

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

OPTIMISATION DU POTENTIEL DE RÉGULATION DU RAVAGEUR *LYGUS*  
*LINEOLARIS* PAR SÉLECTION ARTIFICIELLE DE L'AGRESSIVITÉ CHEZ LE  
PRÉDATEUR *NABIS AMERICOFERUS*

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

PIERRE ROYER

SEPTEMBRE 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). 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.»

## REMERCIEMENT

L'écriture de ces quelques lignes a une saveur d'accomplissement et de fierté personnelle. Elles signifient la fin d'une belle aventure, jalonnée de multiples sentiments intenses et parfois opposés, marquée par des rencontres humaines et spirituelles. La plupart de nos aventures sont indissociables des rencontres que l'on y a faites, et les miennes n'y font pas exception. Alors, dans ce moment de rétrospection, je tiens à rendre hommage et remercier toutes celles et ceux qui ont partagé mon aventure, toutes celles et ceux qui l'ont rendu possible, belle, instructive et inoubliable.

Avant toute chose, je souhaite remercier mon directeur et co-directeur de recherche. Éric, aucun mot ne saurait décrire la reconnaissance que j'éprouve à ton égard. Je te remercie infiniment pour la chance et la confiance que tu m'as accordée en m'acceptant pour cette maîtrise. Tu es de ceux qui voient plus loin que les autres. La bonté humaine dont tu as fait preuve durant ces trois années et la qualité de ton enseignement m'ont permis d'en arriver là où j'en suis aujourd'hui. Merci mille fois ! François, quel mentor tu as été ! Je te suis énormément reconnaissant pour tout ce que tu as représenté et a fait durant mon aventure au Québec. Que ce soit pour ton enseignement, ta disponibilité infaillible, ta gentillesse, ton humanité, ta compréhension ou encore pour ta patience. J'ai vraiment adoré passer tout ce temps avec toi. Avec toi, mes études se sont passées avec une légèreté que je souhaiterais à tous.

Je tiens aussi à remercier les membres actuels et ex-membres du laboratoire de l'UQAM. Claudine, Mireia, Alice, Arlette, Marie, Aurélien, Jonathan, Didier, Noémie, Yacine, Noémie, Jesse, Audrey, Cyrane, Kent. Je vous remercie pour tous ces moments passés ensemble ! Que serait le laboratoire sans la bande de joyeux lurons que vous êtes ? Spécial dédicace à toi Marc, le maître de l'ombre du laboratoire, sans qui la vie y serait bien compliqué.

Je voudrais également remercier les membres de mon second laboratoire. Un énorme merci à tous les membres du CRAM pour votre aide durant mon projet ! Merci aussi à Paula et Pierre-Olivier pour avoir accepté de m'aider durant mon projet en faisant partie de mon comité.

À mes grands copains et frères de cœur. Nathan, Jérémy, Luc, Julien, Georges, Emile, Antoine, Nimit. Merci pour tout le soutien que vous m'avez apporté durant cette aventure et pour tout le reste.

Papé. À toi qui m'as transmis le goût de la simplicité et de l'amour de la terre. À toi qui m'as inondé de bonheur et de tendresse. À toi dont la vie m'inspire force, persévérance, passion et humilité. À toi, mon grand-père bien-aimé. Merci infiniment. Ton héritage perdurera. Je t'aimerai éternellement ! Mamé, ma grand-mère adorée. Tu es une véritable force de la nature, source illimitée d'inspiration, d'amour et de bonté. Ma reconnaissance envers toi n'a d'égale que l'amour que je te porte. Merci pour tout ton soutien, merci pour l'amour dans lequel tu me baignes, merci d'être toi, merci d'être là. Je t'aime.

Maman, Papa. Vous avez toujours été là et je sais au plus profond de moi que vous serez toujours là. Vous remercier ne sera jamais à la hauteur du sentiment de gratitude que je ressens à votre égard. Vous êtes des parents exceptionnels, inégalés et inégalables. La profondeur de votre amour, la richesse de votre enseignement, la pertinence de vos conseils et votre soutien indéfectible ont été les plus beaux cadeaux qu'un enfant puisse espérer. Je vous aime !

Aux milliers de *Nabis*. D'aucuns trouverait que remercier ces petits êtres seraient quelque peu étrange. Mais j'ai le sentiment que ce serait un affront de ne pas le faire. Partager la vie de ces milliers d'être sensibles a été pour moi une grande leçon d'humilité. Après en avoir soustrait un grand nombre de leurs milieux d'origine, après les avoir élevés eux et leurs descendances pendant deux années, en avoir sacrifié plus d'une centaine sur l'autel de la Science, j'espère sincèrement que cela aura été utile. À défaut d'en avoir la certitude, mon modeste travail ainsi que le sacrifice involontaire de ces générations de *Nabis* aura, à minima, permis d'approfondir ma sensibilité envers la Vie et envers ma volonté de partager la conscience de l'incommensurable chance que nous avons de vivre dans un monde riche d'une biodiversité aussi belle que fragile.

Et pour finir, je remercie Chiara Chelo du plus profond de mon Être. Chiara, tu as été une source d'inspiration, de conseils, d'amour et de complicité sans laquelle je n'aurais jamais pu réaliser

tout ce dont je suis fier aujourd'hui. Tu m'as aidé sans compter et, d'une certaine manière, tu continues et continueras toujours de le faire. Ta patience, ta compréhension et ta clairvoyance ont été des cadeaux inestimables. Grazie ! Grazie ! Grazie ! Ti amerò per sempre.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est composé de quatre chapitres. Le premier chapitre introduit le sujet et la problématique sous la forme d'une revue de littérature. Le deuxième chapitre présente l'expérience fondatrice du mémoire, la sélection artificielle de l'agressivité chez *Nabis americanoferus*. Ce chapitre est un article scientifique d'ores et déjà publié dans un journal international à comité de lecture (*Journal of Pest Science*) et s'intitule « Selecting aggressiveness to improve biological control agents efficiency ». Le troisième chapitre est un article sur une expérience qui visait à évaluer la propension des prédateurs agressifs à faire de la prédation intraguilde. Enfin, le quatrième chapitre est un article sur une expérience réalisée en champ de fraisiers biologiques et qui avait pour objectif d'évaluer le potentiel des individus agressifs en tant qu'agent de lutte biologique contre la punaise terne, *Lygus lineolaris*. Les deux derniers articles feront également l'objet d'une soumission à des journaux scientifiques à comité de lecture.

# TABLES DES MATIÈRES

REMERCIEMENT .....	ii
AVANT-PROPOS.....	v
TABLES DES MATIÈRES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	x
LISTE DES FIGURES.....	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xii
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xiv
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE 1.....	3
1.1 Système biologique.....	3
1.1.1 La fraise au Québec .....	3
1.1.1.1 La culture du fraisier .....	3
1.1.1.2 Portrait de la fraise au Québec.....	4
1.1.1.3 Ravageurs principaux et moyens de lutte .....	5
1.1.2 La punaise terne.....	7
1.1.2.1 Description biologique et cycle de vie .....	7
1.1.2.2 Nuisance agronomique .....	7
1.1.2.3 Systèmes de lutte.....	8
1.1.3 La punaise demoiselle.....	9
1.1.3.1 Description biologique et cycle de vie .....	9
1.1.3.2 <i>Nabis americanoferus</i> , potentiel agent de lutte biologique .....	10

1.2 Principe de sélection artificielle .....	11
1.2.1 De la sélection naturelle à la sélection artificielle .....	11
1.2.2 Sélection par lignées isogroupes .....	14
1.3 L'agressivité comme critère de sélection .....	14
1.4 La prédation intragilde .....	16
1.5 Objectifs, hypothèses et prédiction .....	19
1.5.1 Évaluation et sélection de deux degrés d'agressivité différents chez le prédateur <i>Nabis americanoferus</i> .....	19
1.5.2 Évaluation de la modification de la propension à la prédation intragilde en fonction de deux degrés d'agressivité différents.....	19
1.5.3 Évaluation de l'efficacité des lignées en champ de fraisière biologiques.....	20
CHAPITRE 2.....	20
2.1 Introduction .....	22
2.2 Materials and methods.....	25
2.2.1 Population and rearing conditions .....	25
2.2.2 Experimental design and data collection.....	25
2.2.3 Statistical analysis.....	27
2.2.4 Consequences of the COVID-19 restrictions .....	28
2.3 Results .....	28
2.3.1 Phenotypic response to artificial selection .....	28
2.3.2 Phenotypic variation between males and females .....	31
2.3.3 Realized heritability .....	31
2.4 Discussion.....	32
2.5 Acknowledgment .....	35
CHAPITRE 3.....	36
3.1 Introduction .....	37



3.2 Materials and methods.....	40
3.2.1 Entomological material and artificial selection .....	40
3.2.2 Intraguild predation: Experimental design and data collection .....	40
3.2.3 Statistical analysis.....	40
3.3 Results .....	41
3.3.1 Attack rate on the intraguild prey .....	42
3.3.2 Intraguild predation intensity .....	43
3.3.3 Mortality rate of the extraguild prey <i>Lygus lineolaris</i> .....	44
3.3.4 Mortality rate in control treatments .....	45
3.4 Discussion .....	45
3.5 Acknowledgment .....	45
CHAPITRE 4.....	49
4.1 Introduction .....	51
4.2 Materials and methods.....	52
4.2.1 Entomological material and artificial selection .....	52
4.2.2 Experimental design .....	53
4.2.3 Data collection.....	53
4.2.4 Statistical analysis.....	54
4.3 Results .....	55
4.3.1 Control of <i>Lygus lineolaris</i> and dynamics of its population .....	55
4.3.1.1 Summer 2020 (low TPB density).....	55
4.3.1.2 Summer 2021 (high TPB density).....	56
4.3.2 Marketable strawberries (crop production) .....	58
4.3.2.1 Summer 2020 .....	58
4.3.2.2 Summer 2021 .....	59
4.3.3 Comparison of the aggressiveness degree of <i>Nabis americanoferus</i> .....	60

4.3.3.1 Summer 2020 .....	60
4.3.3.2 Summer 2021 .....	61
4.4 Discussion .....	61
4.5 Acknowledgment .....	65
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	66
RÉFÉRENCES .....	70

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Table 2.1</b> Ethogram and values attributed to various responses of adults <i>N. americanoferus</i> during an encounter with an organic lure.....	26
---	----

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.1</b> Relation entre l'héritabilité ( $h^2$ ) et la réponse à la sélection (R) pour un caractère quantitatif hypothétique.....	13
<b>Figure 2.1</b> First-year phenotypic response to the artificial selection of aggressiveness.....	29
<b>Figure 2.2</b> Second-year phenotypic response to the artificial selection of aggressiveness.....	30
<b>Figure 3.1</b> Attack rate from the docile and the aggressive line of <i>N. americanoferus</i> toward <i>O. insidiosus</i> in 15 min and depending on the presence or absence of extraguild preys (TPB).....	47
<b>Figure 3.2</b> Intraguild predation rate (number of <i>O. insidiosus</i> killed per day) by the docile and the aggressive line of <i>N. americanoferus</i> in 24h and depending on the presence or absence of an extraguild prey (TPB).....	48
<b>Figure 4.1</b> Dynamics of TPB populations in strawberry and mullein plants during the 2020 summer.....	54
<b>Figure 4.2</b> Dynamics of TPB populations in strawberry and mullein plants during the 2021 summer.....	56
<b>Figure 4.3</b> Comparison of the average percentage of marketable strawberries per plot found with the different predator combination released in the 2020 strawberry field.....	58
<b>Figure 4.4</b> Comparison of the average percentage of marketable strawberries per plot found with the different predator combination released in the 2021 strawberry field.....	59

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>PPh</b>	Produit phytosanitaire
<b>IGP</b>	Prédation intraguilde (intraguild predation)
<b>XGPrey</b>	Proie extraguilde (extraguild prey)
<b>IGPrey</b>	Proie intraguilde (intraguild prey)
<b>IGPredator</b>	Prédateur intraguilde (intraguild predator)
<b>TPB</b>	Punaise terne (tarnished plant bug)
<b>GLMER</b>	Modèle linéaire généralisé mixte (generalized linear mixed model)
<b>GLM</b>	Modèle linéaire généralisé (generalized linear model)
<b>™</b>	Marque (brand)
<b>ha</b>	Hectare (hectare)
<b>°c</b>	Degré Celsius (degree Celsius)
<b>L</b>	Lumière (light)
<b>0</b>	Obscurité (darkness)

## RÉSUMÉ

La punaise terne (TPB), *Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois (Hemiptera : Miridae) est un insecte ravageur indigène de l'Amérique du Nord s'attaquant à plus de 120 types de cultures agricoles d'intérêt. En agriculture biologique, l'utilisation d'agent de lutte biologique gagne un intérêt certain pour contrôler les populations de TPB. Toutefois, la prise de conscience quant à la nécessité d'utiliser des agents de lutte biologique indigène limite l'éventail des possibilités d'espèces. En réponse à cette problématique, la sélection artificielle, apparaît comme une solution. En outre, cette méthode pourrait augmenter le nombre de prédateurs efficace grâce à l'amélioration de leur potentiel de régulation. L'agressivité des prédateurs est un trait prometteur puisqu'il est corrélé avec un taux d'attaque élevé et une faible sélectivité en termes de proies. Ainsi, ce mémoire est articulé autour de la sélection artificielle de l'agressivité chez la punaise prédatrice, *Nabis americanoferus* Carayon (Hemiptera: Nabidea), une espèce omnivore indigène de l'Amérique du Nord partageant de nombreux traits de vie commun avec la TPB.

Après avoir efficacement sélectionné des lignées de *N. americanoferus* avec une haute et faible agressivité, le potentiel de ces dernières a d'abord été évalué en laboratoire puis en champ. L'expérience de laboratoire visait à évaluer la manière dont le taux de prédation intragilde évoluait selon le degré d'agressivité des individus. En effet, la prédation intragilde est omniprésente chez les insectes et un taux trop élevé peut-être dommageable pour la réussite des programmes de lutte biologique. Pour cette expérience, l'Anthocorid, *Orius insidiosus* Say (Hemiptera : Anthocoridae) a été choisi comme proie intragilde et la TPB comme proie extragilde. Cette expérience a révélé que le taux de prédation intragilde est positivement corrélée à l'agressivité. Enfin, l'expérience de terrain s'est déroulée dans un champ de fraisiers biologiques, contexte où la présence de TPB est particulièrement problématique pour les producteurs. Elle visait à évaluer le potentiel de lignées pour le contrôle de la TPB et la protection des fraisiers. *Orius insidiosus* fut également ajouté pour évaluer si l'association d'un prédateur docile avec une autre espèce de prédateur pouvait produire des effets de prédation synergique. Les résultats de cette expérience ont montré que les individus agressifs ont permis un meilleur contrôle de la TPB ainsi qu'une récolte de fraises commercialisables supérieur aux individus dociles. En revanche, l'association d'un prédateur docile avec une autre espèce n'a pas donné de résultats satisfaisants. La sélection artificielle de l'agressivité est donc un procédé prometteur et qui pourrait répondre à la spécificité de nombreuses cultures.

**Mots-clés :** Agressivité · Comportement animal · Écologie comportemental · *Lygus lineolaris* · *Nabis americanoferus* · Prédation intragilde · Sélection artificielle.

## ABSTRACT

The tarnished plant bug (TPB), *Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois (Hemiptera: Miridae) is a pest native to North America that attacks more than 120 types of agricultural crops of interest. In organic agriculture, the use of biological control agents is gaining interest in controlling *TPB* populations. However, awareness of the need to use indigenous biological control agents is limiting the range of available species. In response to this problem, artificial selection appears to be a solution. Indeed, this method could increase the number of effective predators by improving their control potential. The aggressiveness degree of predators is a promising trait since it is correlated with a high attack rate and low prey selectivity. Thus, this memory focuses on the artificial selection of aggressiveness in the predatory bug, *Nabis americoferus* Carayon (Hemiptera: Nabidea), an omnivorous predator native to North America that shares many life traits with the *TPB*.

After having efficiently selected lines of *N. americoferus* that had high and low aggressiveness, their potential was first evaluated in the laboratory and then in the field. The laboratory experiment aimed to assess whether the intraguild predation rate was correlated with aggressiveness. Indeed, intraguild predation is ubiquitous in insects and when intraguild predation occurrence is too frequent, it can be detrimental to the success of biological control programmes. In this experiment, the Anthocoridae, *Orius insidiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae) was chosen as the intraguild prey and the *TPB* as the extraguild prey. This experiment revealed that the intraguild predation rate is indeed positively correlated with aggressiveness. Finally, the field experiment took place in an organic strawberry field, where the presence of *TPB* is particularly problematic for producers. This experiment aimed to evaluate the potential of the selected lines for the control of *TPB* and the protection of strawberry plants. *Orius insidiosus* was also added to assess whether the combination of a docile predator with another predator species could produce synergistic predation effects. The results of this experiment showed that aggressive individuals provided better control of *TPB* and a higher harvest of marketable strawberries than docile individuals. However, the combination of a docile predator with another species did not give satisfactory results. Artificial selection for aggressiveness is therefore a promising process that could meet the needs of many crops.

**Keywords :** Aggressiveness · Animal behavior · Artificial selection · Behavioral ecology · *Lygus lineolaris*, *Nabis americoferus* · Intraguild predation

## INTRODUCTION

La punaise terne (TPB), *Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois (Hemiptera : Miridae) est un insecte ravageur indigène de l'Amérique du Nord et s'attaquant à plus de 120 types de cultures d'intérêt économique, comme le tabac, le coton, les pommes ou encore les fraises (Young, 1986). Dans la culture de la fraise, elle est reconnue comme étant la barrière principale empêchant la transition soutenable et durable vers la régie biologique (Gendreau-Martineau, 2018; Harnois et Tellier, 2018) et peut, dans certains cas, empêcher la commercialisation de l'intégralité de la production (Rodrigue et Bouchard, 2012). En lutte biologique, plusieurs variétés d'agents sont étudiées afin de réguler efficacement les populations de TPB : les parasitoïdes (Pickett et al., 2017), les champignons entomopathogènes (Liu et al., 2002; Sabbahi et al., 2008) et les prédateurs généralistes (Perkins, 1971; Dumont et al., 2018; LaFlair 2022). Ce mémoire s'attarde sur un des prédateurs généralistes potentiels, la punaise demoiselle, *Nabis americanoferus* Carayon (Hemiptera: Nabidea). Toutefois, les trois articles dont ce manuscrit est composé ne se concentrent pas sur l'efficacité de cette espèce en tant qu'agent de lutte biologique. Au contraire, ils visent à proposer une méthode d'amélioration du potentiel de régulation intrinsèque des agents de lutte biologique à travers la sélection artificielle de l'agressivité.

Traditionnellement, le choix d'un agent de lutte biologique repose sur les variations interspécifiques produisant le taux de régulation le plus élevé (Bielza et al., 2020). Toutefois, si cette méthode a fait ses preuves, une autre source de variabilité prometteuse est utilisable : la variabilité intraspécifique (Lommen et al., 2017; Dumont et al., 2017, 2018; Lirakis et Magalhães 2019; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020). L'ensemble des traits d'une espèce est exprimé avec plus ou moins d'intensité en fonction des individus, ce qui peut modifier leurs interactions avec leur environnement. Certains ont une taille plus importante que les autres, augmentant ainsi leur voracité (Mendoza et al., 2022), quand d'autres, avec une alimentation omnivore, auront une préférence alimentaire principalement dirigée vers les tissus végétaux ou animaux (Dumont et al., 2017; Chinchilla-Ramírez et al., 2020). Le comportement des individus au sein d'une espèce possède aussi une grande variabilité, comme, entre autres, des variations intraspécifiques du



degré d'agressivité (Edwards et al., 2006). Si ces variations intraspécifiques peuvent posséder une origine environnementale, la variabilité allélique intraspécifique en est la première cause, ce qui rends, en théorie, ces différents degrés d'expressions phénotypiques sélectionnables et amplifiables par sélection artificielle (Lommen et al., 2017; Dumont et al., 2017, 2018; Lirakis et Magalhães 2019; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020). Dans le cadre de la lutte biologique, la sélection artificielle de traits pertinent pourrait permettre d'améliorer l'efficacité des agents de lutte biologique ainsi que de répondre aux spécificités et besoins de nombreuses cultures (Lommen et al., 2017; Dumont et al., 2017, 2018; Lirakis et Magalhães 2019; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020).

De nombreux traits biologiques, écologiques, éthologiques ou physiologiques pourraient être susceptible d'être sélectionné (Bielza et al., 2020). En revanche, la sélection de traits comportementaux ont très peu été étudié dans une optique pratique. Pourtant, en lutte biologique, certains traits, comme l'agressivité, pourraient apporter de nombreux avantages (Dumont et al., 2018). Notamment à travers une augmentation du taux d'attaque (Riechert et Hedrick 1993; Michalko et al., 2021), de l'exploration (Réale et al., 2007; Kortet et al., 2014) et par l'apparition de comportements aberrants, bien qu'utile, comme la mise à mort de proies sans leur consommation (Maupin et Riechert, 2001). En revanche, on pourrait aussi s'attendre à l'accroissement de comportements indésirables comme une hausse du cannibalisme ou de la prédation intraguilde. Cette dernière interaction étant suspectée d'être favorisée par un haut degré d'agressivité (Lucas, 2012). De tels comportements pourraient potentiellement réduire l'efficacité du contrôle naturel des ravageurs, processus intrinsèquement dépendant de l'association de plusieurs prédateurs.

Afin de présenter avec plus de précision le sujet de ce mémoire, le premier chapitre sera constitué d'une revue de littérature traitant du système biologique utilisé, des concepts étudiés (sélection artificielle, l'agressivité et la prédation intraguilde) ainsi que des objectifs et des hypothèses associé à l'étude.

# CHAPITRE 1

## REVUE DE LITTÉRATURE

### 1.1 Système biologique

#### 1.1.1 La fraise au Québec

##### 1.1.1.1 La culture du fraisier

Les fraises sont des faux-fruits, c'est-à-dire que ce qui est consommé n'est en réalité qu'un réceptacle charnu pour les vrais fruits, les akènes. Ce sont de petits fruits secs indéhiscents (i.e., que le fruit ne s'ouvre pas spontanément) de quelques millimètres disséminés à la surface de la fraise. Elle est le 19<sup>ème</sup> fruit le plus cultivé au monde (MAPAQ, 2019) et est produite dans 75 pays avec un marché largement dominé par la Chine et les États-Unis (respectivement 40 % et 16% de la production mondiale). Le Canada n'arrive qu'à la 26<sup>ème</sup> place avec seulement 0,3 % de la production mondiale (MAPAQ, 2019). L'espèce la plus cultivée, *Fragaria x ananassa* Duchesne ex Rozier, est une hybride d'espèce de la famille des rosacées. Ce sont des herbacées vivaces se propageant naturellement à l'aide de stolons. Il existe près de 600 variétés de fraisiers cultivés, dont 13 sont présentes au Québec, tel que la *Jewel* ou la *Seascape* (MAPAQ, 2019). Les variétés sont regroupées en fonction de leur photopériode et de leur précocité dans l'année. Au Québec, la récolte est étalée de début juin jusqu'à l'arrivée des premières gelées de l'automne. Ceci est possible grâce à l'utilisation de deux catégories de cultivars de fraises. On retrouve les fraises à jours neutres et à jours longs. Les premières ne sont pas influencées par la photopériode et fleurissent continuellement durant toute la période de croissance, permettant ainsi une récolte s'étalant de mi-juillet au milieu de l'automne. Les fraises à jours longs quant à elles sont récoltées entre juin et juillet et nécessitent une photopériode d'environ 13 h/jour pour induire la floraison (Cormier, 2015). Les fraises à jours neutres apportent un avantage non négligeable : initialement produites par l'université Laval, elles permirent d'étendre la production québécoise durant tout l'été. Ainsi, le marché québécois est devenu moins dépendant de l'importation de fraises du fait

de l'augmentation de la production estivale (St-Cyr, 2016). Toutefois, cela soumet aussi les fraisiers à une pression de phytophagie par la TPB plus importante puisque cette période coïncide les pics démographiques de fin de saison estivale (George et al., 2021).

#### 1.1.1.2 Portrait de la fraise au Québec

La production québécoise est dominée par 4 régions : la Capitale-Nationale (29%), les Laurentides (16%), la Montérégie (14%) et les Chaudière-Appalaches (13%). En 2018, le MAPAQ (2019) a dénombré 507 producteurs de fraises répartis sur une superficie de 2 333 hectares. À l'image de nombreuses cultures, la production est inégalement répartie : alors que 79% des producteurs possèdent des terrains ayant une superficie inférieure à 5 ha, 57 % de la surface exploitée est détenue par 10% des producteurs.

En 2017, le Québec a consommé 34 317 tonnes de fraises, ce qui la hisse à la première place des petits fruits consommés dans cette province. Bien que le Québec soit, avec 15 888 tonnes en 2017, le premier producteur au Canada, l'offre ne parvient pas à combler la demande. Ainsi, cette même année, le Québec a importé 10 476 tonnes de fraises pour une valeur marchande de 17,2 millions de dollars. Si la balance commerciale entre l'exportation et l'importation est actuellement déficitaire, la tendance pourrait s'inverser. En effet, entre 2008 et 2017, la valeur marchande des exportations a augmenté de 23 % par an contre 6,9 % par an pour l'importation. Considérant que la production québécoise est en nette évolution depuis 2008 (+58 %), cette tendance n'est guère surprenante. Finalement, le marché de la fraise demeure un secteur lucratif puisqu'en 2018, le montant des recettes lié à cette activité a atteint 66 millions de dollars (MAPAQ, 2019).

Si ce secteur peut autant se développer, c'est avant tout grâce aux subventions qui lui sont accordées par l'État provincial et fédéral. Entre 2003 et 2017, 8,5 millions de dollars furent accordés dans un but de recherche et développement avec des objectifs clairement identifiés : trouver des solutions de remplacement aux produits phytosanitaires (PPh), améliorer les systèmes de lutte intégrée et optimiser le rendement des entreprises. Le rendement a d'ailleurs

augmenté entre 2012 et 2017, passant de 7,3 à 8,8 tonnes par hectare (Munger et al., 2018). Les deux premiers objectifs ont pour but d'accompagner la transition vers la régie de fraises biologiques. En effet, le nombre d'études pointant du doigt la nocivité écosystémique et sanitaire des PPh ne cesse de croître (MAPAQ, 2019) et une conscience collective s'est formée chez les producteurs et les consommateurs quant à la nécessité de trouver des solutions durables et respectueuses de notre environnement. Ainsi, selon les données de 2017 du Conseil des Appellations Réservées et des Termes Valorisant (<https://cartv.gouv.qc.ca>), 45 producteurs (soit environ 8% des producteurs), occupant 55 ha (soit environ 2% de la surface totale), sont déjà passés en régie biologique. Il reste que ce passage est un véritable défi, les fraisiers sont en proie à de nombreux ravageurs et, en régie biologique, les producteurs n'ont que peu d'outils pour se défendre efficacement contre eux (Gendreau, 2018; Munger et al., 2018).

#### 1.1.1.3 Ravageurs principaux et moyens de lutte

Les ravageurs agricoles sont des organismes vivants capables d'altérer, d'endommager et de détruire les productions agricoles ainsi que les denrées alimentaires. Au Québec, il existe une multitude de ravageurs s'attaquant à diverses parties et stades de développement des fraisiers. Parmi eux, six espèces sont particulièrement nuisibles :

- le **charançon de la racine du fraisier**, *Otiorhynchus ovatus* L. (Coleoptera : Curculionidae) est un coléoptère responsable de la destruction des racines des fraisiers. Il n'existe pas de traitements phytosanitaires pour lutter contre cette espèce puisqu'elle évolue dans le sol. Le moyen de lutte le plus efficace consiste en la rotation annuelle des cultures afin de limiter le développement des populations. L'utilisation des nématodes parasites *Heterorhabditis marelatus* Poinar (Rhabditida : Heterorhabditidae) et *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar (Rhabditida : Heterorhabditidae) est également un moyen efficace pour lutter activement contre le charançon de la racine du fraisier (Carroll et al., 2010).

- la **nitidule de la sève du fraisier**, *Stelidota geminata* Say (Coleoptera : Nitidulidae) et la **nitidule de la sève à 4 points** *Glischrochilus quadrisignatus* Say (Coleoptera : Nitidulidae) sont 2

espèces de nitidules. Il n'existe à ce jour que peu de méthodes pour lutter efficacement contre ces espèces. En effet, elles s'attaquent aux fruits mûrs, l'utilisation d'insecticides est donc fortement déconseillée. Pour limiter les dégâts sur la récolte, la méthode la plus efficace et la moins onéreuse reste une bonne gestion du ramassage des fraises (Carroll et al., 2010).

- la **drosophile à ailes tachetées**, *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera : Drosophilidae), est un diptère s'attaquant à presque tous les petits fruits produits au Québec. Les adultes pondent dans les fruits dont les larves se nourrissent. Le fruit est alors déformé et le terrain devient propice pour permettre à des champignons et des bactéries de se développer. En conséquence, le fruit n'est plus commercialisable. La lutte chimique classique se résume à l'utilisation de pyréthriinoïdes, d'organophosphorés ou de spinosynes. En régie biologique, seul un produit phytosanitaire est homologué, l'Entrust™ (contient du spinosyne). Son utilisation n'est cependant limitée qu'à trois applications durant la période de production (Firlej et Vanoosthuyse, 2017). En Suisse, Dorsaz et Baroffio (2015), ont démontrés que l'utilisation de chaux pour protéger les fruits est efficace, cependant le produit n'est actuellement pas homologué au Canada. Des recherches sont également en cours en Corée du Sud sur l'utilisation potentielle d'une guêpe parasitoïde, *Asobara japonica* Förster (Hymenoptera : Braconidae), comme agent de lutte biologique (Daane et al., 2016; Biondi et al., 2017). Du côté de la lutte physique, il est possible de couvrir le sol pour empêcher la nymphose des larves ou encore d'utiliser des filets pour limiter l'accessibilité aux fruits.

- le **tétranyque à deux points**, *Tetranychus urticae* Koch (Acari : Tetranychidae) est un acarien qui se nourrit sur la face inférieure des feuilles. Il n'existe pas de moyen de lutte réellement efficace sinon de ne pas trop fertiliser le champ, faire en sorte qu'il soit bien humide et ne pas trop utiliser d'acaricides car cela pourrait nuire aux acariens prédateurs. A la place, il est conseillé d'utiliser des vaporisateurs savonneux ou des insecticides à base d'huile de paraffine (Carroll et al., 2010).

- la **punaïse terne**, *Lygus lineolaris* (TPB). Cette espèce étant au cœur de ce mémoire, une attention particulière lui sera accordée dans la partie suivante.

## 1.1.2 La punaise terne

### 1.1.2.1 Description biologique et cycle de vie

La punaise terne (TPB) est un Miridae brunâtre d'environ 6 mm de long. C'est une espèce phytozoophage de type piqueur-suceur. Au Québec, elles passent l'hiver dans les débris végétaux sous forme adulte puis émergent vers la fin avril-début mai, lorsque les températures dépassent les 8°C (Harnois et Tellier, 2018). Après reproduction, les femelles pondent de petits œufs blancs cylindriques dans les bourgeons et les feuilles de plantes (Wilson et Olson, 1990). Chaque femelle est capable de pondre en moyenne 175 œufs (Ugine, 2012). À 25°C, les œufs éclosent en environ une semaine. La TPB est un insecte hétérométabole, c'est-à-dire qu'elle ne subit pas de métamorphose complète durant son développement. Les larves ressemblent aux adultes à quelques détails près, comme par exemple l'absence d'ailes. Ces dernières grandissent au cours de cinq mues successives et ne sont utilisables qu'au stade adulte. Chez la TPB, il existe cinq stades larvaires. Les immatures sont de couleur verte et mesurent entre 1 et 5 mm. Bien que l'optimum se situe à environ 31°C, le temps de développement d'œuf à adulte est d'environ 23 jours à 25°C (Ugine, 2012). Considérant un seuil de développement à 7,9 °C, il faut à la TPB environ 390 degrés-jours pour compléter son développement (Ugine, 2012). Au Québec, les conditions environnementales lui permettent de compléter de deux à trois cycles de développement par période estivale. Avec l'arrivée de l'automne, les températures et la luminosité commencent à diminuer. En deçà de 13 heures de luminosité par jour, une diapause reproductive est induite chez la TPB (Snodgrass, 2003). L'activité métabolique ainsi réduite, permet à l'insecte d'économiser de l'énergie en vue de l'hiver.

### 1.1.2.2 Nuisance agronomique

La TPB est un ravageur indigène de l'Amérique du Nord. Dans le cas de la fraise, les individus s'attaquent aux tissus des jeunes fruits en train de mûrir. Lorsque la région autour des akènes est endommagée, les fraises stoppent localement leur croissance et acquièrent un aspect dit de « face de chat » ainsi que des extrémités très dures (Carroll et al., 2010). En conséquence, les fruits ne sont plus commercialisables, ce qui entraîne un manque à gagner très important pour

les producteurs. À ce jour, la TPB est la contrainte principale qui empêche une transition soutenable et durable vers la régie de fraisières biologiques (Rhainds et English-Loeb, 2003; Gendreau-Martineau, 2018). D'ailleurs, c'est parfois jusqu'à 100% de la récolte qui peut être endommagé par la TPB (Rodrigue et Bouchard, 2012). S'il existe des moyens de lutte efficace en régie classique, les alternatives en régie biologique sont limitées (Gendreau, 2018; Munger et al., 2018).

### 1.1.2.3 Systèmes de lutte

En lutte chimique, la lutte contre la TPB se résume principalement à l'utilisation de pyréthrinoïdes (e.g., le PyGanic® Crop Protection EC 1.4), ce sont des insecticides de synthèse à large spectre (Carroll et al., 2010; Perera et al., 2015; Munger et al., 2018). Bien qu'efficace, ces insecticides sont problématiques pour l'écosystème puisqu'ils affectent également des espèces non-cibles et des organismes offrant un important service écosystémique (Dutcher, 2007; Balzan et Moonen, 2013). Bien souvent, les ennemis naturels des espèces ciblées par les PPh sont aussi touchés, ce qui participe au phénomène de résurgence des ravageurs (Dutcher, 2007).

En régie biologique, plusieurs tentatives sont en cours pour trouver une méthode de lutte optimale face à la TPB. En Californie, des chercheurs ont essayé de diminuer les populations en utilisant un aspirateur monté sur un tracteur. En l'état, une proportion négligeable de la population de TPB a été capturée. En revanche, en ajoutant des plantes réservoirs, entre 72 % et 90 % de la population fut détournée (Swezey et al., 2014). D'ailleurs, plusieurs autres études ont également démontré l'intérêt de l'utilisation de plantes réservoirs comme la molène, la moutarde, le sarrasin ou encore la luzerne pour détourner les TPB (Swezey, 2014; Duval, 2010; Dumont et al., 2017, 2022; Munger et al., 2018).

Du côté de la lutte biologique, il existe trois catégories d'agents de lutte biologique contre la TPB : les parasitoïdes, les champignons entomopathogènes et les prédateurs. Voici quelques exemples d'agents potentiels : le premier est *Peritenus spp.*, un parasitoïde de la famille des Braconidae. Une étude s'échelonnant sur 16 ans a observé un taux de parasitisme allant de 45% à 71% sur la

luzerne (Pickett et al., 2017). Le second candidat est un champignon parasite appartenant aux Ascomycètes, *Beauveria bassiana* Bassi. Son efficacité est déjà reconnue (Liu et al., 2002; Sabbahi et al., 2008) et des biopesticides qui l'utilisent sont déjà en circulation sur le marché (e.g., BioCeres® avec pour matière active la souche ANT-03 de *B. bassiana*). Du côté des prédateurs, la punaise omnivore, *N. americana* est un candidat potentiel depuis les années 70 (Perkins, 1971) mais cette dernière connaît un regain d'intérêt depuis quelques années (Dumont et al., 2018; LaFlair 2022; Dumont et al., 2023). Cela s'explique en raison de critères comportementaux, biologiques et écologiques qui coïncident avec ceux de la TPB. *Nabis americana* est au cœur de ce projet et fait l'objet d'une description plus détaillée dans la partie suivante.

### 1.1.3 La punaise demoiselle

#### 1.1.3.1 Description biologique et cycle de vie

Harris (1928) fut le premier à faire une description extensive de la famille des Nabidae, dont *N. americana* fait partie. Aujourd'hui, on estime qu'il en existe un peu plus de 380 espèces disséminées sur tous les continents (à l'exception de l'Antarctique) et réparties dans 31 genres (Lattin, 1989). *Nabis americana* est une espèce d'apparence grisâtre, mesurant en moyenne 12 mm de long et vivant dans les herbacées. C'est une espèce prédatrice omnivore. Cette dernière caractéristique définit le fait que la ressource alimentaire principale de l'espèce est d'origine animale mais qu'elle peut trouver aussi certains nutriments chez les plantes. Chez les Nabidae, les proies sont constituées d'un large éventail d'hémiptères (e.g., Aphididae, Miridae), de lépidoptères ou encore de larves de coléoptères (Tamaki et Weeks, 1972; Propp, 1982; Siddique et Chapman, 1987; Koss et Snyder, 2005; Dumont et al., 2018). *Nabis americana* possède des pattes antérieures de type ravisseuse et excelle dans la chasse embusquée. Étant indigène de l'Amérique du Nord, cette espèce est, dans certaines régions, contrainte à un hiver rude. Les individus hivernent dans les débris végétaux sous forme adulte (Yeargan et Barney, 1996). Ceux-ci émergent en général à la fin avril-début mai et débutent une phase de maturation sexuelle post diapause (Guppy, 1986). Au cours de sa vie, une femelle peut pondre en moyenne 160 œufs et choisit principalement de pondre sur le pétiole des feuilles vivantes (Isenhour, 1982). Il faudra alors, pour une température de 24°C, attendre environ 30 jours pour que l'œuf éclore et que la



larve atteint l'âge adulte (Braman et al., 1984; Braman et Yeorgan, 1988). Au même titre que la TPB, *N. americanoferus* est un insecte hétérométabole avec cinq stades de développement (Elvin et Sloderbeck, 1984). Ces 5 mues successives leur demanderont de cumuler en moyenne 370 degrés-jour pour être accomplies, avec un seuil de développement estimé à 10,6°C (Braman et al., 1984; Guppy, 1986). Le rythme de développement de *N. americanoferus* est fortement influencé par la température extérieure, ainsi, le nombre de cycles de développement diffère selon la région où l'on se situe. En Arizona, jusqu'à 5 cycles de développement sont complétés chaque année. Alors que seulement 2 à 3 sont effectués au Kentucky, en Ontario ou encore au Québec (Braman et Yeorgan, 1990). La photopériode est également un paramètre clé chez *N. americanoferus*. À l'arrivée de l'automne, lorsque l'ensoleillement passe en deçà de 13 heures par jour (généralement mi-septembre), les individus entrent en diapause reproductive. Cela leur permet de réduire drastiquement leur activité métabolique et ainsi survivre à l'hiver (Stoner et al., 1975; Yeorgan et Barney, 1996).

#### 1.1.3.2 *Nabis americanoferus*, potentiel agent de lutte biologique

Dans son étude de 1971, Perkins, suggérait l'utilisation de *Nabis spp.* en lutte biologique contre la TPB. Dans son étude avec la punaise demoiselle de l'ouest, *Nabis alternatus* Parshley (Hemiptera : Nabidae), il démontra l'efficacité de cette espèce à réduire les populations de TPB en champ de coton. Plus récemment, en Espagne, une équipe de chercheur a utilisé *Nabis pseudoferus* Remane (Hemiptera : Nabidae) comme agent de lutte biologique contre la mineuse sud-américaine de la tomate, *Tuta absoluta* Meyrick 1917 (Lepidoptera : Gelechiidae). Ils purent observer une réduction de la population de ravageurs comprise entre 92 % et 96 % (Cabello et al., 2009). Dans sa thèse de doctorat, Laflair (2022) a également démontré le potentiel de *N. americanoferus* contre une multitude de ravageurs comme *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae), *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), *Trichoplusia ni* Hubner (Lepidoptera: Noctuidae) et *T. absoluta*.

Néanmoins, il n'existe à ce jour que peu d'études avec *N. americanoferus* comme agent de lutte biologique contre la TPB en fraisières (Dumont et al., 2023). Or, de nombreux critères laissent à

penser qu'elle pourrait être un bon agent de lutte biologique. Toutes deux sont des espèces indigènes de l'Amérique du Nord (fondamental en contexte de lutte biologique) et sont associées aux mêmes types de cultures (Braman et al., 1984). Par ailleurs, leur cycle de développement possède un rythme presque en phase; l'émergence post hiver des deux espèces est synchronisée (Berry, 1998), les pics de populations apparaissent en août pour les 2 espèces et correspondent également au pic de floraison des fraises à jours neutres (Perkins, 1971), et leur fertilité comme leur rythme de développement est relativement similaire (Isenhour, 1982; Ugine, 2012). Finalement, *N. americanoferus* est aussi une espèce très vorace (Laflair, 2022).

## 1.2 Principe de sélection artificielle

### 1.2.1 De la sélection naturelle à la sélection artificielle

La sélection naturelle est un processus par lequel certains génotypes et phénotypes sont favorisés et sélectionnés dans un contexte environnemental précis (Mousseau et Roff, 1987). Elle est principalement dirigée par quatre critères : la fertilité individuelle, la viabilité de la progéniture, la variabilité génétique et la survie (Falconer et Mackay, 1996). A travers ces critères, chaque individu produira un nombre différent de descendants capable à leur tour de produire des descendants viables. La capacité à produire de nombreux descendants viables est nommée valeur adaptative (Falconer et Mackay, 1996; MacGuire, 2003). Ainsi, un individu avec une valeur adaptative élevée contribuera de manière importante à la composition génétique de la génération suivante. Tant que le phénotype sélectionné restera avantageux, il sera prépondérant dans la population. En revanche, si un changement dans l'environnement ou une mutation favorise un autre phénotype, il se peut que celui-ci devienne à son tour prépondérant. La sélection naturelle est donc un processus dynamique non déterministe.

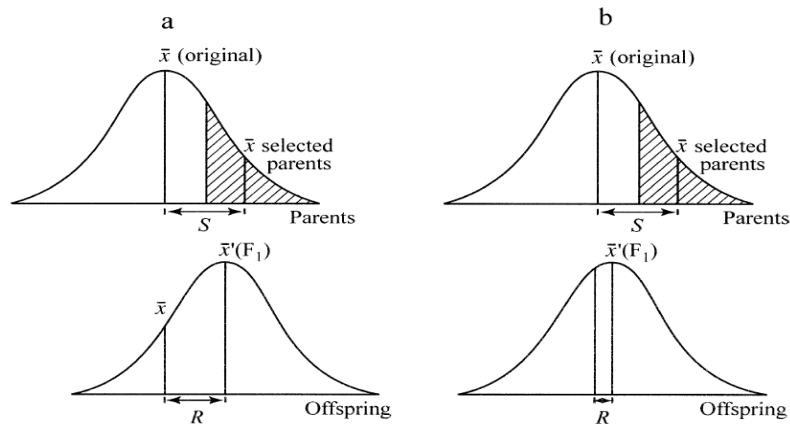
En milieu contrôlé, il est possible de favoriser certains phénotypes, et donc certains génotypes, en procédant à une sélection artificielle. L'objectif principal est de produire des individus possédant des traits précis dans un but de recherche ou pour répondre à des besoins particuliers. La sélection artificielle vise à modifier volontairement la proportion de certains allèles dans une population. Il existe 2 moyens efficaces d'y arriver : la première possibilité consiste à choisir des

individus possédant le trait recherché et d'en faire les uniques géniteurs de la génération suivante. À chaque génération, les individus exprimant le plus les traits recherchés seront à nouveau choisis comme géniteurs. La deuxième possibilité consiste à faire reproduire entre eux des individus apparentés (i.e., consanguinité) (Falconer et Mackay, 1996). Si la sélection vise à modifier la répartition des allèles au sein d'une population, il est compliqué voire impossible de vérifier l'efficacité de la sélection en observant directement le génotype individuel. De plus, les phénomènes d'épistasies (désigne l'interaction d'un ou plusieurs gènes codant pour un même trait) rendent la recherche des gènes impliqués possible mais complexe (Cheverud et Routman, 1995). En conséquence, il est pratique d'utiliser une valeur phénotypique du trait pour à la fois le sélectionner et pour vérifier l'efficacité de la sélection. Cette valeur peut être une mesure morphologique, physiologique ou comportementale et peut être concrète ou abstraite (i.e., une mesure réelle ou un indice permettant d'échelonner le degré d'expression du trait). En mesurant l'évolution de la moyenne de cette valeur au sein de la population et au cours des générations, il est possible de déterminer si la sélection est efficace ou non. Il reste cependant primordial d'évaluer la valeur phénotypique pour des individus de même stade (Falconer et Mackay, 1996). L'efficacité de la sélection est évaluée selon la formule suivante :

$$R = h^2 S$$

Tel que représenté dans la figure 1.1, R définit l'efficacité de la sélection et correspond à la différence entre la moyenne de la valeur phénotypique de la progéniture sélectionnée et celle de toute la population avant sélection. S correspond au différentiel de sélection, c'est-à-dire la différence entre la moyenne de la valeur phénotypique du trait dans la population avant sélection et la moyenne chez les géniteurs sélectionnés (Falconer et Mackay, 1996; Brakefield, 2003). Quant à  $h^2$ , il s'agit de l'héritabilité. C'est un ratio estimant la part de la variation phénotypique ( $V_p$ ) causée par la variance génétique ( $V_g$ ) :

$$h^2 = V_g / V_p$$



**Figure 1.1** Relations entre l'héritabilité ( $h^2$ ) et la réponse à la sélection ( $R$ ) pour un caractère quantitatif hypothétique. Les distributions phénotypiques sont montrées pour deux populations pour lesquelles en (a) l'héritabilité du trait est de 0,8, tandis qu'en (b) elle est de 0,2.  $S$  correspond au différentiel de sélection lorsque les 25% des parents les plus importants sont choisis pour se reproduire dans chaque population, tandis que  $R$  est la réponse prévue dans la prochaine génération de leur progéniture (ligne du bas). Dans la figure,  $\bar{x}$  correspond à la moyenne du trait phénotypique dans la population avant sélection et  $\bar{x}'$  à la moyenne du trait phénotypique dans la population après sélection. On constate qu'avec une forte héritabilité (a), la réponse à la sélection  $R$  est importante et que la moyenne de la valeur phénotypique du trait considéré est bien plus décalée par rapport aux géniteurs que pour le trait avec une faible héritabilité. La figure provient de l'article [Brakefiel, 2003](#).

En connaissant à l'avance l'héritabilité d'un trait, il est possible de prédire l'efficacité de la sélection opérée (Figure 1.1). Réciproquement, en calculant  $R$  après une première sélection artificielle, il est possible de trouver  $h^2$ . La valeur de  $h^2$  est une mesure de la capacité du trait à évoluer en réponse à la sélection ([Brakefield, 2003](#)). D'une manière générale, les gènes liés de près ou de loin à la valeur adaptative de l'individu sont peu sensibles à la sélection et ont donc une faible héritabilité ([Falconer et Mackay, 1996](#); [Mousseau et Roff, 1987](#)). Cependant, il reste important de considérer que l'héritabilité n'est pas une valeur fixe et ne fait pas partie d'un processus déterministe. Par exemple, l'estimation du degré d'expression d'un trait comportemental est fortement liée à la manière dont la mesure est élaborée et effectuée. Bien

qu'il soit probable que la valeur phénotypique du trait conserve la même tendance, il est possible que la valeur diffère selon le dispositif expérimental (MacGuire, 2003, Réale et al., 2007).

### 1.2.2 Sélection par lignées isogroupes

La sélection par lignées isogroupes est une méthode visant à évaluer la variance génétique d'un trait au sein d'une population (David et al., 2005). La technique consiste à prélever dans la nature de nombreux individus d'une population afin d'obtenir un large spectre de la variabilité génétique de celle-ci. À la suite de quoi, des lignées sont créées à partir de plusieurs couples d'individus exprimant les traits d'intérêts (Moreteau et al., 1995; Nachappa et al., 2009, 2011; Dumont, 2016). Elle est avantageuse à bien des égards car non seulement elle réduit l'effet de Allee (Kramer et al., 2009), permet aux individus de choisir leur partenaire (même si cela empêche de connaître la contribution génétique de chaque individu pour la génération suivante) mais elle limite aussi l'effet fondateur (Moreteau et al., 1995; David et al., 2005). En revanche, le nombre de géniteurs demeurant relativement faible, la population reste sujette à la dérive génétique (Masel, 2011). Si la variabilité génétique est bien responsable de la variabilité phénotypique, alors la variabilité phénotypique inter lignée devrait devenir importante tandis que la variabilité intra lignée devrait diminuer (Moreteau et al., 1995).

### 1.3 L'agressivité comme critère de sélection

L'agressivité est un trait comportemental s'exprimant à travers tous les comportements agonistiques entre individus d'une même espèce ou non (Réale et al., 2007). Comme l'ensemble des traits comportementaux d'un individu, le degré d'expression de l'agressivité résulte de l'interaction du génotype et de l'environnement direct de l'individu (Satoh et Hitora, 2005; Réale et al., 2007). L'héritabilité de ce trait est particulièrement variable selon l'espèce considérée et le protocole de sélection employé (Dochtermann et al., 2015). Ceci est bien illustré par diverses études sur des arthropodes ayant calculé une héritabilité de l'agressivité allant de 0,01 à 0,38 (Edwards et al., 2006; Kralj-Fišer et Schneider 2012). Cependant, malgré une héritabilité différente, toutes ces études ont pu sélectionner l'agressivité de la population étudiée (Edwards

et al., 2006; Kralj-Fišer et Schneider 2012). Ainsi, l'agressivité est bel et bien un trait comportemental qu'il est possible de sélectionner par sélection artificielle.

Pour ce projet, la sélection artificielle qui a été opérée sur *N. americanoferus* a donc eu pour objectif de modifier l'intensité moyenne et la fréquence de l'agressivité des lignées créées, et ce, au fur et à mesure des générations. L'intérêt derrière le choix de l'agressivité réside dans la multitude de comportements induit par les individus agressifs. Par exemple, les individus plus agressifs ont tendance à explorer un peu plus leur environnement, ils sont plus audacieux (prise de risque accrue), plus mobile et potentiellement plus curieux (Réale et al., 2007; Kortet et al., 2014). Ils sont également enclins à attaquer bien plus souvent leurs proies que les individus dociles (Riechert et Hedrick 1993; Michalko et al., 2021). La TPB étant un insecte très mobile, avoir des agents de lutte biologique plus agressifs et mobiles pourrait être avantageux car ils pourraient mettre à mort plus d'individus. Par ailleurs, la sélectivité en termes de proies des prédateurs agressifs est diminuée (Symondson et al., 2002; Michalko et al., 2021). Ils sont donc susceptibles d'attaquer une diversité de proies plus importante que les prédateurs dociles mais aussi à attaquer des proies de plus grande taille, plus mobiles et présentant un risque plus important (Michalko et al., 2021). Cette dernière caractéristique ramène à la notion que des individus agressifs prennent généralement plus de risques que des individus dociles. Si ce critère participe directement à la diminution de la sélectivité des proies par le prédateur agressif, cela peut aussi affecter indirectement la composition de la chaîne trophique et par extension, modifier la dynamique populationnelle des espèces en jeu (Michalko et Pekár, 2017; Michalko et al., 2021). Être agressif peut aussi apporter un avantage compétitif (e.g., dans le cas d'une densité de proie élevée ce qui fournirait un apport nutritif plus important) mais peut aussi générer un coût important sur la valeur adaptative des individus (Duckworth, 2006). Notamment à travers l'apparition de comportements aberrants et coûteux en énergie, comme la défense excessive de territoires (Duckworth, 2006) ou fait de tuer des proies sans les consommer (Maupin et Riechert, 2000). Néanmoins, ce dernier point apporterait un avantage non négligeable pour la lutte biologique puisque la mise à mort de ravageurs ne se limiterait pas à un nombre équivalent à l'état de satiété des prédateurs.

À l'inverse, l'utilisation d'individus dociles pourrait aussi fournir des avantages. En effet, le contrôle naturel des ravageurs est le fruit de l'association de la prédation, du parasitisme et de la contamination des ravageurs par un ou plusieurs ennemis naturels (Bianchi et al., 2006). Toutefois, certains prédateurs ont aussi tendance à faire de la prédation entre eux ce qui peut réduire l'efficacité du contrôle naturel du fait d'une diminution du nombre de prédateurs: c'est la prédation intraguilde (Lucas, 2012). Or l'agressivité est un trait suspecté d'être positivement corrélé à l'intensité de la prédation intraguilde (Lucas, 2012; Sih et al., 2012). Les individus dociles sont quant à eux plus timides, ils choisissent leurs proies avec plus de précaution (Michalko et Řežucha, 2018) et sont moins enclins à s'engager dans des interactions potentiellement dangereuses pour eux comme la prédation intraguilde (Michalko et Řežucha, 2018). Il est donc probable que l'association d'un prédateur docile et d'un autre prédateur puisse limiter ce type d'interaction et améliorer la synergie prédatrice entre eux.

#### 1.4 La prédation intraguilde

La prédation intraguilde définit le principe par lequel certains organismes appartenant à la même guildes vont dévorer ou simplement tuer leurs compétiteurs (Arim et Marquet, 2004; Daugherty et al., 2007; Lucas et Rosenheim, 2011; Lucas et Maisonhaute 2019). A savoir qu'une guildes est un groupe d'espèces exploitant une même ressource (Polis et al., 1989). La structure d'une guildes est modelée par la disponibilité des ressources, l'occurrence des ennemis naturels, la nature des interactions intraguildes, les facteurs liés à la plante-hôte et les autres perturbations extra guildes (Rosenheim et al., 1995). Ce type d'interaction est une forme de compétition interspécifique et implique généralement trois acteurs : le prédateur intraguilde, la proie intraguilde et la proie extraguilde. Elle peut être décrite selon trois critères qui sont l'intensité (i.e., événement rare, commun ou fréquent), la direction (i.e., qui est le prédateur et qui est la proie) et la symétrie (i.e., est-ce que les deux espèces impliquées se font mutuellement de la prédation) (Lucas & Maisonhaute, 2019). Toutefois, la mort n'est pas la seule issue pour la proie intraguilde, ce sont les effets subléthaux. Par exemple, la prédation intraguilde peut induire des modifications comportementales chez la proie intraguilde, se traduisant généralement par une modification de sa distribution spatiotemporelle (Rosenheim et al., 1995; Brodeur et Rosenheim, 2000). Ce qui

peut mener à la réduction locale du nombre de prédateurs et/ou à la résurgence du nombre de ravageurs (Lucas et Maisonhaute, 2019). Il a aussi été démontré que le choix des sites de ponte est modifié par la présence de prédateurs intraguilides (Pumariñoa et al., 2011) ce qui peut mener à une dispersion plus importante des individus et donc limiter les interactions. La risque de prédation intraguilde peut aussi limiter le rythme de croissance des espèces qui y sont soumises (Lucas et Alomar, 2002; Lucas et al., 2009).

Au sein du vivant, la prédation intraguilde est omniprésente et apparait dans la plupart des niveaux trophiques (Rosenheim et al., 1995; Arim et Marquet, 2004; Lucas et Maisonhaute 2019). L'ubiquité de la prédation intraguilde n'est pas sans raison, elle permet d'obtenir de la nourriture, de supprimer un compétiteur ou encore de supprimer un prédateur potentiel, ce qui, dans un contexte de forte compétition, peut être un avantage individuel non négligeable. Ceci est particulièrement vrai dans les populations structurées comme les insectes (Polis et al., 1989). Néanmoins, de nombreuses caractéristiques influencent l'intensité de la prédation intraguilde. Par exemple, si la densité de proies intraguilides augmente et/ou si la distribution spatiotemporelle des proies extraguilde est de type contagieux, la prédation intraguilde est susceptible d'augmenter. À l'inverse, si la densité de proie extra et intraguilde augmente et/ou si la complexité de l'habitat augmente, la prédation intraguilde va probablement diminuer (Lucas et Maisonhaute 2019). Les évènements de prédation intraguilde sont régulés par une multitude de contrôle et de rétrocontrôle avec comme facteur prédominant la densité de proies extraguilides (Lucas et Rosenheim, 2011). Au bout du compte, une haute densité de proie extraguilde est un facteur capable de diluer les évènements de prédation intraguilides, limitant ainsi leurs impacts (Lucas et Rosenheim, 2011). Même si les affirmations précédentes ont été maintes fois démontrées en laboratoire (Lucas et Rosenheim, 2011), en champ, la réalité n'est pas toujours aussi manichéenne. Une augmentation de la densité de proies extraguilde est aussi un facteur susceptible de favoriser la croissance démographique d'un ou de plusieurs prédateurs, ce qui, à long terme, pourrait augmenter la probabilité de rencontre entre prédateurs intraguilides et par extension, pourrait accroître la probabilité d'évènement de prédation intraguilde (Lucas et Rosenheim, 2011). Il existe aussi d'autres facteurs régulant la prédation intraguilde, comme par exemple le type de prédation (i.e., généraliste ou spécialiste) ou encore la taille des individus



(Lucas et Maisonhaute 2019). Le facteur taille ramène à la notion de risque. En effet, s'engager dans une lutte entre prédateurs signifie faire face à un individu capable de se défendre et éventuellement d'infliger de sérieux dommages voir de tuer. Ainsi, en général les évènements de prédation intraguilde entre individus de taille similaire sont peu fréquents (Lucas et al., 1998). Mais quand elle a lieu, la prédation intraguilde est dite mutuelle. En conséquence, plutôt que d'affronter des individus de taille similaire, les adultes d'une première espèce feront préférentiellement de la prédation sur les stades larvaires de l'autre espèce prédatrice (Lucas et Maisonhaute 2019).

Par le passé, un taux trop élevé de prédation intraguilde a déjà nui à la réussite de certains projets de lutte biologique. À titre d'exemple, Rosenheim et al., (1999) ont démontré dans leur étude que la prédation intraguilde d'hémiptères prédateurs (dont *Nabis spp.*) sur la chrysope verte, *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera : Chrysopidae) était directement responsable de l'échec d'un programme de lutte biologique contre le puceron du melon, *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera : Aphididae).

Toutefois, les interactions intraguildes ne se limitent pas à une simple relation de proie et prédateur, de nombreuses interactions positives ont lieu au sein d'une guildes ou entre guildes (Lucas, 2012). Par exemple, Pumariñoa et al., 2011 ont montré que la punaise pirate, *Orius* Say (Hemiptera : Anthocoridae) et *N. americanoferus* augmentent leur production d'œufs en présence de l'une et l'autre, ce qui peut faciliter leur implantation dans un milieu. On peut également mentionner qu'un prédateur intraguilde arrivant dans un nouveau milieu pourrait diminuer la pression de prédation intraguilde qui y existe déjà en s'attaquant à l'un des prédateurs intraguildes. Ce fut une hypothèse proposée par Brown (2003) où l'arrivée en Amérique du Nord de la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera : Coccinellidae), aurait diminué la pression de prédation intraguilde sur les coccinelles indigènes tout en provoquant une dispersion de ces dernières (Evans, 2004). En diminuant la prédation intraguilde, les prédateurs pourraient ainsi prospérer dans l'environnement et chasser un nombre plus important de proies qu'en présence de leur prédateur intraguilde. Cet effet par lequel certains prédateurs s'aident indirectement dans leur activité prédatrice est nommée facilitation de prédation (Lucas, 2012).

Cela définit le fait que l'activité d'un prédateur est susceptible de faciliter l'activité prédatrice d'un autre (Lucas, 2012). Il en résulte que le total de prédation des deux espèces en jeu est additif et non diminué. Le principe de facilitation de prédation est pertinent dans le cadre de cette étude puisque deux prédateurs seront associés.

Afin de comprendre les effets que produisent différents degrés d'agressivité sur la prédation intragilde et sur la synergie entre prédateur, la sélection artificielle opérée dans cette étude s'est déroulée vers deux directions : une augmentation et une diminution de l'agressivité. De plus, *O. insidiosus*, un autre prédateur naturel de la TPB, a été ajouté dans deux des trois études de ce mémoire. Le choix s'est porté sur cette espèce du fait de sa présence naturelle avec *N. americanoferus* et la TPB sur les fraisiers, de la large bibliographie à son sujet (dont certaines avec *N. americanoferus*) ainsi que de sa facilité d'obtention par des producteurs d'auxiliaires de cultures.

## 1.5 Objectifs, hypothèses et prédiction

### 1.5.1 Évaluation et sélection de deux degrés d'agressivité différents chez le prédateur *Nabis americanoferus*

La première étude visait à 1) sélectionner artificiellement le degré d'agressivité de *N. americanoferus* pour générer des lignées agressives et dociles, 2) estimer l'héritabilité de ce trait et 3) comparer la différence d'agressivité entre mâles et femelles. Cette étude était la première étape pour mieux comprendre le rôle de l'agressivité dans l'écologie de *N. americanoferus* et son impact sur la lutte biologique. L'hypothèse associée à cette expérience était que l'agressivité était un trait comportemental sélectionnable, ce qui aurait dû se traduire par la différenciation des lignées quant à la valeur de leur degré d'agressivité.

### 1.5.2 Évaluation de la modification de la propension à la prédation intragilde en fonction de deux degrés d'agressivité différents

L'objectif du deuxième volet était 1) d'estimer l'impact de la docilité et de l'agressivité sur la propension de *N. americanoferus* à réaliser de la prédation intragilde et 2) d'évaluer l'impact de la

disponibilité de proies extraguiltes sur la propension des *N. americanoferus* dociles et agressives à réaliser de la prédation intraguilde. Ainsi, les hypothèses avancées étaient que 1) l'intensité de la prédation intraguilde est positivement corrélée à l'agressivité et que 2) la disponibilité de proies extraguiltes réduit le taux de prédation intraguilde à la fois pour les prédateurs intraguiltes agressifs et dociles. Les prédictions associées étaient respectivement que les individus agressifs auraient eu un taux de prédation intraguilde supérieur aux dociles et que le taux de prédation intraguilde des individus agressifs et dociles aurait été inférieur en présence de proies extraguiltes.

### 1.5.3 Évaluation de l'efficacité des lignées en champ de fraisière biologiques

La présente étude avait pour objectif de 1) comparer sur le terrain l'efficacité de la régulation de la TPB et de la protection des cultures par des *N. americanoferus* artificiellement sélectionnés pour leur agressivité et leur docilité et de 2) comparer l'effet de l'agressivité sur la synergie entre *N. americanoferus* et *O. insidiosus* pour la régulation de la TPB et la protection des cultures de fraisiers. Pour cette étude, deux hypothèses ont été émises : 1) les *N. americanoferus* agressives possèdent un meilleur potentiel de régulation de la TPB et de protection des cultures que les *N. americanoferus* dociles, 2) la docilité de *N. americanoferus* est un facteur favorisant sa synergie prédatrice avec *O. insidiosus*. Les prédictions associées étaient respectivement que 1) les *N. americanoferus* agressives auraient mené à un nombre de TPB plus faible et un nombre de fraises commercialisables supérieur aux *N. americanoferus* dociles et que 2) les *N. americanoferus* dociles associées aux *O. insidiosus* auraient mené à un nombre de TPB inférieur et un nombre de fraises commercialisables supérieur aux *N. americanoferus* agressives associées aux *O. insidiosus*.

## CHAPITRE 2

### SELECTING AGGRESSIVENESS TO IMPROVE BIOLOGICAL CONTROL AGENTS EFFICIENCY

Pierre Royer<sup>1,2</sup> · François Dumont<sup>2</sup> · Caroline Provost<sup>2</sup> · Eric Lucas<sup>1</sup>

1- Laboratoire de Lutte Biologique, Département Des Sciences Biologiques, Université du Québec À Montréal (UQAM), CP 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, QC H3C 3P8, Canada

2- Centre de Recherche Agroalimentaire de Mirabel - 9850, rue de Belle-Rivière, Mirabel, QC J7N 2X8, Canada

Article publié en ligne dans le *Journal of Pest Science* le 8 août 2022

<https://doi.org/10.1007/s10340-022-01552-x>

**Résumé :** Dans les agroécosystèmes, les prédateurs omnivores sont reconnus comme des agents de lutte biologique potentiels en raison des nombreuses espèces de ravageurs dont ils se nourrissent. Néanmoins, il pourrait être possible d'améliorer leur efficacité par une sélection artificielle sur des traits de pertinence économique ou écologique. L'agressivité, qui définit la disposition d'un individu à montrer des actions agonistiques envers d'autres individus, est censée être liée à la zoophagie, aux préférences alimentaires et à un taux d'attaque plus élevé. La présente étude visait à évaluer le degré d'agressivité de la punaise demoiselle, *Nabis americana*, et à estimer son héritabilité. Nous avons émis l'hypothèse qu'un degré d'agressivité élevé peut être sélectionné, et que les mâles sont plus agressifs que les femelles. En utilisant la sélection artificielle, nous avons élevé deux populations distinctes, chacune composée de neuf lignées génétiquement isolées et caractérisées par leur degré d'agressivité différent (agressif, docile et non sélectionné). Après trois générations, nous avons efficacement sélectionné le comportement agressif. L'héritabilité était de 0,16 et 0,27 pour l'agressivité et la docilité dans la première population. Elle était de 0,25 et 0,23 pour la deuxième population. Les mâles étaient plus agressifs que les femelles uniquement pour la deuxième population. Le potentiel de ces individus comme agents de contrôle biologique et les conséquences écologiques de l'agressivité sont discutés.

**Mots-clés** : Agressivité · Héritabilité · *Nabis americoferus* · Personnalité animale · Sélection artificielle · Variation intraspécifique.

**Abstract** : In agroecosystems, omnivorous predators are recognized as potential biological control agents because of the numerous pest species they prey on. Nonetheless, it could be possible to enhance their efficiency through artificial selection on traits of economical or ecological relevance. Aggressiveness, which defines the readiness of an individual to display agonistic actions toward other individuals, is expected to be related to zoophagy, diet preferences and to a higher attack rate. The study aimed to assess the aggressiveness degree of the damsel bug, *Nabis americoferus*, and to estimate its heritability. We hypothesized that a high aggressiveness degree can be selected, and that males are more aggressive than females. Using artificial selection, we reared two separate populations, each composed of nine genetically isolated lines characterized by their different aggressiveness degree (aggressive, docile and non-selected). After three generations, we had efficiently selected aggressive behavior. The realized heritability was 0.16 and 0.27 for aggressiveness and docility in the first population. It was 0.25 and 0.23 for the second population. Males were more aggressive than females only for the second population. The potential of these individuals as biological control agents and the ecological consequences of aggressiveness are discussed.

**Keywords** : Aggressiveness · Animal personality · Artificial selection · Intraspecific variation · *Nabis americoferus* · Realized heritability ·

## 2.1 Introduction

As generalist predators, omnivorous individuals consume multiple pest species which may offer a broader control (McGregor et al., 1999; Symondson et al., 2002; Fantinou et al., 2009; Calvo et al., 2012; Zappala et al., 2013). Moreover, their ability to switch from animal to plant resources when prey density is low allows them to survive and remain in the environment (Lalonde et al., 1999; Naranjo et Gibson, 1996; Stilmant et al., 2008). Nonetheless, the latter characteristic might also represent an economic risk according to potential crop damage from more phytophagous

individuals (Malézieux et al., 1995; Arnó et al., 2006; Calvo et al., 2009; Castañe et al., 2011). For instance, Dumont et al., (2017) show that diet specialization exists within the omnivorous mullein bug, *Campylomma verbasci* Meyer (Hemiptera: Miridae). Some individuals are more zoophagous whereas others have a diet mainly based on plant materials. While prey availability has an influence on the diet of omnivorous species (Cottrell et Yeorgan, 1998; Arnó et al., 2006; Leon-Beck et Coll, 2007), a genetic basis has also been identified (Dumont et al., 2016, 2017; Chinchilla-Ramírez et al., 2020). Such intraspecific genetic variation of traits may constitute a strong tool to improve the efficiency of omnivorous species as biological control agents (Lommen et al., 2017; Dumont et al., 2017, 2018; Lirakis and Magalhães, 2019; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020).

Improving the efficiency of omnivorous species for biological control may depend on many characteristics such as their diet preferences and level of zoophagy (Dumont et al., 2018; Bielza et al., 2020; Chinchilla-Ramírez et al., 2020; Leung et al., 2020). For that purpose, Dumont et al., (2018) suggested that selecting individuals for their high aggressiveness degree would be pertinent. Aggressiveness is a social behavior that is expressed through agonistic actions toward other individuals (Réale et al., 2007). Aggressive individuals are less selective concerning preys (Symondson et al., 2002), have a greater foraging rate (Pintor et al., 2009) and seems to have a higher attack rate (Riechert and Hedrick, 1993; Michalko et al., 2021). These characteristics provide to aggressive individuals a wider trophic niche than docile individuals (Michalko et al., 2021) and make them more competitive than non-aggressive individuals for food acquisition (Bolnick et al., 2003, 2011; Sih et al., 2012). Aggressiveness is also positively correlated to boldness (propensity to take risks), curiosity and exploration (Réale et al., 2007; Kortet et al., 2014). Additionally, it has been shown that aggressive individuals can also display wasteful killing (Maupin et Riechert, 2000). The latter behavior is valuable for biological control because the killing of pests would not be limited to a number equivalent to the satiety state of the predators.

Artificial selection is a powerful tool to favor relevant phenotypic expression of traits (Lommen et al., 2017; Dumont et al., 2017, 2018; Lirakis et Magalhães, 2019; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020). Even though aggressiveness can be context-dependent (e.g., food-limited environment, stressful interaction with other individuals) (Maupin et Riechert, 2000; Riechert et Hall, 2000;

Réale et al., 2007) it has also a genetic basis (Edwards et al., 2006; Kralj-Fišer et Schneider, 2012). Moreover, the aggressiveness degree is not a fixed phenotypic expression as it exists along a continuum ranging from low to high phenotypic expression of aggressiveness (Réale et al., 2007). These differences also have a genetic basis that can be selected. For instance, Edwards et al., (2006) conducted an artificial selection for 28 generations on *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae) and found a lower heritability for a low aggressiveness degree. However, both high and low aggressiveness degrees were successfully selected. Aggressiveness is a trait that is possible to select, but its heritability differs between species. For instance, a heritability of aggressiveness ranging from 0.01 to 0.38 has already been calculated for drosophila (Edwards et al., 2006) and spiders (Kralj-Fišer et Schneider, 2012). The lower the heritability is, the bigger the number of generations required for the trait to evolve will be. Furthermore, the heritability of aggressiveness is not only different within species, but also differ within sex (Brown et al., 2006; Bubak et al., 2014). For instance, (Kralj-Fišer et al., 2019) show that the heritability of aggressiveness is higher for males of the spider *Nuctenea umbratica* Clerck (Araneae: Araneidae). In the nightingales, *Luscinia megarhynchos*, aggressive males have higher pairing success which results in aggressive behavior persisting within their population (Kunc et al., 2006).

Our study focuses on an omnivorous predatory bug, *Nabis americanoferus* Carayon (Hemiptera: Nabidae). It is a potential biological control agent preying upon on the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois (Hemiptera : Miridae), a notable phytozoophagous pest native to North America. *Nabis americanoferus* is an ambush predator with a « sit and wait » strategy (LaFlair, 2022). Since aggressiveness is correlated to both impulsivity (Fairbanks et al., 2004) and a lesser prey selectivity (Symondson et al., 2002), it is likely that aggressive *N. americanoferus* would attack more frequently than docile ones. An increase in the attack rate may be beneficial for biological control because of a broader pest control. The present study aims 1) to artificially select the aggressiveness degree of *N. americanoferus* for generating more aggressive and more docile lines, 2) to estimate the heritability of the trait, 3) to compare the difference between males and females. This study is the first step to better understanding the role of aggressiveness in the ecology of *N. americanoferus* and its impact on biological control.

## 2.2 Materials and methods

### 2.2.1 Population and rearing conditions

Two colonies of *N. americanoferus* were reared in 2020 and 2021. Individuals used to establish the colonies were recovered from various regions of Quebec and Ontario (Canada). Adults were raised in rectangular boxes (70 cm - 40 cm - 40 cm) containing six eggplant plants, *Solanum melongena*, as oviposition support. They were fed with eggs of the flour moth, *Ephestia kuehniella*, Zeller (Lepidoptera : Pyralidae). To minimize cannibalism and maximize growth rate (i.e., food acquisition), 3rd instar of *N. americanoferus* were placed until adulthood into small, squared boxes (15 cm - 10 cm - 10 cm) containing a salad leaf and *E. kuehniella* eggs (four individuals per box). Every individual was maintained under standard abiotic conditions (25°C, 70% humidity, 16 : 8 light/dark). Livestock maintenance was carried out once a week.

### 2.2.2 Experimental design and data collection

Nine genetically different lines were produced per year. Three of them were characterized by their high degree of aggressiveness (aggressive line), three others were selected for their low degree of aggressiveness (docile line) and finally, three lines were also produced without any selection process. To establish colonies, the aggressiveness degree of 219 individuals was evaluated the first year and 357 the second year.

To estimate the aggressiveness degree of *N. americanoferus*, an ethogram comprising five observable behaviors related to aggressiveness was previously established (Table 1). Each behavior had a score ranging from -2 to 2. Every individual was confronted with an organic lure. The lure consisted of a wooden handle of about ten cm, an entomological needle, and a fresh corpse of *N. americanoferus* (male to test males and female to test females). To get a fresh *N. americanoferus* corpse, individuals were euthanized by being put in a freezer at -18°C for 20 minutes. After this period, the corpse was immediately stung on the needle by the posterior area of the abdomen so that we could effectively direct the head of the lure toward the target. Then, the tested individual was put into a circular-based plastic cup (10 cm - 15 cm - 15 cm). The stimulus



was induced by slowly approaching the head of the organic lure toward the head of the tested individual. The lure was always approached at constant speed (i.e., without jerky movement), in front of the individual and until it touched the head of the tested individual (unless a behavioral response was observed before touching its head). Once a behavioral response was produced, it was recorded according to the ethogram (Table 1). Then, the lure was removed for 5 seconds to allow time for the tested individual to calm down. The stimulus was repeated three times. The same observer performed and recorded all stimuli for both years. The aggressiveness degree was calculated by adding up the scores assigned to each response resulting in a score between -6 and 6. This allowed to create a continuum where the closer individuals are to 6, the more they are considered aggressive and conversely. The score obtained is defined as the phenotypic value of the individual. For each line, 10 males and 10 females with the highest (aggressive line) or lowest (docile lines) level of aggressiveness were retained to produce the first generation. For the non-selected line, 10 males and 10 females were randomly chosen after every individual was tested. Individuals of the non-selected line were chosen before individuals of the aggressive and docile lines. This was done to avoid a selection bias consisting of choosing individuals from a batch where very aggressive and very docile individuals were already removed. The first year, this selection process was made for the initial population and first generation. The second, third and fourth generation did not undergo selection due to the COVID pandemic consequences (see explanation at the end of Materials and Methods section). For the second year, it has been decided to proceed to the artificial selection at every two generations to let grow the number of individuals per lines. Thus, the selection process was made for the initial population, the second and fourth generation.

**Table 2.1** Ethogram and values attributed to various responses of adults *N. americana* during an encounter with an organic lure.

Response	Value	Description
Flee	-2	The individual quickly flees from the lure.

Ignorance	-1	The individual is not responding to the lure. It can be immobile or walk slowly in the area.
Assessment	0	The individual faces the lure, touches it with its antennae or wave them towards the lure.
Threat	+1	The individual takes an aggressive posture, exhibiting its front legs and standing on its rear legs.
Attack	+2	The individual bites or grabs the lure with its front legs.

### 2.2.3 Statistical analysis

The realized heritability ( $h^2$ ) of each selected line was calculated from the cumulative response to the selection ( $R$ ) on the cumulative value of the differential selection ( $S$ ) (Brakefield, 2003):

$$R = h^2 \times S$$

$R$  defines the response to selection and corresponds to the difference between the average of the phenotypic value (i.e., the measured aggressiveness degree) of the offspring and that of the entire population before selection. It is a value that shows how much the mean of the phenotypic value has changed after the selection.  $S$  corresponds to differential selection, i.e., the difference between the average phenotypic value of the trait in the pre-selection population and the average among selected genitors (Falconer et Mackay, 1996). Regarding,  $h^2$ , it is the realized heritability. It is a ratio of the additive genetic variance ( $V_a$ ) on the phenotypic variance ( $V_p$ ) such as (Brakefield, 2003):

$$h^2 = V_a / V_p$$

The phenotypic variance ( $V_p$ ) was obtained by calculating the variance of the aggressiveness degree between every individual collected in the environment (i.e., the initial population  $G_0$ ). The additive genetic variance ( $V_a$ ) was then obtained by multiplying  $h^2$  with  $V_p$ .

Statistical analysis was conducted with R software (version 4.0) (R Core Team, 2020). Differences between the mean phenotypic value of lines were compared with a generalized linear model using a quasibinomial distribution following by a chisq test. Likelihood Ratio Test ( $LRT_x$ ) are used to show the scaled deviance as well as the degree of freedom (see the subscript number of LRT). Comparisons were made for the entire selection process as a whole, between every generation and between males and females.

#### 2.2.4 Consequences of the COVID-19 restrictions

In the first year, the colony suffered the consequences of the global pandemic of COVID-19 and collapsed in the second generation. To continue our study, we had to merge the aggressive lines together and the docile lines together. For the non-selected lines, the rearing crashed. However, the evaluation of the aggressiveness degree has been recorded for every generation and we were able to calculate a realized heritability for both the aggressive and docile lines.

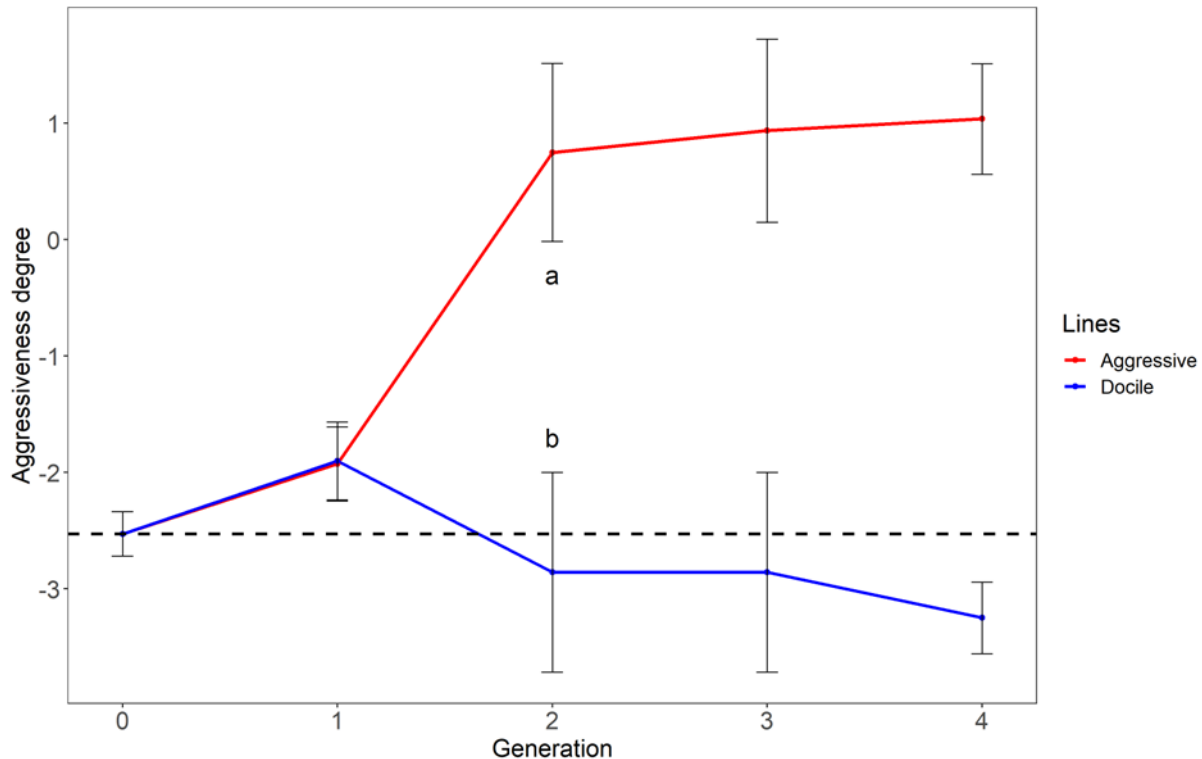
### 2.3 Results

#### 2.3.1 Phenotypic response to artificial selection

The initial population ( $G_0$ ) of both years had a statistically different mean aggressiveness degree from each other ( $LRT_1 = 17.815$ ;  $p < 0.0001$ ). The first year, the mean aggressiveness degree of -2.53 ( $\pm 0.19$  s.e.) whereas it was -1.39 ( $\pm$  s.e.) for the second year.

In the first year (2020), both lines of the first generation ( $G_1$ ) still had the same mean aggressiveness degree ( $LRT_1 = 0.08$ ;  $p = 0.76$ ) (Figure 2.1). However, at  $G_2$ , the aggressive and docile lines diverged and became statistically different ( $LRT_1 = 7.47$ ;  $p = 0.006$ ). In this generation, the aggressive degree of the aggressive line was 0.75 ( $\pm 0.77$  s.e.) and despite the absence of selection, it kept rising until the fourth generation to reach 1.04 ( $\pm 0.48$  s.e.). For the docile line,

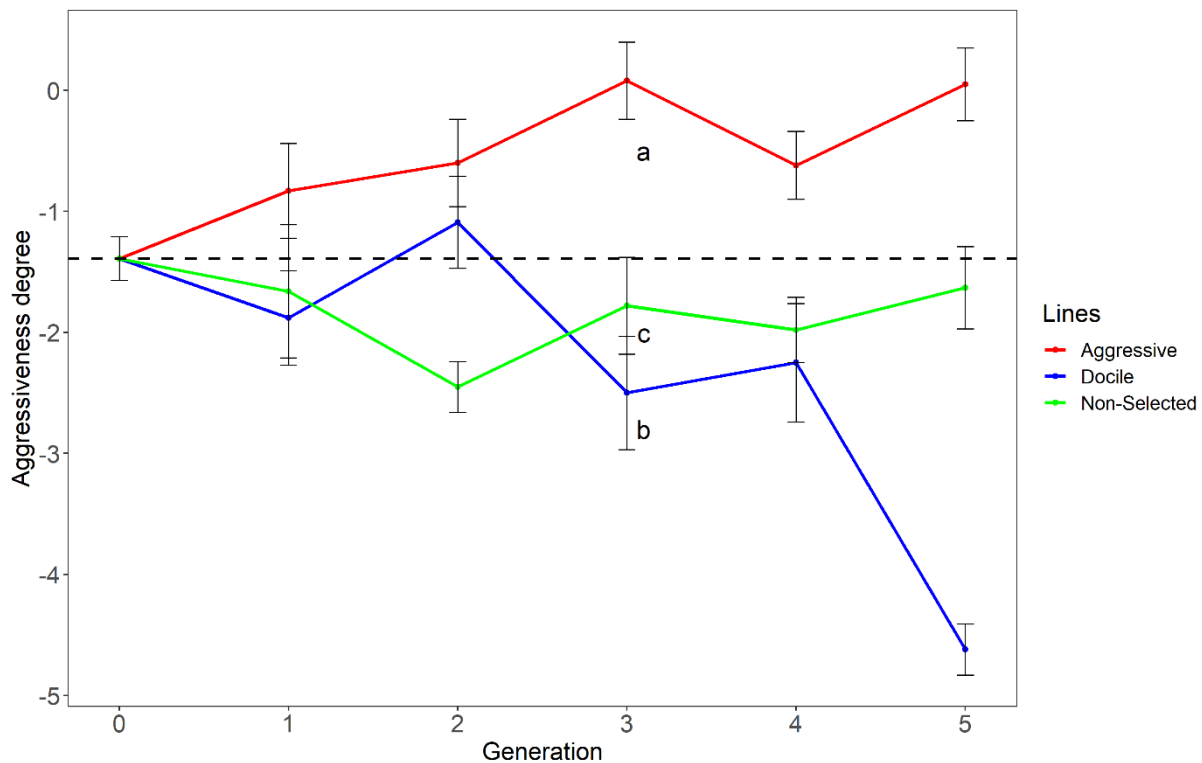
its aggressiveness degree went below the one of the initial population at G<sub>2</sub> and never exceeded it again (Figure 2.1). In this generation, its aggressiveness degree was -2.86 (± 0.86 s.e.). Then, despite the absence of selection, its aggressiveness degree kept decreasing until G<sub>4</sub> to reach -3.25 (± 0.31 s.e.). When all generations are considered, the aggressive and docile lines display a strong statistical difference (LRT<sub>1</sub> = 13.44; p = 0.0002).



**Figure 2.1** First-year phenotypic response to the artificial selection of aggressiveness . The red line corresponds to the aggressive line and the blue line to the docile line. The black dashed line corresponds to the mean aggressiveness value of the initial population. Vertical lines correspond to standard error. Letter a and b refer to the moment where statistical differences appeared between the lines. Artificial selection was conducted at the generation 0 and 1.

At G<sub>1</sub> of the second year (2021), both the aggressive and docile lines diverged (Figure 2.2) but had not yet a phenotypical value that was statistically different from each other (LRT<sub>2</sub> = 2.74; p = 0.25). Statistical differences between these lines appeared at G<sub>3</sub> (LRT<sub>2</sub> = 24.55; p < 0.0001). In this generation, the aggressive line had a mean aggressive degree of 0.08 (± 0.32 s.e.) whereas the

docile had a value of  $-2.5 (\pm 0.47 \text{ s.e.})$ . At the last generation ( $G_5$ ), line were even more different ( $LRT_2 = 71.369$ ;  $p < 0.0001$ ). If the aggressiveness degree of the aggressive line remains stable with a value of  $0.05 (\pm 0.3 \text{ s.e.})$ , the docile line reached a value of  $-4.62 (\pm 0.21 \text{ s.e.})$ . Concerning the non-selected line, even though its mean aggressiveness degree decreased at the first two generations (Figure 2.2), at  $G_5$  there was no statistical differences between its mean aggressiveness value and the one of the initial populations ( $LRT_2 = 0.40$ ;  $p = 0.52$ ).



**Figure 2.2** Second-year phenotypic response to the artificial selection of aggressiveness. The red line corresponds to the aggressive line, the blue line to the docile line, and the green to the non-selected line. The black dashed line corresponds to the mean aggressiveness value of the initial population. Vertical lines correspond to standard error. Letter a, b and c refer to the moment where statistical differences appeared between the lines. Artificial selection was conducted at the generation 0, 2 and 4.

### 2.3.2 Phenotypic variation between males and females

The first year, the initial population was composed of 121 males and 98 females. The mean aggressiveness degree of males was -2.44 (CI 95% [-1.95; -2.93]) and -2.63 (CI 95% [-2.04; -3.22]) for female. There was no statistical difference between sex for the initial population ( $LRT_1 = 2.38$ ;  $p = 0.12$ ) nor there was for the first year experiment ( $LRT_1 = 2.31$ ;  $p = 0.12$ ). The only statistical difference was found at  $G_1$  ( $LRT_1 = 5.94$ ;  $p = 0.0147$ ) where males had a higher aggressiveness degree.

For the second year, the initial population was composed of 165 males and 192 females. Males from the initial population had a statistically higher mean aggressiveness value than females ( $LRT_1 = 71.59$   $p < 0.0001$ ). While males had a mean aggressiveness value of -0.13 (CI 95%: [0.36; -0.63]), the mean score of female was -2.44 (CI 95%: [-1.99; -2.89]). During the selection process, there was a statistical difference between males and females ( $LRT_1 = 6.92$ ;  $p = 0.009$ ) where males had a higher mean aggressiveness degree than females. Statistical differences were also found at  $G_2$  ( $LRT_1 = 9.88$ ;  $p = 0.0016$ ) and  $G_5$  ( $LRT_1 = 13.20$ ;  $p = 0.0002$ ). For the aggressive line, every time a statistical difference was found, males always had a higher mean aggressiveness degree. The aggressiveness degree of females from the aggressive line never went above the initial mean value of males. Instead, the aggressiveness degree of males from the docile line went below the initial mean value of females.

### 2.3.3 Realized heritability

For the first year, the realized heritability ( $h^2$ ) has only been calculated for the first generation. The realized heritability of aggressiveness is 0.16 ( $\pm 0.04$  s.s.). For docile lines the realized heritability of docility was 0.27 ( $\pm 0.10$  s.e.). The phenotypic variation ( $V_p$ ) of the first year has been calculated with the scores of the initial population which make  $V_p = 7.96$ . The additive genetic variance ( $V_a$ ) was 1.27 and 2.15 for aggressiveness and docility, respectively.

For the second year, the realized heritability of aggressiveness was 0.25 ( $\pm 0.03$  s.e.) The realized heritability of docility the value obtained was 0.23 ( $\pm 0.08$  s.e.). The phenotypic variation ( $V_p$ ) for

the second year is 8.17. The additive genetic variance ( $V_a$ ) was 2.04 and 1.87 for aggressiveness and docility, respectively.

## 2.4 Discussion

Our results show that it was possible to efficiently select both high and low aggressiveness degrees in *N. americanoferus*. Moreover, we observed significant differences in aggressiveness between males and females in the second year, whereas not for the first year. Finally, we found a different pattern of realized heritability for both years. For the first year, the realized heritability was higher for docility while the realized heritability of aggressiveness and docility was substantially the same for the second year.

For the first year, despite the absence of selection between the second and fourth generation, the aggressiveness degree increased and decrease for the corresponding lines. It is possibly due to a bottleneck effect that reduced the intraspecific gene variation (James, 1970; Bryant et al., 1986). Induced-bottleneck effect experiments have been conducted on the housefly, *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) and the heritability of the studied traits increased, allowing a quicker selection of traits (Bryant et al., 1986). If alleles favoring aggressiveness and docility remained in a small population at high frequencies, it is possible for these traits to be enhanced without artificial selection (James, 1970; Bryant et al., 1986). For the second year, individuals were selected at the initial population, at the second generation and at the fourth. When the selection pressure was relaxed (i.e., generation one and three), the selection response was lower and the aggressiveness degree of these lines tends to return to the one of the initial population. These results corroborate with other studies by Baer et Travis (2000) and Hine et al., (2011) where relaxing artificial selection result in a lower selection response.

The aggressiveness degree of the non-selected line remains statistically similar to the initial population. These observations are important for biological control: first, the rearing conditions provided to *N. americanoferus* did not influence the intraspecific variation of traits. It is valuable since the colony could be maintained for a long period of time before being released into the

environment as a biological control agent. And second, the phenotypic response to artificial selection on aggressiveness was effective within two and three generations for the first- and second-year experiment, respectively. Individuals collected at the end of the summer could be ready to be used for the next year.

Populations of *N. americanoferus* collected in the field differed between the first and second years. In the first year, the aggressiveness degree was lower compared to the second year and there was no difference between males and females. However, males of the initial population of the second year had a higher aggressiveness degree than females. Intraspecific variation in a behavioral trait like aggressiveness can be explained by the spatiotemporal variation of selecting pressures (Sih et al., 2015; Wolf et Weissing, 2010) and sexual selection (Brown et al., 2006; Bubak et al., 2014). Aggressiveness is an important component for competitiveness (Riechert et Hall, 2000; Bolnick et al., 2003, 2011; Sih et al., 2012), variation of prey density might favor varying aggressiveness degrees accordingly. Such characteristics allow aggressive individuals to cope with environmental variations and get a better fitness. For instance, individuals of the desert spider *Agelenopsis aperta* Gertsch (Aranea: Agelenidae) differ in their aggressiveness depending on their habitat (Riechert et Hall, 2000). Namely, individuals were more aggressive in an environment with low resources. In a context where preys are scarce, aggressiveness seems valuable for survival. For *N. americanoferus*, the persistence of an intraspecific variation in aggressiveness might be an evolutionary advantage because it allows populations to thrive when environmental conditions are not optimal. Moreover, for the second year, we also observed inter sex differences in aggressiveness and the selection process worked better for males. Most insect species are under strong sexual selection on traits like aggressiveness because it allows males to win encounters against conspecific (Wcislo et Eberhard, 1989; Bubak et al., 2014). Moreover, aggressive individuals tend to have a higher attack rate and to explore more their environment than less aggressive one (Riechert et Hedrick, 1993; Réale et al., 2007; Michalko et al., 2021). It is likely that more aggressive individuals also have greater opportunity to encounter mates which could favor alleles responsible for it in natural populations.



Using aggressive agents for biological control could provide higher efficiency since aggressive individuals tend to have a higher attack rate than non-aggressive ones (Riechert et Hedrick, 1993; Michalko et al., 2021). However, predation intensity would probably also include intraspecific predation (i.e., cannibalism) and intraguild predation (IGP), this is toward beneficial organisms (Lucas, 2012; Michalko et al., 2021). For instance, in their artificial selection process on the diet, Dumont et al., (2017) observed that zoophagous lines of the mullein bug also displayed a higher cannibalism rate. Whether aggressive predators display higher cannibalism rate raises concerns about potential mass rearing. Although we were able to maintain low cannibalism rate in our rearing, the *N. americanoferus* density was low. Moreover, if aggressive biological control agent are used for field experiments, the question of intraguild predation is also to be evaluated since pest's natural control also relies on the activity of the guild members (Lucas, 2012). The question of intraguild predation has already been adressed in laboratory conditions with an experiment where aggressive and docile individuals from this selection experiment were used. Although this experiment is still unpublished, we were able to show that aggressive individuals were more aggressive than docile ones and that they also displayed more IGP. Furthermore, two last points need to be adressed : first, how long the aggressiveness degree of individuals released in fields will remain at a high level. The rearing condition provides food *ad libitum*, limits the intraspecific competition and constrains individuals to reproduce with mates with a similar aggressiveness degree. In an agroecosystem, individuals will compete with others for food, will potentially emigrate and reproduce with individuals with a lower aggressiveness degree. In these conditions, their aggressiveness degree might decrease after a few generation. And second, is it possible to breed an aggressive line in mass rearing for a long term without having to repeat the selection process for the entire rearing. Unpublished data from another experiment we have conducted using the aggressive line provides interesting insights to answer this concern. After five months without artificial selection, the aggressiveness degree of the aggressive line was still statistically similar to what it was before relaxing the selection pressure. Inbreeding could have preserved, or at least slowed down the loss of gains obtained by artificial selection. Moreover, despite aggressiveness has a low heritability, the aggressiveness degree of the aggressive lines rose in a few generation. Therefore, maintaining a high aggressiveness rate in colonies seems possible.

Either way, the answers to these questions will shape the logistics of rearing aggressive biological control agents as well as how they will be used.

## 2.5 Acknowledgment

Funding for this project has been provided in part through the AgriScience program-cluster on behalf of Agriculture, Agri-food Canada and was also supported by a NSERC discovery grant to Eric Lucas (RGPIN-2015-04995). We would like to thank Chiara Chelo and Laurence Bélanger for their support during the rearing. We also thank the editor and anonymous reviewers for their constructive comments on the manuscript.

## CHAPITRE 3

### WHEN THE AGGRESSIVENESS DEGREE MODIFIES IGP MAGNITUDE

Pierre Royer <sup>1,2</sup>, François Dumont <sup>2</sup>, Caroline Provost <sup>2</sup>, Kent Marcial Catubis <sup>3</sup> and Eric Lucas <sup>1</sup>

1 - Laboratoire de Lutte Biologique - Département des Sciences Biologiques - Université du Québec à Montréal- Case postale 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3P8

2 - Centre de recherche agroalimentaire de Mirabel - 9850, rue de Belle-Rivière, Mirabel, Québec, Canada J7N 2X8

3 - Cebu Technological University - Tuburan Campus, Tuburan, Cebu, Philippines

**Résumé :** Dans les agroécosystèmes, la prédation intraguilde (IGP) est une interaction écologique qui peut réduire l'efficacité des programmes de lutte biologique. L'agressivité étant corrélée à un taux d'attaque plus élevé, elle est soupçonnée d'influencer l'occurrence de l'IGP. Pour comprendre les conséquences d'une agressivité accrue sur l'IGP, nous avons sélectionné artificiellement deux lignées du prédateur généraliste *Nabis americanoferus* (une agressive et une docile). Nous avons émis l'hypothèse que l'IGP est positivement corrélé à l'agressivité. Des individus de *N. americanoferus* ont été placés individuellement en présence de la proie intraguilde (IGPrey) *Orius insidiosus*, et ce, soit en l'absence, soit en présence du troisième stade larvaire de *Lygus lineolaris*, ravageur représentant la proie extraguilde (XGPrey). Le taux d'attaque de *N. americanoferus* sur *O. insidiosus* a été enregistré pendant 15 minutes et IGP après 24 heures. Nous avons constaté que les individus agressifs ont un taux d'attaque et un IGP plus élevés que les individus dociles, même en présence de XGPrey. Alors que les individus dociles n'ont pas montré un fort IGP en l'absence de XGPrey, celui-ci a augmenté de manière significative lorsqu'ils ont été introduits. Nos résultats suggèrent que l'IGP est positivement corrélé à une forte agressivité. De plus, il semble que les individus dociles soient plus enclins à ajuster leur comportement en fonction des conditions environnementales. Enfin, les implications du degré d'agressivité pour la dynamique prédateur-proie sont discutées.

**Mots-clés :** Agressivité · Comportement animal · Lutte biologique · *Nabis americanoferus* · Prédation intragilde · Sélection artificielle

**Abstract :** In agroecosystems, intraguild predation (IGP) is an ecological interaction that can reduce the effectiveness of biological control programs. Since aggressiveness is correlated with a higher attack rate, it is suspected to influence IGP occurrence. To understand the consequences of increased aggressiveness on IGP, we used two artificially selected lines of the generalist predator, *Nabis americanoferus* (one aggressive and one docile). We hypothesized that IGP is positively correlated with aggressiveness. Individuals of *N. americanoferus* were tested individually with an intraguild prey (IGPrey), *Orius insidiosus*, and in the absence/presence of an extraguild prey (XGPrey), third instars of *Lygus lineolaris*. Following the introduction of *N. americanoferus*, the attack rate on *O. insidiosus* was recorded for 15 minutes. Then, after 24 hours, the IGP rate was calculated based on the number of dead IGPrey. We found that aggressive individuals attacked more often and displayed more IGP than docile ones (even in the presence of XGPrey). However, docile individuals did not display high IGP in the absence of XGPrey. Instead, IGP increased significantly when XGPrey were introduced, which is an unusual result. Our results suggest that IGP is positively correlated with high level of aggressiveness. Additionally, it seems that docile individuals are more prone to adjust their behavior according to environmental conditions (e.g., the XGPrey availability).

**Keywords :** Aggressiveness · Animal behavior · Artificial selection · Biological control · Intraguild predation · *Nabis americanoferus*.

### 3.1 Introduction

In agroecosystems, pests' natural control relies upon the dynamic interactions among predatory species (Crowder & Jabbour, 2014). While the outcome of these interactions can be modulated by environmental conditions (e.g., prey and predator density, structural complexity of the environment, voltinism) (Crowder & Jabbour, 2014), studies on animal behavior suggest that animal personality is among the major forces driving the ecological dynamic of ecosystems (Réale

et al., 2007; Sih et al., 2012). Animal personality describes the idea that most individuals display different but consistent and repeatable behaviors over time and context (Réale et al., 2007). Since there are intraspecific variations of animal personality, behavioral types can be placed along continuums such as the bold/shy continuum or the aggressive/docile continuum (Réale et al., 2007). This leads individuals within a species to behave differently when faced with similar conditions (Sih et al., 2004; Réale et al., 2007; Michalko et al., 2021).

Aggressiveness, which defines the readiness of an individual to display agonistic reactions toward others (Réale et al., 2007), is correlated with many other behaviors. For instance, aggressive individuals tend to further explore their environment (Verbeek et al., 1996), to attack more (Hedrick & Riechert, 1989; Yasuda et al., 2001), to be bolder (propensity to take risks) (Réale et al., 2007; Bell & Sih, 2007; Sih et al., 2012; Michalko et al., 2021), and to have a higher foraging rate in comparison to docile individuals (Pintor et al., 2009). They can also display wasteful killing (Maupin & Riechert, 2001) and are known to be less selective concerning prey (Michalko et al., 2021). In other words, two conspecific predators that differ in aggressiveness will not attack the same type of prey (Michalko et al., 2021). These characteristics give aggressive individuals a wider trophic niche than docile individuals (Michalko et al., 2021) and can make them more competitive for food acquisition (Bolnick et al., 2003, 2011; Sih et al., 2012). Aggressive individuals can, therefore, significantly alter the spatial and structural dynamics of populations within ecosystems (Michalko & Pekár, 2017; Michalko et al., 2021).

Since aggressive individuals behave differently in their environment compared to docile individuals, their interactions with other predators should also differ (Réale et al., 2007; Michalko & Řežucha, 2018). For instance, intraguild predation (IGP) is an interaction that could be influenced by the intraguild predators' (IGPredator) aggressiveness (Polis et al., 1989; Lucas, 2012; Sih et al., 2012). IGP is an agonistic interaction that occurs between competitors sharing a common resource, where one or both individuals are preying upon (or attacking) each other (Polis et al., 1989; Gagnon et al., 2011). This usually happens when prey are scarce, when preying upon the intraguild prey (IGPrey) represents no risks for the IGPredator (e.g., against larval instars or smaller predators), to defend feeding areas or to suppress a competitor (Polis et al., 1989; Lucas

& Maisonhaute, 2019). But attacking predators can lead to injuries, sublethal effects (e.g., physiological and behavioral changes) or death (Lucas, 2005; Lucas & Maisonhaute, 2019). Docile individuals, that are shy, more selective and risk-averse, are less likely to engage in IGP (Michalko & Řežucha, 2018). Moreover, in most cases, the presence of an extraguild prey (XGPrey) reduces the tendency of an IGPredator to attack an IGPrey (Rosenheim et al., 1995; Lucas et al., 1998; Brodeur & Rosenheim, 2000; N'óia et al., 2008; Lucas & Rosenheim, 2011). However, the consequences of interactions between prey availability and aggressiveness degree on the frequency of IGP are yet unknown.

To understand whether intraspecific variation in aggressiveness and XGPrey availability generate different IGP rates, we worked on a trio of sympatric hemipterans species involved in IGP interactions. The intraguild predator, *Nabis americanoferus* Carayon (Hemiptera : Nabidae), is a large-size omnivorous bug native to North America and the subject of growing attention for its use as a potential biocontrol agent (Perkins, 1971; Cabello et al., 2009; LaFlair, 2022; Dumont et al., 2023). The IGPrey is the Anthocorid *Orius insidiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae) and was chosen due to the numerous prey species it has in common with *N. americanoferus* such as aphids, thrips, mites, lepidopteran eggs, or young instars of bigger prey like mirids (Coll & Ridgway, 1995; Laflair, 2022). Finally, the XGPrey is the tarnished plant bug (TPB), *Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois (Hemiptera : Miridae), a pest that attacks more than 120 different types of crops such as tobacco, cotton, apples or strawberries (Young, 1986) and that is also a common prey of both the IGPrey and *N. americanoferus* (Coll & Ridgway, 1995; Laflair, 2022; Dumont et al., 2023).

The objectives of the study were i) to estimate the impact of docility/aggressiveness on the IGP magnitude of *N. americanoferus*, and ii) to evaluate the impact of the availability of XGPrey on the IGP magnitude of aggressive and docile individuals of *N. americanoferus*. The first hypothesis is that the IGP intensity is positively correlated with aggressiveness. The second hypothesis is that the IGP intensity will decrease in the presence of XGPrey both for aggressive and docile *N. americanoferus*, and that the reduction will be greater for docile individuals.

## 3.2 Materials and methods

### 3.2.1 Entomological material and artificial selection

To establish the colony of *N. americoferus* and begin the artificial selection, 219 individuals were collected from various regions of Quebec and Ontario (Canada) during the summer of 2019. The aggressiveness degree of each *N. americoferus* was assessed by using a fresh corpse of a conspecific stung on a needle. Stimuli were then induced by approaching the lure to alive conspecifics. Behavioral responses were then recorded and added to an ethogram comprising five behavioral responses. Each behavior had a value ranging from -2 to 2 (e.g., fleeing was equal to -2 and attacking the lure was 2). For each individual, three behavioral responses were observed to determine their position on the aggressive/docile continuum. A score of 6 indicated high aggressiveness, while conversely, a low score indicated docility (Royer et al., 2022). After having assessed the aggressiveness degree of every individual, docile individuals were separated from their aggressive counterpart to create two lines that were independently bred. The selection process was repeated for three generations for both lines (Royer et al., 2022). Then, due to a lack of individuals for the selection process requirements, the aggressiveness degree of both lines increased and decreased respectively through an inbreeding process (Royer et al., 2022). The present study used sixth-generation individuals of both lines after their aggressiveness degree differences had been statistically confirmed. For full information on the selection process, please refer to Royer et al. (2022). All lines were reared separately on eggplants *Solanum melongena* and were fed eggs of the flour moth, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae). The IGPrey and XGPrey were reared without artificial selection by the Centre de Recherche Agroalimentaire de Mirabel (CRAM). Livestock maintenance was carried out once a week and was maintained in laboratory standard abiotic conditions (25°C; 70% RH; 16L:8D).

### 3.2.2 Intraguild predation: Experimental design and data collection

The IGP intensity was evaluated in laboratory conditions (25°C; 60% RH; 16L:8D). Prior to the experiment, all *N. americoferus* were starved for 24 hours to stimulate their predatory behavior and to standardize their hunger state. They were placed individually in a plastic jar (8 cm x 8 cm x

6 cm) that contained a piece of lettuce, *Lactuca sativa* L., to provide a source of water. Thirty individuals from each line were individually tested. Individuals from the same line were separated into two groups: 15 of them were confronted to three IGPrey, whereas the other 15 had three IGPrey and five third instars of the XGPrey. Two other control treatments of 15 repetitions each were also carried out : one group with only three IGPrey and the other with three IGPrey and five third instars of the XGPrey. Specifically, the choice to use third instars of the XGPrey was made so that the nymphs were large enough that predation would only be carried out by *N. americana*. Following the introduction of the IGPrey and the XGPrey, the number of attacks by *N. americana* towards IGPrey was recorded for 15 minutes. Any behavior consisting of jumping and/or grabbing an IGPrey was considered an attack. The microcosm was then closed for 24 hours. After this period, the mortality of *N. americana*, the IGPrey and the XGPrey was evaluated.

When the experiment was conducted, we observed wasteful killings of IGPrey and XGPrey. Not all corpses were consumed or were partially consumed. This evaluation was made visually according to the aspect of the corpses. A corpse that was not consumed was as big as a living individual, whereas a partially consumed corpse had a ridged and flattened shape. Although these visual observations were not recorded, we included them in our discussion to help the understanding of the underlying process of the experiment.

### 3.2.3 Statistical analysis

The experiment included two types of response variables: the number of attacks made by *N. americana* towards the IGPrey and the mortality of both the IGPrey and the XGPrey. No *N. americana* were found dead after 24 hours. The two explanatory variables were the behavioral type of *N. americana* (i.e., aggressive or docile line) and the XGPrey availability. Results were analyzed with R software (R Core Team, 2020). A generalized linear model (GLM) following a binomial distribution was used for IGP, because the mortality rate was constrained between zero and five for the XGPrey and zero and three for the IGPrey. To fit with a binomial distribution, this part of the dataset had to be transformed by dividing the number of dead IGPrey by three and



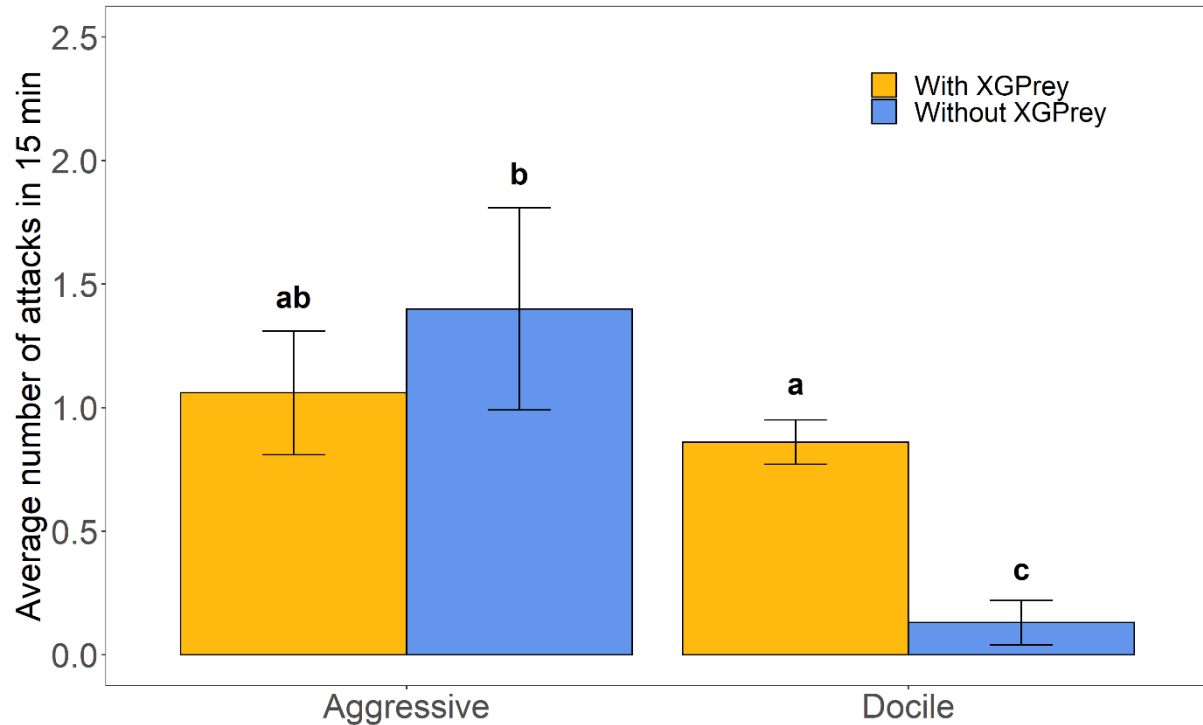
the number of dead XGPrey by five. Since the attack rate had no constrained values, it was analyzed with GLM model for Poisson distributed data. For every model, an interaction was used between the two explanatory variables.

### 3.3 Results

#### 3.3.1 Attack rate on the intraguild prey

In the absence of XGPrey, the attack rate of *N. americana* on the IGPrey was significantly higher for the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -2.35 \pm 0.74$ ;  $z\text{-value} = -3.17$ ;  $p\text{-value} = 0.001$ ) with an average of 1.4 ( $\pm 0.41$  s.e.) attacks per 15 min and 0.13 ( $\pm 0.09$  s.e.) attacks per 15 min, for the aggressive line and the docile line respectively (Figure 3.1). In the presence of XGPrey, the attack rate of *N. americana* on the IGPrey was not statistically different between the aggressive line and the docile line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.20 \pm 0.37$ ;  $z\text{-value} = -0.556$ ;  $p\text{-value} = 0.578$ ).

For the aggressive line, the presence of XGPrey did not have a significant influence on the attack rate ( $\beta \pm \text{s.e.} = -2.27 \pm 0.33$ ;  $z\text{-value} = -0.82$ ;  $p\text{-value} = 0.41$ ). However, in the presence of XGPrey, the attack rate of the docile line significantly increased ( $\beta \pm \text{s.e.} = 2.14 \pm 0.82$ ;  $z\text{-value} = 2.58$ ;  $p\text{-value} = 0.009$ ), as it went from 0.13 ( $\pm 0.09$  s.e.) attacks per 15 min to 0.86 ( $\pm 0.09$  s.e.) (Figure 3.1).



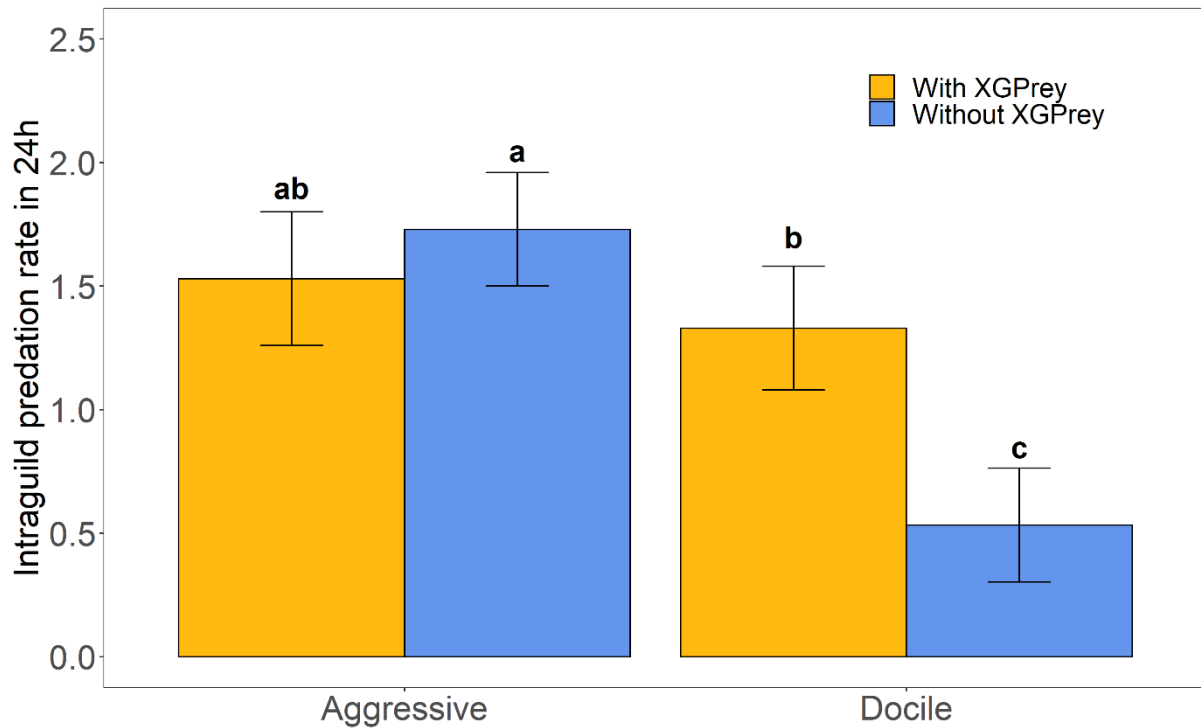
**Figure 3.1** Attack rate of the docile and the aggressive lines of *N. americana* towards the IGPrey (*O. insidiosus*) in 15 min, and depending on the presence (orange) or absence (blue) of XGPrey (TPB). Black lines refer to the standard errors. Letters represent statistically significant differences between the four treatments.

### 3.3.2 Intraguild predation intensity

In the absence of XGPrey, the IGP rate was significantly higher for the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -1.84 \pm 0.59$ ;  $z\text{-value} = -3.118$ ;  $p\text{-value} = 0.003$ ) with an average of 1.73 ( $\pm 0.23$  s.e.) IGPrey killed per day for the aggressive line and 0.53 ( $\pm 0.23$  s.e.) kills per day for the docile line (Figure 3.2). In the presence of XGPrey, the IGP rate of *N. americana* on the IGPrey was not statistically different between the aggressive and the docile line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.26 \pm 0.49$ ;  $z\text{-value} = -0.536$ ;  $p\text{-value} = 0.596$ ).

The presence of XGPrey did not significantly reduce IGP for the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.27 \pm 0.51$ ;  $z\text{-value} = -0.529$ ;  $p\text{-value} = 0.6$ ). However, for the docile line, in the presence of XGPrey, the

IGP rate significantly increased ( $\beta \pm \text{s.e.} = 1.57 \pm 0.78$ ;  $z\text{-value} = 2.02$ ;  $p\text{-Value} = 0.048$ ) as it increased from  $0.53 (\pm 0.23 \text{ s.e.})$  to  $1.33 (\pm 0.25 \text{ s.e.})$  (Figure 3.2).



**Figure 3.2** Intraguild predation rate (number of IGPrey killed) done by the docile and the aggressive lines of *N. americana* in 24 hours, and depending on the presence (orange) or absence (blue) of an XGPrey (*TPB*). Black lines refer to the standard errors. Letters represent statistically significant differences between the four treatments.

### 3.3.3 Mortality rate of the extraguild prey *Lygus lineolaris*

Individuals of the aggressive line killed an average of  $3.0 (\pm 0.33 \text{ s.e.})$  XGPrey and individuals of the docile line  $3.0 (\pm 0.33 \text{ s.e.})$ . There are no significant differences ( $\beta \pm \text{s.e.} = 0.54 \pm 0.40$ ;  $t\text{-value} = 1.34$ ;  $p\text{-value} = 0.19$ ) between the results of the two lines.

### 3.3.4 Mortality rate in control treatments

In the control treatments, one IGPrey died in the situation where they were alone and two where they were with the XGPrey. These results are significantly lower than the mortality rate found in the aggressive ( $\beta \pm \text{s.e.} = 3.98 \pm 0.85$ ;  $t\text{-value} = 4.68$ ;  $p\text{-value} < 0.0001$ ) and docile treatments ( $\beta \pm \text{s.e.} = 3.00 \pm 0.85$ ;  $t\text{-value} = 3.51$ ;  $p\text{-value} = 0.0007$ ). Similarly, two XGPrey were found dead in the control treatment. This result is significantly lower result than the mortality rate found in the aggressive ( $\beta \pm \text{s.e.} = 4.00 \pm 0.83$ ;  $t\text{-value} = 4.82$ ;  $p\text{-value} < 0.0001$ ) and docile treatments ( $\beta \pm \text{s.e.} = 4.54 \pm 0.83$ ;  $t\text{-value} = 5.42$ ;  $p\text{-value} < 0.0001$ ).

### 3.4 Discussion

Many authors have attempted to understand the role of aggressiveness within IGP interactions. In most cases, however, IGPredator species that either differ in size, life strategy, or where at least one of them is an invasive species, were compared (Polis et al., 1989; Lucas et al., 1998; Schausberger & Croft, 2000; Michalko & Pekár, 2017; Escudero-Colomar et al., 2019). By comparing artificially selected individuals of the same species for their aggressiveness and docility (Royer et al., 2022), we isolated aggressiveness and showed its positive correlation with IGP events. Our results support our first hypothesis that the IGP intensity is positively correlated with aggressiveness. In addition to a higher tendency for IGP, aggressive individuals attacked more often than docile individuals. On the contrary, our second hypothesis that the IGP would decrease in the presence of XGPrey was not supported, neither by aggressive nor by docile *N. americanus*. Indeed, the IGP intensity of the docile line increased in the presence of XGPrey, whereas for the aggressive line, IGP intensity remained similar regardless of the XGPrey availability. Finally, our experiment also supports the idea of behavioral syndrome, whereby some traits like aggressiveness are correlated with other behaviors (Sih et al., 2004), like a higher tendency for attacks and IGP.

On one hand, the introduction of XGPrey had no effect on IGP of the aggressive line, since IGP remained high. Past studies have also observed that IGP levels can remain constant regardless of XGPrey availability (Lucas et al., 1998). IGP often happens when the intraguild predator faces no

risk when preying upon the IGPrey, and given the size difference between *N. americana* and the IGPrey, this is likely the case (Lucas et al., 1998). Nevertheless, since the docile line did not demonstrate a high IGP rate when XGPrey were absent, the high IGP rate of the aggressive line in the presence of XGPrey cannot be explained by the low dangerousness of the IGPrey. Although one could hypothesize that the IGP propensity of aggressive predators is not dependent on XGPrey availability, it might not always be true. Indeed, among the different IGP scenarios when considering the XGPrey availability (Rosenheim et al., 1995; Lucas et al., 1998; Brodeur & Rosenheim, 2000; N'óia et al., 2008; Lucas & Rosenheim, 2011), one is that the IGP rate decreases only at high XGPrey density (Lucas et al., 1998). As it stands, further work is needed because our results cannot explain why IGP remained high for the aggressive line when XGPrey were present.

On the other hand, the unexpected results of the docile lines suggest that their IGP rate could be dependent on the XGPrey availability and also emphasize a higher propensity for behavioral adjustment than the aggressive line. Several hypotheses may justify IGP occurrence : to suppress a competitor, to defend territories, to consume an IGPrey that provides higher energetic value than the XGPrey, or because no alternative XGPrey are available (Polis et al., 1989; Lucas et al., 1998; Lucas, 2005). But, whereas IGP is generally mitigated or maintained with the introduction of XGPrey (Rosenheim et al., 1995; Lucas et al., 1998; Brodeur & Rosenheim, 2000; N'óia et al., 2008; Lucas & Rosenheim, 2011), the IGP rate of the docile line was 2.5 times higher in the presence of XGPrey and was also similar to the aggressive line. Although this scenario was theorized by Lucas & Rosenheim (2011) due to a recruiting effect of predators from increased prey availability, empirical support is lacking. Given our result, we formulate an aggressive-exacerbation hypothesis, where docile predators increase their aggressiveness and IGP tendency when in the presence of XGPrey.

Commonly, such behavioral adjustment occurs when individuals suffer from stress-inducing conditions (Ninkovic et al., 2013; Ahmad et al., 2015; Michalko & Řežucha, 2018; Zhang et al., 2019). Since aggressiveness is not a static state, it can increase or decrease following various causality links like starvation or fear (Réale et al., 2007; Ahmad et al., 2015). For instance, larvae and adults of *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera : Drosophilidae) that are classified as

phytophagous organisms, can become cannibalistic when they are starving (Ahmad et al., 2015). The hypothesis of a behavioral adjustment towards aggressiveness is also supported by our observations of XGPrey and IGPrey corpses. Similarly to the aggressive line (both with and without XGPrey), all XGPrey and IGPrey corpses were not consumed or were partially consumed (for the docile with XGPrey only), which suggests the occurrence of wasteful killing (Samu & Biro, 1993; Maupin & Riechert, 2001; Lang & Gsödl, 2003, Fantinou et al., 2008). Whether the aggressive-exacerbation hypothesis is valid or not, docile individuals appear to retain a greater propensity for behavioral adjustment than aggressive ones.

Since IGP is positively correlated with aggressiveness, it could negatively impact the IGPrey population by direct and also indirect effects. While direct effects are represented by lethal interactions, indirect effects could be the migration of IGPrey to other sites (Briggs & Borer, 2005) or the avoidance of sites already colonized by aggressive predators (Janssen et al., 1997; Ruzicka, 1998). By reducing the local predation pressure, this scenario could be beneficial to the pest population (Rosenheim et al., 1993). As a result, it could reduce the natural control of pests, which would increase the herbivory pressure and constrain the primary productivity of agricultural environments (Finke & Denno, 2005, 2006). From a biocontrol perspective, such negative top-down trophic cascades are to be avoided and should be studied prior to any release of aggressive generalist predators. Although docile individuals demonstrated high IGP rate in the presence of XGPrey, they also displayed low IGP when XGPrey were absent. In an agroecosystem, where the complexity of the environment is high compared to our experimental setup, it is likely that their IGP propensity and aggressiveness would remain low. Moreover, in the presence of XGPrey, docile predators killed similar numbers of prey to the aggressive line, which suggests that the ability to kill is not related to aggressiveness. From a biocontrol perspective, a challenge is ascertaining which behavioral type (i.e., aggressive or docile) would provide the most beneficial trade-off between efficiently controlling pest populations and increased IGP or interference with biocontrol services provided by already established predatory communities.

To conclude, aggressiveness and IGP are clearly linked, but not in a simplistic manner. IGP during XGPrey scarcity was expected to be much higher with aggressive individuals than with docile ones.

However, during XGPrey outbreaks, docile individuals might exhibit similar IGP interactions to the aggressive ones. The singular response of the docile line to XGPrey presence has not been previously described. Finally, it must be considered that, in strawberry crops, TPB are also preyed by larger predators than *N. americanoferus*, such as spiders and other hemipterans (Young, 1989). Since the difference in size between predators matters when considering IGP interactions (Lucas & Maisonhaute 2019), we can hypothesize that IGP field experiments with these artificially selected lines might provide results with a similar pattern (i.e., the aggressive line still has a higher IGP rate than the docile line) but with a lower IGP rate for both lines. If so, we might expect that the presence of aggressive predators would not drastically alter IGP occurrence.

### 3.5 Acknowledgment

Funding for this project has been provided in part through the AgriScience program-cluster on behalf of Agriculture, Agri-food Canada and was also supported by a NSERC discovery grant to Eric Lucas (RGPIN-2015-04995). We would like to thank Chiara Chelo for her help during the rearing, experiment set-up and data collection processes. We also thank Anaïs Douteur for her help during the rearing. Special thanks also to George Beaumont for his meticulous proofreading and help in improving the English writing of the manuscript.

## CHAPITRE 4

### BIOCONTROL AGENTS ARTIFICIALLY SELECTED FOR THEIR AGGRESSIVENESS PROVIDE BETTER CROP PROTECTION

Pierre Royer <sup>1,2</sup>, François Dumont <sup>2</sup>, Caroline Provost <sup>2</sup> and Eric Lucas <sup>1</sup>

1 - Laboratoire de lutte biologique - Département des sciences biologiques - Université du Québec à Montréal- Case postale 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal (Québec, Canada), H3C 3P8

2 - Centre de recherche agroalimentaire de Mirabel - 9850, rue de Belle-Rivière, Mirabel, Québec, J7N 2X8

**Résumé :** Dans les agroécosystèmes, l'efficacité des agents de biocontrôle pourrait être améliorée par la sélection artificielle de traits susceptibles de renforcer leur potentiel de lutte contre les ravageurs. L'objectif de cette étude était d'évaluer l'impact de populations sélectionnées artificiellement de la punaise omnivore, *Nabis americanoferus*, sur la punaise terne, *Lygus lineolaris*. Deux populations du prédateur ont été sélectionnées en fonction de leur agressivité, la première avec des individus très agressifs et la seconde avec des individus dociles. La première hypothèse était que, puisque les prédateurs agressifs affichent un taux d'attaque plus élevé, elle produira un meilleur contrôle des ravageurs et une meilleure protection des cultures que la lignée docile. La deuxième hypothèse stipulait que, lorsque deux espèces d'agents de lutte biologique sont utilisées conjointement, la présence d'au moins une population docile générera une synergie plus élevée entre elles. Les populations de *N. americanoferus* ont été lâchées dans une fraisière expérimentale, avec ou sans un second ennemi naturel intraguilde, l'Anthocorid, *Orius insidiosus*. Les résultats soutiennent la première hypothèse selon laquelle la lignée agressive génère un meilleur contrôle des ravageurs et une meilleure protection des cultures de fraises que la lignée docile mais seulement à faible densité de ravageurs. Concernant la deuxième hypothèse, seule l'association avec la lignée docile était efficace en présence d'Anthocoridés et d'une forte densité de ravageurs. Notre étude a montré que la sélection



artificielle de l'agressivité a un grand potentiel pour améliorer l'efficacité des programmes de lutte biologique.

**Mots-clés :** Écologie comportementale · *Lygus lineolaris* · *Nabis americanoferus* · Personnalité animale · Risque de prédation · Sélection artificielle

**Abstract :** In agroecosystems, the efficiency of biocontrol agents could be improved through the artificial selection of specific traits that would enhance their efficiency. The aim of the present study was to evaluate the impact of artificially selected populations of the omnivorous predatory bug, *Nabis americanoferus*, on the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris*, in strawberry production. Two populations of the predator were selected according to their aggressiveness, the first one with highly aggressive individuals and the second one with docile individuals. The first hypothesis was that, since aggressive predators display a higher attack rate, the aggressive line will display a higher pest control and a better crop protection than the docile line. The second hypothesis was that, when two biocontrol agents species are used conjointly, the presence of at least one docile population will generate a higher synergy between both natural enemies species. The *N. americanoferus* populations were released in an experimental strawberry field, with or without a second intraguild natural ennemy, the Anthocorid, *Orius insidiosus*. Results support the first hypothesis that the aggressive line generates a better pest control and a better strawberries crop protection than the docile line but only at low pest density. Concerning the second hypothesis, only the association with the docile line was effective in the presence of Anthocorid and a high pest density. Our study showed that the artificial selection of aggressiveness has a great potential to improve the efficacy of biocontrol programs.

**Keywords :** Animal personality · Artificial selection · Behavioral ecology · *Lygus lineolaris* · *Nabis americanoferus* · Predation risk,

## 4.1 Introduction

The tarnished plant bug (TPB), *Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois (Hemiptera: Miridae) is a major pest native from to North America. Economic losses related to its presence have been recorded in more than 120 different agricultural crops (Young, 1986). In conventional pest management, populations of TPB are maintained under the economic threshold mainly by with the use of pyrethroids (Carroll et al., 2016; Scott and Snodgrass, 2000). However, in organic pest management, efficient options are limited. Although TPB are known to be preyed upon by numerous generalist predators such as predatory bugs, spiders or parasitoids (Young, 1989; Arnoldi et al., 1991; Pickett et al., 2017), there are no effective biocontrol agents commercialized. One of the possible solutions to this problem lies in the artificial selection of specific traits likely to improve the efficacy of biocontrol agents (Lommen et al., 2017; Dumont et al., 2017, 2018a; Lirakis and Magalhães, 2019; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020). In the case of TPB, Dumont et al. (2018a) suggested that selecting omnivorous predators based on their aggressiveness degree could improve control potential by increasing their level of zoophagy.

Aggressiveness is an agonistic behavior expressed towards other individuals (Réale et al., 2007) and is a trait that is possible to artificially select (Royer et al., 2022). Aggressive predators usually have a higher attack rate than docile ones (Hedrick and Riechert, 1989; Riechert and Hedrick, 1993; Yasuda et al., 2001; Michalko et al., 2021), a higher foraging rate (Pintor et al., 2009), a higher propensity to take risks (i.e., curiosity and exploration) (Verbeek et al., 1996; Réale et al., 2007; Kortet et al., 2014) and they are also less selective concerning prey (Michalko et al., 2021). These characteristics give aggressive individuals a wider trophic niche than docile ones (Michalko et al., 2021) and make them more competitive for food acquisition than non-aggressive individuals (Bolnick et al., 2003, 2011; Sih et al., 2012). It has also been shown that aggressive individuals can display wasteful killing (Maupin and Riechert, 2000) a highly valuable trait for biological control since pest control would not be limited by predator satiety.

One the other side of the aggressiveness continuum, docile predators could also provide useful characteristics. Docile individuals are shyer, more selective (Michalko and Řežucha, 2018) and less

likely to engage in intraguild predation interaction with competitors (Michalko and Řežucha, 2018; unpublished data Royer et al., 2022). Consequently, the association between docile predators and other natural enemies may limit detrimental intraguild interactions and potentially generate synergy.

This field study aims to compare the effectiveness of pest control and crop protection achieved by artificially selected predators based on their aggressiveness or docility. The crop under study is the organic strawberry. We used artificially selected lines of *N. americanoferus* (docile and aggressive), a natural omnivorous predator of TPB that has been gaining growing interest for several years (Perkins, 1971; Cabello et al., 2009; Dumont et al., 2018; LaFlair, 2022; Dumont et al., 2023)). Both species are found in the same agricultural system and emerge almost synchronously in spring (Perkins, 1971; Braman et al., 1984; LaFlair, 2022). To assess the effect of the aggressiveness degree of *N. americanoferus* on their synergy with other natural enemies, another intraguild predator of the TPB, the Anthocorid, *Orius insidiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae) was also released. We hypothesized that 1) aggressive predators will generate a higher level of pest control and crop protection than the docile line and, 2) the docile line will generate a higher synergy with the other predator (the Anthocorid) than aggressive ones.

## 4.2 Materials and methods

### 4.2.1 Entomological material and artificial selection

To establish the *N. americanoferus* colony and begin the artificial selection, 219 individuals were collected from various regions of Quebec and Ontario (Canada) in 2020 and 357 individuals in 2021. After having quantified the aggressiveness degree of every individual, aggressive and docile individuals were separated and put into reproduction. The selection process was repeated for eight months in both years. The present study used individuals of both lines once their distinction in terms of aggressiveness degree was statistically certified. For full information on the selection process, please refer to Royer et al. (2022). Each individual was reared on eggplants *Solanum melongena* and fed with eggs of the flour moth, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae). The other species, the Anthocorid, came from the rearing of the Centre de Recherche

Agroalimentaire de Mirabel (CRAM). Livestock maintenance was carried out once a week and maintained in standard abiotic conditions (25°C, 70% humidity, 16L : 8D).

#### 4.2.2 Experimental design

This study was conducted during the summers of 2020 and 2021 in two different strawberry fields (Localisation 2020 : 45.63N, -74.08W; Localisation 2021 : 45.49N, -74.13W) of the Laurentides region of Québec (Canada). For each field, 960 strawberry plants were planted in the last week of May. Strawberry plants were distributed over 60 plots of 16 plants each. Each plot was spaced 10 m apart. Five groups of 12 plots were created and one of the following predator compositions was released per group: 1) eight aggressive *N. americanoferus*, 2) eight aggressive *N. americanoferus* and 25 Anthocorid, 3) eight docile *N. americanoferus*, 4) eight docile *N. americanoferus* and 25 Anthocorid, 5) control treatment without any predator release. For both summers, three releases were made at the rate of one every two weeks from July 28<sup>th</sup> for summer 2020 and July 22<sup>nd</sup> for summer 2021. In each plot, three great mulleins, *Verbascum thapsus*, were also planted to favor the retention of *N. americanoferus* in the plots and extend its activity period. Since plots were not covered by cages, they were not arranged in a random way because we wanted to limit the contamination of plots with individuals with a different aggressiveness degree. However, following the result of the first summer, we decided to arrange the plots in a randomly for the second summer. It was done this way because no contamination occurred in plots of the first year.

#### 4.2.3 Data collection

The number of TPB was calculated through a weekly beating of three strawberry plants per plot from the moment they were able to withstand the process without damage (from July 15<sup>th</sup> to October 12<sup>th</sup> the first summer and from July 16<sup>th</sup> to October 1<sup>st</sup> the second summer). From September, a close inspection of the leaves of one mullein per plot was also carried out. The number of *N. americanoferus* found in each plot was also counted. The number of marketable strawberries was calculated by harvesting each strawberry during the production period (one harvest per week at the beginning of the season and two at the end). The condition of the

strawberries (marketable or not) was assessed in the laboratory on the basis of the presence of damage linked to TPB activity.

To ensure that the aggressiveness degree of the released individuals corresponded to what they were assigned, all individuals used for the first release of each summer were subjected to an evaluation of their aggressiveness degree the day before they were released. Then, to evaluate the persistence of a high aggressiveness degree and follow the potential displacement of individuals among plots, another aggressiveness degree evaluation was conducted each summer at the end of the experiment. To do so, two *N. americanoferus* were collected from each plot (n = 120). For more details on the aggressiveness degree evaluation, please refer to [Royer et al. \(2022\)](#).

#### 4.2.4 Statistical analysis

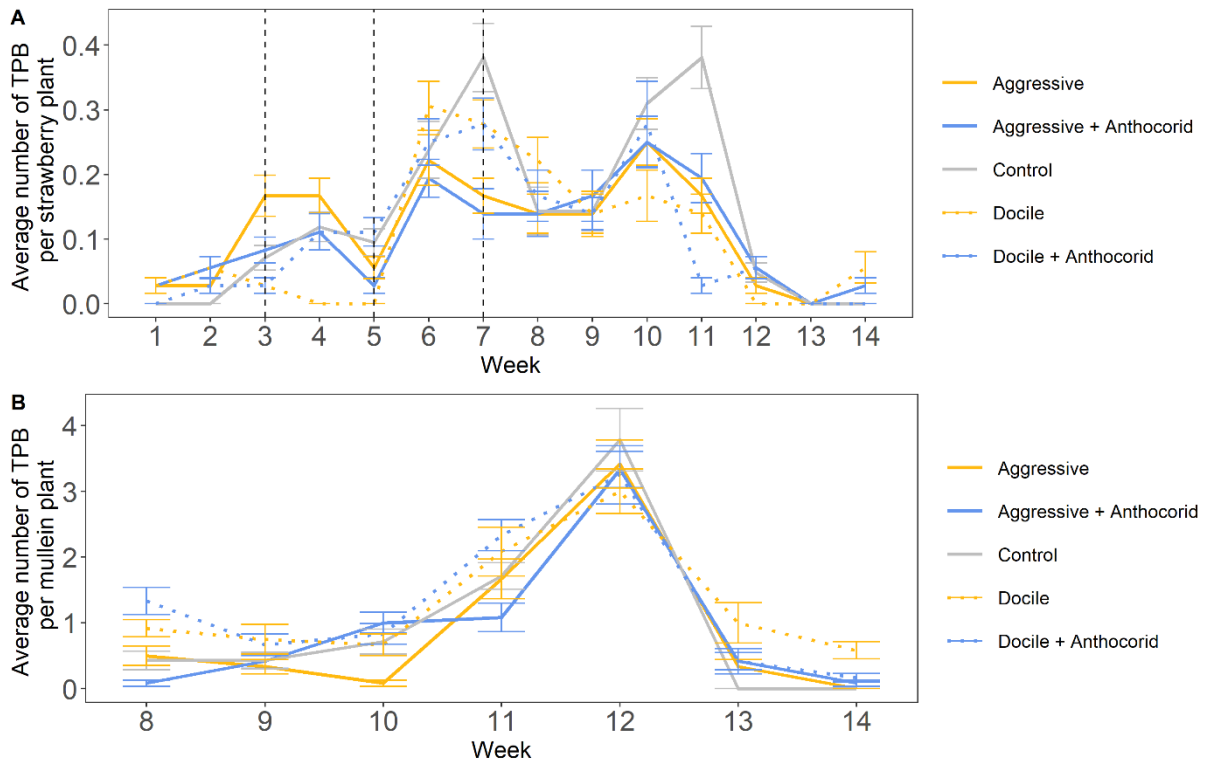
The response variables were the number of TPB found in plots and the number of marketable strawberries (not damaged by TPB). As these were repeated measures, the statistical analysis of the number of TPB found has been conducted with generalized linear mixed models (GLMER) for a Poisson distribution. The average percentage of marketable strawberries harvested per plot was also analyzed with a GLMER but with a binomial distribution. Explanatory variables were the aggressiveness degree of the *N. americanoferus* used (i.e., aggressive or docile) and the presence/absence of Anthocorid. Each predator combination was compared and an interaction was also made between both explanatory variables. For the aggressiveness degree of *N. americanoferus*, results have been analyzed with a generalized linear model following a quasi-binomial distribution. To fit with this model, all data were transformed so their distributions were ranged between 0 and 1. All results and figures were produced with R software ([R Core Team, 2020](#)).

## 4.3 Results

### 4.3.1 Control of *Lygus lineolaris* and dynamics of its population

#### 4.3.1.1 Summer 2020 (low TPB density)

The first summer, the TPB population had two major demographic peaks on strawberry plants, the first on the August 28<sup>th</sup> and the second on the September 23<sup>th</sup> (Figure 4.1.A). On the mullein, one peak was found on the September 28<sup>th</sup> (Figure 4.1.B). Moreover, 80.79% ( $\pm 3.56$  s.d) of the *N. americanoferus* and 61.37% ( $\pm 5.81$  s.d.) of the TPB were found on the mullein.



**Figure 4.1** Dynamics of TPB populations on strawberry plants (A) and on mullein plants (B) during the summer of 2020. Solid lines refer to plots with the aggressive line (except for the solid grey line that corresponds to the control treatment) whereas dotted lines refer to the docile line. Orange lines signal the absence of Anthocorid whereas blue lines signal its presence. Black dashed lines refer to the week when releases of *N. americanoferus* were done. Vertical bars refer to the

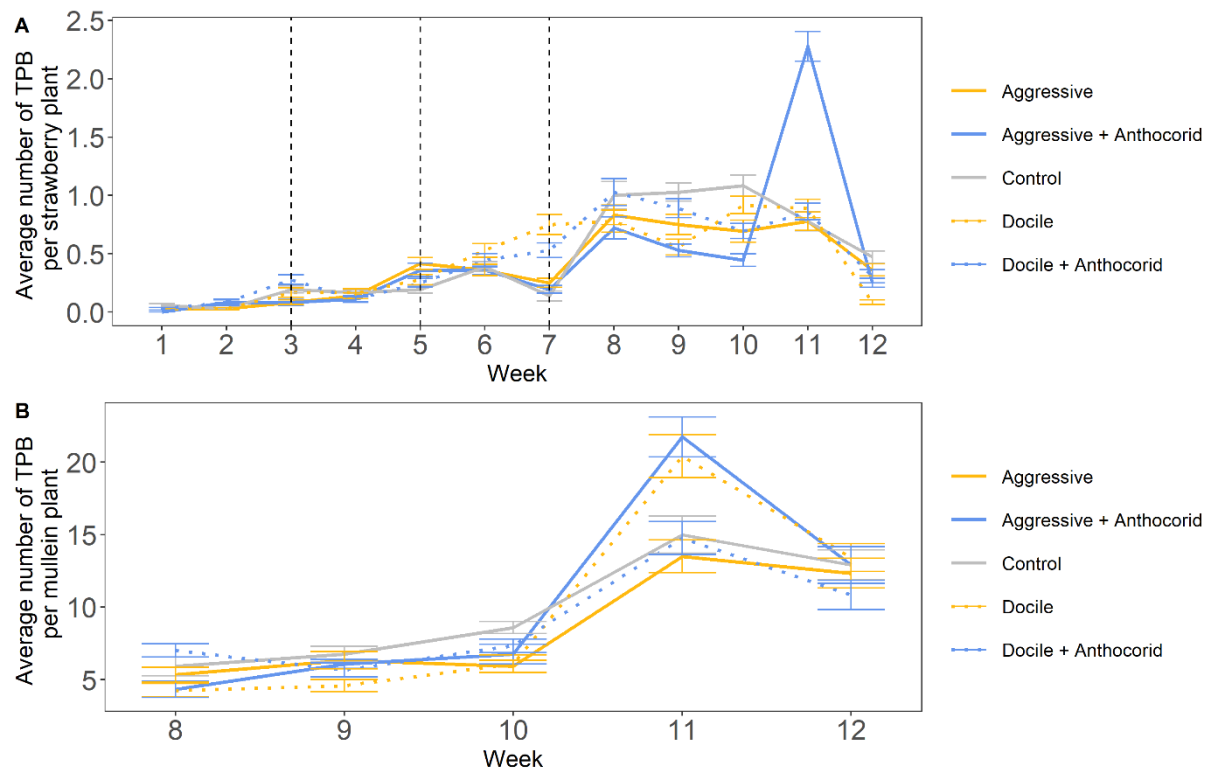
standard error. The first week corresponds to July 15<sup>th</sup> while the last was the week of October 12<sup>th</sup>.

On strawberry plants, the average number of TPB found per plant was 0.11 ( $\pm 0.03$  s.e.) for the aggressive line and 0.10 ( $\pm 0.03$  s.e.) for the docile line without Anthocorid. In the presence of Anthocorid, the average was 0.10 ( $\pm 0.03$  s.e.) and 0.10 ( $\pm 0.03$  s.e.), for the aggressive and docile lines respectively. Both lines produced similar results concerning the control of TPB ( $\beta \pm$  s.e. =  $0.02 \pm 0.19$ ; z-value = 0.10; p = 0.92). Results were also alike when considering the absence or presence of Anthocorid ( $\beta \pm$  s.e. =  $0.07 \pm 0.19$ ; z-value = 0.38; p = 0.69).

On mullein plants, the average number of TPB found per plant was 0.90 ( $\pm 0.12$  s.e.) and 1.28 ( $\pm 0.12$  s.e.) respectively for the aggressive and docile lines without Anthocorid. In the presence of Anthocorid, the average number of TPB was 0.91 ( $\pm 0.1$  s.e.) and 1.28 ( $\pm 0.12$  s.e.) for the aggressive and docile lines respectively. Significant differences on the average number of TPB were found between the aggressive and the docile lines, with a higher number of TPB in the docile treatment ( $\beta \pm$  s.e. =  $0.34 \pm 0.15$ ; z-value = 2.27; p = 0.02). Concerning the presence/absence of Anthocorid, there were no statistical differences ( $\beta \pm$  s.e. =  $-0.01 \pm 0.16$ ; z-value = -0.08; p = 0.93).

#### 4.3.1.2 Summer 2021 (high TPB density)

The second summer, no demographic peaks of TPB was detected on strawberry plants (Figure 4.2.A) but there was one on the mullein on the September 22<sup>th</sup> (Figure 4.2.B). Moreover, 44.15% ( $\pm 4.97$  s.d.) of the *N. americanoferus* and 75.77% ( $\pm 2.07$  s.d.) of the TPB were found on the mullein. Additionally, compared to the first summer, there were about 4.3 times more TPB on strawberry plants and about 9 times more on mullein. Finally, nearly 4.1 times more *N. americanoferus* were found on strawberry plants the second summer compared to the first.



**Figure 4.2** Dynamics of TPB populations on strawberry plants (A) and on mullein plants (B) during the summer of 2021. Solid lines refer to plots with the aggressive line (except for the solid grey line that corresponds to the control treatment) whereas dotted lines refer to the docile line. Orange lines signal the absence of Anthocorid whereas blue lines signal its presence. Black dashed lines refer to the week when releases of *N. americana* were done. Vertical bars refer to the standard error. The first week corresponds to July 16<sup>th</sup> while the last was the week of October 1<sup>st</sup>.

On strawberry plants, the average number of TPB found per plant was respectively 0.39 ( $\pm 0.06$  s.e.) and 0.43 ( $\pm 0.06$  s.e.) for the aggressive and docile lines without Anthocorid. In the presence of Anthocorid, the average was 0.45 ( $\pm 0.07$  s.e.) and 0.46 ( $\pm 0.06$  s.e.), for the aggressive and docile lines respectively. Concerning the TPB control, no statistical differences between lines were found ( $\beta \pm \text{s.e.} = 0.01 \pm 0.1$ ; z-value = 0.15; p = 0.88) nor were there any when Anthocorid were present/absent ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.13 \pm 0.1$ ; z-value = -1.31; p = 0.19).

On the mullein, the average number of TPB found was 10.35 ( $\pm 0.56$  s.e.) and 9.75 ( $\pm 0.59$  s.e.) respectively for the aggressive and docile lines without Anthocorid. In the presence of Anthocorid,

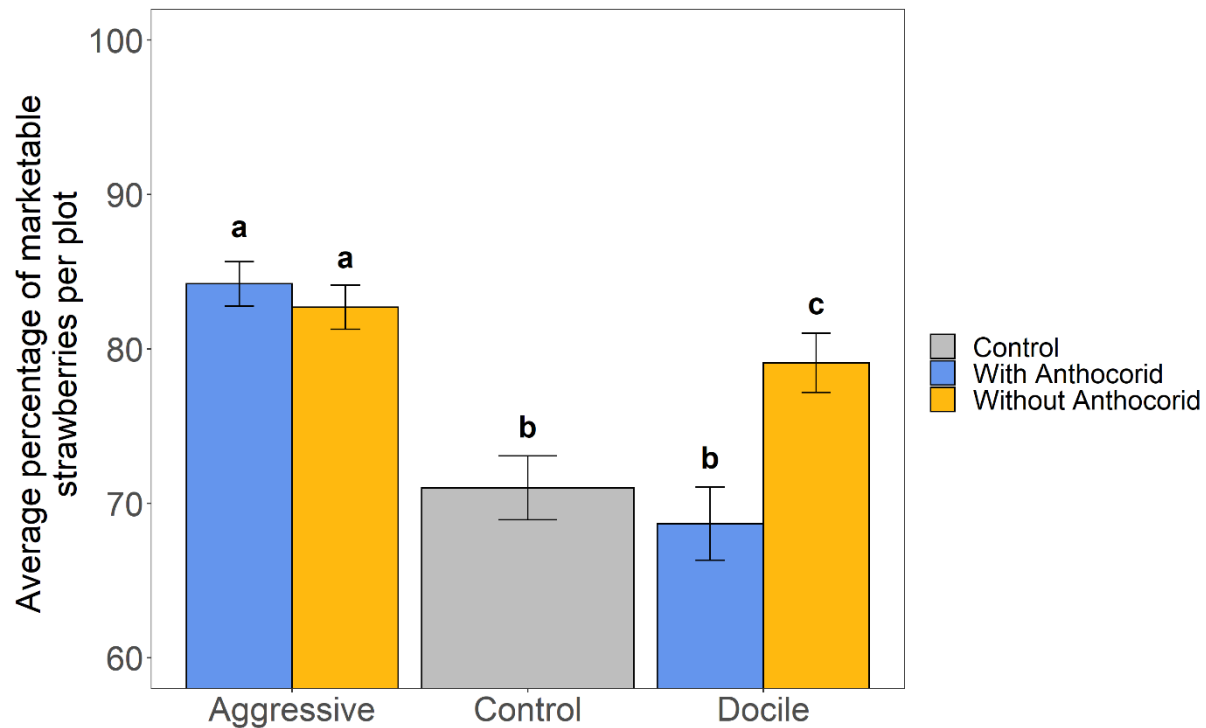


the average number of TPB found was 10.36 ( $\pm 0.61$  s.e.) and 9.11 ( $\pm 0.4$  s.e.) for the aggressive and docile lines respectively. For this summer, the association of docile *N. americana* and Anthocorid led to a significantly lower number of TPB in the mullein when compared to the aggressive line with Anthocorid ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.12 \pm 0.05$ ; z value = -2.19; p = 0.02). All other comparisons were alike in terms of the average number of TPB found.

#### 4.3.2 Marketable strawberries (crop production)

##### 4.3.2.1 Summer 2020

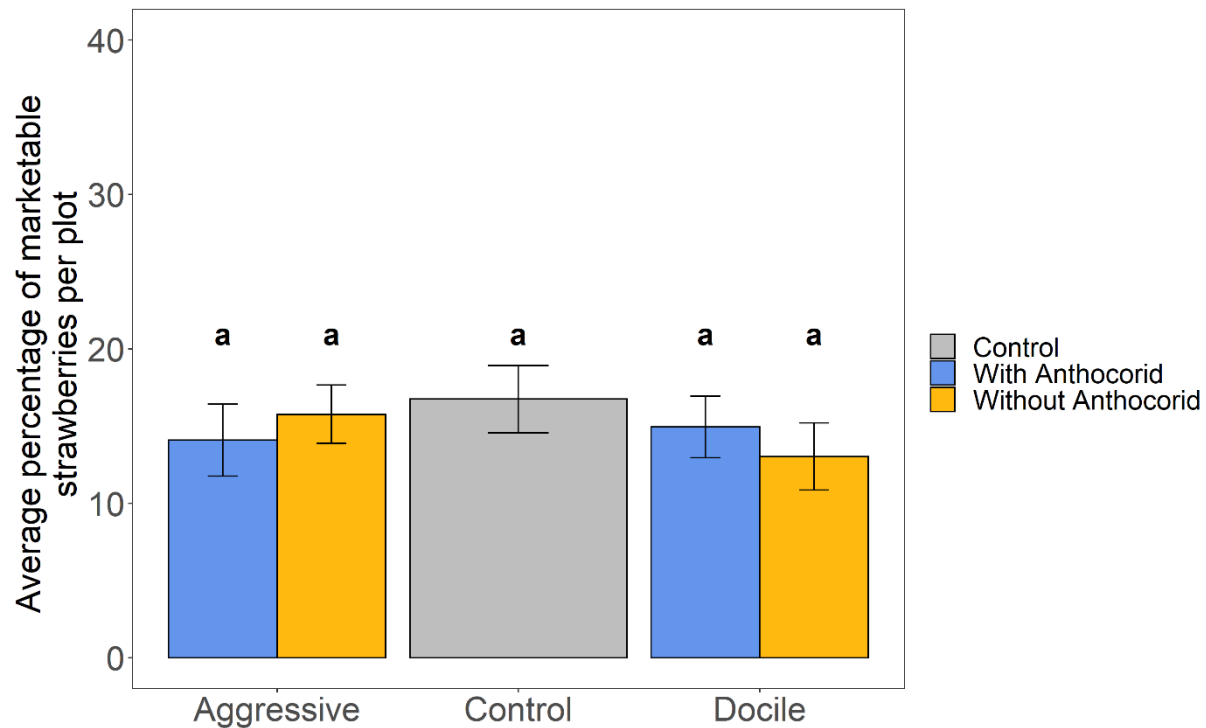
The first summer, the average percentages of marketable strawberries per plot was respectively 82.7% ( $\pm 1.14\%$  s.e.) and 79.09% ( $\pm 1.91\%$  s.e.) for the aggressive and docile lines without Anthocorid (Figure 4.3). In the presence of Anthocorid, the average was 84.21% ( $\pm 2.37\%$  s.e.) and 68.68% ( $\pm 2.37\%$  s.e.), for the aggressive and docile lines respectively (Figure 4.3). There was a significantly lower percentage of marketable strawberries per plot for the docile line when compared to the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -1.78 \pm 0.41$ ; z-value = -4.37; p < 0.0001). For the aggressive line, the presence or absence of Anthocorid did not have a statistically significant impact on the average percentage of marketable strawberries per plot ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.43 \pm 0.47$ ; z-value = -0.91; p = 0.358). However for the docile line without Anthocorid, the average percentage of marketable strawberries per plot was significantly higher than in the presence of Anthocorid ( $\beta \pm \text{s.e.} = 1.21 \pm 0.56$ ; z-value = 2.17; p = 0.03).



**Figure 4.3** Comparison of the average percentages of marketable strawberries found per plot for the different predator combination released in the 2020 strawberry field. Control refers to plots without any release of individuals. Blue bars refer to plots where Anthocorid were also introduced. Orange bars refer to plots without any release of Anthocorid. Vertical bars refer to the standard error. Letters refer to statistical differences between treatments.

#### 4.3.2.2 Summer 2021

The second summer, the average percentage of marketable strawberries per plot was respectively 15.76% ( $\pm 1.89\%$  s.e.) and 13.03% ( $\pm 2.17\%$  s.e.) for the aggressive and docile lines without Anthocorid (Figure 4.4). In the presence of Anthocorid, the average was 14.08% ( $\pm 2.33\%$  s.e.) and 14.94% ( $\pm 2.01\%$  s.e.), for the aggressive and docile lines respectively (Figure 4.4). There were no statistical differences between treatments, neither for the aggressive degree ( $\beta \pm \text{s.e.} = 0.10 \pm 0.45$ ; z-value = 0.22; p = 0.82) nor for the presence/absence of Anthocorid ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.11 \pm 0.47$ ; z-value = -0.24; p = 0.81).



**Figure 4.4** Comparison of the average percentages of marketable strawberries found per plot for the different predator combination released in the 2021 strawberry field. Control refers to plots without any release of individuals. Blue bars refer to plots where Anthocorid were also introduced. Orange bars refer to plots without any release of Anthocorid. Vertical bars refer to standard error. Letters refer to statistical differences between treatments.

#### 4.3.3 Comparison of the aggressiveness degree of *Nabis americanoferus*

##### 4.3.3.1 Summer 2020

Before the first release in the field, the aggressiveness degree of the docile line was significantly lower than the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -1.42 \pm 0.18$ ;  $t\text{-value} = -7.84$ ;  $p < 0.0001$ ). Eleven weeks after the first release, the aggressiveness degree of individuals retrieved from docile and aggressive plots were still respectively docile and aggressive ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.23 \pm 0.14$ ;  $t\text{-value} = -1.57$ ;  $p = 0.16$ ). Moreover, the aggressiveness degree of the docile line was still significantly lower than the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.55 \pm 0.24$ ;  $t\text{-value} = -2.28$ ;  $p = 0.02$ ). Concerning the *N. americanoferus* found in the control treatment, their aggressiveness degree was similar to that of

the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = 0.20 \pm 0.28$ ;  $t\text{-value} = 0.73$ ;  $p = 0.46$ ) but significantly higher than that of the docile line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.75 \pm 0.29$ ;  $t\text{-value} = -2.56$ ;  $p = 0.01$ ).

#### 4.3.3.2 Summer 2021

Before the first release in the field, the aggressiveness degree of the docile line was significantly lower than the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.91 \pm 0.21$ ;  $t\text{-value} = -4.35$ ;  $p < 0.0001$ ). Nine weeks after the first release, the aggressiveness degree of individuals retrieved from docile and aggressive plots were still respectively docile and aggressive ( $\beta \pm \text{s.e.} = 0.01 \pm 0.14$ ;  $t\text{-value} = 0.55$ ;  $p = 0.95$ ). Moreover, the aggressiveness degree of the docile line was still significantly lower than the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.49 \pm 0.21$ ;  $t\text{-value} = -2.35$ ;  $p = 0.02$ ). Concerning the *N. americanoferus* found in the control treatment, their aggressiveness degree was similar to that of the aggressive line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.29 \pm 0.24$ ;  $t\text{-value} = -1.25$ ;  $p = 0.21$ ) and also similar to that of the docile line ( $\beta \pm \text{s.e.} = -0.19 \pm 0.24$ ;  $t\text{-value} = -0.79$ ;  $p = 0.43$ ).

#### 4.4 Discussion

The TPB population densities observed were radically different between both years. In the summer of 2021, there were 4.3 times more TPB on strawberry plants and up to 9 times more in mullein plants. The average percentage of marketable strawberries per plot was also 5.2 times lower for the second summer. Due to these differences, results of both years will be discussed separately. Furthermore, since the control treatment contained *N. americanoferus* for both years, it could no longer be considered representative of the variable « absence of *N. americanoferus* ».

The first hypothesis was that aggressive *N. americanoferus* would have a higher attack rate leading to improved TPB control. At low TPB density (in 2020), aggressive *N. americanoferus* were more effective than docile ones in controlling TPB but only on the mullein. However, at high TPB density (in 2021), there were no differences between lines. Therefore, our first hypothesis is supported, but only at low TPB density.

Two hypothesis may explain these differences in direct control (i.e., pest density) of TPB populations between docile and aggressive *N. americanoferus* in the field. The first hypothesis lies

in the distribution of *N. americana* and TPB among host plants. Indeed, the predation risk is sometimes associated with a shift of prey towards food resources that provide less energy per unit consumed, but are safer for their survival (Abrams and Schmitz, 1999; Rothley et al., 1997; Schmitz et al., 1997; Schmitz, 1998; Peacor and Werner, 2001; Danner and Joern, 2003). In our study, the safer resource is the mullein. On strawberry plants, TPB mainly attack flowers and fruits, which increases and concentrates the risk of predation on specific areas of the plant. On the other hand, on the mullein, this risk is much more diffuse since the plant can be 2 or 3 times bigger than a strawberry plant and all its aerial parts are consumed. Moreover, unlike strawberry plants, the mullein is a highly pubescent plant, a physical characteristic known to interfere with predation (Lucas et al., 2004). For the TPB the benefit is twofold, since in addition to reducing the risk of predation, this anti-predator behavior also provides a dilution effect (Foster and Treherne, 1981; Turner and Pitcher, 1986; Lucas and Brodeur, 2001). Nonetheless, the larger TPB aggregation on the mullein (61% of them were found on the mullein with low TPB density) may explain why nearly 81% of *N. americana* were also recovered on this plant. Under these conditions, the probability of prey-predator interactions remains higher and the higher attack rate of the aggressive line probably resulted in better TPB control. A second hypothesis lies in the period when the mullein beating was conducted. Indeed, the beating of mullein began in September, a time when temperatures and photoperiod are already in decline. This is also the period when insects become more vulnerable as they decrease their activities and focus on gaining and conserving energy for winter diapause (Tauber and Tauber, 1981; Villavaso and Snodgrass, 2004; Turnock and Fields, 2005). In both scenarios (i.e., increased probability of prey-predator interactions and increased prey vulnerability), differences in TPB control on mullein may reflect differences in direct predation potential between the docile and the aggressive lines.

At low TPB density (in 2020), although no significant differences in TPB control could be detected on strawberry plants, the differences in marketable strawberry yields reflected an indirect effect of the presence of aggressive *N. americana* on TPB feeding behavior. Such indirect effect could be explained through the theory of the landscape of fear (Bleicher, 2017). That is, in their environments, preys must continuously assess its dangerousness regarding predators, and make decisions accordingly to the risk of predation. Furthermore, reduced plant consumption by prey

is one consequence of the predation risk (Bernays, 1997; Schmitz et al., 1997; Schmitz, 1998; Danner and Joern, 2003; Hermann and Thaler, 2014; Kaplan et al., 2014). For instance, Kaplan et al. (2014) found an average decrease in herbivory of 24% by the tobacco sphynx, *Manduca sexta* L. (Lepidoptera: Sphingidae), the cabbage looper, *Trichoplusia ni* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) and the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae), when subjected to the risk of predation by the soldier bug, *Podisus maculiventris* Say, (Hemiptera: Pentatomidae). Similarly, Hermann and Thaler (2014) observed an average decrease in herbivory of 29% by *L. decemlineata* when subjected to the predation risk of *P. maculiventris*. Lucas and Alomar (2002) and Lucas et al. (2009) even observed an increase in the larval developmental duration of *Macrolophus caliginosus* Wagner (Hemiptera: Miridae) when subjected to the risk of intraguild predation by *Dicyphus tamaninii* Wagner (Hemiptera: Miridae), probably due to a reduction of food intake.

The second hypothesis was that, when two biocontrol agents species are used conjointly, the presence of at least one docile population would enhance their synergy. However, our results do not fully support it. Although at high TPB density, the association between docile *N. americoferus* and the Anthocorid led to the lowest TPB density in mullein, at low TPB density, it was in its absence that the docile line led the highest yield of marketable strawberries.

Whether at low or high TPB densities, aggressive *N. americoferus* also appear to have a greater propensity for dispersion. During the first and second summer, the control treatments were contaminated with *N. americoferus* that had an aggressiveness degree statistically similar to the individuals selected to be aggressive. Although there was a 10 meters separation between plots, it was indeed aggressive individuals from our releases (or their offsprings) that were found in the control treatment since the average aggressiveness of wild *N. americoferus* is lower than those from our rearing (Royer et al., 2022). Furthermore, the aggressiveness degree of *N. americoferus* found in the other treatments was similar to that with which they were introduced. This can be interpreted in two ways : first, aggressive *N. americoferus* are more mobile than docile ones, echoing what is already known about the behavior of aggressive individuals (Réale et al., 2007). But also that when they do move, they colonize environments still devoid of conspecifics, as no

significantly different variation in the degree of aggressiveness was detected in the plots of the other treatments. From a biocontrol perspective, it may be an advantage since it could limit detrimental interaction between predators (e.g., intraguild predation) and allow a better dispersion of predators within fields. If alternative resources are present (Heithaus, 2001; Thompson and Gese, 2007), some predators will avoid areas already colonized by conspecifics (Janssen et al., 1997; Ruzicka, 1998) while others, already present, will migrate to conspecific-free sites (Briggs and Borer, 2005).

Despite having followed similar introduction conditions for *N. americanoferus* in both summers, yields were very different from one year to the next, with a decrease in marketable strawberries by a factor of about five at high TPB density. Although this decrease could be explained by the greater number of TPB that summer, the result would be unsatisfactory from a producer's point of view. Nonetheless, results provided by the aggressive line remain encouraging and two major points should be retained for subsequent studies or be followed by producers. First, aggressive *N. americanoferus* are the individuals to prioritize because their actions produce both lethal and sub-lethal effects superior to docile ones. In addition, the aggressiveness degree of aggressive individuals remained high throughout the production period. It also seems that they have a better spatial distribution which limits the intraspecific competition. And secondly, since the presence of the Anthocorid did not increase the marketable yield for the aggressive line, it should no longer be included in addition to aggressive predators.

Finally, the release method itself may be improved. Since TPB strongly react to the presence of aggressive *N. americanoferus*, releases should be made earlier in the season. Thus, they could prey on young TPB larvae, reducing the number of adults and the reproductive potential of the population in the season, but may also potentially limit the aggregation of new TPB. Concerning mullein plant, the question deserves a separate study to rule on the appropriateness of its addition. Although mullein is an efficient trap plant (Dumont and Provost, 2022), it also concentrates *N. americanoferus* populations to the detriment of strawberry plants. It might also attract more TPB around the plants to protect, and thus, alter the result of the predation by *N. americanoferus*. However, in their study, Dumont and Provost (2022) suggested that controlling

prediapusing TPB directly in their overwintering host plants may enable to control the population and limit the number of individuals emerging the following spring. Therefore, it would be interesting to study the effect of releasing aggressive individuals at the end of the season in the mullein and also study the dispersion of aggressive *N. americanoferus* when mullein are absent/present.

#### 4.5 Acknowledgment

Funding for this project has been provided in part through the AgriScience program-cluster on behalf of Agriculture, Agri-food Canada and was also supported by a NSERC discovery grant to Eric Lucas (RGPIN-2015-04995). We would like to thank Chiara Chelo for her help with the rearing, data collection and field maintenance. Thanks also to Anaïs Douteur for her help with the rearing. We also thank all the team of the CRAM and the various intern student present for their help concerning the plantation of strawberry plants and the maintenance of the fields. Finally, we are thankful to George Beaumont for his meticulous proofreading and help in improving the English writing of the manuscript.



## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de ce mémoire était de présenter une méthode de sélection artificielle de l'agressivité chez la punaise prédatrice *N. americana* afin d'optimiser son potentiel de régulation contre la TPB, en champ de fraisière biologique. En choisissant la sélection artificielle comme outil d'amélioration et l'agressivité comme trait à sélectionner, nous avons pour but de produire des lignées de *N. americana* possédant des caractéristiques telles qu'un taux d'attaque élevé, une faible sélectivité en termes de proies et *in fine*, une protection des parcelles agricoles accrue par rapport aux individus non sélectionnés ou sélectionnés pour leur docilité.

Avec l'expérience de sélection artificielle, nous avons démontré que, chez *N. americana*, l'agressivité est un trait qu'il est possible de sélectionner. En outre, ce processus a été rapide puisque la proportion d'individus agressifs et docile dans les lignées a augmenté significativement en l'espace de trois générations. La facilité et la rapidité de ce processus est avantageuse puisque cela ouvre la voie pour un vaste panel d'application tant dans le domaine de la recherche fondamentale qu'en écologie appliquée. L'agressivité est au cœur de nombreuses interactions écologiques (Réale et al., 2007), toutefois, chez les arthropodes, les études comportementales sur l'agressivité passent souvent au travers de la comparaison de plusieurs espèces. Or, en comparant plusieurs espèces, de nombreuses variables, tels que la taille ou la stratégie de chasse, sont susceptible d'impacter les résultats d'expériences sur l'agressivité. En étudiant les conséquences de l'agressivité avec plusieurs individus d'une seule espèce et qui possèdent des degrés d'agressivité différent, il est possible d'exclure beaucoup de variables non désirées et de se concentrer sur l'étude de l'agressivité en tant que tel. En conséquence, il est possible de mieux prévoir, ou a minima, d'expliquer, les interactions écologiques produite par l'agressivité pouvant avoir lieu lors d'expériences d'écologies appliquées.

Dans la seconde expérience, nous avons étudié les conséquences de l'agressivité sur la prédation intragilde. Les résultats montrent que les individus agressifs sont bien plus susceptibles que les individus dociles à être impliqué dans des interactions de prédation intragilde, et ce, quel que

soit la disponibilité de proies extraguïdes. Toutefois, les individus dociles ont fait preuve d'une réponse singulière en présence de proies extraguïdes puisque leur taux de prédation a significativement augmenté, or c'est l'inverse qui est le plus couramment observé (Rosenheim et al., 1995; Lucas et al., 1998; Brodeur et Rosenheim, 2000; Nóia et al., 2008; Lucas et Rosenheim, 2011). Ce comportement pourrait se traduire par une capacité à l'ajustement comportemental plus importante que les individus agressifs.

Finalement, dans la troisième expérience, l'efficacité des lignées agressives et dociles a été évalué en champ de fraisières biologiques. Bien que les résultats des deux étés d'expériences varient grandement, les individus agressifs ont permis une meilleur régulation des punaises ternes et une meilleur protection des fraisiers que les individus dociles lors du premier été. Toutefois, concernant la régulation de la punaise terne, l'efficacité des lignées agressives n'a pas été détecté dans les fraisiers mais dans la molène, plante où la concentration de punaise terne était la plus élevé. Une explication quant à la faible performance des individus agressifs dans les fraisiers pourrait être liée à la combinaison de l'agressivité et de la stratégie de chasse de *N. americanus*. En effet, ces dernières ont une stratégie de « sit and wait ». Or, en plus du taux d'attaque élevé et de la faible sélectivité des proies, l'agressivité est corrélée avec une tendance avec la prise de risque, l'exploration et la curiosité (Verbeek et al., 1996; Réale et al., 2007; Bell et Sih, 2007; Sih et al., 2012; Michalko et al., 2021). Considérant que ces dernières caractéristiques s'éloignent des qualités requises pour la stratégie de chasse de *N. americanus* (c'est-à-dire la patience et l'immobilité), il est possible qu'en milieu ouvert, une forte agressivité puisse altérer l'efficacité de la stratégie de chasse de *N. americanus*. Lors de l'expérience de sélection, nous avons montré que les *N. americanus* sont naturellement docile, ce qui pourraient corroborer avec l'idée que ce degré d'agressivité est plus en adéquation avec la stratégie de vie de cette espèce. Toutefois, les résultats de l'expérience de terrain ne permettent pas de statuer sur la question puisqu'aucune comparaison avec des individus non sélectionnés n'a été effectuée et que les individus dociles avaient un degré d'agressivité inférieur à ceux des individus non sélectionnés.

A fortiori, rien n'indique que la sélection artificielle de l'agressivité ne soit pas pertinente dans le cadre la lutte biologique. En effet, durant les deux sélections artificielles opérées, l'augmentation

et la diminution de l'agressivité s'est produite rapidement, et ce, même en l'absence du processus de sélection à la fin de la première année de sélection. Ensuite, lorsque les individus sélectionnés ont été relâchés sur le terrain, leur degré d'agressivité n'a pas été significativement modifié lorsque les individus ont été testés à la fin des deux étés. Donc, puisque chez *N. americanoferus*, les adultes entrent en diapause et hivernent avant d'émerger à la saison suivante, on peut émettre l'hypothèse que la population d'individu agressifs relâché sur le terrain le sera toujours lorsqu'ils émergeront la saison suivante. En revanche, le degré d'efficacité de l'implantation d'une population de *N. americanoferus* agressive sur le long terme est encore incertain car il est possible que ce niveau d'agressivité soit sous optimal pour la stratégie de chasse en milieu ouvert de *N. americanoferus*. Ce faisant, le niveau d'agressivité pourrait finir par diminuer à la fois en raison d'une faible valeur adaptative mais aussi par dilution suite à la reproduction des individus relâchés avec la population locale. Il serait donc pertinent de poursuivre les recherches afin d'estimer la durabilité de ce trait dans un environnement sans pression de sélection sur l'agressivité. Du point de vue de l'applicabilité de cette méthode par un producteur, trois méthodes seraient donc envisageables : i) il faudrait répéter des lâchés d'individus agressifs années après années, mais cela représenterait un coût plus important. Toutefois, considérant qu'un élevage à vocation scientifique n'a pas les mêmes besoins matériels et humains qu'un élevage de masse à vocation commerciale, il est compliqué d'en estimer les coûts; ii) on pourrait utiliser les *N. americanoferus* agressives dans des milieux fermés tels que des serres agricoles; iii) on pourrait choisir de pratiquer la sélection artificielle de l'agressivité sur un prédateur possédant une recherche active des proies puisque ce type de chasse pourrait être plus approprié avec une haute agressivité.

On peut également soulever plusieurs limites à ces différentes études : premièrement, la méthode d'évaluation de l'agressivité de *N. americanoferus* n'a été testée et approuvée que pour cette espèce, il est probable qu'elle ne soit pas forcément compatible avec toutes les espèces. Deuxièmement, afin d'être économiquement pertinent, le processus d'élevage en condition de sélection doit être simplifié de façon à être plus économe et moins chronophage. Troisièmement, au vu du caractère assez novateur de ces études, peu de données sont disponibles afin de comparer nos résultats et avoir une interprétation plus fine des données. Quatrièmement,

l'expérience de prédation intragilde et de terrain manque d'un pont permettant de lier les données et les interprétations.

Avec ce mémoire, nous soutenons non seulement la pertinence de continuer la recherche en vue de l'utilisation de l'agressivité comme critère de sélection artificielle chez les agents de lutte biologique, mais nous soutenons aussi l'intérêt de la sélection artificielle en elle-même. De nombreux autres traits biologiques, écologiques, éthologiques ou encore ayant des intérêts logistiques ont le potentiel d'être sélectionné et utilisé ([Bielza et al., 2020](#); [Leung et al., 2020](#)). La sélection artificielle pourrait permettre de multiplier les possibilités d'utilisation des agents de lutte biologique en produisant des individus adaptés à des situations spécifiques (par exemple, par l'utilisation d'individus produisant beaucoup d'œufs pour la production commerciale). Cette méthode a aussi le potentiel de répondre à la demande croissante en agents de lutte indigène grâce à l'optimisation des caractéristiques d'une espèce n'ayant jusqu'alors que peu d'intérêt ([Lommen et al., 2017](#); [Dumont et al., 2017, 2018](#); [Lirakis et Magalhães, 2019](#); [Bielza et al., 2020](#); [Leung et al., 2020](#)).

## RÉFÉRENCES

- Abrams, P. A. et Schmitz, O. J. (1999). The effect of risk of mortality on the foraging behaviour of animals faced with time and digestive capacity constraints. *Evolutionary Ecology Research*, 1(3), 285-301.
- Ahmad, M., Chaudhary, S. U., Afzal, A. J. et Tariq, M. (2015). Starvation-induced dietary behaviour in *Drosophila melanogaster* larvae and adults. *Scientific reports*, 5(1), 1-13.  
<https://doi.org/10.1038/srep14285>
- Arim, M. et Marquet, P. A. (2004). Intraguild predation : a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*, 7(7), 557-564. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00613.x>
- Arnó, J., Castañé, C., Riudavets, J., Roig, J. et Gabarra, R. (2006). Characterization of damage to tomato plants produced by the zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis*. *IOBC/WPRS*, 29:249-254.
- Arnoldi, D., Stewart, R. K. et Boivin, G. (1991). Field survey and laboratory evaluation of the predator complex of *Lygus lineolaris* and *Lygocoris communis* (Hemiptera: Miridae) in apple orchards. *Journal of economic entomology*, 84(3), 830-836. <https://doi.org/10.1093/jee/84.3.830>
- Baer, C. F. et Travis, J. (2000). Direct and correlated responses to artificial selection on acute thermal stress tolerance in a livebearing fish. *Evolution*, 54(1), 238-244. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00024.x>
- Balzan, M. V. et Moonen, A-C. (2013). Field margin vegetation enhances biological control and crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 150(1), 45-65. <https://doi.org/10.1111/eea.12142>
- Bell, A. et Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in three spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10, 828-834. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>
- Bernays, E. A. (1997). Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, 22(1), 121-123. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1997.00042.x>
- Berry, R. E. (1998). Insects and Mites of Economic importance in the Northwest. 2<sup>nd</sup> Ed. Oregon st Univ Bookstores. 221 pages.
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H. et Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>

- Bielza, P., Balanza, V., Cifuentes, D. et Mendoza, J. E. (2020). Challenges facing arthropod biological control: identifying traits for genetic improvement of predators in protected crops. *Pest Management Science*, 76(11), 3517-3526. <https://doi.org/10.1002/ps.5857>
- Biondi, A., Wang, X., Miller, J. C., Miller, B., Shearer, P. W., Zappalà, L., Siscaro, G., Walton, V. W., Hoelmer, K. A. et Daane, K. M. (2017). Innate Olfactory Responses of *Asobara japonica* Toward Fruits Infested by the Invasive Spotted Wing Drosophila. *Journal of Insect Behavior*, 30(5), 495-506. <https://doi.org/10.1007/s10905-017-9636-y>
- Bleicher, S. S. (2017). The landscape of fear conceptual framework: definition and review of current applications and misuses. *PeerJ*, 5, e3772. <https://doi.org/10.7717/peerj.3772>
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araùjo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C. et Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 26(4), 183-192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. et Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28. <https://doi.org/10.1086/343878>
- Brakefield, P. M. (2003). Artificial selection and the development of ecologically relevant phenotypes. *Ecology*, 84(7), 1661-1671. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1661:ASATDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1661:ASATDO]2.0.CO;2)
- Braman, S. K. et Yeargan, K. V. (1988). Comparison of Developmental and Reproductive Rates of *Nabis americanoferus*, *N. roseipennis*, and *N. rufusculus* (Hemiptera: Nabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81(6), 923-930. <https://doi.org/10.1093/aesa/81.6.923>
- Braman, S. K. et Yeargan, K. V. (1990). Phenology and Abundance of *Nabis americanoferus*, *N. roseipennis*, and *N. rufusculus* (Hemiptera: Nabidae) and Their Parasitoids in Alfalfa and Soybean. *Journal of Economic Entomology*, 83(3), 823-830. <https://doi.org/10.1093/jee/83.3.823>
- Braman, S. K., Sloderbeck, P. E. et Yeargan, K. V. (1984). Effects of temperature on the development and survival of *Nabis americanoferus* and *N. roseipennis* (Hemiptera: Nabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 77(5), 592-596. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.5.592>
- Briggs, C. J. et Borer, E.T. (2005). Why short-term experiments may not allow long-term predictions about intraguild predation. *Ecological Applications*, 15, 1111-1117. <https://doi.org/10.1890/04-1776>
- Brodeur, J. et Rosenheim, J. A. (2000). Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97(1), 93-108. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00720.x>

- Brown, M.W. (2003). Intraguild responses of aphid predators on apple to the invasion of an exotic species, *Harmonia axyridis*. *BioControl* (48), 141-153.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022660005948>
- Brown, W. D., Smith, A. T., Moskalik, B. et Gabriel, J. (2006). Aggressive contests in house crickets: Size, motivation and the information content of aggressive songs. *Animal Behavior*, 72,225-233.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.01.012>
- Bryant, E. H., McCommas, S. A. et Combs, L. M. (1986). The effect of an experimental bottleneck upon quantitative genetic variation in the housefly. *Genetics*, 114(4), 1191-1211.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/114.4.1191>
- Bubak, A. N., Grace, J. L., Watt, M. J., Renne, K. J. et Swallow, J. G. (2014) Neurochemistry as a bridge between morphology and behavior: Perspectives on aggression in insects. *Current Zoology*, 60(6), 778-790. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.6.778>
- Cabello, T., Gallego Granados, J. R., Fernandez-Maldonados, F. J. et Vila, E. (2009). The damsel bug *Nabis pseudoferus* (Hem.: Nabidae) as a new biological control agent of the South American Tomato Pinworm, *Tuta absoluta* (Lep.: Gelechiidae), in tomato crops of Spain. *Integrated Control in Protected Crops. Mediterranean Climate, IOBC/wprs*, (49), 219-223.
- Calvo, F. J., Lorente, M. J., Stansly, P. A. et Belda, J. E. (2012). Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisia tabaci* in greenhouse tomato. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143, 111-119. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01238.x>
- Calvo, J., Bolckmans, K., Stansly, P. A. et Urbaneja, A. (2009). Predation by *Nesidiocoris tenuis* on *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl*, 54, 237-246. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9164-y>
- Carroll, J., Pritts, M. P. et Heidenreich, C., eds. (2010). Production Guide for Organic Strawberries. New York State Integrated Pest Management Program. Ithaca, NY. 64 pages.
- CARTV. (2017). Conseil des appellations réservées et des termes valorisants.  
<https://cartv.gouv.qc.ca/liens-importants>
- Castañe, C., Arno, J., Gabarra, R. et Alomar, O. (2011). Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. *Biological Control*, 59, 22-29.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.007>
- Cheverud, J. M. et Routman, E. J. (1995). Epistasis and Its Contribution to Genetic Variance Components. *Genetics*, (139) 1455-1461. <https://doi.org/10.1093/genetics/139.3.1455>
- Chinchilla-Ramírez, M., Pérez-Hedo, M., Pannebakker, B. A. et Urbaneja, A. (2020). Genetic Variation in the Feeding Behavior of Isofemale Lines of *Nesidiocoris tenuis*. *Insects*, 11(8), 513. <https://doi.org/10.3390/insects11080513>

- Coll, M. et Ridgway, R. L. (1995). Functional and Numerical Responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to Its Prey in Different Vegetable Crops. *Annals of the Entomological Society of America*, 88(6), 732-738. <https://doi.org/10.1093/aesa/88.6.732>
- Cormier, J. (2015) Gestion optimisée de l'irrigation du fraisier à jours neutre. Mémoire de maîtrise. Université Laval. 72 pages.
- Cottrell, T. E. et Yeargan, K. V. (1998). Effect of pollen on *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) population density, predation, and cannibalism in sweet corn. *Environmental Entomology*, 27, 1402-1410. <https://doi.org/10.1093/ee/27.6.1402>
- Crowder, D. W. et Jabbour, R. (2014). Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges. *Biological Control*, 75, 8-17. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.010>
- Daane, K. M., Wang, X.-G., Biondi, A., Miller, B., Miller, J. C., Riedl, H., Shearer, P. W., Guerrieri, E., Giorgini, M., Buffington, M., Van Achterberg, K., Song, Y., Kang, T., Yi, H., Jung, C., Woon Lee, D., B-K., Chung, Hoelmer, K. A., Walton, V. M. (2016). First exploration of parasitoids of *Drosophila suzukii* in South Korea as potential classical biological agents. *Journal of Pest Science*, 89(3), 823-835. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0740-0>
- Danner, B. J. et Joern, A. (2003). Resource-Mediated Impact of Spider Predation Risk on Performance in the Grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia*, 137(3), 352-359. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1362-9>
- Daugherty, P. M., Harmon, P. J. et Briggs, J. C. (2007). Trophic supplements to intraguild predation. *Oikos*, 116(4), 662-677. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15378.x>
- Dochtermann, N. A., Schwab, T. et Sih, A. (2015). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceeding of the Royal Society B : Biological Science*, (282), 2014-2201. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2201>
- Dorsaz, M. et Baroffio, C. (2015) Efficacité de la chaux contre *Drosophila suzukii*. Journée nationale *D. suzukii* 24.11.2015, Agroscope IPV, Conthey |, Oeschberg, 1 page.
- Duckworth, R. A. (2006). Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. *Behavioral Ecology*, 17(6), 1011-1019. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl035>
- Dumont F, Lemay M, Lefrançois É et Provost C (2020) Efficacité de l'adoption sur plus d'une saison des bandes trappes de molène et introduction de punaises prédatrices dans la gestion des punaises ternes en production maraîchère biologique diversifié. <https://www.cram-mirabel.com/wp-content/uploads/2021/09/PADAAR-Punaise-terne-Molene-Maraichere-2019-rapport-final2-CP.pdf>



- Dumont, F. et Provost, C. (2022). Using Autumnal Trap Crops to Manage Tarnished Plant Bugs (*Lygus lineolaris*). *Insects*, 13(5), 441. <https://doi.org/10.3390/insects13050441>
- Dumont, F., Aubry, O. and Lucas, E. (2018). From Evolutionary Aspects of Zoophytophagy to Biological Control. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6,221. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00221>
- Dumont, F., Lefrançois, E. et Provost, C. (2017c). Impact des bandes trappes de molène sur la distribution en productions maraîchères biologiques diversifiées des punaises ternes et de leurs prédateurs (punaises du genre Nabis). PADAAR-Punaise-terne-Molène-Maraichère-rapport-final-V3, CRAM. 12 pages.
- Dumont, F., Lucas, E. et Réale, D. (2016). Evidence of genetic basis of zoophagy and nymphal developmental time in isogroup lines of the zoophytophagous mullein bug, *Campylomma verbasci*. *BioControl*, (61) 425-435. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9721-8>
- Dumont, F., Lucas, E. et Réale, D. (2017b). Coexistence of zoophytophagous and phytozoophagous strategies linked to genotypic diet specialization in plant bug. *PLoS ONE* 12(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176369>
- Dumont, F., Réale, D. et Lucas, E. (2017). Isogroup Selection to Optimize Biocontrol Increases Cannibalism in Omnivorous (Zoophytophagous) Bugs. *Insects*, 8(3), 74. <https://doi.org/10.3390/insects8030074>
- Dumont, F., Solà, M., Provost, C. et Lucas, E. (2023). The Potential of Nabis americanoferus and Orius insidiosus as Biological Control agents of Lygus lineolaris in Strawberry Fields. *Insects*, 14, 385. <https://doi.org/10.3390/insects14040385>
- Dutcher, J. D. (2007). A Review of Resurgence and Replacement Causing Pest Outbreaks in IPM. *General Concepts in Integrated Pest and Disease Management*, 27-43. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6061-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6061-8_2)
- Duval, J. (2010). Utilisation de la luzerne comme plante piège dans la lutte contre la punaise terne en production maraîchères et fruitières biologique. Rapport final Bio-Action, projet 07-BIO-19, 26 pages.
- Edwards, A. C., Rollmann, S. M., Morgan, T. J. et Mackay, T. F. C. (2006). Quantitative Genomics of Aggressive Behavior in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Genetics*, 2(9), e154. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020154>
- Elvin, M. K. et Sloderbeck, P. E. (1984). A Key to Nymphs of Selected Species of Nabidae (Hemiptera) in the Southeastern USA. *The Florida Entomologist*, 67(2), 269. <https://doi.org/10.2307/3493948>
- Escudero-Colomar, L. A., Creus, E., Chorąży, A. et Walzer, A. (2019). Intraguild aggressiveness between an alien and a native predatory mite. *Systematic and Applied Acarology*, 24(11), 2094-2105. <https://doi.org/10.11158/saa.24.11.5>

- Evans, E.W. (2004). Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology* (85), 637-665. <https://doi.org/10.1890/03-0230>
- Fairbanks, L. A., Newman, T. K., Bailey, J. N., Jorgensen, M. J., Breidenthal, S. E., Ophoff, R. A., Comuzzie, A. G., Martin, L. J., Rogers, J. (2004). Genetic contributions to social impulsivity and aggressiveness in vervet monkeys. *Biological Psychiatry*, 55(6), 642-647. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2003.12.005>
- Falconer, D. S. et Mackay, T. F. C. (1996). Introduction to quantitative genetics, 4th edition. Prentice Hall, Harlow, U.K.
- Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., Labropoulos, P. D. et Maselou, D. A. (2009). Preference and consumption of *Macrolophus pygmaeus* preying on mixed instar assemblages of *Myzus persicae*. *Biological Control*, 51, 76-80. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.06.006>
- Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., Maselou, D. A. et Lambropoulos, P. D. (2008). Prey killing without consumption: Does *Macrolophus pygmaeus* show adaptive foraging behaviour? *Biological Control*, 47(2), 187-193. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.08.004>
- Finke, D. L. et Denno, R. F. (2005). Predator diversity and the functioning of ecosystems : the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters*, 8(12), 1299-1306. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>
- Finke, D. L. et Denno, R. F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation : implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149, 265-275. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y>
- Firlej, A. et Vanoosthuysse, F. (2017) La drosophile à ailes tachetées, un ravageur des petits fruits au Québec. Synthèse bibliographique. IRDA et partenaires. 93 pages.
- Foster, W.A. et Treherne, J.E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293, 466-467. <https://doi.org/10.1038/293466a0>
- Gagnon, A.-È., Heimpel, G. E. et Brodeur, J. (2011). The Ubiquity of Intraguild Predation among Predatory Arthropods. *PLoS ONE*, 6(11), e28061. <https://doi:10.1371/journal.pone.0028061>
- Gendreau-Martineau, F. (2018). Portrait de la production biologique des fraises et framboises au Québec et à l'international - Rapport d'enquête sur le secteur québécois des fraises et framboises biologiques. *CETAB+*, Victoriaville, 64 pages. <https://www.cetab.org/publications>
- George, J., Glover, J. P., Gore, J., Crow, W. D. and Reddy, G. V. P. (2021). Biology, Ecology, and Pest Management of the Tarnished Plant Bug, *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) in Southern Row Crops. *Insects*, 12(9), 807. <https://doi.org/10.3390/insects12090807>

- Guppy, J. C. (1986). Bionomics of the damsel, *Nabis americanoferus* carayon (Hemiptera : Nabidae), a predator of the alfalfa blotch leafminer (Diptera : Agromyzidae). The *Canadian Entomologist*, 118(8), 745-751. <https://doi.org/10.4039/Ent118745-8>
- Harris, H. M. (1928). A monographic study of the hemipterous family Nabidae as it occurs in North America. Thesis. Iowa State College. 157 pages.
- Hedrick, A. V. et Riechert, S. E. (1989). Genetically-based variation between two spider populations in foraging behaviour. *Oecologia*, 80(4), 533-539. <https://doi.org/10.1007/BF00380078>
- Heithaus, M. R. (2001). Habitat selection by predators and prey in communities with asymmetrical intraguild predation. *Oikos*, 92(3), 542-554. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920315.x>
- Hermann, S. L. et Thaler, J. S. (2014). Prey perception of predation risk: volatile chemical cues mediate non-consumptive effects of a predator on a herbivorous insect. *Oecologia*, 176(3), 669-676. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3069-5>
- Hine, E., McGuigan, K. et Blows, M. W. (2011). Natural selection stops the evolution of male attractiveness. *PNAS*, 108(9), 3659-3664. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011876108>
- Isenhour, D. J. et Yeargan, K. V. (1982). Oviposition sites of *Orius insidiosus* (Say) and *Nabis spp.* in soybean (Hemiptera: Anthocoridae and Nabidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 55(1), 65-72. <https://www.jstor.org/stable/25084257>
- James, J. (1970). The founder effect and response to artificial selection. *Genetics Research*, 16(3), 241-250. <https://doi.org/10.1017/S0016672300002500>
- Janssen, A., Bruin, J., Jacobs, G., Schraag, R. et Sabelis, M. W. (1997). Predators use volatiles to avoid prey patches with conspecifics. *Journal of Animal Ecology*, 66, 223-232. <https://doi.org/10.2307/6024>
- Kaplan, I., McArt, S. H. et Thaler, J. S. (2014). Plant defenses and predation risk differentially shape patterns of consumption, growth, and digestive efficiency in a guild of leaf-chewing insects. *PLoS ONE*, 9(4), e93714. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093714>
- Kortet, R., Vainikka, A., Janhunen, M., Piironen, J. et Hyvärinen, P. (2014) Behavioral variation shows heritability in juvenile brown trout *Salmo trutta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(6), 927-934. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1705-z>
- Koss, A. M. et Snyder, W. E. (2005). Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biological Control*, 32(2), 243-251. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.10.002>
- Kralj-Fišer, S. et Schneider, J. M. (2012). Individual behavioural consistency and plasticity in an urban spider. *Animal Behavior*, 84(1), 197-204. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.032>

- Kralj-Fišer, S., Laskowski, K. L. et Garcia-Gonzalez, F. (2019). Sex differences in the genetic architecture of aggressiveness in a sexually dimorphic spider. *Ecology and Evolution*, 9(18), 10758-10766. <https://doi.org/10.1002/ece3.5595>
- Kramer, A. M., Dennis, B., Liebhold, A. M. et Drake, J. M. (2009). The evidence for Allee effects. *Population Ecology*, 51(3), 341-354. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0152-6>
- Kunc, H. P., Amrhein, V. et Naguib, M. (2006). Vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): more aggressive males have higher pairing success. *Animal Behavior*, 72(1), 25-30. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.08.014>
- LaFlair, A. (2022). Survey of Native Predatory Hemipterans and Assessment of *Nabis americanoferus* Carayon (Hemiptera: Nabidae) as a Biological Control Agent of Lepidopteran Tomato Pests. University of Windsor (Canada). ProQuest Dissertations Publishing, Degree Year 2022.
- Lalonde, R. G., McGregor, R. R. et Gillespie, D. R. (1999). Plant-feeding by arthropod predators contributes to the stability of predator-prey population dynamics. *Oikos*, 87, 603-608. <https://doi.org/10.2307/3546827>
- Lang, A. et Gsöd, S. (2003). "Superfluous killing" of aphids: a potentially beneficial behaviour of the predator *Poecilus cupreus* (L.) (Coleoptera: Carabidae)? *Journal of Plant Diseases and Protection*, 110(6), 583-590. <https://www.jstor.org/stable/43215553>
- Lattin, J. D. (1989). Bionomics of the Nabidae. *Annual Review of Entomology*, 34(1), 383-400. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.002123>
- Leon-Beck, M. et Coll, M. (2007). Plant and prey consumption cause a similar reductions in cannibalism by an omnivorous bug. *Journal of Insect Behavior*, 20(1), 67-76. <https://doi.org/10.1007/s10905-006-9063-y>
- Leung, K., Ras, E., Ferguson, K. B., Ariëns, S., Babendreier, D., Bijma, P. et al., (2020). Next-generation biological control: the need for integrating genetics and genomics. *Biological Review*, 95(6), 1838-1854. <https://doi.org/10.1111/brv.12641>
- Lirakis, M. et Magalhães, S. (2019). Does experimental evolution produce better biological control agents? A critical review of the evidence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 167(7), 584-597. <https://doi.org/10.1111/eea.12815>
- Liu, H., Skinner, M., Parker, B. L. et Brownbridge, M. (2002). Pathogenicity of *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes), and other Entomopathogenic Fungi Against *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Economic Entomology*, 95(4), 675-681. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.4.675>
- Lommen, S. T. E., de Jong, P. W. and Pannebakker, B. A. (2017). It is time to bridge the gap between exploring and exploiting: prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimize

- arthropods for augmentative pest control - a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162(2), 108-123. <https://doi.org/10.1111/eea.12510>
- Lucas, E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, 351-364. ISSN 1210-5759
- Lucas, E. (2012). Intraguild interactions. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Blackwell Publishing Ltd, Chichester, UK, 561 pages
- Lucas, E. et Alomar, O. (2002). Impact of *Macrolophus caliginosus* presence on damage production by *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae) on tomato fruits. *Journal of economic entomology*, 95(6), 1123-1129. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.6.1123>
- Lucas, E. et Brodeur, J. A. (2001). 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)
- Lucas, E., Labrecque, C. and Coderre, D. (2004). *Delphastus catalinae* (Horn) and *Coleomegilla maculata lengi* Timb. (Coleoptera : Coccinellidae) as biological control agents of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science*, 60 (11), 1073-1078. <https://doi.org/10.1002/ps.916>
- Lucas, E. et Maisonhaute, J.-E. (2019). Intraguild Predation. Vol 4: pp 389-399, In Choe, J.C. (Ed). *Encyclopedia of Animal Behavior, 2nd Edition*. Academic Press, Elsevier. 3180pp.
- Lucas, E. et Rosenheim, J. A. (2011). Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 59(1), 61-67. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.05.010>
- Lucas, E., Coderre, D. et Brodeur, J. (1998). Intraguild predation among aphid predators : characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79(3), 1084-1092. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1084:IPAAPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1084:IPAAPC]2.0.CO;2)
- Lucas, E., Fréchette, B. et Alomar, O. (2009) Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids, *Biocontrol Science and Technology*, 19(6), 555-572, <https://doi.org/10.1080/09583150902883460>
- Malézieux, S., Girdet, C., Navez, B. et Cheyrias, J. M. (1995). Contre l'aleurode des serres en culture de tomates sous abris, utilisation et développement de *Macrolophus caliginosus* associé à *Encarsia formosa*. *Phytoma* 471, 29-32.
- MAPAQ. (2019). Portrait diagnostique de l'industrie de la fraise et de la framboise au Québec. <https://www.mapaq.gouv.qc.ca/fr/md/Publications/Pages/Details-Publication.aspx?guid=%7Bbf61b89e-4091-4b0f-b08a-d0055d309c84%7D>
- Masel, J. (2011). Genetic drift. *Current Biology*, 21(20), R837-R838.

- Maupin, J. L. et Riechert, S. E. (2001). Superfluous killing in spiders : a consequence of adaptation to food-limited environments ? *Behavioral Ecology*, 12(5), 569-576.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/12.5.569>
- McGregor, R. R., Gillespie, D. R., Quiring, D. M. et Foisy, M. R. (1999) Potential use of *Dicyphus hesperus* Knight (Heteroptera: Miridae) for biological control of pests of greenhouse tomatoes. *Biological Control* 16(1), 104-110. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0743>
- Mendoza, J. E., Balanza, V., Rodríguez-Gómez, A., Cifuentes, D. et Bielza, P. (2022). Enhanced biocontrol services in artificially selected strains of *Orius laevigatus*. *Journal of Pest Science*, 95(4), 1597-1608. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01539-8>
- Michalko, R. et Pekár, S. (2017). The Behavioral Type of a Top Predator Drives the Short-Term Dynamic of Intraguild Predation. *The American Naturalist*, 189(3), 242-253. <https://doi.org/10.1086/690501>
- Michalko, R. et Řežucha, R. (2018). Top predator's aggressiveness and mesopredator's risk-aversion additively determines probability of predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(2),1-8. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2520-8>
- Michalko, R., Gibbons, A. L. T., Goodacre, S. L. et Pekárc, S. (2021). Foraging aggressiveness determines trophic niche in a generalist biological control species. *Behavioral Ecology*, 32 (2), 257-264. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa123>
- Moreteau, B., Capy, P., Alonso-Moraga, A., Munoz-Serrano, A., Stockel, J. et David, J. R. (1995). Genetic characterization of geographic populations using morphometrical traits in *Drosophila melanogaster*: isogroups versus isofemale lines. *Genetica* (96), 207-215. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2520-8>
- Mousseau, T. A. & Roff, D. A. (1987). Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, 59(2), 181-197. <https://doi.org/10.1038/hdy.1987.113>
- Munger, A., Legault, G. et Painchaud, J. (2018) Survol des pratiques et des recherches sur la fraise biologique d'ici et d'ailleurs. CRAAQ. 36 pages. <https://www.craaq.qc.ca/Publications-du-CRAAQ/survol-des-pratiques-et-des-recherches-sur-la-fraise-biologique-d-ici-et-d-ailleurs/p/PPTF0125-01PDF>
- Nachappa, P., Margolies, D. C., Nechols, J. R. et Campbell, J. F. (2011). Variation in predator foraging behaviour changes predator-prey spatio-temporal dynamics. *Functional Ecology*, 25(6), 1309-1317. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01892.x>
- Nachappa, P., Margolies, D. C., Nechols, J. R. et Morgan, T. J. (2009). Response of a complex foraging phenotype to artificial selection on its component traits. *Evolutionary Ecology*, 24(4), 631-655. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9318-0>

- Naranjo, S. E. et Gibson, R. L. (1996). Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and population dynamics. *Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management*, 57-93.
- Ninkovic, V., Feng, Y., Olsson, U. et Pettersson, J. (2013). Ladybird footprints induce aphid avoidance behavior. *Biological Control*, 65(1), 63-71. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.07.003>
- Nóia, M., Borges, I. et Soares, A. O. (2008). Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): The role of intra and extraguild prey densities. *Biological control*, 46(2), 140-146. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.03.004>
- Peacor, S. D. et Werner, E. E. (2001). The Contribution of Trait-Mediated Indirect Effects to the Net Effects of a Predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(7), 3904-3908. <https://doi.org/10.1073/pnas.07106199>
- Perera, O. P., Gore, J., Snodgrass, G. L., Jackson, R. E., Allen, K. C., Abel, C. A. et Luttrell, R. G. (2015). Temporal and Spatial Genetic Variability Among Tarnished Plant Bug (Hemiptera: Miridae) Populations in a Small Geographic Area. *Annals of the Entomological Society of America*, 108(2), 181-192. <https://doi.org/10.1093/aesa/sau016>
- Perkins, P. V., & Watson, T. F. (1971). *Nabis alternatus* as a Predator of *Lygus hesperus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(3), 625-629. <https://doi.org/10.1093/aesa/65.3.625>
- Pickett, C.H., Nieto, D.J., Bryer, J.A., Swezey, S.L. et Stadtherr, M. (2017). Long term post-release impacts of the introduced parasitoid *Peristenus relictus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae) populations in California, *Biological Control*, 144, 30-38. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.07.002>
- Pintor, L. M., Sih, A. et Kerby, J. L. (2009). Behavioral correlations provide a mechanism for explaining high invader densities and increased impacts on native prey. *Ecology*, 90(3), 581-587. <https://doi.org/10.1890/08-0552.1>
- Polis, G. A., Myers, C. A. et Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 20, 297-330. <https://www.jstor.org/stable/2097094>
- Propp, G. D. (1982). Functional Response of *Nabis americanoferus* to Two of its Prey, *Spodoptera exigua* and *Lygus hesperus*. *Environmental Entomology*, 11(3), 670-674. <https://doi.org/10.1093/ee/11.3.670>
- Pumariño, L., Alomar, O. et Lundgren, J. G. (2011). The influence of intraguild competitors on reproductive decisions by two predatory Heteroptera, *Orius insidiosus* (Anthracoridae) and *Nabis americanoferus* (Nabidae). *Biocontrol Science and Technology*, 21(11), 1321-1330. <https://doi.org/10.1080/09583157.2011.622837>

- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. et Dingemans, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Rhainds, M., & English-Loeb, G. (2003). Testing the resource concentration hypothesis with tarnished plant bug on strawberry: density of hosts and patch size influence the interaction between abundance of nymphs and incidence of damage. *Ecological Entomology*, 28(3), 348-358. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00508.x>
- Riechert, S. E. et Hall, R. F. (2000). Local population success in heterogeneous habitats: reciprocal transplant experiments completed on a desert spider. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(3), 541-550. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00176.x>
- Riechert, S. E. et Hedrick, A.V. (1993) A test for correlations among fitness linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behavior*, 46, 669-675. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1243>
- Rodrigue, F. & Bouchard, A. (2012). Contrôle mécanique de la punaise terne dans la culture de fraises sur rangs nattés en régie biologique à l'aide d'une faucheuse rotative. MAPAQ. 3 pages.
- Rosenheim, J. A., Kaya, H. K., Ehler, L. E., Marois, J. J. et Jaffee, B. A. (1995). Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control*, 5(3), 303-335. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>
- Rosenheim, J. A., Wilhoit, L. R. et Armer, C. A. (1993). Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia*, 96(3), 439-449. <https://doi.org/10.1007/bf00317517>
- Rothley, K. D., Schmitz, O. J. et Cohon, J. L. (1997). Foraging to balance conflicting demands: novel insights from grasshoppers under predation risk. *Behavioral Ecology*, 8(5), 551-559. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.5.551>
- Royer, P., Dumont, F., Provost, C. et Lucas, E. (2022). Selecting aggressiveness to improve biological control agents efficiency. *Journal of Pest Science*, 95, 1589-1596. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01552-x>
- Ruzicka, Z. (1998). Further evidence of oviposition-detering allomone in chrysopids (Neuroptera: Chrysopidae). *European Journal of Entomology*, 95, 35-39. ISSN 1210-5759
- Sabbahi, R., Merzouki, A. et Guertin, C. (2008). Efficacy of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* L., in strawberries. *Journal of Applied Entomology*, 132(2), 124-134. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01226.x>



- Samu, F. et Biro, Z. (1993). Functional response, multiple feeding and wasteful killing in a wolf spider (Araneae: Lycosidae). *European Journal of Entomology*, 90, 471-476. ISSN 1210-5759
- Satoh, T. et Hirota, T. (2005). Factors affecting internet variation in the aggressiveness of a polygynous ant, *Camponotus yamaokai*. *Entomological Science*, 8(3), 277-281  
<https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2005.00126.x>
- Schausberger, P. et Croft, B.A. (2000). Cannibalism and Intraguild Predation Among Phytoseiid Mites: Are Aggressiveness and Prey Preference Related to Diet Specialization? *Experimental and Applied Acarology*, 24(9), 709-725. <https://doi.org/10.1023/A:1010747208519>
- Schmitz, O. J. (1998). Direct and Indirect Effects of Predation and Predation Risk in Old-Field Interaction Webs. *The American Naturalist*, 151(4), 327-342. <https://doi.org/10.1086/286122>
- Schmitz, O. J., Beckerman, A. P. et O'Brien, K. M. (1997). Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, 78(5), 1388-1399.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1388:BMTCEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1388:BMTCEO]2.0.CO;2)
- Scott, W. P. et Snodgrass, G. L. (2000). A review of chemical control of the tarnished plant bug in cotton. *Southwestern Entomologist*, (Suppl. 23), 67-81. ISSN 0147-1724
- Siddique, A. B. et Chapman, R. B. (1987). Effect of prey type and quantity on the reproduction, development, and survival of Pacific damsel bug, *Nabis kinbergii* Reuter (Hemiptera: Nabidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 14(3), 343-349. <https://doi.org/10.1080/03014223.1987.10423004>
- Sih, A., Bell, A. et Johnson, C. (2004). Behavioral syndromes : an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372-378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S. et Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15, 278-289. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x>
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P.-O., Wolf, M. et Dingemanse, N. J. (2015). Animal personality and state-behaviour feedbacks: A review and guide for empiricists. *Trends in ecology & evolution*, 30(1), 50-60. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.004>
- Snodgrass, G. L. (2003). Role of Reproductive Diapause in the Adaption of the Tarnished Plant Bug (Heteroptera: Miridae) to Its Winter Habitat in the Mississippi River Delta. *Environmental Entomology*, 32(5), 945-952. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.5.945>
- St-Cyr, A. (2016). La culture de la fraise à jour neutre. Repéré sur <https://www.agrireseau.net/petitsfruits/documents/neutres-200.pdf>
- Stilmant, D., van Bellinghen, C., Hance, T. et Boivin, G. (2008). Host specialization inhabitat specialists and generalists. *Oecologia*, 156(4), 905-912. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1036-8>

- Stoner, A., Metcalfe, A. M. et Weeks, R. E. (1975). Seasonal Distribution, Reproductive Diapause, and Parasitization of Three *Nabis Spp.* in Southern Arizona. *Environmental entomology*, 4(2), 211-214. <https://doi.org/10.1093/ee/4.2.211>
- Swezey, S. L., Nieto, D. J., et Bryer, J. A. (2014). Control of Western Tarnished Plant Bug *Lygus hesperus* Knight (Hemiptera : Miridae) in California Organic Strawberries Using Alfalfa Trap Crops and Tractor-Mounted Vacuums. *Environmental Entomology*, 36(6), 1457-1465. [http://dx.doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1457:COWTPB\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1457:COWTPB]2.0.CO;2)
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents ? *Annual Review of Entomology*, 47(1), 561-594. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240>
- Tamaki, G. et Weeks, R. E. (1972). Efficiency of Three Predators, *Geoeoris bullatus*, *Nabis americanoferus*, and *Coccinella transversoguttata*, 3 Used Alone or in Combination Against Three Insect Prey Species, *Myzus persicae*, *Ceramica picta* and *Mamestra configurata*, in a Greenhouse Study. *Environmental Entomology*, 1(2), 258-263. <https://doi.org/10.1093/ee/1.2.258>
- Tauber, C. A. et Tauber, M. J. (1981). Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 281-308. <https://www.jstor.org/stable/2097113>
- Thompson, C. M. et Gese, E. M. (2007). Food webs and intraguild predation: community interactions of a native mesocarnivore. *Ecology*, 88(2), 334-346. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[334:fwaipc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[334:fwaipc]2.0.co;2)
- Turner, G. F. et Pitcher, T. J. (1986). Attack Abatement: A Model for Group Protection by Combined Avoidance and Dilution. *The American Naturalist*, 128(2), 228-240. <https://doi.org/10.1086/284556>
- Turnock, W. J. et Fields, P. G. (2005). Winter climates and coldhardiness in terrestrial insects. *European Journal of Entomology*, 102(4), 561. ISSN 1210-5759
- Ugine, T. A. (2012). Developmental times and age-specific life tables for *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae), reared at multiple constant temperatures. *Environmental Entomology*, 41(1), 1-10. <https://doi.org/10.1603/EN10210>
- Verbeek, M. E. M., Boon, A. et Drent, P. J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133(11-12), 945-963. <https://doi.org/10.1163/156853996X00314>
- Villavaso, E. J. et Snodgrass, G. L. (2004). Diapause in tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae) reared in dynamic photoperiod environmental cabinets. *Journal of agricultural and urban entomology*, 21(2), 87-97. ISSN 1523-5475

- Wcislo, W. T. et Eberhard, W. G. (1989). Club fights in the weevil *Macromerus bicinctus* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 6(4), 421-429. <https://www.jstor.org/stable/25085117>
- Wilson, R. L. et Olson, D. L. (1990). Tarnished Plant Bug, *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) (Hemiptera: Miridae) Oviposition Site Preference on Three Growth Stages of a Grain Amaranth, *Amaranthus cruentus* L. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 63(1), 88-91. <https://www.jstor.org/stable/25085150>
- Wolf, M. et Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3959-3968. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0215>
- Yasuda, H., Kikuchi, T., Kindlmann, P. et Sato, S. (2001). Relationships between attack and escape rates, cannibalism, and intraguild predation in larvae of two predatory ladybirds. *Journal of Insect Behavior*, 14(3), 373-384. <https://doi.org/10.1023/A:1011175430247>
- Yeargan, K. V. et Barney, W. E. (1996). Photoperiodic Induction of Reproductive Diapause in the Predators *Nabis americanoferus* and *Nabis roseipennis* (Heteroptera: Nabidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 89(1), 70-74. <https://doi.org/10.1093/aesa/89.1.70>
- Young, O. P. (1986). Host plants of the Tarnished Plant Bug, *Lygus lineolaris* (Heteroptera : Miridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79, 747-762. <https://doi.org/10.1093/aesa/79.4.747>
- Young, O. P. (1989). Predators of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (heteroptera: miridae): laboratory evaluations. *Journal of Entomological Science*, 24(2), 174-179. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-24.2.174>
- Zappala, L., Biondi, A., Alma, A., Al-Jboory, I. J., Arno, J., Bayram, A. et al. (2013) Natural enemies of the South American moth, *Tuta absoluta*, in Europe, North Africa and Middle East, and their potential use in pest control strategies. *Journal of Pest Science*, 86(4), 635-647. <https://doi.org/10.1007/s10340-013-0531-9>
- Zhang, D. W., Xiao, Z. J., Zeng, B. P., Li, K. et Tang, Y. L. (2019). Insect behavior and physiological adaptation mechanisms under starvation stress. *Frontiers in physiology*, 10, 163. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00163>