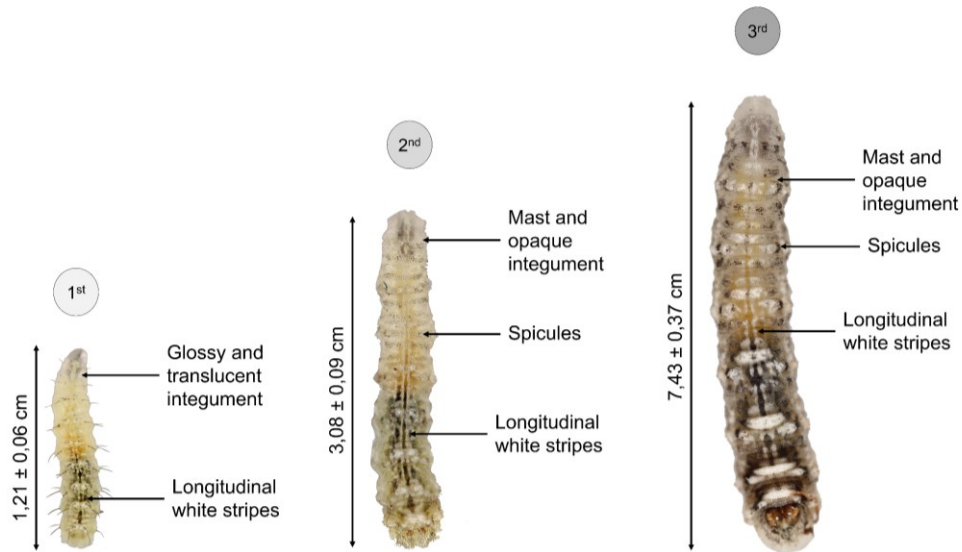


Figure A.3: Secondary morphological traits of *E. americanus* three larval instars

## 5. Discussion

The present results allow to clearly discriminate the three larval instars of the American hoverfly, by using morphological traits. Even if it was not used as a discriminatory character, the change in the color of hairs from the first to the second instar was previously described with *Eupeodes luniger* (Meigen, 1822) (Diptera: Syrphidae), by Bhatia (1939) and uncolored hairs were also reported for species of the genus *Scaeva* Fabricius, 1805 (Diptera: Syrphidae) by Láska *et al.*, (2006). The fused breathing tubes at the third instar were also observed in numerous species (Bhatia, 1939 ; Hartley, 1961). Other secondary characters from our descriptive grid were also reported in the literature. The presence of nine transverse rows of hairs at all stages was ubiquitous among the seven Nearctic, Palearctic and Holarctic species studied by Bhatia (1939). The appearance of the integument transitioning from transparent to opaque among stages as well as the presence of spinules or spicules at the third stage was also reported in numerous species (Bhatia, 1939 ; Hartley, 1961 ; Láska *et al.*, 2006). Nonetheless, variation in those traits is evident as Bhatia (1939) showed that *Episyrphus balteatus* De Geer, 1776 (Diptera: Syrphidae) and *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae) integuments were transparent and shiny even at the third instar. The description of these primary and secondary traits of *E. americanus* larvae broadens the morphological knowledge on each instar of this species and makes it possible to easily differentiate them, either in the laboratory or in the field, with a hand lens. Being a promising biological control agent, it is important to

assess fundamental characteristics for its utilization like its voracity, larval development, and mortality rate. Since these characters differ between the instars, it is essential to differentiate them. It is also useful for optimizing the mass rearing of *E. americanus*. Moreover, time-lapse photography has proven to be a useful technique for monitoring the larval development of hoverflies. It allows knowing exactly when the molting process takes place without having to find the exuviae which can be very difficult to see otherwise (Rotheray et Gilbert, 2011 ; Joshi et Ballal, 2013). Thanks to the high definition of the pictures, time-lapse photography allows observing details on a very small scale while requiring very little data storage compared to video. This little-used method would benefit from being exploited more.

## 6. Acknowledgments

We thank Mathieu Lemieux for the technical help regarding the photography. We also thank the entire team from the *Laboratoire de Lutte Biologique* and give a special thank to Catherine Thouin for the measurements of the larvae. Finally, we thank Graham Rotheray for his help in identifying integumental structures of *E. americanus*. This study was funded by the Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et d'Alimentation du Québec (MAPAQ), following the program Prime-Vert 18-009-UQAM and by a CRSNG discovery grant to Eric Lucas. Funding was also provided by Agriculture and Agri-Food Canada through the Canadian Agricultural Partnership, under the AgriScience Program. We declare that the authors have no conflict of interest.

## 7. References

- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2017). *Eupeodes americanus* and *Leucopis annulipes* as potential biocontrol agents of the foxglove aphid at low temperatures. *Integrated Control in Protected Crops, Temperate Climate*, 124, 62-66.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8.  
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iey130>
- Bergh, J. C. et Short, B. D. (2008). Ecological and life-history notes on syrphid predators of woolly apple aphid in Virginia, with emphasis on *Heringia calcarata*. *BioControl*, 53(5), 773-786.  
<https://doi.org/10.1007/s10526-007-9114-0>
- Bhatia, M. L. (1939). Biology, morphology and anatomy of aphidophagous syrphid larvae. *Parasitology*, 31(1), 78-120. <https://doi.org/10.1017/S0031182000012646>

- Davidson, W. M. (1919). Notes on *Allograpta fracta* O. S. (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist*, 51(10), 235-239. <https://doi.org/10.4039/Ent51235-10>
- Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C. R. et Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera : Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Management Science*, 76(6), 1973-1979. <https://doi.org/10.1002/ps.5807>
- Hart, A. J., Bale, J. S. et Fenlon, J. S. (1997). Developmental threshold, day-degree requirements and voltinism of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Annals of Applied Biology*, 130(3), 427-437. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1997.tb07672.x>
- Hartley, J. C. (1961). A Taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 136(4), 505-573. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1961.tb05891.x>
- Joshi, S. et Ballal, C. R. (2013). Syrphid Predators for Biological Control of Aphids. *Journal of Biological Control*, 27(3), 151-170. <https://doi.org/10.18641/jbc/27/3/45596>
- Láska, P., Mazánek, L. et Bičík, V. (2013). Key to adults and larvae of the genera of European Syrphinae (Diptera, Syrphidae). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales*, 62(3), 193-206. <https://doi.org/10.2478/cszma-2013-0021>
- Láska, P., Pérez-Bañón, C., Mazánek, L., Rojo, S., Ståhls, G., Marcos-García, M. A., Bičík, V. et Dušek, J. (2006). Taxonomy of the genera *Scaeva*, *Simosyrphus* and *Ischiodon* (Diptera: Syrphidae): Descriptions of immature stages and status of taxa. *European Journal of Entomology*, 103(3), 637-655. <https://doi.org/10.14411/eje.2006.085>
- Naderloo, M. et Pashaei Rad, S. (2014). Diversity of hoverfly (Diptera: Syrphidae) communities in different months in eastern part of Zanjan province, Iran. *Zoology and Ecology*, 24(3), 261-265. <https://doi.org/10.1080/21658005.2014.926602>
- Ouattara, T. Y., Fournier, M., Rojo, S. et Lucas, E. (2022). Development cycle of a potential biocontrol agent: the American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and comparison with the commercial biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(5), 394-401. <https://doi.org/10.1111/eea.13152>
- Rojo, S., F., G., Marcos-García, M., Nieto, J. M. et Mier Durante, M. P. (2003). *A World Review of Predatory Hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their Prey*. CIBIO Ediciones.
- Rotheray, G. E. (1993). *Colour Guide to Hoverfly Larvae, Diptera, Syrphidae in Britain and Europe*. (vol. 9). Derek Whiteley.
- Rotheray, G. E. et Gilbert, F. (2011). *The Natural History of Hoverflies* (Forrest Text).
- Sadeghi, H. (2008). Abundance of adult hoverflies (Diptera: Syrphidae) on different flowering plants. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 6(1), 47-51.

Skevington, J., Locke, M., Young, A., Moran, K., Crins, W. et Marshall, S. (2019). *Field Guide to the Flower Flies of Northeastern North America*. Princeton University Press.  
<https://doi.org/10.1515/9780691192512>

Vockeroth, J. R. (1992). *The flower flies of the subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland: Diptera, Syrphidae*. Agriculture Canada. <https://catalog.hathitrust.org/Record/007471281>

**ANNEXE B**  
**LE SYRPHE D'AMERIQUE, UN « PESTICIDE NATUREL » FIEREMENT CANADIEN**

Noémie Gonzalez

Projet gagnant du concours de vulgarisation 2020-2021 - 1er prix et coup de cœur équipe Science101,  
Université du Québec à Montréal (UQAM) et publié dans la revue de vulgarisation scientifique *La fibre* :

Gonzalez, N., (2021). Le Syrphe d'Amérique: Un « pesticide naturel » fièrement Canadien. *La fibre*,  
Automne 2021, volume 3, numéro 2, 46-47.

# Le Syrphe d'Amérique

Un « pesticide naturel » fièrement Canadien



Norm scientifique :  
*Euryodes americanus*  
Origine : Amérique du nord  
Ordre : **Diptère**  
Famille : Syrphidae

Je suis une mouche déguisée en guêpe !  
Cela me permet de ne pas me faire manger par les oiseaux  
Pour remercier mes amies les abeilles, je les aide à polliniser les fleurs

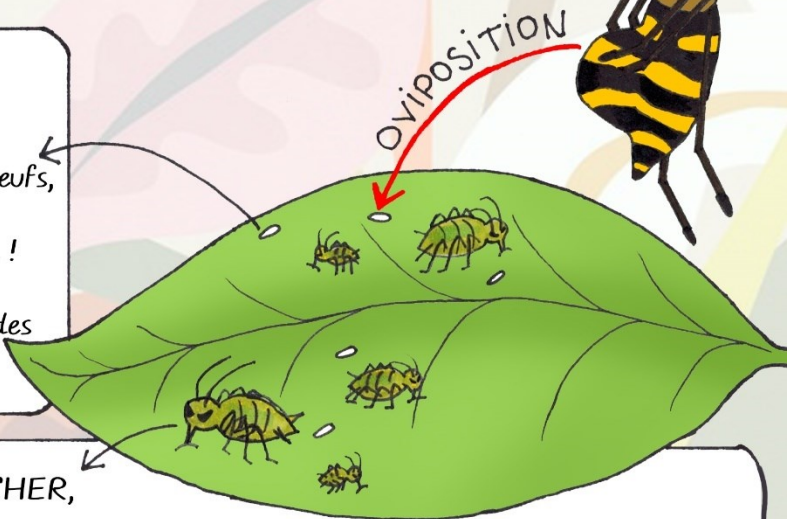


**NECTAR :**  
Il me donne de l'énergie  
pour voler sur de  
longues distances

**POLLEN :**  
Grâce à lui, je me  
reproduis avec succès

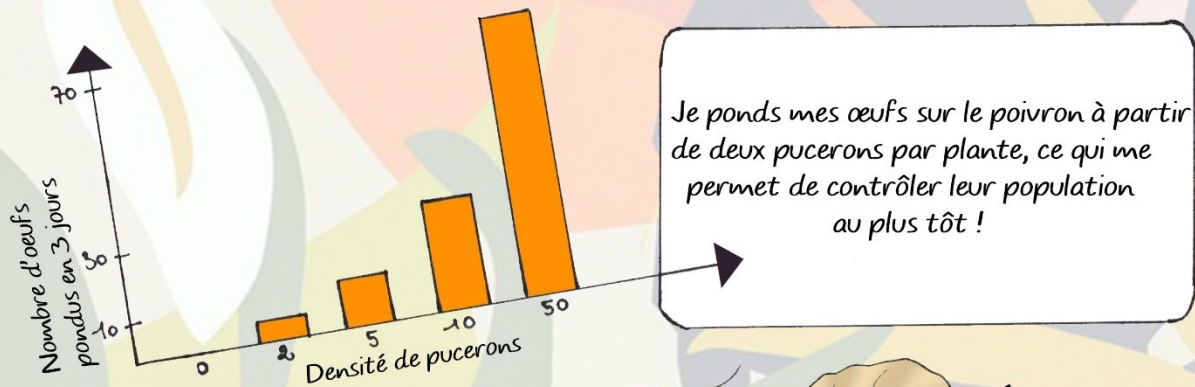


Je peux pondre  
une quantité  
impressionnante d'œufs,  
jusqu'à 120  
en seulement 3 jours !  
Et je ponds mes œufs près des  
pucerons



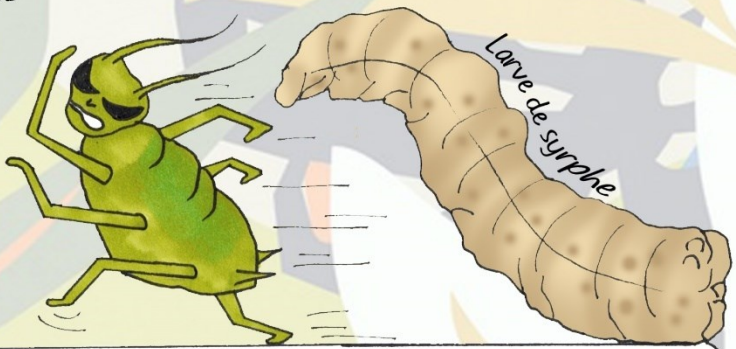
**LE PUCERON VERT DU PÊCHER,**  
Il aspire la sève des plantes et leur transmet des virus ce qui diminue les rendements  
C'est un insecte ravageur !





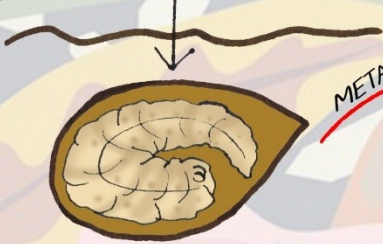
Je ponds mes œufs sur le poivron à partir de deux pucerons par plante, ce qui me permet de contrôler leur population au plus tôt !

En effet, après éclosion des œufs, mes larves se nourrissent des pucerons : je suis un insecte auxiliaire !



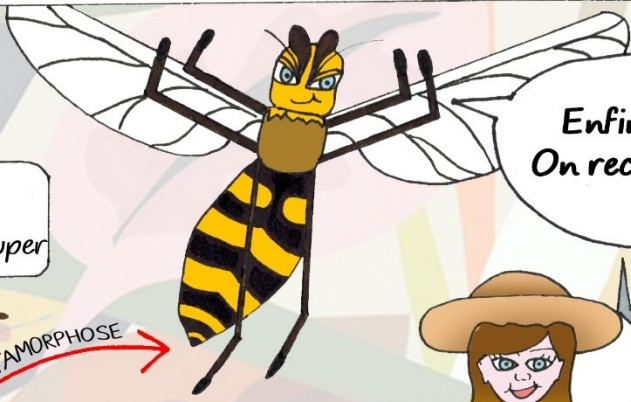
Ce processus fait partie de la lutte biologique : c'est l'utilisation d'un agent de lutte biologique (auxiliaire) afin de maintenir une population de ravageur en dessous du seuil de nuisibilité. Cela permet de réduire l'utilisation de pesticides chimiques en utilisant des solutions de la nature elle-même, afin de produire et manger mieux !

Une fois que j'ai bien mangé, je m'enfouis dans le sol pour puper



Stade de pupa : Sous cette forme je peux passer les durs hivers canadiens

METAMORPHOSE



Enfin libre ! On recommence !



Grâce à mon double service écologique, je pourrais être un formidable allié pour les producteurs québécois dans les années à venir !

Texte et Illustration : Noémie Gonzalez

**ANNEXE C**

**LÂCHERS DE SYRPHE, *EUPEODES AMERICANUS* (DIPTERA: SYRPHIDAE) VIA PLANTES  
RÉSERVOIRS EN CULTURE MARAICHAIRÉS SOUS SERRES COMMERCIALES D'ÉTÉ**

Noémie Gonzalez

## 1. Objectif des expérimentations de terrain

Deux expérimentations de terrain en serres maraichères commerciales ont été réalisées durant l'été 2021. Cela avait pour but de vérifier que les lâchers de syrphes d'Amérique, *E. americanus*, via plante réservoir était faisable en serre commerciale d'été contre les pucerons. Plus spécifiquement, il s'agissait de premièrement vérifier que ce type de lâcher était fonctionnel, c'est-à-dire qu'une observation de syrphes était possible après l'introduction de cet agent de lutte biologique. Deuxièmement, il s'agissait d'observer si les syrphes restaient dans la serre ou avaient tendance à quitter. Enfin, l'objectif final était d'étudier si les syrphes arrivaient à localiser les pucerons et à pondre dans les colonies. Voir un effet sur le contrôle des pucerons par les syrphes serait un plus, mais n'était pas le but principal de ces essais expérimentaux chez les producteurs. En effet, ils ont été mis en place de manière bénévole, en parallèle avec les activités principales de cette thèse.

## 2. Lâchers de syrphes via plantes réservoirs en curatif dans une serre d'aubergine, contre *Myzus persicae* et *Macrosiphum euphorbiae*

### a) Contexte

La première expérimentation de terrain a eu lieu à la « Ferme des quatre temps », situé à Hemmingford, QC J0L 1H0. Une très importante infestation de pucerons a eu lieu dans une culture d'aubergine sous serre. Deux espèces de pucerons ont été retrouvées : le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* et le puceron de la pomme de terre, *Macrosiphum euphorbiae*. La culture cible était cultivée sous serre plastique (1 chapelle) avec filet insect-proof sur les côtés et une ouverture automatique du toit. Une partie de cette serre était occupée par une culture de céleri tandis que la culture d'aubergine était composée de 3 doubles rangs et 1 rang simple (Figure C.1A). La culture de céleri n'étant pas attaqué par les pucerons, n'a pas été pris en compte dans les observations.

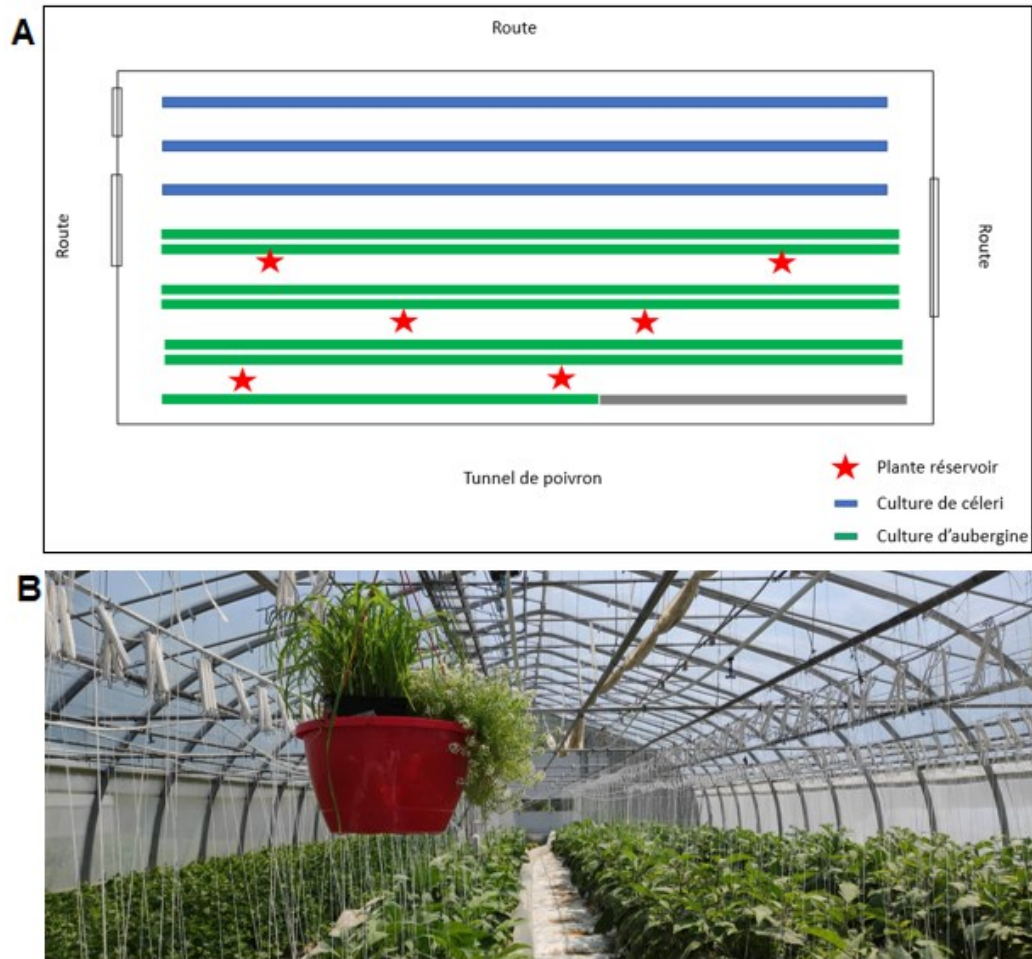


Figure C.1: (A) Plan de la serre montrant la disposition des plantes réservoirs. (B) Photo du système de plante réservoir utilisé placé dans la culture.

## b) Matériel et Méthode

L'expérimentation a duré 9 semaines, du 10/06/2021 au 05/08/2021. Deux lâchers consécutifs de syrphes ont été réalisés à une semaine d'intervalle (10/06 et 17/06) via 6 plantes réservoirs (10 larves de syrphes de stade L2 par plants) (Figure C.1A). Par la suite, une introduction de 6 plantes réservoirs sans larves a été réalisée chaque semaine afin de renouveler les anciennes. Le système de plante réservoir consistait à un plant d'orge infesté par le puceron des céréales, *Rhopalosiphum padi*. Il était installé dans des jardinières suspendues accompagnées d'un plant d'alyse maritime, ressource florale essentielle pour les syrphes (Figure C.1B). Leur arrosage était réalisé par le producteur. Des observations hebdomadaires ont ensuite été réalisées. Premièrement, le nombre de syrphes adulte observé dans la culture d'aubergine

a été comptabilisé. Pour cela, deux personnes parcourraient les rangs de la culture simultanément afin de s'assurer du nombre d'observations. Par la suite, 85 plants d'aubergine au hasard ont été observés dans la culture, soit environ 13 par rangs. La quantité de pucerons par plant a été comptabilisée grâce à une échelle : 0 : aucun puceron, 1 : 1-5 pucerons, 2 : 5-25 pucerons, 3 : 25-50 pucerons, 4 : plus de 50 pucerons. La présence de larves ou d'œuf de syrphes a été relevée. De plus, la présence d'autres ravageurs et ennemis naturels a également été notée. Enfin, le nombre de larves et d'œufs de syrphes sur les plantes réservoir a été comptabilisé.

### c) Résultats

Les lâchers ont été fonctionnels puisque les premiers syrphes adultes ont été observés 3 semaines après la première introduction des larves via plantes réservoirs (Figure C.2B). Des syrphes adultes ont ensuite été observés dans les rangs d'aubergines pendant 3 semaines d'affilée, soit durant 4 semaines au total. Cependant, le 08/07/2021 les filets insect-proof latéraux ont été retirés et la serre était donc complètement ouverte. Ainsi le nombre de syrphes adulte observé dans la serre n'a fait que baisser au fil des semaines, traduisant le fait que les adultes ont probablement quitté la serre après ouverture. Des syrphes adultes ont été observés durant 3 semaines suivant l'ouverture, ce qui est tout de même positif, mais ces observations démontrent bien la difficulté des lâchers en serre ouverte. Seulement une vingtaine de syrphes ont été observés au maximum comparé aux 120 larves introduites via plantes réservoir (6 plantes réservoirs de 10 larves x2). Or, une erreur de méthodologie a ici eu lieu puisque la serre entière (aubergine et céleri) aurait dû être pris en compte pour l'observation des syrphes adultes. Ainsi, il est difficile d'expliquer cet écart.

Au fil des semaines, le système de plante réservoir n'a pas fonctionné puisque peu d'œufs et de larves ont été observés dessus, et cela, souvent car les plants se sont desséchés (arrosage insuffisant). Cela a empêché une production de syrphes via ces plantes réservoir postérieure aux lâchers. Un système d'arrosage automatique va donc devoir être développé pour les plantes réservoirs afin d'éviter ce problème (Figure C.2A).

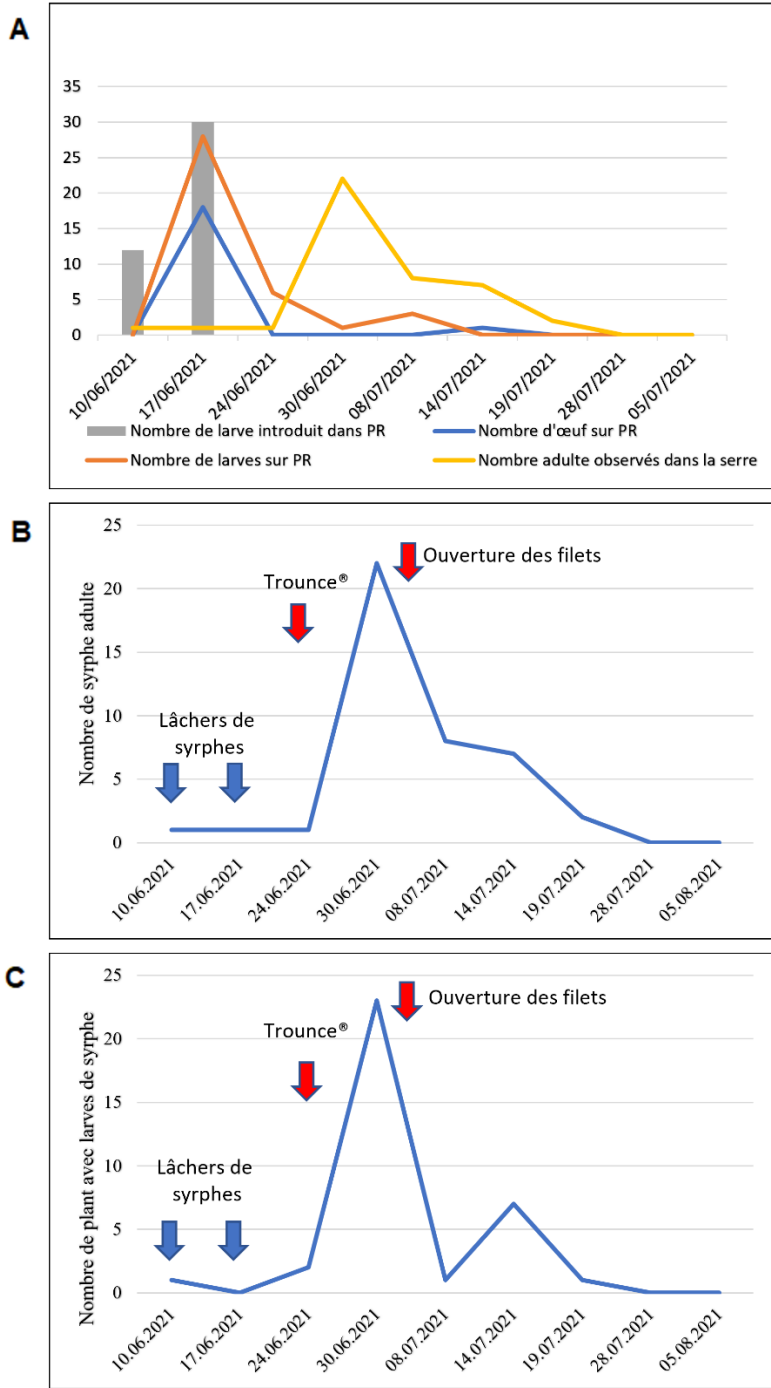


Figure C.2: (A) Suivi du nombre de larves et d'œufs de syrphie sur les plantes réservoirs au cours du temps. (B) Suivis du nombre de syrphes adultes observés dans la culture au cours du temps. (C) Nombre de plant d'aubergine avec larves de syrphie au cours du temps.

Enfin, concernant le suivi des pucerons, au début de l'expérimentation, 100% des plants étaient infestés par des pucerons avec des colonies comportant bien plus que 50 pucerons par plants (n=85). Ce schéma a continué durant les 6 premières semaines. Ce n'est qu'à partir de la 7<sup>e</sup> semaine que l'infestation a diminuée pour atteindre environ 90% de plants sains à la 9<sup>e</sup> semaine (Figure C.3). De nombreux insectes auxiliaires étaient présents dans la serre tout au long des semaines avec notamment des coccinelles, cécidomyies, parasitoïdes et chrysopes. Des lâchers réguliers d'*Amblyseius swirskii* et d'*Aphidius colemani*, étaient réalisés par le producteur. Le 07/06/2021 un lâcher de chrysope a été réalisé et le 14/06/2021 un lâcher d'*Aphidius ervi*. Enfin, le producteur a dû avoir recours au pesticide chimique vu l'ampleur de l'infestation le 23/06/2021 avec une application de Trounce® (pyréthrine) sur les apex des plants seulement. L'application a été faite avant le pic d'apparition des syrphes, ce qui diminue les chances de voir un impact négatif sur nos lâchers.

Après introduction via plantes réservoir, des femelles adultes ont réussi à localiser des pucerons et ont pondu près des colonies (Figure C.4). La population de syrphes sur les plants d'aubergine est restée tout de même basse avec au maximum 23 plants portant des larves (27% des plants observés) (Figure C.3C). Les syrphes ont donc aidé au contrôle des pucerons dans la serre, mais le contrôle des pucerons ne leur est pas seulement attribué. En effet, les coccinelles et de cécidomyies ont eu un contrôle des pucerons important, car ils étaient présents en très grande quantité. Enfin, les syrphes sont connus pour préférer des plantes à surfaces lisses comme le poivron. La pubescence des feuilles d'aubergine a donc également pu être un facteur affectant leur oviposition.

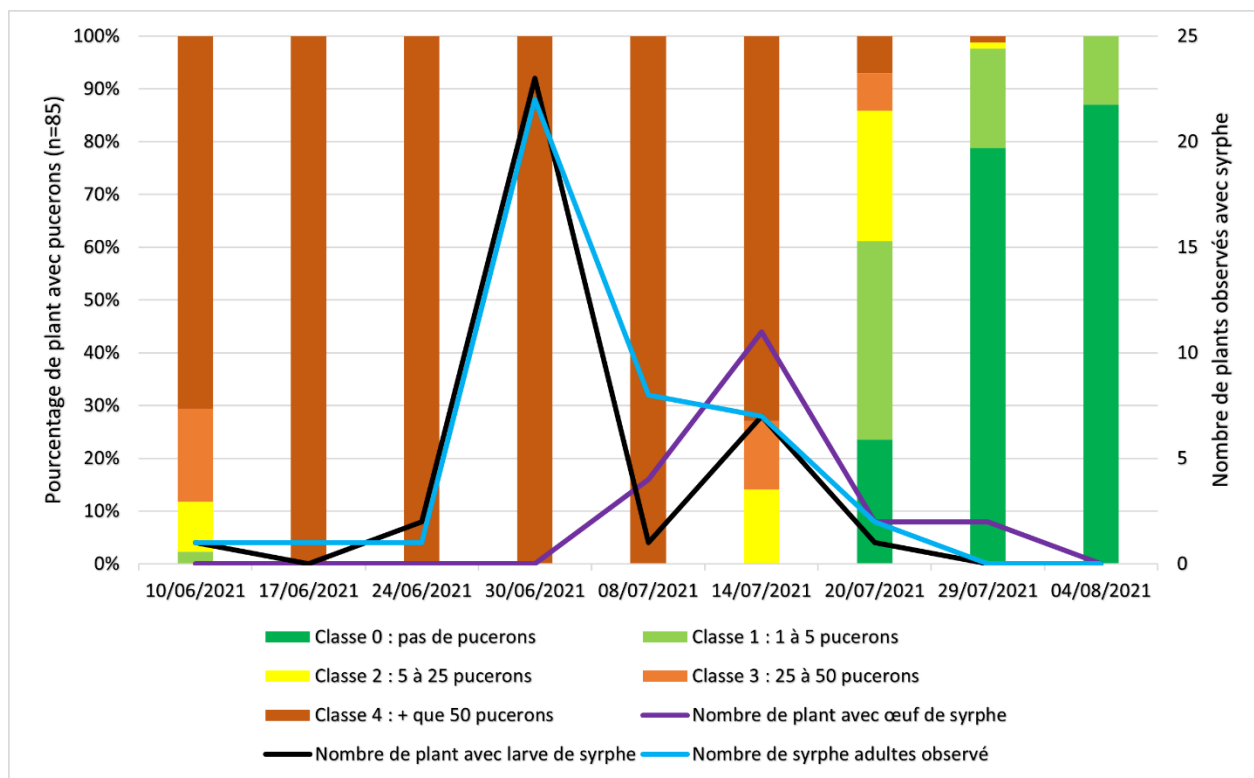


Figure C.3: Évolution des infestations de pucerons au cours du temps et suivis du nombre de syrphes observés dans la culture d'aubergine.



Figure C.4 : Photos de larve (à gauche) et d'œufs (à gauche) d'*E. americanus* observés dans la culture d'aubergine après les lâchers via plantes réservoirs.

### 3. Lâchers de syrpe via plantes réservoirs en curatif dans un tunnel de poivron, contre *Myzus persicae*



a) Contexte

La seconde expérimentation de terrain a également eu lieu à la « Ferme des quatre temps », située à Hemmingford, QC J0L 1H0. Une infestation de pucerons vert du pêcheur, *Myzus persicae* a eu lieu dans une culture de poivron. La culture cible était cultivée sous tunnel plastique ouvert. Une partie du tunnel était occupée par une culture de piment fort tandis que la culture de poivron était composée de 3 doubles rangs (Figure C.5A).

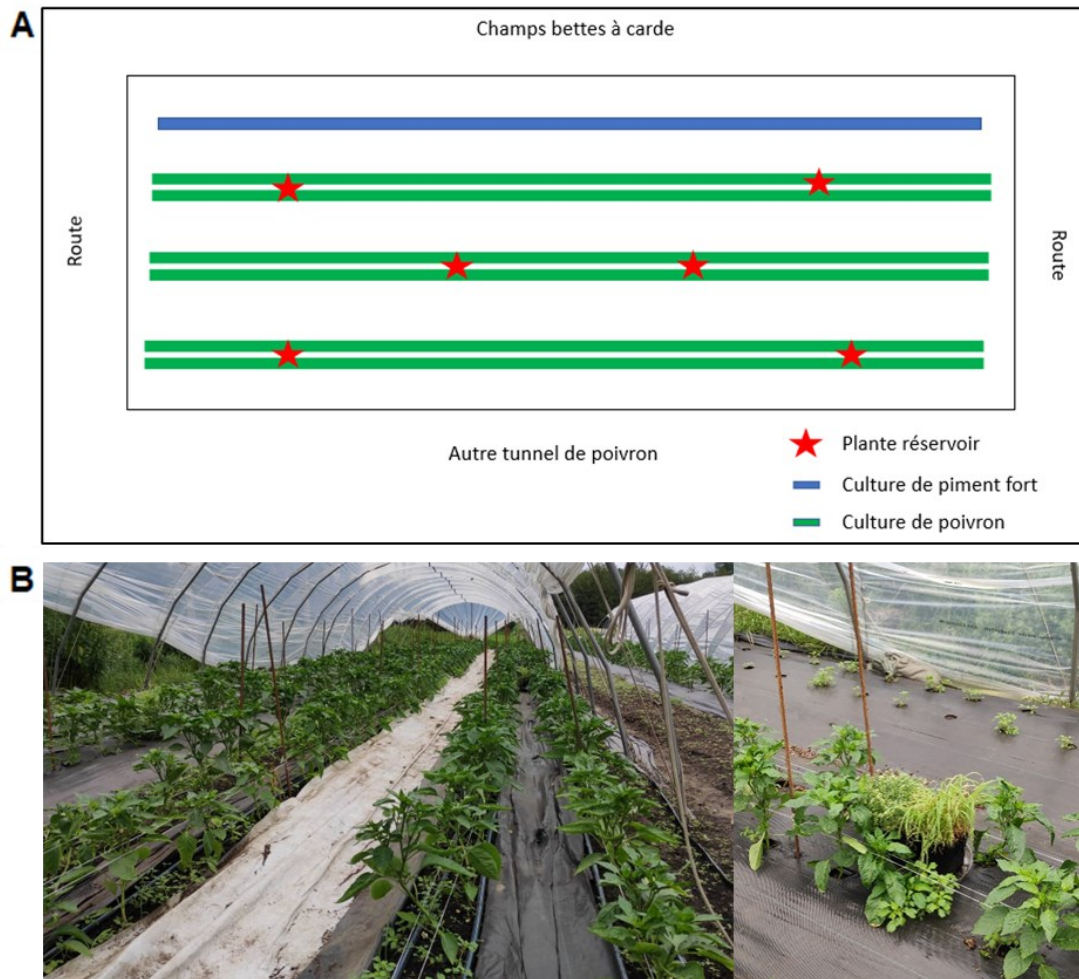


Figure C.5: (A) Plan de la serre montrant la disposition des plantes réservoirs. (B) Photo du tunnel de poivron et des ouvertures (à gauche) et du système de plante réservoir placé dans la culture (à droite).

b) Matériel et Méthode

L'expérimentation a duré 6 semaines, du 30/06/2021 au 05/08/2021. Deux lâchers consécutifs de syrphes ont été réalisés à une semaine d'intervalle (30/06 et 07/07) via 6 plantes réservoirs (10 larves de syrphes de stade L2 par plants) (Figure C.5A). Par la suite, une introduction de 6 plantes réservoirs sans larves a été réalisée chaque semaine afin de renouveler les anciennes. Le système de plante réservoir consistait à un plant d'orge infesté par le puceron des céréales, *Rhopalosiphum padi*. Il était installé entre les plants de poivrons sur des coupelles en plastique et accompagnée d'un plant d'alyse maritime, ressource florale essentielle pour les syrphes (Figure C.5B). Des observations hebdomadaires ont ensuite été réalisées. Premièrement, le nombre de syrphes adultes observés dans le tunnel entier a été comptabilisé. Pour cela, deux personnes parcourraient les rangs simultanément afin de s'assurer du nombre d'observations. Par la suite, 60 plants de poivron au hasard ont été observés dans la culture, soit environ 10 par rangs. La quantité de pucerons par plant a été comptabilisée grâce à une échelle : 0 : aucun puceron, 1 : 1-5 pucerons, 2 : 5-25 pucerons, 3 : 25-50 pucerons, 4 : plus de 50 pucerons. La présence de larves ou d'œuf de syrphes a été relevée. De plus, la présence d'autres ravageurs et ennemis naturels a également été notée. Enfin, le nombre de larves et d'œufs de syrphes sur les plantes réservoir a été comptabilisé.

### c) Résultats

Tout d'abord, il est important d'informer que des syrphes indigènes (*E. americanus* et autres espèces telles que *Toxomerus* spp.) étaient naturellement présents dans le tunnel de poivron avant l'introduction des syrphes via plantes réservoirs. En effet, deux individus adultes d'*E. americanus* ont été comptabilisés dans le tunnel et 40% des plants observés en début d'expérimentations portaient déjà des œufs de syrphes. Il est également important de noter que d'autres espèces de syrphes ont été observées durant les semaines, mais seuls les adultes et les larves d'*E. americanus* ont été comptabilisés (Figure C.6).



Figure C.6: Photo de syrphes adultes retrouvés dans le tunnel de poivron avec *E. americanus* à droite et une autre espèce de *Toxomerus* spp. à gauche.

Les lâchers de syrphes ont été fonctionnels puisqu'une plus grande quantité d'*E. americanus* adultes ont été observés deux à trois semaines après introduction des larves via plantes réservoirs (Figure C.7B). Des syrphes adultes ont ensuite été observés chaque semaine jusqu'à la fin de l'expérimentation. En revanche, la population est restée basse avec au maximum 10 adultes observés. Ce chiffre, comparé aux 120 larves introduites via plantes réservoir (6 plantes réservoirs de 10 larves x2) indique donc que la majorité des syrphes ont probablement quitté le tunnel dès leur émergence ou bien qu'ils n'aient pas pu se développer correctement et sont morts dans le tunnel. Pour rappel, l'ensemble du tunnel a été observé cette fois-ci. En parallèle, le système de plante réservoir a fonctionné durant quatre semaines puisque des œufs et des larves y ont été observés mais n'a pas permis d'augmenter la population de syrphes au long terme (Figure C.7A).

Enfin, concernant le suivi des pucerons, au début de l'expérimentation, 100% des plants étaient infestés par des pucerons, mais seulement 37 % des plants comportaient des colonies de plus de 50 pucerons (n=60) (Figure C.8). L'augmentation des pucerons a continué durant les 2 semaines suivantes avec 62 et 72% des plants comportant plus de 50 pucerons, respectivement. Ce n'est qu'à partir de la 4e semaine que l'infestation a commencé à diminuer pour atteindre 78% de plants sains à la 6e semaine.

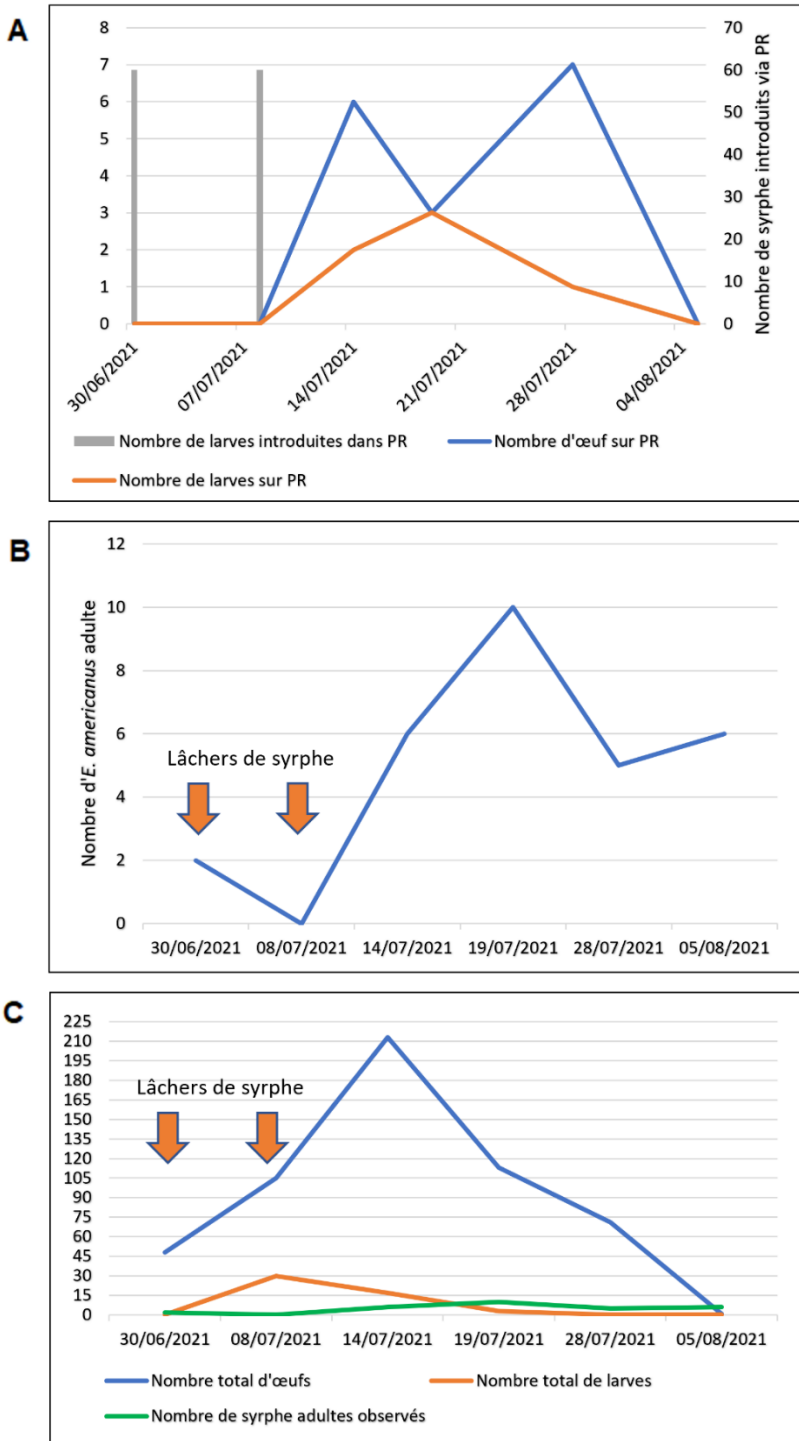


Figure C.7: (A) Suivi du nombre de larves et d'œufs de syrphes sur les plantes réservoirs au cours du temps. (B) Suivis du nombre de syrphes adultes observés dans la culture au cours du temps. (C) Nombre d'œufs et de larves observé sur les plans de poivrons au cours du temps.

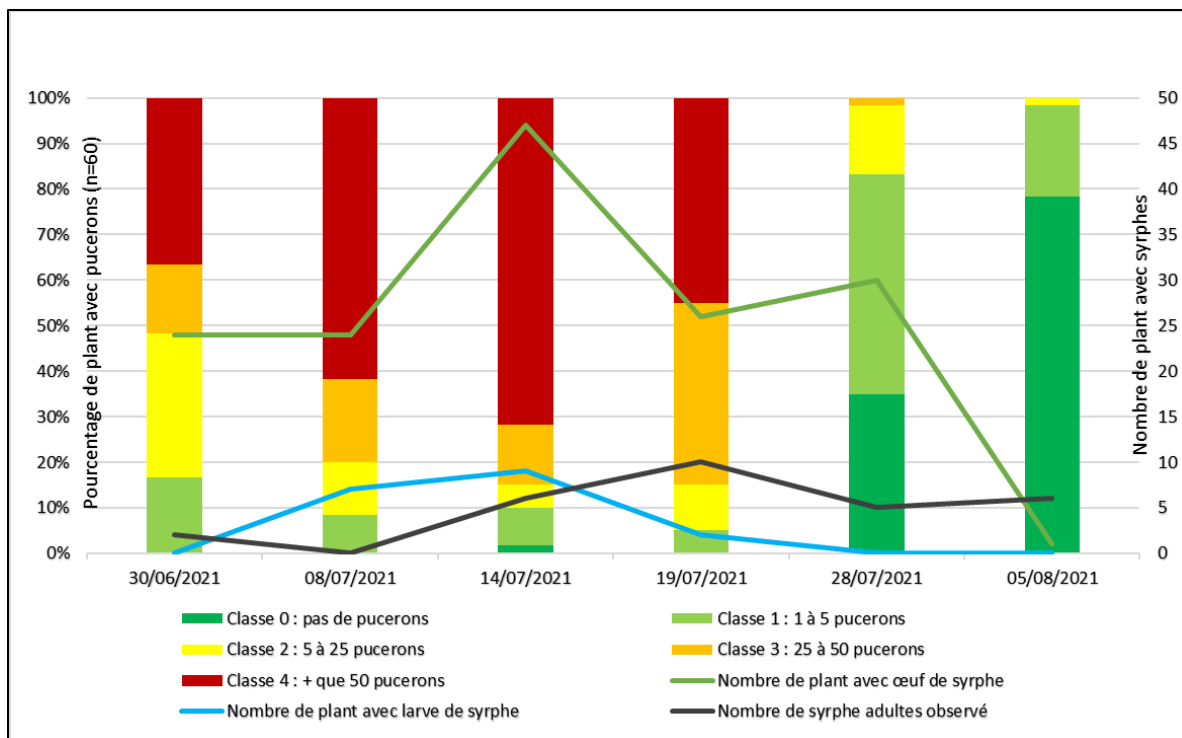


Figure C.8: Évolution des infestations de pucerons au cours du temps et suivis du nombre de syrphes observés dans la culture de poivron.

Après introduction via plantes réservoir, des femelles d'*E. americanus* ont réussi à localiser des pucerons et ont pondu proche des colonies (Figure C.9). Même si 40% des plants portaient déjà des œufs de syrphes au début de l'expérimentation, deux semaines après introduction des plantes réservoirs, ce taux a atteint 78 % des plants. Les lâchers de syrphes ont donc contribué à l'augmentation de la population dans le tunnel (Figure C.7C). Malheureusement, il est impossible de différencier les œufs des différentes espèces de syrpe, mais les larves peuvent l'être. De ce fait, seules les larves d'*E. americanus* ont été comptabilisées dans les graphiques. Différents insectes auxiliaires étaient également présents dans la serre tout au long des semaines avec en majorité des coccinelles, des syrphes et des cécidomyies. *Eupeodes americanus* a donc aidé au contrôle des pucerons dans le tunnel de poivron, mais le pourcentage du contrôle qui leur est attribué est difficilement calculable.



Figure C.9: Photos d'œufs (à gauche) et de larves (à droite) d'*E. americanus* observés dans la culture de poivron après les lâchers via plantes réservoirs.

#### 4. Discussion et conclusion générale

Les différents objectifs de l'expérimentation ont été validés : 1) un lâcher de syrphe via plante réservoir est fonctionnel (il y a bien eu observations de syrphes après l'introduction) ; 2) une partie des syrphes adultes sont restés dans la serre pour quelques semaines ; 3) des femelles arrivent à localiser les pucerons et pondent dans les colonies même si un pourcentage de contrôle leur est difficilement attribuable dû à la présence d'autres ennemis naturels et de syrphes indigènes. Toutefois, un aspect négatif de cette étude réside dans le fait que la population de syrphes n'a pas réussi à s'établir à long terme. Deux hypothèses sont alors avancées afin d'expliquer ce phénomène : soit les syrphes n'ont pas pu se développer correctement et sont morts dans la serre, soit les adultes ont quitté les serres via les ouvertures. Premièrement, il est possible que l'occurrence de parasitisme du syrphe d'Amérique à un taux assez important soit responsable du contrôle de sa population en serre. Effectivement, des parasitoïdes ont émergé de larves de syrphe prélevées dans la nature au Québec en été 2021 (observations personnelles), mais aussi de plante réservoir (Fauteux, 2023). Il a été révélé dans la littérature que les larves de syrphes peuvent être parasitées par les parasitoïdes *Diplazon* sp. (Hymenoptera : Ichneumonidae) ou *Pachyneuron* sp (Hymenoptera : Pteromalidae) (Smith and Chaney, 2007 ; Fauteux, 2023). En second temps, la dispersion trop importante des adultes (grande capacité de vol) pourrait être responsable de leur sortie des serres ouvertes (sans filet insect-proof). Il est également possible que cette sortie soit motivée par la présence d'autres ennemis naturels dans la culture et dans les plantes réservoirs. En effet, un grand nombre d'ennemie naturel est utilisé et retrouvés en culture sous serre d'été. Or, Almohamad *et al.*, (2010) ont démontré que les femelles *E. balteatus* pondaient significativement moins d'œufs dans les colonies de

pucerons où il y avait des momies de parasitoïdes ou des larves d'*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773). De futures études sont donc nécessaires afin de connaître la compatibilité du syrphe d'Amérique avec les autres insectes auxiliaires disponibles afin de conseiller au mieux les producteurs. Enfin, la seconde hypothèse pouvant expliquer la sortie des syrphes est le fait qu'*E. americanus* est partiellement migrant et quitte vers le sud des États-Unis à la fin de l'été, début d'automne (Clem *et al.*, 2022a ; 2023).

Pour toutes ces raisons, l'utilisation du syrphe via plante réservoir en serre ouverte d'été ou à l'automne demande davantage de précautions. Les lâcher de syrphes devraient être utilisés dans des serres complètement fermées (installation de filet anti-insectes). Dans des serres ouvertes, les syrphes peuvent être utilisés, mais des lâchers à répétitions devront être mis en place et l'addition de ressources florales dans la culture sera importante pour les inciter à rester. Cela aurait cependant un coût important pour les producteurs (128\$CAD pour 50 pupes). En été, la lutte biologique par conservation serait alors une solution, d'autant plus qu'un grand nombre de syrphes indigènes sont déjà présents dans les cultures naturellement, comme observé ici. Pour cela, des plantes fleuries peuvent être installées dans les cultures afin de les favoriser (Pineda et Marcos-García, 2008c). Autrement, il serait intéressant d'introduire les syrphes sous forme de larves ou d'œuf qui sont des stades beaucoup moins mobiles. De plus, au vu de la très grande voracité des larves, des lâchers sur les foyers d'infestation de pucerons seraient très intéressants pour les producteurs. Cette hypothèse devrait être testée dans les années futures.

Pour conclure, les résultats sont positifs mais viennent renforcer l'idée qu'il faut tester le syrphe d'Amérique dans des serres complètement fermées, culture d'intérieur ou bien en culture d'hiver durant lesquelles les parasitoïdes de syrphes ne sont pas présents. De plus, l'extérieur des serres ou des tunnels est moins attractif pour les syrphes en hiver, ce qui pourrait les inciter à rester à l'intérieur. Cela a notamment été observé par Bellefeuille *et al.*, (2021), étude durant laquelle *E. americanus* est resté dans les serres à basse température (18°C) malgré les ouvertures et a contrôlé efficacement les pucerons.

## 5. Références

Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F. et Haubruge, E. (2010). Intraguild interactions between the predatory hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and the Asian ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Effect of larval tracks. *European Journal of Entomology*, 107(1), 41-45. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.004>

- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2021). Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biological Control*, 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Clem, C. S., Hobson, K. A. et Harmon-Threatt, A. N. (2022a). Do Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae) engage in long-distance migration? An assessment of evidence and mechanisms. *Ecological Monographs*, 92(4), e1542. <https://doi.org/10.1002/ecm.1542>
- Clem, C. S., Hobson, K. A. et Harmon-Threatt, A. N. (2023). Insights into natal origins of migratory Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae): new evidence from stable isotope ( $\delta^2\text{H}$ ) assignment analyses. *Ecography*, 2023(2), e06465. <https://doi.org/10.1111/ecog.06465>
- Fauteux, A. (2023). *Évaluation de l'efficacité du syrphe d'amérique (Diptera: Syrphidae) en système de plantes réservoirs pour le contrôle du puceron du melon (Hemiptera: Aphididae) sur le concombre de serre*. [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Pineda, A. et Marcos-García, M. Á. (2008c). Use of selected flowering plants in greenhouses to enhance aphidophagous hoverfly populations (Diptera: Syrphidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 44(4), 487-492. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697584>
- Smith, H. A. et Chaney, W. E. (2007). A Survey of Syrphid Predators of *Nasonovia ribisnigri* in Organic Lettuce on the Central Coast of California. *Journal of Economic Entomology*, 100(1).



## RÉFÉRENCES

- Agriculture et Agri-food Canada (AAC), Pest Management Center. (2021a). Crop Profile for Greenhouse Pepper in Canada, 2020. Catalogue No. A118-10/21-2013E-PDF. ISBN 978-1-100-22015-4.
- Agriculture et Agri-food Canada (AAC), Pest Management Center. (2021b). Crop Profile for Greenhouse Cucumber in Canada, 2020. Catalogue No. A118-10/15-2020E-PDF. ISBN 9780660375700.
- Ahmed, M. (1954). *Studies on the Translocation of Systox in the Cotton Plant and Its Effect on the Cotton Aphid, Spider Mite, and Some of Their Predators*. [Thèse de Doctorat, Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College]. [https://doi.org/10.31390/gradschool\\_disstheses.8091](https://doi.org/10.31390/gradschool_disstheses.8091)
- Alaserhat, İ., Canbay, A. et Özdemir, İ. (2021). Aphid Species, Their Natural Enemies in Vegetables from Erzincan, Turkey: First Record of the Parasitoid Wasp *Aphelinus mali* (Haldeman) parasitizing *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach). *Journal of Agricultural Sciences*, 27(1), 16-25. <https://doi.org/10.15832/ankutbd.574812>
- Almohamad, R., Verheggen, F., Francis, F. et Haubruge, E. (2006). Evaluation of hoverfly *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae) oviposition behaviour toward aphid-infested plants using a leaf disc system. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 71(2 Pt B). <https://orbi.uliege.be/handle/2268/32588>
- Almohamad, R., Verheggen, F., Francis, F. et Haubruge, E. (2008). Impact of aphid colony size and associated induced plant volatiles on searching and oviposition behaviour of a predatory hoverfly. *Belgian Journal of Entomology*, 10, 1-10.
- Almohamad, R., Verheggen, F. et Haubruge, E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/81394>
- Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F. et Haubruge, E. (2007). Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(1), 13-21. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00596.x>
- Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F. et Haubruge, E. (2010). Intraguild interactions between the predatory hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and the Asian ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Effect of larval tracks. *European Journal of Entomology*, 107(1), 41-45. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.004>
- Ambrosino, M. D., Jepson, P. C. et Luna, J. M. (2007). Hoverfly oviposition response to aphids in broccoli fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122(2), 99-107. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00499.x>
- Amiri-Jami, A. R., Sadeghi, H., Gilbert, F., Moravvej, G. et Asoodeh, A. (2016). Oviposition preference of aphidophagous hoverflies toward oviposition site quality: The presence of intra- and interspecific competitor, glucosinolate content, and prey species. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(2), 275-280. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2016.02.002>

- Amorós-Jiménez, R., Belliure, B., González-Franco, L., Pose-Pardiñas, Á., Fereres, A., Ángeles, M. et Marcos-García, M. (2012a). Releasing syrphid larvae (Diptera: Syrphidae) as an effective aphid biocontrol strategy in Mediterranean sweet-pepper greenhouses (vol. 80, p. 183). *Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate, IOBC-WPRS*.
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. et Marcos-García, M. Á. (2012b). Prey availability and abiotic requirements of immature stages of the aphid predator *Sphaerophoria rueppellii*. *Biological Control*, 63(1), 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.06.001>
- Amorós-Jiménez, R., Pineda, A., Fereres, A. et Marcos-García, M. Á. (2014). Feeding preferences of the aphidophagous hoverfly *Sphaerophoria rueppellii* affect the performance of its offspring. *BioControl*, 59(4), 427-435. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9577-8>
- Amorós-Jiménez, R., Plaza, M., Montserrat, M., Marcos-García, M. Á. et Fereres, A. (2020). Effect of UV-Absorbing Nets on the Performance of the Aphid Predator *Sphaerophoria rueppellii* (Diptera: Syrphidae). *Insects*, 11(3), 166. <https://doi.org/10.3390/insects11030166>
- Angalet, G. W. et Stevens, N. A. (1977). The Natural Enemies of *Brachycolus asparagi* 1 in New Jersey and Delaware 2. *Environmental Entomology*, 6(1), 97-100. <https://doi.org/10.1093/ee/6.1.97>
- APREL (2013) *TUTAPI, Protection intégrée contre Tuta absoluta sous abri froid. Essai rattaché à l'action n°04.2002.02: Tomate, étude de stratégies de protection intégrée.* [Fiche APREL 13-033]. [https://aprel.fr/pdfDerniersResultats2/0033\\_tom\\_Tutapi\\_2013.pdf](https://aprel.fr/pdfDerniersResultats2/0033_tom_Tutapi_2013.pdf)
- Arcaya, E., Pérez-Bañón, C., Mengual, X., Zubcoff-Vallejo, J. J. et Rojo, S. (2017). Life table and predation rates of the syrphid fly *Allograpta exotica*, a control agent of the cowpea aphid *Aphis craccivora*. *Biological Control*, 115, 74-84. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.09.009>
- Arnó, J., Ariño, J., Español, R., Martí, M. et Alomar, Ò. (2000). Conservation of *Macrolophus caliginosus* Wagner (Het. Miridae) in commercial greenhouses during tomato crop-free periods. *Conservation of Macrolophus caliginosus Wagner (Het. Miridae) in commercial greenhouses during tomato crop-free periods.*, 23(1), 241-246.
- Bale, J. s, Van Lenteren, J. c et Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 761-776. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2182>
- Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N. et Radoglou, K. (2018). Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae*, 235, 437-451. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.058>
- Bardner, R. et Fletcher, K. E. (1974). Insect infestations and their effects on the growth and yield of field crops: a review. *Bulletin of Entomological Research*, 64(1), 141-160. <https://doi.org/10.1017/S0007485300027061>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

- Batulla, B. A. et Robinson, A. G. (1983). A list of predators of aphids (Homoptera: Aphididae) collected in Manitoba, 1980-1981. *Proceedings of the Entomological Society of Manitoba* (1982), 39, 25-45.
- Bean, J. L. (1950). Parasitization of Syrphid Larvae and Puparia. *Journal of Economic Entomology*, 43(1). <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19500500712>
- Beck, S. D. (1980). *Insect Photoperiodism* (2 édition). Academic Press.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2017). *Eupeodes americanus* and *Leucopis annulipes* as potential biocontrol agents of the foxglove aphid at low temperatures. *Integrated Control in Protected Crops, Temperate Climate*, 124, 62-66.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2019). Evaluation of Two Potential Biological Control Agents Against the Foxglove Aphid at Low Temperatures. *Journal of Insect Science*, 19(1), 1-8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey130>
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. et Lucas, E. (2021). Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biological Control*, 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Belliure, B. et Michaud, J. P. (2001). Biology and Behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera: Syrphidae), an Important Predator of Citrus Aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(1), 91-96. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0091:BABOPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0091:BABOPC]2.0.CO;2)
- Beltrà, A., Wäckers, F. L., Nedvěd, O. et Pekas, A. (2018). Predation rate and performance of three ladybirds against the green peach aphid *Myzus persicae* in sweet pepper. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(6), 491-499. <https://doi.org/10.1111/eea.12691>
- Bergh, J.C. et Louque, R.L. (2000). *Heringia* (Neocnemodon) *calcarata*: a specialist predator of the woolly apple aphid? Dans H.W. Hogmire (dir.), *Proceedings of the 76th Cumberland-Shenandoah Fruit Workers Conference, Winchester, Virginia, 16–17 November 2000* (p. 104–112).
- Bergh, J. C. et Short, B. D. (2008). Ecological and life-history notes on syrphid predators of woolly apple aphid in Virginia, with emphasis on *Heringia calcarata*. *BioControl*, 53(5), 773-786. <https://doi.org/10.1007/s10526-007-9114-0>
- Bergh, J. C. et Stallings, J. W. (2016). Field evaluations of the contribution of predators and the parasitoid, *Aphelinus mali*, to biological control of woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum*, in Virginia, USA. *BioControl*, 61(2), 155-165. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9714-7>
- Berthiaume, R., Hébert, C., Pelletier, G. et Cloutier, C. (2016). Seasonal natural history of aphidophagous Syrphidae (Diptera) attacking the balsam twig aphid in balsam fir (Pinaceae) Christmas tree plantations. *The Canadian Entomologist*, 148(4), 466-475. <https://doi.org/10.4039/tce.2015.84>
- Bhatia, M. L. (1939). Biology, morphology and anatomy of aphidophagous syrphid larvae. *Parasitology*, 31(1), 78-120. <https://doi.org/10.1017/S003118200012646>
- Birkby, J. (2016). Vertical farming. ©NCAT IP516, ATTRA Sustainable Agriculture.

<https://attra.ncat.org/wp-content/uploads/2022/06/verticalfarming.pdf>

- Blackman, R. L. et Eastop, V. F. (2000). *Aphids on the World's Crops: An Identification and Information Guide* (2 edition). Wiley.
- Blümel, S. (2004) Biological control of aphids on vegetable crops. Dans K.M., Heinz, R.G., Van Driesche et M.P. Parrella (dir.), *Biocontrol in protected culture* (p. 297–312). Ball Publishing, Batavia, USA.
- Bohart, G.E., Nye, W.P. et Hawthorn, L.R. (1970). Onion pollination as affected by different levels of pollinator activity. *Utah Agricultural Experiment Station Bulletin*, 482, 460.
- Boll, R., Geria, A., Marconi, A., Migliore, O., Salles, M. et Fauvergue, X. (2001). Contre les pucerons en serres de concombre, les plantes-relais : une solution de lutte biologique? *Phytoma: La Défense des Végétaux*, 536, 40-44.
- Boller, E.F., Avilla, J., Joerg, E., Malavolta, C., Wijnands, F.G. et Esbjerg, P. (2004). Integrated production: principles and technical guidelines. *Bull. OILB/SROP*. 27(2), 1-12.
- Bos, J. I. B., Prince, D., Pitino, M., Maffei, M. E., Win, J. et Hogenhout, S. A. (2010). A Functional Genomics Approach Identifies Candidate Effectors from the Aphid Species *Myzus persicae* (Green Peach Aphid). *PLOS Genetics*, 6(11), e1001216. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001216>
- Bouchard, D., Tourneur, J. C. et Paradis, R. O. (1982). The entomophagous complex limiting the populations of *Aphis pomi* de Geer (Homoptera: Aphididae) in south-western Quebec. Preliminary results. *Annals of the Entomological Society of Quebec*, 27(2), 80-93.
- Boulanger, F.-X., Jandricic, S., Bolckmans, K., Wäckers, F. L. et Pekas, A. (2019). Optimizing aphid biocontrol with the predator *Aphidoletes aphidimyza*, based on biology and ecology. *Pest Management Science*, 75(6), 1479-1493. <https://doi.org/10.1002/ps.5270>
- Bouvet, J. P. R., Urbaneja, A., Pérez-Hedo, M. et Monzó, C. (2019). Contribution of predation to the biological control of a key herbivorous pest in citrus agroecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 88(6), 915-926. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12982>
- Bowling, R. D., Brewer, M. J., Kerns, D. L., Gordy, J., Seiter, N., Elliott, N. E., Buntin, G. D., Way, M. O., Royer, T. A., Biles, S. et Maxson, E. (2016). Sugarcane Aphid (Hemiptera: Aphididae): A New Pest on Sorghum in North America. *Journal of Integrated Pest Management*, 7(1), 12. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmw011>
- Bradley, G. A. (1961). *a Study of the Systematics and Biology of Aphids of the Genus Cinara Curtis in Canada*. [Thèse de Doctorat, McGill University].
- Branquart, E. et Hemptinne, J.-L. (2000). Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 97, 165-170. <https://doi.org/10.14411/eje.2000.031>
- Branquart, E., Hemptinne, J.-L., Bauffe, C. et Benfekih, L. (1997). Cannibalism in *Episyrphus balteatus* (Ditp: Syrphidae). *BioControl*, 42, 145-152. <https://doi.org/10.1007/BF02769892>

- Brewer, M. J. et 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(3), 583-596. <https://doi.org/10.1603/EC09332>
- Budenberg, W. J. et Powell, W. (1992). The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64(1), 57-61. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb01594.x>
- Bugg, R. L., Colfer, R. G., Chaney, W. E., Smith, H. A. et Cannon, J. (2008). Flower Flies (Syrphidae) and Other Biological Control Agents for Aphids in Vegetable Crops. *University of California Agriculture & Natural Resources*, ANR Publication 8285. <https://doi.org/10.3733/ucanr.8285>
- Calabrese, E. J. et Edwards, L. J. (1976). Light and Gravity in Leaf-side Selection by the Green Peach Aphid, *Myzus persicae*. *Annals of the Entomological Society of America*, 69(6), 1145-1146. <https://doi.org/10.1093/aesa/69.6.1145>
- Cantó-Tejero, M., Casas, J. L., Marcos-García, M. Á., Pascual-Villalobos, M. J., Florencio-Ortiz, V. et Guirao, P. (2022a). Essential oils-based repellents for the management of *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae*. *Journal of Pest Science*, 95(1), 365-379. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01380-5>
- Cantó-Tejero, M., Guirao, P. et Pascual-Villalobos, M. J. (2022b). Aphicidal activity of farnesol against the green peach aphid – *Myzus persicae*. *Pest Management Science*, 78(6), 2714-2721. <https://doi.org/10.1002/ps.6902>
- Capinera, J. L. (2004). Melon Aphid or Cotton Aphid, *Aphis gossypii* Glover (Insecta: Hemiptera: Aphididae): EENY-173/IN330, 11/2000. *EDIS*, 2004(2).
- Cecílio Filho, A. B., Neto, F. B., Rezende, B. L. A., Barros Júnior, A. P. et de Lima, J. S. S. (2015). Indices of bio-agro-economic efficiency in intercropping systems of cucumber and lettuce in greenhouse. *Australian Journal of Crop Science*, 9(2), 1154-1164, Lismore, N.S.W.
- Cecílio Filho, A. B., Rezende, B. L. A., Barbosa, J. C. et Grangeiro, L. C. (2011). Agronomic efficiency of intercropping tomato and lettuce. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias*, 83(3), 1109-1119. <https://doi.org/10.1590/s0001-37652011000300029>
- Céclyre, A., Lambert, L. et Müller, F. (2015). *Insecticides, acaricides et bio-insecticides homologués dans les légumes et fraises produit sous serre en 2015*. Culture en serres. [Bulletin d'information]. [https://www.agrireseau.net/documents/Document\\_89664.pdf](https://www.agrireseau.net/documents/Document_89664.pdf)
- Chandler, A. E. F. (1968a). Some factors influencing the occurrence and site of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Annals of Applied Biology*, 61(3), 435-446. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04545.x>
- Chandler, A. E. F. (1968b). Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Annals of Applied Biology*, 61(3), 415-423. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04543.x>

- Chandler, A. E. F. (1968c). The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Annals of Applied Biology*, 61(3), 425-434. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04544.x>
- Chandler, A. E. F. (1969). Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Animal Behaviour*, 17(4), 673-678. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(69\)80011-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(69)80011-4)
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J. et Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9), 922-932. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x>
- Chi, B., Zhang, X., Shi, Q., Wang, N. et Liu, Y. (2019). Colored plastic films affect demographic characteristics of *Aphis gossypii* on cucumber plants. *International Journal of Pest Management*, 65(4), 338-347. <https://doi.org/10.1080/09670874.2018.1522016>
- Chyzik, R., Dobrinin, S. et Antignus, Y. (2003). Effect of a UV-deficient environment on the biology and flight activity of *Myzus persicae* and its hymenopterous parasite *Aphidius matricariae*. *Phytoparasitica*, 31(5), 467-477. <https://doi.org/10.1007/BF02979740>
- Cisneros, J. J. et Rosenheim, J. A. (1998). Changes in the Foraging Behavior, Within-Plant Vertical Distribution, and Microhabitat Selection of a Generalist Insect Predator: an Age Analysis. *Environmental Entomology*, 27(4), 949-957. <https://doi.org/10.1093/ee/27.4.949>
- Clem, C. S., Hobson, K. A. et Harmon-Threatt, A. N. (2022a). Do Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae) engage in long-distance migration? An assessment of evidence and mechanisms. *Ecological Monographs*, 92(4), e1542. <https://doi.org/10.1002/ecm.1542>
- Clem, C. S., Wingert, B. D., Kautz, A. R., Roe, A. L., Mulford, T., Bettman, D., ... et Brown, B. (2022b). Checklist of true flies (Diptera) from San Luis Obispo County, California, USA: an outcome of the Fly School II taxonomic workshop. *The Pan-Pacific Entomologist*, 98(4), 270-299.
- Clem, C. S., Hobson, K. A. et Harmon-Threatt, A. N. (2023). Insights into natal origins of migratory Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae): new evidence from stable isotope ( $\delta^2\text{H}$ ) assignment analyses. *Ecography*, 2023(2), e06465. <https://doi.org/10.1111/ecog.06465>
- Cochard, P., Galstian, T. et Cloutier, C. (2017). Light Environments Differently Affect Parasitoid Wasps and their Hosts' Locomotor Activity. *Journal of Insect Behavior*, 30(6), 595-611. <https://doi.org/10.1007/s10905-017-9644-y>
- Cochard, P., Galstian, T. et Cloutier, C. (2019a). The influence of light environment on host colour preference in a parasitoid wasp. *Ecological Entomology*, 44(1), 105-117. <https://doi.org/10.1111/een.12678>
- Cochard, P., Galstian, T. et Cloutier, C. (2019b). The proportion of blue light affects parasitoid wasp behavior in LED-extended photoperiod in greenhouses: Increased parasitism and offspring sex ratio bias. *Biological Control*, 133, 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.004>

- Coderre, D. et Vincent, C. (1992). La lutte biologique : toile de fond de la situation (p. 3-18). Dans C. Vincent et D. Coderre (dir.). *La lutte biologique*. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Québec.
- Cohen, A. C. (1995). Extra-Oral Digestion in Predaceous Terrestrial Arthropoda. *Annual Review of Entomology*, 40(1), 85-103. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.000505>
- Colley, M. R. et Luna, J. M. (2000). Relative Attractiveness of Potential Beneficial Insectary Plants to Aphidophagous Hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Environmental Entomology*, 29(5), 1054-1059. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.5.1054>
- Cortesero, A. M., Stapel, J. O. et Lewis, W. J. (2000). Understanding and Manipulating Plant Attributes to Enhance Biological Control. *Biological Control*, 17(1), 35-49. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0777>
- Cortez-Mondaca, E., López-Buitimea, M., López-Arroyo, J. I., Orduño-Cota, F. J. et Herrera-Rodríguez, G. (2016). Especies de Chrysopidae Asociadas al Pulgón del Sorgo<sup>1</sup> en el Norte de Sinaloa, México. *Southwestern Entomologist*, 41(2), 541-545. <https://doi.org/10.3958/059.041.0222>
- Courtney, S. P., Chen, G. K. et Gardner, A. (1989). A General Model for Individual Host Selection. *Oikos*, 55(1), 55-65. <https://doi.org/10.2307/3565872>
- Cranshaw, W. S., Halbert, S. E., Favret, C., Britt, K. E. et Miller, G. L. (2018). *Phorodon cannabis* Passerini (Hemiptera: Aphididae), a newly recognized pest in North America found on industrial hemp. *Insecta Mundi*. <https://journals.flvc.org/mundi/article/view/0662>
- Cranshaw, W. et Wainwright-Evans, S. (2020). Cannabis sativa as a host of rice root aphid (Hemiptera: Aphididae) in North America. *Journal of Integrated Pest Management*, 11(1), 15.
- Crowder, D. W. et Snyder, W. E. (2010). Eating their way to the top? Mechanisms underlying the success of invasive insect generalist predators. *Biological Invasions*, 12(9), 2857-2876. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9733-8>
- Curran, C. H. (1920). Observations on the more common aphidophagous syrphid flies. (dipt.). *The Canadian Entomologist*, 52(3), 53-55. <https://doi.org/10.4039/Ent5253-3>
- Dáder, B., Gwynn-Jones, D., Moreno, A., Winters, A. et Fereres, A. (2014). Impact of UV-A radiation on the performance of aphids and whiteflies and on the leaf chemistry of their host plants. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 138, 307-316. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.06.009>
- Davidson, W. M. (1919). Notes on *Allograpta fracta* O. S. (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist*, 51(10), 235-239. <https://doi.org/10.4039/Ent51235-10>
- Davis, J. A., Radcliffe, E. B. et Ragsdale, D. W. (2006). Effects of High and Fluctuating Temperatures on *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 35(6), 1461-1468. <https://doi.org/10.1093/ee/35.6.1461>
- Davis, P. A. et Burns, C. (2016). Photobiology in protected horticulture. *Food and Energy Security*, 5(4),

223-238. <https://doi.org/10.1002/fes3.97>

Denlinger, D. L. (2022). *Insect Diapause*. Cambridge University Press.

Denlinger, D. L. et Lee, R. E. Jr. (2010). *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge University Press.

Devonshire, A. L., Field, L. M., Foster, S. P., Moores, G. D., Williamson, M. S. et Blackman, R. L. (1998). The evolution of insecticide resistance in the peach–potato aphid, *Myzus persicae*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1376), 1677-1684. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0318>

Döring, T. F. et Chittka, L. (2007). Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1), 3-16. <https://doi.org/10.1007/s11829-006-9000-1>

Dulbecco, R. (1949). Reactivation of Ultra-Violet-Inactivated Bacteriophage by Visible Light. *Nature*, 163(4155), 949-950. <https://doi.org/10.1038/163949b0>

Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C. R. et Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera: Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Management Science*, 76(6), 1973-1979. <https://doi.org/10.1002/ps.5807>

Durbey, S. L. et Sarup, P. (1982). Morphological characters--development and density of trichomes on varied maize germplasms in relation to preferential oviposition by the stalk borer, *Chilo partellus* (Swinhoe). *Journal of entomological research*, 6, 187-196.

Eilenberg, J., Hajek, A. et Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387-400. <https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>

Elarnaouty, S. A., Sayed, S. et Tawfik, M. F. S. (2003). Preliminary experiments for rearing and use of the predatory aphid midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) for controlling the cotton aphid, *Aphis gossypii* on cucumber. *Egyptian journal of biological pest control*, 13, 25-29.

Ephytia. (2014). *Aphis gossypii* Glover, 1877 Le puceron du melon et du cotonnier. Ephytia <http://ephytia.inra.fr/fr/C/19274/Biocontrol-Aphis-gossypii-Puceron-du-melon-et-du-cotonnier>

Evenhuis, H. H. (1961). Some Notes on the Dipterous Enemies of Aphids Harmful for Apple Growing in Nova Scotia. *The Canadian Entomologist*, 93(11), 1020-1021. <https://doi.org/10.4039/Ent931020-11>

Fauteux, A. (2023). *Évaluation de l'efficacité du syrphe d'amérique (Diptera: Syrphidae) en système de plantes réservoirs pour le contrôle du puceron du melon (Hemiptera: Aphididae) sur le concombre de serre*. [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].

Fauteux, A., Soares, A. O. et Lucas, E. (2023). Larval development and voracity of *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae): comparison of the focal prey *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) and the banker prey *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Insect Science*. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13255>



- Fédération Internationale des Mouvements d'Agriculture Biologique (FIMAB). (2002). *Manuel de formation l'IFOAM sur l'agriculture biologique dans les pays tropicaux*. FIBL, Institut de recherche de l'agriculture biologique, Frick, Suisse.
- Field, L. M. et Blackman, R. L. (2003). Insecticide resistance in the aphid *Myzus persicae* (Sulzer): chromosome location and epigenetic effects on esterase gene expression in clonal lineages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(1), 107-113. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00178.x>
- Fischer, S. et Léger, A. (1997). Lutte biologique contre les pucerons du concombre en serre au moyen de plantes banques. *Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture*, 29(2), 119-126.
- Fitt, G. P. (1986). The influence of a shortage of hosts on the specificity of oviposition behaviour in species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae). *Physiological Entomology*, 11(2), 133-143. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1986.tb00400.x>
- Fitzgerald, J. D. et Solomon, M. G. (2004). Can Flowering Plants Enhance Numbers of Beneficial Arthropods in UK Apple and Pear Orchards? *Biocontrol Science and Technology*, 14(3), 291-300. <https://doi.org/10.1080/09583150410001665178>
- Fluke, C. L., Jr. (1925). Natural Enemies of the Pea Aphid (*Illinoia pisi* Kalt.) ; Their Abundance and Distribution in Wisconsin. *Journal of Economic Entomology*, 18(4), 612-616. <https://doi.org/10.1093/jee/18.4.612>
- Folsom, J. W. (1909). *The Insect Pests of Clover and Alfalfa*. University of Illinois Agricultural Experiment Station.
- Francis, F., Haubruge, E., Hastir, P. et Gaspar, C. (2001). Effect of Aphid Host Plant on Development and Reproduction of the Third Trophic Level, the Predator *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 30(5), 947-952. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-30.5.947>
- Frank, S. D. (2010). Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biological Control*, 52(1), 8-16. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.011>
- Frank, T. (1999). Density of adult hoverflies (Dipt., Syrphidae) in sown weed strips and adjacent fields. *Journal of Applied Entomology*, 123(6), 351-355. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00383.x>
- Frantz, J. D., Gardner, J., Hoffmann, M. P. et Jahn, M. M. (2004). Greenhouse Screening of Capsicum Accessions for Resistance to Green Peach Aphid (*Myzus persicae*). *HortScience*, 39(6), 1332-1335. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.6.1332>
- Fréchette, B. (2004). *Régulation de la ponte chez la coccinelle aphidiphage Adalia bipunctata (L.) (Coleoptera : Coccinellidae)* [Thèse de Doctorat, Toulouse 3]. <http://www.theses.fr>. <http://www.theses.fr/2004TOU30009>

- Gagnon Lupien, N., Aoun, M. et Chouinard, C. (2014). *Le contrôle des pucerons par les coccinelles sous filets d'exclusion Dans un verger de pommiers en régie biologique au Québec : L'efficacité de la coccinelle Adalia bipunctata comme moyen de lutte aux pucerons sous filet*. [Rapport de recherche]. <https://cetab.bio/publication/le-controle-des-pucerons-par-les-coccinelles-sous-filets-dexclusion-dans-un-verger-de-pommiers-en-regie-biologique-au-quebec-lefficacite-de-la-coccinelle-adalia-bipunctata-comme-mo/>
- Gagnon Lupien, N. et Beaulieu, C. (2022). *Utilisation de filets d'exclusion des insectes en verger de pommiers*. [Fiche technique]. [https://cetab.bio/wp-content/uploads/CETAB\\_FICHE\\_pomme\\_filet\\_2022.pdf](https://cetab.bio/wp-content/uploads/CETAB_FICHE_pomme_filet_2022.pdf)
- Gard, B. et Giovanna, G. (2020). IPM for Protecting Leafy Vegetables Under Greenhouses. Dans M. L. Gullino, R. Albajes, et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*. Springer International Publishing.
- Garzo, E., Diaz, B. et Fereres, A. (2003). Settlement rate of *Aphis gossypii* (Hemiptera, Aphididae) and transmission efficiency of Cucumber mosaic virus in melons protected with Kaolin-particle films. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 1(4), 65-71. <https://doi.org/10.5424/sjar/2003014-49>
- Geiger, F., Wäckers, F. L. et Bianchi, F. J. J. A. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, 54(4), 529-535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Gervais, A., Chagnon, M. et Fournier, V. (2018). Diversity and Pollen Loads of Flower Flies (Diptera: Syrphidae) in Cranberry Crops. *Annals of the Entomological Society of America*, 111(6), 326-334. <https://doi.org/10.1093/aesa/say027>
- Geusen-Pfister, H. (1987). Studies on the biology and reproductive capacity of *Episyrphus balteatus* Deg. (Dipt., Syrphidae) under greenhouse conditions. *Journal of Applied Entomology*, 104(3), 261-270.
- Gilkeson, L. A. et Hill, S. B. (1986). Genetic selection for and evaluation of nondiapause lines of predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* (rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). *The Canadian Entomologist*, 118(9), 869-879. <https://doi.org/10.4039/Ent118869-9>
- Gilkeson, L. A. et Hill, S. B. (1987). Release Rates for Control of Green Peach Aphid (Homoptera: Aphidae) by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) Under Winter Greenhouse Conditions. *Journal of Economic Entomology*, 80(1), 147-150. <https://doi.org/10.1093/jee/80.1.147>
- Gillespie, D. R., Shipp, J. L., Raworth, D. A. et Footitt, R. G. (2001). *Aphis gossypii* Glover, melon/cotton aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach), foxglove aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), potato aphid, and *Myzus persicae* (Sulzer), green peach aphid (Homoptera: Aphididae). Dans P. G. Mason et J. T. Huber (dir.), *Biological Control Programmes in Canada, 1981-2000* (p. 44-49). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851995274.0044>
- Goettel, M. S. et Philogène, B. J. R. (1978). Effects of photoperiod and temperature on the development of a univoltine population of the banded woollybear, *Pyrrharctia (Isia) isabella*. *Journal of Insect Physiology*, 24(6), 523-527. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(78\)90053-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(78)90053-7)

- Goh, H. G., Kim, J. H. et Han, M. W. (2001). Application of *Aphidius colemani* Viereck for Control of the Aphid in Greenhouse. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 4(2), 171-174. [https://doi.org/10.1016/S1226-8615\(08\)60119-3](https://doi.org/10.1016/S1226-8615(08)60119-3)
- Gómez, C., Morrow, R. C., Bourget, C. M., Massa, G. D. et Mitchell, C. A. (2013). Comparison of Intracanopy Light-emitting Diode Towers and Overhead High-pressure Sodium Lamps for Supplemental Lighting of Greenhouse-grown Tomatoes. *HortTechnology*, 23(1), 93-98. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.23.1.93>
- Gomez, S. K., Oosterhuis, D. M., Hendrix, D. L., Johnson, D. R. et Steinkraus, D. C. (2006). Diurnal pattern of aphid feeding and its effect on cotton leaf physiology. *Environmental and Experimental Botany*, 55(1), 77-86. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.10.001>
- Gontijo, L. M., Cockfield, S. D. et Beers, E. H. (2012). Natural Enemies of Woolly Apple Aphid (Hemiptera: Aphididae) in Washington State. *Environmental Entomology*, 41(6), 1364-1371. <https://doi.org/10.1603/EN12085>
- Gonzalez, N., Fauteux, A., Louis, J.-C., Buitenhuis, R. et Lucas, E. (2023). Oviposition Preference of the American Hoverfly, *Eupeodes americanus*, between Banker Plants and Target Crops. *Insects*, 14(3), 295. <https://doi.org/10.3390/insects14030295>
- Gonzalez, N., Fournier, M., Buitenhuis, R., & Lucas, E. (2024). Artificial Adult Diet as a New Tool for Improving a Biocontrol Program with Predatory Hoverflies. *Agriculture*, 14(4), 527. <https://doi.org/10.3390/agriculture14040527>
- Goulard, R., Verbe, A., Vercher, J.-L. et Viollet, S. (2018). Role of the light source position in freely falling hoverflies' stabilization performances. *Biology Letters*, 14(5), 20180051. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0051>
- Grobler, J. H. (1962). The Life History and Ecology of the Woolly Pine Needle Aphid. *The Canadian Entomologist*, 94(1), 35-45. <https://doi.org/10.4039/Ent9435-1>
- Groupe Pleineterre inc. et Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ) (2021) *Recueil des seuils d'intervention contre les insectes et maladies en cultures maraîchères* [Recueil] [https://www.agrireseau.net/documents/Document\\_108529.pdf](https://www.agrireseau.net/documents/Document_108529.pdf)
- Gullino, M. L., Albajes, R. et Nicot, P. C. (dir.). (2020). *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (2nd ed. 2020 edition). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5>
- Gurr, G. M., Wratten, S. D. et Barbosa, P. (2000). Success in Conservation Biological Control of Arthropods. Dans G. Gurr et S. Wratten (dir.), *Biological Control: Measures of Success* (p. 105-132). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4)
- Guyton, T. L. (1924). *A taxonomic, ecologic and economic study of ohio aphididae.*, XXIV(1), 1-30.
- Hagley, E. A. C. (1974). The arthropod fauna in unsprayed apple orchards in Ontario II. Some predacious species. *Proc. ent. Soc. Ont.*, 105, 28-40.

- Hamilton, S.K., Doll, J.E. et Robertson, G.P. (2015). The ecology of agricultural ecosystems: long-term research on the path to sustainability. Long-Term Ecological Research. New York.
- Han, T. et Kain, J. M. (1993). Blue Light Photoreactivation in Ultraviolet-Irradiated Young Sporophytes of *Alaria esculenta* and *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *Journal of Phycology*, 29(1), 79-81. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1993.tb00282.x>
- Harizanova, V. et Ekbohm, B. (1997). An Evaluation of the Parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) and the Predator *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) for Biological Control of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on Cucumber. *Journal of Entomological Science*, 32(1), 17-24. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-32.1.17>
- Harjunowibowo, D., Ding, Y., Omer, S. et Riffat, S. (2018). Recent active technologies of greenhouse systems: a comprehensive review. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 24(1). <https://nottingham-repository.worktribe.com/index.php/output/1218573/recent-active-technologies-of-greenhouse-systems-a-comprehensive-review>
- Harrington, R. et Stork, N. (1995). *Insects in a changing environment*. <https://www.osti.gov/biblio/285091>
- Hart, A. J., Bale, J. S. et Fenlon, J. S. (1997). Developmental threshold, day-degree requirements and voltinism of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Annals of Applied Biology*, 130(3), 427-437. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1997.tb07672.x>
- Hartley, J. C. (1961). A Taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 136(4), 505-573. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1961.tb05891.x>
- Hawley, I. M. (1918). Insects injurious to the hop in New York with special reference to the hop grub and the hop redbug. *Cornell Univ. Agric. Stn. Mem.*, 15, 141-224.
- He, X. Z., Teulon, D. a. J. et Wang, Q. (2006). Oviposition strategy of *Aphidius ervi* (Hymenoptera Aphidiidae) in response to host density. *New Zealand Plant Protection*, 59, 190-194. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2006.59.4540>
- Heimpel, G. et Asplen, M. (2011). A 'Goldilocks' hypothesis for dispersal of biological control agents. *Biocontrol*, 56, 441-450. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9381-7>
- Heimpel, G. E., Yang, Y., Hill, J. D. et Ragsdale, D. W. (2013). Environmental Consequences of Invasive Species: Greenhouse Gas Emissions of Insecticide Use and the Role of Biological Control in Reducing Emissions. *PLoS ONE*, 8(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072293>
- Heiss, E. M. (1936). *A Classification of the Larvae and Puparia of the Syrphidae of Illinois Exclusive of Aquatic Forms* [Thèse de Doctorat, The University of Illinois]. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.50277>
- Hemming, S. (2009). Use of natural and artificial light in horticulture - Interaction of plant and

- technology. *Acta Horticulturae*, 907. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2011.907.1>
- Hemptinne, J.-L., Doucet, J.-L. et Petersen, J.-E. (1993). Optimal foraging by hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Mechanisms. *Eur. J. Entomol*, 903, 451-455.
- Hickman, J. M. et Wratten, S. D. (1994). Use of *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) as a pollen resource to enhance hoverfly (Diptera: Syrphidae) populations in sweetcorn fields. *Use of Phacelia tanacetifolia (Hydrophyllaceae) as a pollen resource to enhance hoverfly (Diptera: Syrphidae) populations in sweetcorn fields.*, 17(4), 156-167.
- Higashida, K., Yano, E., Nishikawa, S., Ono, S., Okuno, N. et Sakaguchi, T. (2016). Reproduction and oviposition selection by *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) on the banker plants with alternative prey aphids or crop plants with pest aphids. *Applied Entomology and Zoology*, 51(3), 445-456. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0420-9>
- Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D. et Poehling, H.-M. (2001). Intraguild Predation among the Hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and Other Aphidophagous Predators. *Biological Control*, 20(3), 236-246. <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0895>
- Hodgkiss, D., Brown, M. J. F. et Fountain, M. T. (2018). Syrphine hoverflies are effective pollinators of commercial strawberry. *Journal of Pollination Ecology*, 22, 55-66. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2018\)five](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2018)five)
- Hodgkiss, D., Brown, M. J. F. et Fountain, M. T. (2019). The effect of within-crop floral resources on pollination, aphid control and fruit quality in commercial strawberry. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 275, 112-122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.02.006>
- Hofsvang, T. et Hågvar, E. B. (1982). Comparison between the parasitoid *Ephedrus cerasicola* Starý and the predator *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) in the control of *Myzus persicae* (Sulzer). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 94(1-5), 412-419. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1982.tb02587.x>
- Hogg, B. N., Nelson, E. H., Mills, N. J. et Daane, K. M. (2011). Floral resources enhance aphid suppression by a hoverfly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141(2), 138-144. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01174.x>
- Holdsworth, R. P., Jr. (1970). Aphids and Aphid Enemies: Effect of Integrated Control in an Ohio Apple Orchard. *Journal of Economic Entomology*, 63(2), 530-535. <https://doi.org/10.1093/jee/63.2.530>
- Hondelmann, P., Borgemeister, C. et Poehling, H.-M. (2005). Restriction fragment length polymorphisms of different DNA regions as genetic markers in the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 95(4), 349-359. <https://doi.org/10.1079/BER2005366>
- Hondelmann, P. et Poehling, H.-M. (2007). Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124(2), 189-200. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00568.x>

- Honěk, A. et Kocourek, F. (1988). Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia*, 76(3), 455-460. <https://doi.org/10.1007/BF00377042>
- Hopper, J. V., Nelson, E. H., Daane, K. M. et Mills, N. J. (2011). Growth, development and consumption by four syrphid species associated with the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, in California. *Biological Control*, 58(3), 271-276. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.017>
- Huang, H. C., Harper, A. M., Kokko, E. G. et Howard, R. J. (1983). Aphid transmission of *Verticillium albo-atrum* to alfalfa. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 5(3), 141-147. <https://doi.org/10.1080/07060668309501615>
- Huang, N., Enkegaard, A., Osborne, L. S., Ramakers, P. M. J., Messelink, G. J., Pijnakker, J. et Murphy, G. (2011). The Banker Plant Method in Biological Control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(3), 259-278. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.572055>
- Huffaker, C. B. (2012). *Theory and Practice of Biological Control*. Elsevier.
- Institut de la statistique du Québec (2021). Faits saillants de l'Enquête sur la mise en marché de la pomme au Québec. Récolte 2019, Québec, L'Institut, 4 p. <https://statistique.quebec.ca/fr/fichier/faits-saillants-enquete-mise-en-marche-pomme-quebec-recolte-2019.pdf>
- Ives, A. R. (2015). For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), 828-835. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12386>
- Jacobson, R. J. et Croft, P. (1998). Strategies for the Control of *Aphis gossypii* Glover (Hom.: Aphididae) with *Aphidius colemani* Viereck (Hym.: Braconidae) in Protected Cucumbers. *Biocontrol Science and Technology*, 8(3), 377-387. <https://doi.org/10.1080/09583159830180>
- Jandricic, S. E., McCreary, C., Buitenhuis, R. et Lemay, J. (2023). *Aphis gossypii* Glover, melon/cotton aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach), foxglove aphid, and other aphid pests in greenhouse crops. Dans M. Vankosky et V. Martel (dir.), *Biological Control Programmes in Canada 2013-2022*, CABI.
- Jandricic, S. E., Wraight, S. P., Gillespie, D. R. et Sanderson, J. P. (2013). Oviposition behavior of the biological control agent *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) in environments with multiple pest aphid species (Hemiptera: Aphididae). *Biological Control*, 65(2), 235-245. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.01.013>
- Jandricic, S. E., Wraight, S. P., Gillespie, D. R. et Sanderson, J. P. (2016). Biological Control Outcomes Using the Generalist Aphid Predator *Aphidoletes aphidimyza* under Multi-Prey Conditions. *Insects*, 7(4), 75. <https://doi.org/10.3390/insects7040075>
- Jansen, M. P. T. et Stamp, N. E. (1997). Effects of light availability on host plant chemistry and the consequences for behavior and growth of an insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82(3), 319-333. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00146.x>

- Jarlan, A., De Oliveira, D. et Gingras, J. (1997a). Effects of *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) Pollination on Characteristics of Greenhouse Sweet Pepper Fruits. *Journal of Economic Entomology*, 90(6), 1650-1654. <https://doi.org/10.1093/jee/90.6.1650>
- Jarlan, A., De Oliveira, D. et Gingras, J. (1997b). Pollination by *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) and Seed Set of Greenhouse Sweet Pepper. *Journal of Economic Entomology*, 90(6), 1646-1649. <https://doi.org/10.1093/jee/90.6.1646>
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H. C. et Steffan-Dewenter, I. (2012). Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1), 81-87. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x>
- Jauker, F. et Wolters, V. (2008). Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia*, 156(4), 819-823. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1034-x>
- Jiang, S., Li, H., He, L. et Wu, K. (2022). Population Fitness of *Eupeodes corollae* Fabricius (Diptera: Syrphidae) Feeding on Different Species of Aphids. *Insects*, 13(6), 494. <https://doi.org/10.3390/insects13060494>
- Johansen, N. S., Vänninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I. et Shipp, L. (2011). In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. *Annals of Applied Biology*, 159(1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00483.x>
- Jones, C.R. (1922). A contribution to our knowledge of the Syrphidae of Colorado. *Colorado Agricultural Experiment Station Bulletin*, 269.
- Jones, T. H. (1918). *Miscellaneous Truck-crop Insects in Louisiana: I. Insects Injurious to the Globe Artichoke in Louisiana*. U.S. Department of Agriculture.
- Joshi, N. C., Ratner, K., Eidelman, O., Bednarczyk, D., Zur, N., Many, Y., Shahak, Y., Aviv-Sharon, E., Achiam, M., Gilad, Z. et Charuvi, D. (2019). Effects of daytime intra-canopy LED illumination on photosynthesis and productivity of bell pepper grown in protected cultivation. *Scientia Horticulturae*, 250, 81-88. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.02.039>
- Joshi, S. et Ballal, C. R. (2013). Syrphid Predators for Biological Control of Aphids. *Journal of Biological Control*, 27(3), 151-170. <https://doi.org/10.18641/jbc/27/3/45596>
- Jourdheuil, P., Grison, P. et FRAVAL, A. (1991). La lutte biologique : un aperçu historique. *Courrier de la cellule environnement INRA*, 15(15), 37-60.
- Kahia, M., Nguyen, T., McCune, F., Naasz, R., Antoun, H. et Fournier, V. (2021). Insecticidal effect of *Bacillus pumilus* PTB180 and *Bacillus subtilis* PTB185 used alone and in combination against the foxglove aphid and the melon aphid (Hemiptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 153(6), 1-15. <https://doi.org/10.4039/tce.2021.41>
- Kaiser, M. E., Noma, T., Brewer, M. J., Pike, K. S., Vockeroth, J. R. et Gaimari, S. D. (2007). Hymenopteran Parasitoids and Dipteran Predators Found Using Soybean Aphid After Its Midwestern United

- States Invasion. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(2), 196-205.  
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[196:HPADPF\]2.0.CO ;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[196:HPADPF]2.0.CO ;2)
- Kalthoff, K. et Jäckle, H. (1982). Photoreactivation of Pyrimidine Dimers Generated by a Photosensitized Reaction in RNA of Insect Embryos (*Smittia* Spec.). Dans C. Hélène, M. Charlier, Th. Montenay-Garestier et G. Laustriat (dir.), *Trends in Photobiology* (p. 173-188). Springer US.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9203-7\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9203-7_15)
- Kalthoff, K., Urban, K. et Jackle, H. (1978). Photoreactivation of RNA in UV-irradiated insect eggs (*Smittia* sp., Chironomidae, Diptera) II. Evidence for heterogeneous light-dependent repair activities. *Photochemistry and Photobiology*, 27(3), 317-322. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1978.tb07606.x>
- Kan, E. (1988). Assessment of aphid colonies by hoverflies. I maple aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae). *Journal of Ethology*, 6(1), 39-48.  
<https://doi.org/10.1007/BF02348860>
- Katzin, D., Van Mourik, S., Kempkes, F. et Van Henten, E. J. (2020). GreenLight – An open source model for greenhouses with supplemental lighting: Evaluation of heat requirements under LED and HPS lamps. *Biosystems Engineering*, 194, 61-81.  
<https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2020.03.010>
- Kelner, A. (1949). Photoreactivation of ultraviolet-irradiated *Escherichia coli*, with special reference to the dose-reduction principle and to ultraviolet-induced mutation. *Journal of Bacteriology*, 58(4), 511-522. <https://doi.org/10.1128/jb.58.4.511-522.1949>
- Klecka, J., Hadrava, J., Biella, P. et Akter, A. (2018). Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network. *PeerJ*, 6, e6025. <https://doi.org/10.7717/peerj.6025>
- Klowden, M. J. (2007). *Physiological Systems in Insects* (2 edition). Academic Press.
- Kluser, S. et Peduzzi, P. (2007). "Global Pollinator Decline: A Literature Review", UNEP/GRIDEurope. © UNEP 2007
- Knapp, M., Palevsky, E. et Rapisarda, C. (2020). Insect and Mite Pests. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 101-146). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_4)
- Koveos, D. S., Suzuki, T., Terzidou, A., Kokkari, A., Floros, G., Damos, P. et Kouloussis, N. A. (2017). Egg hatching response to a range of ultraviolet-B (UV-B) radiation doses for four predatory mites and the herbivorous spider mite *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, 71(1), 35-46. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0102-x>
- Kowalczyk, K., Olewnicki, D., Mirgos, M. et Gajc-Wolska, J. (2020). Comparison of Selected Costs in Greenhouse Cucumber Production with LED and HPS Supplemental Assimilation Lighting. *Agronomy*, 10(9), 1342. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091342>
- Kumar, H. (1992). Inhibition of Ovipositional Responses of *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae) by the



- Trichomes on the Lower Leaf Surface of a Maize Cultivar. *Journal of Economic Entomology*, 85(5), 1736-1739. <https://doi.org/10.1093/jee/85.5.1736>
- Kumar, S. et Gavkare, O. (2014). Incidence of the Green Peach Aphid [ *Myzus persicae* (Sulzer)] on Sweet Pepper under Greenhouse Environment. *Himachal Journal of Agricultural Research*, 40(1), 84-86.
- Kutcherov, D., Lopatina, E. B. et Balashov, S. (2018). Convergent photoperiodic plasticity in developmental rate in two species of insects with widely different thermal phenotypes. *European Journal of Entomology*, 115, 624-631. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.060>
- Lagos-Kutz, D., Potter, B., DiFonzo, C., Russell, H. et Hartman, G. L. (2018). Two aphid species, *Phorodon cannabis* and *Rhopalosiphum rufiabdominale*, identified as potential pests on industrial hemp, *Cannabis sativa* L., in the US Midwest. *Crop Forage Turfgrass Manag*, 4, 180032.
- Lamnatou, Chr. et Chemisana, D. (2013). Solar radiation manipulations and their role in greenhouse claddings: Fresnel lenses, NIR- and UV-blocking materials. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 18, 271-287. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2012.09.041>
- Landis, D. A., Wratten, S. D. et Gurr, G. M. (2000). Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1), 175-201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Láska, P., Mazánek, L. et Bičík, V. (2013). Key to adults and larvae of the genera of European Syrphinae (Diptera, Syrphidae). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales*, 62(3), 193-206. <https://doi.org/10.2478/cszma-2013-0021>
- Láska, P., Pérez-Bañón, C., Mazánek, L., Rojo, S., Ståhls, G., Marcos-García, M. A., Bičík, V. et Dušek, J. (2006). Taxonomy of the genera *Scaeva*, *Simosyrphus* and *Ischiodon* (Diptera: Syrphidae): Descriptions of immature stages and status of taxa. *European Journal of Entomology*, 103(3), 637-655. <https://doi.org/10.14411/eje.2006.085>
- La-Spina, M., Hermoso de Mendoza, A., Carbonell, E. A. et Pérez Panadés, J. (2008). Economic thresholds of *Myzus persicae* (Hemiptera, Aphididae) on commercial greenhouse sweet pepper. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas (España)*, 34, 485-491.
- La-Spina, M., Jandricic, S. E. et Buitenhuis, R. (2019). Short-Term Increases in Aphid Dispersal From Defensive Dropping Do Not Necessarily Affect Long-Term Biological Control by Parasitoids. *Journal of Economic Entomology*, 112(4), 1552-1559. <https://doi.org/10.1093/jee/toz064>
- Lazzarin, M., Meisenburg, M., Meijer, D., Van Ieperen, W., Marcelis, L. F. M., Kappers, I. F., Van der Krol, A. R., Van Loon, J. J. A. et Dicke, M. (2021). LEDs Make It Resilient: Effects on Plant Growth and Defense. *Trends in Plant Science*, 26(5), 496-508. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.11.013>
- Lee, J. (1994). *Control of aphids on greenhouse vegetable crops*. [Mémoire de Maitrise, Simon Frazer University].
- Lee, S.-G., Kim, H.-H., Kim, T.-H., Park, G.-J., Kim, K.-H. et Kim, J.-S. (2008). Development Model of the Foxglove Aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) on Lettuce. *Korean journal of applied*

*entomology*, 47(4), 359-364. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2008.47.4.359>

- Legarrea, S., Diaz, B. M., Plaza, M., Barrios, L., Morales, I., Viñuela, E. et Fereres, A. (2012). Diminished UV radiation reduces the spread and population density of *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) [Hemiptera: Aphididae] in lettuce crops. *Horticultural Science*, 39(No. 2), 74-80. <https://doi.org/10.17221/79/2011-HORTSCI>
- Leman, A., Mouratidis, A., Pijnakker, J., Vervoorn, K., Wäckers, F. et Messelink, G. J. (2023). Sugar and pollen supply enhances aphid control by hoverflies in strawberry. *Biological Control*, 186, 105347. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105347>
- Lemay, J., Zheng, Y. et Scott-Dupree, C. (2022). Factors Influencing the Efficacy of Biological Control Agents Used to Manage Insect Pests in Indoor Cannabis (*Cannabis sativa*) Cultivation. *Frontiers in Agronomy*, 4, 795989. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.795989>
- Leroy, P. D., Almohamad, R., Attia, S., Capella, Q., Verheggen, F. J., Haubruge, E. et Francis, F. (2014). Aphid honeydew: An arrestant and a contact kairomone for *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) larvae and adults. *European Journal of Entomology*, 111(2), 237-242. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.028>
- Li, J. et Margolies, D. C. (1991). Factors affecting location of Banks grass mite, *Oligonychus pratensis* (Acari: Tetranychidae), on corn leaves. *Experimental & Applied Acarology*, 12(1), 27-34. <https://doi.org/10.1007/BF01204397>
- Lopes, C. (2007). *Dynamique d'un système hôte-parasitoïde en environnement spatialement hétérogène et lutte biologique Application au puceron Aphis gossypii et au parasitoïde Lysiphlebus testaceipes en serre de melons*. [Thèse de Doctorat, Agro ParisTech, France].
- Lopez, R., Fisher, P. et Runkle, E. (2017). Introduction to Specialty Crop Lighting. Dans R. Lopez, P. Fisher (dir.), *Light Management in Controlled Environments* (p. 180). CreateSpace Independent Publishing Platform.
- Lopez-Marín, J., Galvez, A., Otalora, G. et del Amor, F. M. (2019). Photosensitive shade nets for pepper cultivation in southeastern Spain. *Acta Horticulturae*, (1252), 183-190. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1252.24>
- Lucas, É. et Brodeur, J. (1999). Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622-627. <https://doi.org/10.1093/ee/28.4.622>
- Lucas, É. et Brodeur, J. (2001). A Fox in Sheep's Clothing: Furtive Predators Benefit from the Communal Defense of Their Prey. *Ecology*, 82(11), 3246-3250. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3246:AFISSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3246:AFISSC]2.0.CO;2)
- MacGillivray, M. E. (1972). The sexuality of *Myzus persicae* (Sulzer), the green peach aphid, in New Brunswick (Homoptera: Aphididae). *Canadian Journal of Zoology*, 50(4), 469-471. <https://doi.org/10.1139/z72-066>

- Mackauer, M. et Way, M. J. (1976). *Myzus persicae* Sulz. an aphid of world importance. *International Biological Programme*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201303028393>
- Maeda, T., Takabayashi, J., Yano, S. et Takafuji, A. (2000). Effects of Light on the Tritrophic Interaction Between Kidney Bean Plants, Two-Spotted Spider Mites and Predatory Mites, *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental & Applied Acarology*, 24(5), 415-425. <https://doi.org/10.1023/A:1006449108245>
- Mahmood, I., Imadi, S. R., Shazadi, K., Gul, A. et Hakeem, K. R. (2016). Effects of Pesticides on Environment. Dans K. R. Hakeem, M. S. Akhtar et S. N. A. Abdullah (dir.), *Plant, Soil and Microbes: Volume 1: Implications in Crop Science* (p. 253-269). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-27455-3\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27455-3_13)
- Mangel, M. (1987). Opposition site selection and clutch size in insects. *Journal of Mathematical Biology*, 25(1), 1-22. <https://doi.org/10.1007/BF00275885>
- Marcelis, L., Costa, J. M. et Heuvelink, E. (2019). Achieving sustainable greenhouse production: present status, recent advances and future developments. *Achieving sustainable greenhouse cultivation*, 1-14. <https://doi.org/10.19103/as.2019.0052.01>
- Marshall, S. (2012). *Flies: The Natural History and Diversity of Diptera*. Firefly Books.
- Martínez-Uña, A., Martín, J. M., Fernández-Quintanilla, C. et Dorado, J. (2013). Provisioning Floral Resources to Attract Aphidophagous Hoverflies (Diptera: Syrphidae) Useful for Pest Management in Central Spain. *Journal of Economic Entomology*, 106(6), 2327-2335. <https://doi.org/10.1603/EC13180>
- Massa, G. D., Kim, H.-H., Wheeler, R. M. et Mitchell, C. A. (2008). Plant Productivity in Response to LED Lighting. *HortScience*, 43(7), 1951-1956. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1951>
- Maxson, E. L., Brewer, M. J., Rooney, W. L. et Woolley, J. B. (2019). Species Composition and Abundance of the Natural Enemies of Sugarcane Aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehnter) (Hemiptera: Aphididae), on Sorghum in Texas. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 121(4), 657-680. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.121.4.657>
- McCloskey, C. et Isman, M. B. (1993). Influence of foliar glucosinolates in oilseed rape and mustard on feeding and growth of the bertha armyworm, *Mamestra configurata* Walker. *Journal of Chemical Ecology*, 19(2), 249-266. <https://doi.org/10.1007/BF00993693>
- Meijer, D., Van der Vleut, J., Weldegergis, B. T., Costaz, T., Duarte, M. V. A., Pekas, A., Van Loon, J. J. A. et Dicke, M. (2023). Effects of far-red light on tritrophic interactions between the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) and the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* on tomato. *Pest Management Science*. <https://doi.org/10.1002/ps.7358>
- Meseguer, R., Levi-Mourao, A., Fournier, M., Pons, X. et Lucas, E. (2021). May predator body-size hamper furtive predation strategy by aphidophagous insects? *PLOS ONE*, 16(9), e0256991. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256991>

- Messelink, G. J., Calvo, F. J., Marín, F. et Janssen, D. (2020a). Cucurbits. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 537-566). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_19)
- Messelink, G. J., Labbé, R., Marchand, G. et Tavella, L. (2020b). Sweet pepper. Dans M. L. Gullino, R. Albajes et P. C. Nicot (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 513-535). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_19)
- Metcalf, C.L. (1912). Life-histories of Syrphidae IV. *Ohio Naturalist*, 12, 533-541.
- Méthot-Langlois, M-P. (2022). *Le houblon au Québec : portrait*. Agri-Réseau, Agriculture biologique. <https://www.agrireseau.net/agriculturebiologique/blogue/108543/le-houblon-au-quebec-portrait>
- Miki, T., Shinohara, T., Chafino, S., Noji, S. et Tomioka, K. (2020). Photoperiod and temperature separately regulate nymphal development through JH and insulin/TOR signaling pathways in an insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 201922747. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922747117>
- Miller, R. L. (1928). Biology and Natural Control of the Green Citrus Aphid *Aphis spiraecola* Patch. *The Florida Entomologist*, 12(4), 49-56. <https://doi.org/10.2307/3492992>
- Miller, R. L. (1929). A contribution to the biology and control of the green citrus aphid, *Aphis spiraecola* Patch. *Fla. Agric. Exp. Stn. Bull.*, (No. 203), 431-476.
- Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ). (2018). *Portrait-diagnostic sectoriel des légumes de serre au Québec*. Bibliothèque et Archives nationales du Québec, (p. 1-27), ISBN : 978-2-550-80571-7. [Portrait-Diagnostic sectoriel]. [https://www.mapaq.gouv.qc.ca/fr/Publications/Portaitdiagnosticdeslegumesdeserre\\_final.pdf](https://www.mapaq.gouv.qc.ca/fr/Publications/Portaitdiagnosticdeslegumesdeserre_final.pdf)
- Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ). (2023). *Cultures ornementales en serre, Fiche technique : Pucerons*. Agri-Réseau, RAP Cultures ornementales en serre. [Fiche technique]. [https://www.agrireseau.net/documents/Document\\_97450.pdf](https://www.agrireseau.net/documents/Document_97450.pdf)
- Minkenbergh, O. P. J. M., Tatar, M. et Rosenheim, J. A. (1992). Egg Load as a Major Source of Variability in Insect Foraging and Oviposition Behavior. *Oikos*, 65(1), 134-142. <https://doi.org/10.2307/3544896>
- Miranda, G. F. G., Young, A. D., Locke, M. M., Marshall, S. A., Skevington, J. H. et Thompson, F. C. (2013). Key to the Genera of Nearctic Syrphidae. *Canadian Journal of Arthropod Identification*, (23), 1-351. <https://doi.org/10.3752/cjai.2013.23>
- Mitchell, C. A., Both, A. J., Bourget, C. M., Burr, J. F., Kubota, C., Lopez, R. G., Morrow, R. C. et Runkle, E. S. (2012). LEDs: the future of greenhouse lighting! *Chronica Horticulturae*, 52(1), 6-12.
- Mitra, B. et Banerjee, D. (2007). Fly pollinators: assessing their value in biodiversity conservation and food security in India. *Rec. zool. Surv. India*, 107(Part 1), 33-48.

- Mizunami, M. (1994). Processing of Contrast Signals in the Insect Ocellar System. *Zoological science*, 11(2), 175-190.
- Moe, R. (1997). Physiological aspects of supplementary lighting in horticulture. *Acta Horticulturae*, (418), 17-24. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1997.418.1>
- Moe, R., Grimstad, S. O. et Gislerød, H. (2006). The use of artificial light in year round production of greenhouse crops in Norway. *Acta Horticulturae*, 711, 35-42. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.711.2>
- Moerkens, R., Boonen, S., Wäckers, F. L. et Pekas, A. (2021). Aphidophagous hoverflies reduce foxglove aphid infestations and improve seed set and fruit yield in sweet pepper. *Pest Management Science*, 77(6), 2690-2696. <https://doi.org/10.1002/ps.6342>
- Mulder, S., Koppert B. S., Hoogerbrugge, H., Altena, K. et Bolckmans, K. (1999). Biological pest control in cucumbers in the Netherlands. *IOBC WPRS Bulletin (France)*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2001100254>
- Müller, F. et Lambert, L. (2018). *Fiche ravageurs du concombre : Puceron du melon, melon aphid, Aphis gossypii*. MAPAQ, [Document 98451] [https://www.agrireseau.net/documents/Document\\_98451.pdf](https://www.agrireseau.net/documents/Document_98451.pdf)
- Murdoch, W. W., Chesson, J. et Chesson, P. L. (1985). Biological Control in Theory and Practice. *The American Naturalist*, 125(3), 344-366.
- Naderloo, M. et Rad, S. P. (2014). Diversity of hoverfly (Diptera: Syrphidae) communities in different months in eastern part of Zanjan province, Iran. *Zoology and Ecology*, 24(3), 261-265. <https://doi.org/10.1080/21658005.2014.926602>
- Naqvi, S. M. Z. A., Saleem, S. R., Tahir, M. N., Hussain, S., Ul Haq, S. I., Awais, M. et Qamar, S. (2022). Vertical Farming—Current Practices and Its Future. *Environmental Sciences Proceedings*, 23(1), 4. <https://doi.org/10.3390/environsciproc2022023004>
- Nelson, E. H., Hogg, B. N., Mills, N. J. et Daane, K. M. (2012). Syrphid flies suppress lettuce aphids. *BioControl*, 57(6), 819-826. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9457-z>
- Nelson, J. A. et Bugbee, B. (2014). Economic Analysis of Greenhouse Lighting: Light Emitting Diodes vs. High Intensity Discharge Fixtures. *PLOS ONE*, 9(6), e99010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099010>
- Neuenschwander, P., Hagen, K. S. et Smith, R. F. (1975). Predation on aphids in California's alfalfa fields. *Hilgardia*, 43, 53-78. <https://doi.org/10.3733/hilg.v43n02p053>
- Nihoul, P. (1993). Controlling glasshouse climate influences the interaction between tomato glandular trichome, spider mite and predatory mite. *Crop Protection*, 12(6), 443-447. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(93\)90005-4](https://doi.org/10.1016/0261-2194(93)90005-4)
- Nissinen, A. I., Pinto-Zevallos, D., Jauhiainen, L. et Vänninen, I. (2017). The effect of photoperiod and light

- quality on *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae) nymphal development, fecundity and longevity. *Biological Control*, 108.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.02.001>
- Noma, T. et 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(2), 278-287.  
<https://doi.org/10.1093/jee/101.2.278>
- Nunes, M. V. et Saunders, D. (1999). Photoperiodic Time Measurement in Insects: A Review of Clock Models. *Journal of Biological Rhythms*, 14(2), 84-104.  
<https://doi.org/10.1177/074873049901400202>
- Ogino, T., Uehara, T., Muraji, M., Yamaguchi, T., Ichihashi, T., Suzuki, T., Kainoh, Y. et Shimoda, M. (2016). Violet LED light enhances the recruitment of a thrip predator in open fields. *Scientific Reports*, 6(1), 32302. <https://doi.org/10.1038/srep32302>
- Ohtsuka, K. et Osakabe, M. (Mh. ). (2009). Deleterious Effects of Uv-B Radiation on Herbivorous Spider Mites: They Can Avoid It by Remaining on Lower Leaf Surfaces. *Environmental Entomology*, 38(3), 920-929. <https://doi.org/10.1603/022.038.0346>
- Orengo-Green, J. J., Casas, J. L. et Marcos-García, M. Á. (2022). Effect of Abiotic Climatic Factors on the Gonadal Maturation of the Biocontrol Agent *Sphaerophoria rueppellii* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae). *Insects*, 13(7), 573. <https://doi.org/10.3390/insects13070573>
- Ouattara, T. Y., Fournier, M., Rojo, S. et Lucas, E. (2022). Development cycle of a potential biocontrol agent: the American hoverfly, *Eupeodes americanus*, and comparison with the commercial biocontrol agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(5), 394-401. <https://doi.org/10.1111/eea.13152>
- Paddock, F. B. (1916). Observations on the turnip louse. *J. Econ Entomol.*, 9(1), 67-71.
- Pakyari, H. et McNeill, M. R. (2020). Effects of photoperiod on development and demographic parameters of the predatory thrips *Scolothrips longicornis* fed on *Tetranychus urticae*. *Bulletin of Entomological Research*, 110(5), 620-629. <https://doi.org/10.1017/S0007485320000115>
- Parajulee, M. N. (2007). Influence of Constant Temperatures on Life History Parameters of the Cotton Aphid, *Aphis gossypii*, Infesting Cotton. *Environmental Entomology*, 36(4), 666-672.  
<https://doi.org/10.1093/ee/36.4.666>
- Park, Y. et Lee, J.-H. (2021). UV-LED lights enhance the establishment and biological control efficacy of *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *PLOS ONE*, 16(1), e0245165.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245165>
- Park, Y., Lee, J.-H. et Lim, U. T. (2022). Use of UV-LED light to enhance establishment of *Nesidiocoris tenuis* for control of *Bemisia tabaci* infesting greenhouse tomato. *Biological Control*, 170, 104936. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104936>

- Park, Y., Lee, Y. S., Sarker, S., Ham, E. H. et Lim, U. T. (2023). Attractiveness of four wavelengths of LED light: UV (385 nm), violet (405 nm), blue (450 nm), and red (660 nm) for seven species of natural enemies. *Biological Control*, 179, 105166. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105166>
- Parolin, P., Bresch, C., Poncet, C. et Desneux, N. (2014). Introducing the term « Biocontrol Plants » for integrated pest management. *Scientia Agricola*, 71(1), 77-80. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162014000100011>
- Payton Miller, T. L. et Rebek, E. J. (2018). Banker Plants for Aphid Biological Control in Greenhouses. *Journal of Integrated Pest Management*, 9(1), 1-8. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmy002>
- Pekas, A., De Craecker, I., Boonen, S., Wäckers, F. L. et Moerkens, R. (2020). One stone ; two birds: concurrent pest control and pollination services provided by aphidophagous hoverflies. *Biological Control*, 149, 104328. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104328>
- Pener, M. P. (1992). Environmental Cues, Endocrine Factors, and Reproductive Diapause in Male Insects. *Chronobiology International*, 9(2), 102-113. <https://doi.org/10.3109/07420529209064521>
- Peñuelas, J. et Llusià, J. (2001). The Complexity of Factors Driving Volatile Organic Compound Emissions by Plants. *Biologia Plantarum*, 44(4), 481-487. <https://doi.org/10.1023/A:1013797129428>
- Perondini, A. L. P. (1984). Photoreactivation of U.V.-induced Cytoplasmatic Lesions in Eggs of *Sciara ocellaris*. *International Journal of Radiation Biology and Related Studies in Physics, Chemistry and Medicine*, 45(3), 257-260. <https://doi.org/10.1080/09553008414550361>
- Phillips, W. J. (1916). *Macrosiphum granarium*, the English grain aphid. *Journal of Agricultural Research* VII(11), 463-475.
- Pineda, A. et Marcos-García, M. a. (2008a). Evaluation of several strategies to increase the residence time of *Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae) releases in sweet pepper greenhouses. *Annals of Applied Biology*, 152(3), 271-276. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00215.x>
- Pineda, A. et Marcos-García, M. Á. (2008b). Seasonal Abundance of Aphidophagous Hoverflies (Diptera: Syrphidae) and Their Population Levels In and Outside Mediterranean Sweet Pepper Greenhouses. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(2), 384-391. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[384:SAOAH\]2.0.CO ;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[384:SAOAH]2.0.CO ;2)
- Pineda, A. et Marcos-García, M. Á. (2008c). Use of selected flowering plants in greenhouses to enhance aphidophagous hoverfly populations (Diptera: Syrphidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 44(4), 487-492. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697584>
- Pineda, A., Morales, I., Marcos-García, M. A. et Fereres, A. (2007). Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. *Biological Control*, 42(3), 274-280. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.05.017>
- Pinheiro, L. A., Torres, L., Raimundo, J. et Santos, S. A. P. (2013). Effect of floral resources on longevity and nutrient levels of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Biological Control*, 67(2), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.07.010>

- Pinho, P. (2008). *Usage and control of solid-state lighting for plant growth*.  
<https://www.semanticscholar.org/paper/Usage-and-control-of-solid-state-lighting-for-plant-Pinho/e8f0e9c35eb99d993fc4cd63529aebf26b7dadec>
- Plouvier, W. N. et Wajnberg, E. (2018). Improving the efficiency of augmentative biological control with arthropod natural enemies: A modeling approach. *Biological Control*, 125, 121-130.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.05.010>
- Polat Akköprü, E. (2018). The effect of some cucumber cultivars on the biology of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Phytoparasitica*, 46(4), 511-520. <https://doi.org/10.1007/s12600-018-0689-z>
- Pontin, D. R., Wade, M. R., Kehrlı, P. et Wratten, S. D. (2006). Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems. *Annals of Applied Biology*, 148(1), 39-47. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.00037.x>
- Prado, S. G., Jandricic, S. E. et Frank, S. D. (2015). Ecological Interactions Affecting the Efficacy of *Aphidius colemani* in Greenhouse Crops. *Insects*, 6(2), 538-575. <https://doi.org/10.3390/insects6020538>
- Prokopy, R. J. et Owens, E. D. (1983). Visual Detection of Plants by Herbivorous Insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 337-364. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002005>
- Pu, D., Zheng, Z., Liu, H., Wang, X., Wu, X., Chen, Y., Deng, J., Chen, X. et Li, Y. (2019). Development and reproduction of the hoverfly *Eupeodes corollae* (Diptera: Syrphidae). *SDRP Journal of Earth Sciences & Environmental Studies*, 4(4), 654-660. <https://doi.org/10.25177/JESES.4.4.RA.519>
- Qiu, X. et Arikawa, K. (2003). Polymorphism of red receptors: sensitivity spectra of proximal photoreceptors in the small white butterfly *Pieris rapae crucivora*. *Journal of Experimental Biology*, 206(16), 2787-2793. <https://doi.org/10.1242/jeb.00493>
- Rabasse, J.M. (1980) Dynamique des populations d'aphides sur aubergine en serre. Considérations générales sur la colonisation et le développement des populations de quatre espèces dans le Sud de la France, *IOBC/WPRS Bulletin* 3(2), 187–198.
- Rabasse, J.-M. et Van Steenis, M. J. (1999). Biological Control of Aphids. Dans R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J. C. Van Lenteren et Y. Elad (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 235-243). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5\\_16](https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_16)
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P. D., Howlett, B. G., Winfree, R., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., Arthur, A. D., Andersson, G. K. S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Entling, M. H., Foully, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., ... Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 146-151.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>
- Rader, R., Howlett, B. G., Cunningham, S. A., Westcott, D. A., Newstrom-Lloyd, L. E., Walker, M. K., Teulon, D. A. J. et Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as



- effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1080-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x>
- Radio-Canada. (2021). *Québec octroie 6,8 M\$ pour construire des fermes verticales*. Radio-Canada.ca. <https://ici.radio-canada.ca/nouvelle/1835572/inno-3b-st-pacome-serre-verticale-legumes-production-quebec-francois-legault>
- RAP (2021) Insecticides, acaricides, bio-insecticides homologués en 2021 et leur compatibilité avec les agents de lutte biologique dans les principales cultures maraîchères et fruitières en serre. [Bulletin d'information], 1. [https://www.agrireseau.net/documents/Document\\_105270.pdf](https://www.agrireseau.net/documents/Document_105270.pdf)
- Raske, A. G. et Hudson, A. C. (1964). The development of *Pineus strobi* (Hartig) (Adelginae, Phylloxeridae) on white pine and black spruce. *The Canadian Entomologist*, 96(4), 599-616. <https://doi.org/10.4039/Ent96599-4>
- Ratte, H. T. (1985). Temperature and Insect Development. Dans K. H. Hoffmann (dir.), *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects* (p. 33-66). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-70020-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-70020-0_2)
- Rebek, E. J., Sadof, C. S. et Hanks, L. M. (2005). Manipulating the abundance of natural enemies in ornamental landscapes with floral resource plants. *Biological Control*, 33(2), 203-216. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.02.011>
- Régnière, J., Powell, J., Bentz, B. et Nealis, V. (2012). Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58(5), 634-647. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.01.010>
- Rezende, B. L. A., Cecílio Filho, A. B., Barros Júnior, A. P., Porto, D. R. Q. et Martins, M. I. E. G. (2011). Economic analysis of cucumber and lettuce intercropping under greenhouse in the winter-spring. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias*, 83(2), 705-717. <https://doi.org/10.1590/s0001-37652011000200028>
- Rhodes, C. J. (2018). Pollinator Decline – An Ecological Calamity in the Making? *Science Progress*, 101(2), 121-160. <https://doi.org/10.3184/003685018X15202512854527>
- Richard, C., Boivin, G. (1994) Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada. *Ottawa : Société Canadienne de Phytopathologie et Société d'entomologie du Canada*.
- Riddick, E. W. et Simmons, A. M. (2014). Do plant trichomes cause more harm than good to predatory insects? *Pest Management Science*, 70(11), 1655-1665. <https://doi.org/10.1002/ps.3772>
- Rodríguez-Gasol, N., Alins, G., Veronesi, E. R. et Wratten, S. (2020). The ecology of predatory hoverflies as ecosystem-service providers in agricultural systems. *Biological Control*, 151, 104405. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104405>
- Rojo, S., F., G., Marcos-García, M., Nieto, J. M. et Mier Durante, M. P. (2003). *A World Review of Predatory Hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their Prey*. CIBIO Ediciones.

- Rojo, S., Hopper, K. et Marcos-García, M. (1996). Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81, 53-59. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1996.tb02014.x>
- Ross, W. A. (1918). The Black Cherry Aphis. *The Black Cherry Aphis*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19190500059>
- Rotheray, G. E. (1993). *Colour Guide to Hoverfly Larvae, Diptera, Syrphidae in Britain and Europe*. (vol. 9). Derek Whiteley.
- Rotheray, G. E. et Gilbert, F. (2011). *The Natural History of Hoverflies*. Forrest Text.
- Ruzicka, Z. et Havelka, J. (1998). Effects of oviposition-detering pheromone and allomonones on *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *European Journal of Entomology*, 95(2), 211-216.
- Sadeghi, H. (2002). The Relationship Between Oviposition Preference and Larval Performance in an Aphidophagous Hover Fly, *Syrphus ribesii* L. (Diptera: Syrphidae). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 4(1), 1-10.
- Sadeghi, H. (2008). Abundance of adult hoverflies (Diptera: Syrphidae) on different flowering plants. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 6(1), 47-51.
- Sadeghi, H. et Gilbert, F. (2000a). Aphid suitability and its relationship to oviposition preference in predatory hoverflies. *Journal of Animal Ecology*, 69(5), 771-784. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00433.x>
- Sadeghi, H. et Gilbert, F. (2000b). The effect of egg load and host deprivation on oviposition behaviour in aphidophagous hoverflies. *Ecological Entomology*, 25(1), 101-108. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00237.x>
- Sakai, Y. et Osakabe, M. (2010). Spectrum-specific damage and solar ultraviolet radiation avoidance in the two-spotted spider mite. *Photochemistry and Photobiology*, 86(4), 925-932. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2010.00739.x>
- Sakai, Y., Sudo, M. et Osakabe, M. (2012). Seasonal changes in the deleterious effects of solar ultraviolet-B radiation on eggs of the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 47(1), 67-73. <https://doi.org/10.1007/s13355-011-0090-6>
- Saljoqi, A.-U.-R. (2009). Population dynamics of *Myzus persicae* (sulzer) and its associated natural enemies in spring potato crop, peshawar-pakistan. *Sarhad J.Agric.*, 25, 452-456
- Samuel, R. N., Dass, I. J. et Singh, R. (2013). Studies on oviposition behaviour and egg hatching pattern of an aphid predator, *Episyrphus balteatus* (De geer) (Diptera: Syrphidae) : a promising biocontrol agent. *Journal of Aphidology*, 27, 45-52.
- Sancar, A. (2003). Structure and Function of DNA Photolyase and Cryptochrome Blue-Light Photoreceptors. *Chemical Reviews*, 103(6), 2203-2238. <https://doi.org/10.1021/cr0204348>

- Sánchez, M., Velásquez, Y., González, M. et Cuevas, J. (2022a). Hoverfly pollination enhances yield and fruit quality in mango under protected cultivation. *Scientia Horticulturae*, 304, 111320. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111320>
- Sánchez, M., Velásquez, Y., González, M. et Cuevas, J. (2022b). Pollination Effectiveness of the Hoverfly *Eristalinus aeneus* (Scopoli, 1763) in Diploid and Triploid Associated Watermelon Crop. *Insects*, 13(11), 1021. <https://doi.org/10.3390/insects13111021>
- Sanders, C. J. et Knight, F. B. (1968). Natural Regulation of the Aphid *Pterocomma populifoliae* on Bigtooth Aspen in Northern Lower Michigan. *Ecology*, 49(2), 234-244. <https://doi.org/10.2307/1934452>
- Satar, S., Kersting, U. et Uygun, N. (2008). Effect of temperature on population parameters of *Aphis gossypii* Glover and *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) on pepper. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115(2), 69-74. <https://doi.org/10.1007/BF03356241>
- Schneider, F. (1969). Bionomics and Physiology of Aphidophagous Syrphidae. *Annual Review of Entomology*, 14(1), 103-124. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.000535>
- Scholz, D. et Poehling, H.-M. (2000). Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94(2), 149-158. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00615.x>
- Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J. A. et Dicke, M. (2006). *Insect-Plant Biology* (Second Edition). Oxford University Press.
- Sengupta, J., Naskar, A., Maity, A., Hazra, S., Mukhopadhyay, E., Banerjee, D. et Ghosh, S. (2016). An Updated Distributional Account of Indian Hover flies (Insecta: Diptera: Syrphidae). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(6), 381-396.
- Sentis, A., Lucas, É. et Vickery, W. L. (2012). Prey Abundance, Intraguild Predators, Ants and the Optimal Egg-laying Strategy of a Furtive Predator. *Journal of Insect Behavior*, 25(6), 529-542. <https://doi.org/10.1007/s10905-012-9320-1>
- Sharma, S., Sood, A. K. et Ghongade, D. S. (2022). Assessment of losses inflicted by the aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) to sweet pepper under protected environment in north western Indian Himalayan region. *Phytoparasitica*, 50(1), 51-62. <https://doi.org/10.1007/s12600-021-00951-7>
- Short, B. D. et Bergh, J. C. (2004). Feeding and Egg Distribution Studies of *Heringia calcarata* (Diptera: Syrphidae), a Specialized Predator of Woolly Apple Aphid (Homoptera: Eriosomatidae) in Virginia Apple Orchards. *Journal of Economic Entomology*, 97(3), 813-819. <https://doi.org/10.1093/jee/97.3.813>
- Short, B. D. et Bergh, J. C. (2005). Separation of three common hover fly predators of woolly apple aphid based on the exochorionic sculpturing of eggs. *The Canadian Entomologist*, 137(1), 67-70. <https://doi.org/10.4039/n04-051>
- Shorter, D. A. (1976). Syrphidae of Oklahoma (Diptera). *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 56, 75-94.

- Singh, D., Basu, C., Meinhardt-Wollweber, M. et Roth, B. (2015). LEDs for energy efficient greenhouse lighting. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 49, 139-147.  
<https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.117>
- Singh, P., Kaur, R., Sharma, S. et Aggarwal, N. (2022). Ovipositional/Numerical response of aphidophagous syrphids (Diptera:Syrphidae) at varying prey densities of *Lipaphis erysimi* and *Brevicoryne brassicae* (Homoptera:Aphididae). <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2336567/v1>
- Singh, P., Thakur, M., Sharma, K. C., Sharma, H. K. et Nayak, R. K. (2020). Larval feeding capacity and pollination efficiency of the aphidophagous syrphids, *Eupeodes frequens* (Matsmura) and *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae) on the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.) (Homoptera: Aphididae) on mustard crop. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30(1), 105. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00300-6>
- Skevington, J., Locke, M., Young, A., Moran, K., Crins, W. et Marshall, S. (2019). *Field Guide to the Flower Flies of Northeastern North America*. Princeton University Press.  
<https://doi.org/10.1515/9780691192512>
- Smith, H. A. et Chaney, W. E. (2007). A Survey of Syrphid Predators of *Nasonovia ribisnigri* in Organic Lettuce on the Central Coast of California. *Journal of Economic Entomology*, 100(1).
- Smith, H. A., Chaney, W. E. et Bensen, T. A. (2008). Role of Syrphid Larvae and Other Predators in Suppressing Aphid Infestations in Organic Lettuce on California's Central Coast. *Journal of Economic Entomology*, 101(5), 1526-1532. <https://doi.org/10.1093/jee/101.5.1526>
- Smith, R.C. et Franklin, W.W. (1961). Research notes on certain species of alfalfa insects at Manhattan (1904-1956) and at Fort Hays, Kansas (1948-1953). *Prog. Rep. Kans. agric. Exp. Stn*, 54, 121
- Smith, R.H. (1923). The clover aphid: its biology, economic relationships and control. *Bull. Univ. Idaho Agric. Exp. Stn*. 3, 1-75.
- Sobhani, M., Madadi, H. et Gharali, B. (2013). Host plant effect on functional response and consumption rate of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) feeding on different densities of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Crop Protection*, 2(3), 375-385.
- Soleyman-Nezhadiyan, E. (1996). *The ecology of Melangyna viridiceps and Simosyrphus grandicornis (Diptera : Syrphidae) and their impact on populations of the rose aphid, Macrosiphum rosae*. [Thèse de Doctorat, Agricultural University, Peshawar, Pakistan].  
<https://digital.library.adelaide.edu.au/dspace/handle/2440/18976>
- Ssymank, A., Kearns, C. A., Pape, T. et Thompson, F. C. (2008). Pollinating Flies (Diptera): A major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9(1-2), 86-89.  
<https://doi.org/10.1080/14888386.2008.9712892>
- Stack, P. A. et Drummond, F. A. (1997). Reproduction and Development of *Orius insidiosus* in a Blue Light-Supplemented Short Photoperiod. *Biological Control*, 9(1), 59-65.  
<https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0520>

- Struble, D. B., Osgood, E. A. et Pepper, J. O. (1976). Notes on the biology of *Cinara abieticola* (Cholodkovsky) in Maine and descriptions of sexuales (Homoptera: Aphididae). *Entomological news*, 87, 280--284.
- Sutherland, J. P., Sullivan, M. S. et Poppy, G. M. (2001). Oviposition behaviour and host colony size discrimination in *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91(5), 411-418. <https://doi.org/10.1079/ber2001117>
- Suty, L. (2010). *La lutte biologique: Vers de nouveaux équilibres écologiques*. Editions Quae.
- Suzuki, T., Amano, H., Goto, E., Takeda, M. et Kozai, T. (2007). Effects of extending the light phase on diapause induction in a Japanese population of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, 42(2), 131-138. <https://doi.org/10.1007/s10493-007-9083-0>
- Suzuki, T., Yoshioka, Y., Tsarsitalidou, O., Ntalia, V., Ohno, S., Ohyama, K., Kitashima, Y., Gotoh, T., Takeda, M. et Koveos, D. S. (2014). An LED-based UV-B irradiation system for tiny organisms: System description and demonstration experiment to determine the hatchability of eggs from four *Tetranychus* spider mite species from Okinawa. *Journal of Insect Physiology*, 62, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.01.005>
- Takabayashi, J., Dicke, M. et Posthumus, M. A. (1994). Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: Variation caused by biotic and abiotic factors. *Journal of Chemical Ecology*, 20(6), 1329-1354. <https://doi.org/10.1007/BF02059811>
- Taylor, S. H., Parker, W. E. et Douglas, A. E. (2012). Patterns in aphid honeydew production parallel diurnal shifts in phloem sap composition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142(2), 121-129. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01206.x>
- Telford, H. S. (1939). *The Syrphidae of Minnesota, Technical Bulletin 140*.
- Thanopoulos, Ch., Bouranis, D. et Passam, H. C. (2013). Comparative development, maturation and ripening of seedless and seed-containing bell pepper fruits. *Scientia Horticulturae*, 164, 573-577. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.10.010>
- Thomas, C. D. et Singer, M. C. (1998). Scale-Dependent Evolution of Specialization in a Checkerspot Butterfly: From Individuals to Metapopulations and Ecotypes. Dans S. Mopper et S. Y. Strauss (dir.), *Genetic Structure and Local Adaptation in Natural Insect Populations: Effects of Ecology, Life History, and Behavior* (p. 343-374). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0902-5\\_14](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0902-5_14)
- Thompson, W. L. (1928). The Seasonal and Ecological Distribution of the Common Aphid Predators of Central Florida. *The Florida Entomologist*, 11(4), 49-52. <https://doi.org/10.2307/3492471>
- Tian, C.-B., Li, Y.-Y., Wang, X., Fan, W.-H., Wang, G., Liang, J.-Y., Wang, Z.-Y. et Liu, H. (2019). Effects of UV-B radiation on the survival, egg hatchability and transcript expression of antioxidant enzymes in a high-temperature adapted strain of *Neoseiulus barkeri*. *Experimental and Applied Acarology*, 77(4), 527-543. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00361-9>

- Tian, J.-C., Yao, J., Long, L.-P., Romeis, J. et Shelton, A. M. (2015). Bt crops benefit natural enemies to control non-target pests. *Scientific Reports*, 5(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep16636>
- Tiwari, A., Vivian-Smith, A., Voorrips, R., Habets, M., Xue, L., Offringa, R. et Heuvelink, E. (2011). Parthenocarpic potential in *Capsicum annuum* L. is enhanced by carpelloid structures and controlled by a single recessive gene. *BMC plant biology*, 11, 143. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-143>
- Topham, M. et Beardsley, J. W. (1975). Influence of Nectar Source Plants on the New Guinea Sugarcane Weevil Parasite, *Lixophaga sphenophori* (Villeneuve). *Hawaiian Entomological Society*, 22(1), 145-154. <http://hdl.handle.net/10125/11053>
- Tougeron, K., Baaren, J. van, Lann, C. L. et Brodeur, J. (2019). Diapause expression in a Québec, Canada population of the parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist*, 151(3), 345-349. <https://doi.org/10.4039/tce.2019.1>
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H. et Lewis, W. J. (1990). Exploitation of Herbivore-Induced Plant Odors by Host-Seeking Parasitic Wasps. *Science*, 250(4985), 1251-1253. <https://doi.org/10.1126/science.250.4985.1251>
- Turpeau, E., Hullé, M. et Chaudet, B. (2018). *Encyclop'Aphid, Syrphidae*. INRA <https://www6.inra.fr/encyclopedie-pucerons/Especes/Predateurs-insectes/Diptera-Syrphidae>.
- Urbaneja, A., González-Cabrera, J., Arnó, J. et Gabarra, R. (2012). Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. *Pest Management Science*, 68(9), 1215-1222. <https://doi.org/10.1002/ps.3344>
- Uygun, N. (1971). Der Einfluß der Nahrungsmenge auf Fruchtbarkeit und Lebensdauer von *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera: Itonididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 69(1-4), 234-258. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1971.tb03206.x>
- Van Driesche, R. et Bellows, T. S. (1996). *Biological Control*. Springer Science & Business Media.
- Van Driesche, R., Lyon, S., Sanderson, J. P., Bennett, K. C., Iii, E. J. S. et Zhang, R. (2008). Greenhouse Trials of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) Banker Plants for Control of Aphids (Hemiptera: Aphididae) in Greenhouse Spring Floral Crops. *Florida Entomologist*, 91(4), 583-591. <https://doi.org/10.1653/0015-4040-91.4.583>
- Van Emden, H. F. et Harrington, R. (2017). *Aphids as Crop Pests* (2nd Edition). CABI.
- Van Lenteren, J. C. et Tommasini, M. G. (1999). Mass Production, Storage, Shipment and Quality Control of Natural Enemies. Dans R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J. C. Van Lenteren et Y. Elad (dir.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 276-294). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5\\_20](https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_20)
- Van Lenteren, J. C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W. J. et Urbaneja, A. (2018). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 63(1), 39-59. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9801-4>

- Van Oystaeyen, A., Tuytens, E., Boonen, S., De Smedt, L., Bellinkx, S., Wäckers, F. et Pekas, A. (2022). Dual purpose: Predatory hoverflies pollinate strawberry crops and protect them against the strawberry aphid, *Chaetospion fragaefolii*. *Pest Management Science*, 78(7), 3051-3060. <https://doi.org/10.1002/ps.6931>
- Vanhaelen, N., Haubruge, E., Gaspar, C. et Francis, F. (2001). Oviposition preferences of *Episyrphus balteatus*. *Mededelingen (Rijksuniversiteit Te Gent. Fakulteit Van De Landbouwkundige En Toegepaste Biologische Wetenschappen)*, 66(2a), 269-275.
- Vanoosthuysse, F., Firley, A., Ménard, E., Dieni, A., Charbonneau, A. et Cormier, D. (2018). La résistance des arthropodes aux pesticides ; l'état des connaissances, les ravageurs résistants et les tests de résistance. *IRDA*, 2, 16, 1756
- Vänninen, I. et Johansen, N. S. (2005). Artificial lighting (AL) and IPM in greenhouses. *IOBC/wprs Bull*, 28(1), 295-304.
- Vänninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I., Johansen, N. S. et Shipp, L. (2010). In the light of new greenhouse technologies: 1. Plant-mediated effects of artificial lighting on arthropods and tritrophic interactions. *Annals of Applied Biology*, 157(3), 393-414. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00438.x>
- Vänninen, I., Pinto-Zevallos, D., Nissinen, A., Johansen, N. et Shipp, L. (2012). Prospecting the use of artificial lighting for integrated pest management. *Acta horticulturae*, 956, 593-608. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.956.71>
- Van Rijn, P. C. J. et Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 925-933. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605>
- Verheggen, F. J., Capella, Q., Schwartzberg, E. G., Voigt, D. et Haubruge, E. (2009). Tomato-aphid-hoverfly: a tritrophic interaction incompatible for pest management. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(3), 141-149. <https://doi.org/10.1007/s11829-009-9065-8>
- Verheul, M. J., Maessen, H. F. R., Paponov, M., Panosyan, A., Kechasov, D., Naseer, M. et Paponov, I. A. (2022). Artificial top-light is more efficient for tomato production than inter-light. *Scientia Horticulturae*, 291, 110537. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110537>
- Vige, L. (1939). *Syrphidae of Louisiana*. [Thèse de Doctorat, Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College]. [https://doi.org/10.31390/gradschool\\_disstheses.7807](https://doi.org/10.31390/gradschool_disstheses.7807)
- Viršilė, A., Olle, M. et Duchovskis, P. (2017). LED Lighting in Horticulture. Dans S. Dutta Gupta (dir.), *Light Emitting Diodes for Agriculture: Smart Lighting* (p. 113-147). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-5807-3\\_7](https://doi.org/10.1007/978-981-10-5807-3_7)
- Vockeroth, J. R. (1992). *The flower flies of the subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland: Diptera, Syrphidae*. Agriculture Canada. <https://catalog.hathitrust.org/Record/007471281>
- Vockeroth, J. et Thompson, F. C. (1987). Syrphidae. Dans J. F. McAlpine (dir.), *Manual of Nearctic Diptera*

- (vol. 2, chap. 52, p. 715-743). Research Branch Agriculture Canada.
- Wadley, F. M. (1931). Ecology of *Toxoptera graminum*, especially as to Factors Affecting Importance in the Northern United States.\*. *Annals of the Entomological Society of America*, 24(2), 325-395. <https://doi.org/10.1093/aesa/24.2.325>
- Watson, J. R. (1926). Citrus insects and their control. *Univ. Florida Agr. Exp. Sta. Bull.*, 183, 289-423.
- Webster, R. L. (1917). *The Box Elder Aphid*. Iowa State University Digital Repository. Vol. 15(173), Article 1. [Bulletin]. <http://lib.dr.iastate.edu/bulletin/vol15/iss173/1>
- Weires, R. W. et Chiang, H. C. (1973). Integrated control prospects of major cabbage insect pests in Minnesota - based on the faunistic, host varietal, and trophic relationships. *Integrated control prospects of major cabbage insect pests in Minnesota - based on the faunistic, host varietal, and trophic relationships.*, (No. 291). <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19730586048>
- Widstrom, N. W., Mcmillian, W. W. et Wiseman, B. R. (1979). Ovipositional Preference of the Corn Earworm and the Development of Trichomes on Two Exotic Corn Selections. *Environmental Entomology*, 8(5), 833-839. <https://doi.org/10.1093/ee/8.5.833>
- Wiklund, C. (1981). Generalist vs. Specialist Oviposition Behaviour in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and Functional Aspects on the Hierarchy of Oviposition Preferences. *Oikos*, 36(2), 163-170. <https://doi.org/10.2307/3544441>
- Wildermuth, V. L. et E. V. Walter. (1932). Biology and control of the corn leaf aphid with special reference to the southwestern states. *U.S. Dep. Agric. Tech. Bull.*, 306, 1-21.
- Wilkinson, G. et Rotheray, G. (2017). *Melanostoma scalare* (Meigen) larvae (Diptera, Syrphidae) feed on Diptera larvae in leaf litter. *Dipterists Digest*, 24, 53-60.
- Williams, I. S. et Dixon, A. F. G. (2007). Life cycles and polymorphism. Dans H. F. Van Emden et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pests* (CABI, Wallingford, p. 69-85). <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/9780851998190.0069>
- Wilson, F. (1966). The Conservation and Augmentation of Natural Enemies. *Pest Articles & News Summaries. Section A. Insect Control*, 12(1-2), 40-46. <https://doi.org/10.1080/04345546609415380>
- Wotton, K. R., Gao, B., Menz, M. H. M., Morris, R. K. A., Ball, S. G., Lim, K. S., Reynolds, D. R., Hu, G. et Chapman, J. W. (2019). Mass Seasonal Migrations of Hoverflies Provide Extensive Pollination and Crop Protection Services. *Current Biology*, 29(13), 2167-2173.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.036>
- Wyss, E., Villiger, M., Hemptinne, J.-L. et Müller-schärer, H. (1999). Effects of augmentative releases of eggs and larvae of the ladybird beetle, *Adalia bipunctata*, on the abundance of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, in organic apple orchards. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90(2), 167-173. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00435.x>



- Yamane, M., Yano, E., Matsumoto, Y., Yoshioka, S., Kawai, T., Toyonishi, H. et Nakamura, T. (2012). Effect of photoperiod and temperature on the induction of diapause in a Japanese strain of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Applied Entomology and Zoology*, 47(1), 17-26. <https://doi.org/10.1007/s13355-011-0084-4>
- Yáñez Díaz, M. J., Rodríguez, M. A., Musleh, S., Silva, G. et Lucas, E. (2021). Photo-selective nets (PSNs) affect predation by *Harmonia axyridis* on *Myzus persicae*. *Biological Control*, 164, 104780. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104780>
- Yano, E. (2006). Ecological considerations for biological control of aphids in protected culture. *Population Ecology*, 48(4), 333-339. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0008-2>
- Yano, E. (2019). Functions of banker plants for biological control of arthropod pests in protected culture. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 14(006). <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914006>
- Yeates, D. K., Wiegmann, B. M., Courtney, G. W., Meier, R., Lambkin, C. et Pape, T. (2007). Phylogeny and systematics of Diptera: Two decades of progress and prospects\*. *Zootaxa*, 1668(1), 565-590. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.27>
- Yeh, N. et Chung, J.-P. (2009). High-brightness LEDs—Energy efficient lighting sources and their potential in indoor plant cultivation. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 13(8), 2175-2180. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2009.01.027>
- Zilahi-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. et Brodeur, J. (2006). Influence of Light Intensity, Photoperiod, and Temperature on the Efficacy of Two Aphelinid Parasitoids of the Greenhouse Whitefly. *Environmental Entomology*, 35(3), 581-589. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.3.581>
- Zilahi-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. et Brodeur, J. (2007). Predation by *Neoseiulus cucumeris* on western flower thrips, and its oviposition on greenhouse cucumber under winter vs. summer conditions in a temperate climate. *Biological Control*, 40(2), 160-167. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.10.011>
- Zilahi-Balogh, G. M. G., Shipp, J. L., Cloutier, C. et Brodeur, J. (2009). Comparison of Searching Behaviour of Two Aphelinid Parasitoids of the Greenhouse Whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* under Summer vs. Winter Conditions in a Temperate Climate. *Journal of Insect Behavior*, 22(2), 134-147. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9160-1>