

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET DU CONTEXTE SPATIAL

SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'UN RAVAGEUR EXOTIQUE,

LE PUCERON DU SOYA (*APHIS GLYCINES* MATSUMURA)

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

JULIE-ÉLÉONORE MAISONHAUTE

NOVEMBRE 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Un grand nombre de personnes ont été impliquées de près ou de loin à ce projet de doctorat. J'ai essayé du mieux que j'ai pu de remercier tout le monde dans ces quelques lignes. Si j'oublie des personnes, je m'en excuse d'avance.

Merci tout d'abord à mon directeur de recherche, Eric Lucas, pour m'avoir donné l'opportunité d'effectuer ce doctorat, qui est une belle continuité de mon projet de maîtrise, et qui m'a permis d'en apprendre encore plus sur l'entomologie et les analyses spatiales. Merci Eric pour ton encadrement tout au long de cette aventure. Merci aussi pour toutes les opportunités que tu me donnes, pour les collaborations scientifiques ou autres projets. Merci pour la confiance que tu as en moi.

Un grand merci également à ma co-directrice, Geneviève Labrie. Merci pour ton travail de supervision tout au long de ce doctorat, tes corrections toujours rapides (tu es une lectrice et correctrice éclair) et tes commentaires toujours très pertinents, en adéquation avec la réalité du milieu agricole. Merci aussi pour ta compréhension et tes mots de réconfort dans les moments plus difficiles. Je suis ravie d'avoir eu la chance de travailler avec toi au CÉROM, je sais que c'est en partie grâce à toi. Merci.

Je remercie également Claude Parent, Pierre Filion, André Rondeau et Yves Perreault du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec pour l'acquisition des précieuses données d'archives concernant le puceron du soya au Québec et l'aide dans la logistique des échantillonnages à travers toute la Montérégie. Merci également à François Meloche (Agriculture et Agroalimentaire Canada) qui a apporté sa collaboration au commencement du projet. Mes remerciements vont également à la Financière agricole du Québec et Julien Belvisi de Géomont pour l'acquisition des données spatiales, sans lesquelles cette étude n'aurait pas été possible.

Je tiens à remercier grandement tous les étudiants et stagiaires d'été qui ont participé à ce projet, dans l'ordre chronologique : Pierre Chuard, Aurélie Lagueux-Beloin, Caroline Paradis, Martin Duquette et Simon Chaussé. Cette quantité considérable de données prises sur le terrain n'aurait pas pu se faire sans vous. Merci pour votre aide mais aussi pour votre agréable compagnie pendant ces longues journées de terrain. Merci également aux clubs-conseils en agro-environnement pour leur aide dans la logistique des échantillonnages et la prise de données à travers la Montérégie : Nadia Surdek et Geneviève Roy de PleineTerre, Marie-Edith Cuerrier, Marie-Laure Marcotte, Élise Tremblay, Cécile Tartera et Audrey Rondeau de Conseilsol (Groupe Proconseil) ainsi qu'Annie Tremblay, Joëlle Desjardins et Mélyny Hardy d'Agri Conseils Maska. Merci aussi aux agronomes et conseillers des autres clubs-conseils en agroenvironnement de la Montérégie, qu'il m'est impossible de tous citer ici, mais qui m'ont fourni de précieux renseignements pour cette étude. Merci également à Pierre Legendre (Université de Montréal), Alexis Latraverse (CÉROM) et Jill Vandermeerschen (UQAM) pour leurs précieux conseils en ce qui concernent les analyses statistiques.

Mes remerciements vont enfin aux membres du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM : Marc Fournier, Olivier Aubry, François Dumont, Mylène St-Onge, Virginia Hock, Nathalie Roullé, Elsa Étilé, Marilou Goyer, Élise Bélanger, Jennifer de Almeida, Dieynaba Diop, Paula Cabrera, Marie-Ève Gagnon, Ymilie Bellefeuille et Stéphane Barriault. Merci à ceux qui ont eu le courage de s'aventurer sur le terrain avec moi. Merci à vous tous pour vos commentaires toujours constructifs lors des réunions de labo. Que ce soit au travail ou autour d'une bière, c'est toujours agréable de passer du temps avec vous.

Débuter un projet de doctorat est excitant, passionnant. Le continuer demande beaucoup de travail, de discipline, de persévérance. Le terminer est toute une épreuve. D'autant plus lorsque tout n'est pas rose au niveau personnel. Pour cela, je remercie du fond du cœur tous mes amis, et surtout ma famille pour leur soutien permanent, malgré la distance qui peut nous séparer. Merci à mon papa Jean-Luc.

Merci à ma maman Roselise pour ses petites et grandes attentions. À ma sœur Camille, merci pour ton coup de main sur le terrain, mais tout simplement merci d'être là, près de moi à Montréal. Merci à l'amour de ma vie, Eric Novosad, pour son soutien au quotidien, dans les joies comme dans les peines, pour son optimisme, sa patience infinie, sa compréhension, ses bons petits plats. Merci enfin à mes deux amours à 4 pattes qui m'apportent tous les jours douceur, ronrons et réconfort.

Enfin, ce doctorat je l'ai fait pour moi, pour mon accomplissement personnel, pour me prouver que j'étais capable de devenir un jour « docteur » et faire, par la même occasion, un pied de nez aux quelques personnes qui ont douté de mes capacités un jour ou l'autre. Je suis fière du travail accompli et d'être arrivée là où j'en suis.

AVANT-PROPOS

Le sujet de mon doctorat porte sur les effets du contexte spatial sur un ravageur exotique ayant une incidence majeure en grandes cultures et récemment arrivé en Amérique du Nord, à savoir le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura. Le but de ce projet était d'avoir une compréhension globale des facteurs ayant le plus d'influence sur cette espèce exotique envahissante, en tenant compte à la fois du contexte spatial (différentes échelles) et temporel (processus d'invasion, variations intra-annuelles). Quatre des chapitres de cette thèse représentent des articles publiés ou soumis pour publication dans des revues scientifiques, dont je suis l'auteure principale, les co-auteurs étant Geneviève Labrie et Eric Lucas.

Cette étude est née d'un projet financé par le programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, projet supervisé par mon directeur, Eric Lucas, de l'Université du Québec à Montréal (UQAM) et ma co-directrice, Geneviève Labrie, du Centre de recherche sur les grains (CÉROM). Ce projet de doctorat est novateur dans le sens où il combine l'entomologie à la géomatique, discipline en forte croissance depuis les dernières années. En effet, les études intégrant des variables spatiales dans l'étude de la dynamique des populations, qu'elles soient végétales ou animales, sont de plus en plus nombreuses et l'entomologie ne fait pas exception à la tendance générale. Pourtant, au commencement de ce projet de doctorat en 2010, peu d'études combinant entomologie et analyses spatiales existaient au Canada et encore moins au Québec, d'où l'intérêt de ce projet.

Ce projet de doctorat est aussi novateur dans la mesure où il a permis d'étudier un ravageur exotique récemment introduit en Amérique du Nord, à savoir le puceron du soya. En plus d'étudier la dynamique des populations du puceron du soya sur une longue période de temps (12 ans), ce projet a permis de comprendre comment cette espèce exotique et son contrôle par les ennemis naturels étaient influencés par le contexte spatial. L'originalité de cette recherche ne vient pas tant d'avoir analysé l'effet du contexte spatial sur une espèce exotique mais d'avoir étudié ces effets spatiaux en lien avec le processus d'invasion. Les résultats de cette étude apportent des contributions importantes tant au niveau fondamental, théorique, qu'appliqué. Au niveau fondamental, cette étude amène de nouvelles connaissances concernant l'écologie du puceron du soya au Québec. Au niveau théorique, elle propose de nouvelles hypothèses pour expliquer comment le contexte spatial affecte une espèce exotique envahissante au fil du processus d'invasion, ce qui pourrait servir de référence pour l'étude d'autres espèces exotiques envahissantes. Au niveau appliqué, l'identification des variables ayant le plus d'influence sur le puceron du soya, son contrôle naturel et les ennemis naturels pourrait être utile à la lutte intégrée au puceron du soya basée sur l'aménagement du paysage agricole.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	iii
AVANT-PROPOS.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
RÉSUMÉ.....	xxi
CHAPITRE I	
INTRODUCTION.....	1
1.1 INVASIONS BIOLOGIQUES.....	1
1.1.1 Généralités.....	1
1.1.2 Facteurs influençant les espèces exotiques envahissantes.....	3
1.1.3 Cas du puceron du soya : historique des infestations.....	6
1.2 BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU PUCERON DU SOYA.....	8
1.2.1 Cycle de vie.....	8
1.2.2 Hivernation.....	11
1.2.3 Plantes hôtes secondaires occasionnelles.....	12
1.2.4 Cycle bisannuel.....	14
1.2.5 Dispersions et migrations.....	15
1.3 INCIDENCE DU PUCERON DU SOYA EN AMÉRIQUE DU NORD	17
1.3.1 La culture du soya.....	17
1.3.2 Dommages associés au puceron du soya.....	19
1.3.3 Seuil d’alerte et seuil de perte économique.....	21
1.4 MÉTHODES DE LUTTE CONTRE LE PUCERON DU SOYA.....	23
1.4.1 Sélection de variétés.....	23
1.4.2 Lutte chimique.....	23
1.4.3 Lutte biologique.....	26

1.4.4	Lutte culturale.....	32
1.5	DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET CONTEXTE SPATIAL	33
1.5.1	Structure du paysage	34
1.5.2	Effets du contexte spatial en milieu agricole	35
1.5.2.1	Effets à l'échelle locale	35
1.5.3	Effets relatifs du contexte spatial	41
1.6	OBJECTIFS DE LA RECHERCHE ET STRUCTURE DE LA THÈSE.....	42
1.7	HYPOTHÈSES ET PRÉVISIONS DE RECHERCHE	44
CHAPITRE II		
POPULATION DYNAMICS OF THE SOYBEAN APHID (HEMIPTERA: APHIDIDAE) IN QUEBEC (CANADA).....		
2.1	ABSTRACT/RÉSUMÉ.....	50
2.2	INTRODUCTION.....	51
2.3	METHODS.....	52
2.4	RESULTS AND DISCUSSION	54
2.5	ACKNOWLEDGEMENTS	57
CHAPITRE III		
EFFECT OF THE SPATIAL CONTEXT ALONG THE INVASION PROCESS: “HIERARCHICAL SPATIAL” OR “HOST- SWITCHING SPATIAL” HYPOTHESES?.....		
3.1	ABSTRACT	62
3.2	INTRODUCTION.....	63
3.3	METHODS.....	67
3.3.1	Study area.....	67
3.3.2	Aphid data	70
3.3.3	Spatial data.....	71
3.3.4	Regional scale	72
3.3.5	Landscape scale	72
3.3.6	Local scale	73
3.3.7	Statistical analyses	74

3.4	RESULTS	78
3.4.1	Soybean aphid populations throughout the years	78
3.4.2	Change in regional effects throughout the years	78
3.4.3	Change in landscape effects throughout the years	79
3.4.4	Change in local effects throughout the years	79
3.4.5	Relative importance of the regional, landscape and local effects throughout the years	84
3.5	DISCUSSION	86
3.5.1	Relative importance of regional, landscape and local scale throughout the years.....	86
3.5.2	Effect of the host/habitat throughout the years.....	88
3.6	CONCLUSION.....	90
3.7	ACKNOWLEDGEMENTS.....	91
CHAPITRE IV		
IMPACT OF THE SPATIAL CONTEXT AND AGRONOMIC PRACTICES ON EARLY-SEASON CROP COLONIZATION BY AN INVASIVE PEST.....		
4.1	ABSTRACT.....	96
4.2	INTRODUCTION	97
4.3	MATERIAL AND METHODS	101
4.3.2	Local environment.....	104
4.3.3	Landscape structure	104
4.3.4	Agonomic practices within soybean fields	105
4.3.5	Variables and statistical analyses	108
4.4	RESULTS	110
4.4.1	Soybean aphid populations.....	110
4.4.2	Spatial and agronomic effects on the colonization sequence	111
4.4.3	Spatial and agronomic effects on early-season aphid density	112
4.4.4	Relation between the early-season crop colonization and maximum aphid density observed in the summer (late-season aphid density).....	120
4.5	DISCUSSION	122

4.5.1	Effect of the agronomic practices (1 st hypothesis).....	122
4.5.2	Spatial effect related to the primary (overwintering) host/habitat (buckthorn and woodland) (2 nd hypothesis).....	123
4.5.4	Spatial effect related to the secondary occasional hosts/habitats (2 nd hypothesis)	126
4.5.5	Relation between the early-season crop colonization and late-season aphid density (3 rd hypothesis)	127
4.6	CONCLUSION	128
4.7	ACKNOWLEDGMENTS.....	129
CHAPITRE V		
DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF THE SPATIAL CONTEXT ON THE NATURAL CONTROL OF AN INVASIVE CROP PEST.....		
5.1	ABSTRACT	134
5.2	INTRODUCTION.....	135
5.3	MATERIAL AND METHODS	138
5.3.1	Study area.....	138
5.3.2	Experiment 1 : natural control experiment (aphid sampling)	139
5.3.3	Experiment 2 : natural enemy sampling	140
5.3.4	Spatial context.....	145
5.3.5	Statistical analyses	147
5.4	RESULTS.....	148
5.4.1	Soybean aphid and natural enemies.....	148
5.4.2	Objective 1: Relative effect of natural enemies and spatial context (direct effects)	150
5.4.3	Objective 2: Spatial effects on the natural enemies (indirect effects).....	154
5.5	DISCUSSION	157
5.5.1	Direct effects (natural enemies and spatial context) on the natural control of the soybean aphid	157
5.5.2	Indirect effects of the spatial context on the natural control.....	161
5.6	ACKNOWLEDGMENTS.....	163

CHAPITRE VI	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	165
BIBLIOGRAPHIE.....	177

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
<p>1.1 Progression des infestations du puceron du soya aux États-Unis et au Canada au début des années 2000. AR : Arkansas, CO : Connecticut, DE : Delaware, IA : Iowa, IL : Illinois, IN : Indiana, GA : Géorgie, KS : Kansas, KY : Kentucky, MA : Massachussets, MB : Manitoba, ME : Maine, MI : Michigan, MN : Minnesota, MO : Missouri, MS : Mississippi, ND : Dakota du Nord, NE : Nebraska, NJ : New Jersey, NY : New York, OH : Ohio, ON : Ontario, PA : Pennsylvanie, QC : Québec, SD : Dakota du Sud, TN : Tennessee, VA : Virginie, WI : Wisconsin, WV : Virginie Occidentale.....</p>	8
<p>1.2 Photographie du puceron du soya (crédit photo : Julie-Éléonore Maisonhaute).....</p>	10
<p>1.3 Cycle biologique du puceron du soya. Figure tirée de la brochure Lutte intégrée contre le puceron du soya (Jean <i>et al.</i> 2010).....</p>	10
<p>1.4 Principaux pays producteurs de soya dans le monde.....</p>	19
<p>1.5 Stades phénologiques du soya. Les stades les plus sensibles au puceron du soya sont les stades précédant le stade R6. Stades végétatifs : VE = Levée (émergence des cotylédons), VC = Stade cotylédonnaire (premières feuilles unifoliées avec bords du limbe ne se touchant plus), V1 : Premier nœud (premières feuilles trifoliées avec bords du limbe ne se touchant plus), V2 : Deuxième nœud (deux feuilles trifoliées), Vn : nème nœud. Stades reproducteurs : R1 = Début de floraison (une fleur épanouie sur n'importe quel nœud), R2 = Pleine floraison (une fleur épanouie sur l'un des deux nœuds supérieurs), R3 : Première gousse (une gousse de 5 mm sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R4 = Gousse (une gousse de 2 cm sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R5 = Premières graines (une graine de 3 mm dans une des gousses sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R6 = Grain vert (graines remplissant la totalité de la cavité de la gousse sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R7 = Début de maturation (brunissement des gousses), R8 = Maturité (95 % des gousses brunies). Description effectuée</p>	

	d'après le Bulletin d'information RAP-Grandes cultures N°7 – 26 juin 2006 (Breault <i>et al.</i> 2006).....	21
2.1	Population dynamics of the soybean aphid from 2004 to 2015 in the Montérégie area of Quebec (Canada). Densities represent the mean densities of soybean aphid observed per plant during the 8-week sampling (early June to end of August), each point representing one field. Black: high infestation years; white: low infestation years; grey: moderate infestation year.....	56
2.2	Evolution of the soybean aphid densities from 2004 to 2015 in the Montérégie area of Quebec (Canada) in high and low infestation years. Densities represent the mean densities of soybean aphid observed per plant during the 8-wk sampling (early June to end of August), each point representing one field. Data were transformed ($\ln y$) to assess the assumptions of regressions. Black: high infestation years; white: low infestation years; grey: moderate infestation year (not included in the regressions). Black line: regression line for high infestation years ($\ln(\text{Aphid}) = -0.16 \text{ Year} + 323.55$, $P < 0.0001$). Dotted grey line: regression line for low infestation years (non-significant).....	57
3.1	Map of the studied area showing Quebec within Canada, the Montérégie area in Quebec and all the soybean fields sampled from 2006 to 2012. The regional border separates the two agricultural regions: Montérégie-Ouest and Montérégie-Est. Different colors were used to illustrate the different Regional County Municipalities (RCM).....	69
3.2	Modulation of the regional, landscape and local effects on the soybean aphid density throughout the years. Regional effect refers to effect of broad-scale spatial variables. Landscape structure was analysed at scale 1.5 km around fields. Local scale refers to effect of components relative to the sampled fields (2006-2012) and the adjacent field borders (2010-2012). Residual effect represents the variance non-explained by explanatory variables at regional, landscape and local scale. In grey: marginally significant effect (2010: $p = 0.053$; 2012: $p = 0.068$).....	80
3.3	Effects of soybean (secondary host = summer host), buckthorn (primary host = overwintering host) and woodlands (overwintering habitat) on mean density of the soybean aphid throughout the years. Dotted regression lines: $0.05 < p < 0.1$. Data transformation in 2008, 2010, and 2011: $\text{Log}_{10}(y)$. Data transformation in 2012: $\text{Log}_{10}(y+1)$	83
3.4	Variation partitioning between spatial effects at regional, landscape and local scale on the soybean aphid density. Dotted line: regional effect. Plain line: landscape effect. Dashed line: local effect. In bold: variable	

	explaining the greatest variation. Percentages refer to adjusted R^2 . Total R^2 in 2007 : 48.8%, 2010: 18.7%, 2011 : 44.1%, 2012: 23.5%.....	85
4.1	Experimental design for the soybean aphid sampling and field border characterization. Each year, 30 soybean plants per field were randomly sampled each week (6 stations of 5 plants, sampling area approximately 360 m in length x 50 m in width). The border characterization was performed on two adjacent, perpendicular field borders (respectively around 380 m and 70 m long). The center of the sampling area was used as the center of the landscape areas around the field.....	102
4.2	Early-season sampling of soybean fields in the Monteregie area (Quebec, Canada): (a) number of fields sampled and (b) proportion of fields infested with soybean aphids. Black line: 2010 (low infestation year). Dotted line: 2011 (high infestation year). Grey line: 2012 (moderate infestation year). Arrows indicates that analyses were performed for this week. A_0 : aphid density in week 0 (pre-sampling, last week of June); A_1 : aphid density in week 1 (first week of July, first week of regular sampling); A_2 , Aphid density in week 2: second week of July.....	103
4.3	Effect of the spatial context and agronomic practices on the initial crop colonization by the soybean aphid.....	118
4.4	Effect of the spatial context and agronomic practices on the soybean aphid density in early season.....	119
4.5	Absence of relation between the colonization sequence (graphs in the left) or mean early-season aphid density (graphs in the right) and late-season aphid density (maximum aphid density observed during the summer). Colonization sequence: order (in weeks) in which soybean fields were first invaded by the soybean aphid irrespective of the sowing date (low value representing earlier colonization). Mean aphid density in early July: mean aphid density observed in week 2 (second week of July). Late-season aphid density: maximum of the mean aphid density observed during the 8 weeks of regular sampling.....	121
5.1	Population dynamics of the soybean aphid, predators, parasitized aphids (mummies) and entomopathogenic fungi in 2011 (left) and 2012 (right).....	143
5.2	Cumulative aphid-days (CAD) of the soybean aphid observed in 2011 and 2012. The cumulative aphid-days was calculated at the field level (2011: n = 10 fields, 20 soybean plants; 2012: n = 14 fields, 41 soybean plants).....	150
5.3	Effect of the proportion of soybean and crop richness on the natural control of the soybean aphid (CAD) in 2011 (high infestation year).....	153

5.4	Relative effect of natural enemies and spatial context at local and landscape scale on the cumulative aphid-days (CAD) in 2011 (a) and 2012 (b).....	153
5.5	Effect of the spatial context at local and landscape scale on the natural enemies of the soybean aphid.....	156

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Soybean aphid density (\pm SE) observed from 2004 to 2015 in the Montérégie area of Quebec (Canada). Mean density represents the mean aphid densities observed per plant (means of the 30 plants) compiled for all fields during the 8-week sampling. Maximum density represents the mean of the maximum aphid densities observed per plant (population peak observed during the 8-week sampling) compiled for all fields.....	54
3.1 Soybean aphid populations in the Montérégie area of Quebec (Canada) from 2006 to 2012. Displayed aphid densities represent the mean aphid densities per plant (mean of 30 soybean plants per field) calculated over a period of 8 weeks (n=18-39 fields). SE (min-max) = Standard Error (minimum-maximum).....	71
3.2 Explanatory variables at regional, landscape and local scales studied from 2006 to 2012 in relation to soybean aphid density.....	76
3.3 Influence of the spatial context at regional, landscape and local scale on the mean density of the soybean aphid in Montérégie (Quebec, Canada) from 2006 to 2012. Variables displayed appeared significant after the variable selection. n.s.: not significant (no variable appeared significant after the variable selection, $p > 0.05$). R: Regional. La: Landscape. Lo: Local. R^2_a = adjusted R^2	81
4.1 Local, landscape and agronomic components studied from 2010 to 2012 in relation to the initial crop colonization and soybean aphid density.....	106
4.2 Effect of local environment, landscape structure and agronomic practices on the initial crop colonization by the soybean aphid.....	114
4.3 Effect of local environment, landscape structure and agronomic practices on the soybean aphid density in early season.....	116
5.1 Mean density and diversity of natural enemies in 2011 and 2012. Experiment 1 (natural control experiment) included 10 fields in 2011 and 14 fields in 2012.....	144

5.2	Spatial variables studied included in the analysis of the natural control of the soybean aphid and the natural enemies.....	146
5.3	Natural enemy variables best associated with the natural control of the soybean aphid (cumulative aphid-day, CAD).....	152
5.4	Spatial effects on the cumulative aphid-days (CAD) in 2011 and 2012.....	152
5.5	Spatial effect on the natural enemy variables best associated with the natural control of the soybean aphid in 2011 and 2012.....	155

RÉSUMÉ

Les invasions biologiques, en perturbant les écosystèmes naturels, forestiers ou agricoles, peuvent engendrer d'importants dommages écologiques et économiques. En Amérique du Nord, un ravageur exotique qui sévit en grandes cultures depuis plusieurs années est le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura, introduit au Canada en 2001. Des études américaines ont révélé que ce puceron était influencé par la structure du paysage agricole, ce qui laisse entrevoir des possibilités de lutte basées sur des aménagements du paysage.

L'objectif de ce projet était de comprendre comment le contexte spatial influence la dynamique des populations d'un ravageur exotique dans le temps et son contrôle naturel. Grâce aux archives du Réseau d'avertissement phytosanitaires et à des données terrain, la dynamique des populations du puceron du soya a été étudiée sur 12 années (2004-2015) en Montérégie (Québec). L'effet du contexte spatial sur la densité en pucerons a été étudié à trois échelles (locale, paysage, régionale) et pendant sept années, ce qui a permis de comprendre l'évolution des effets spatiaux au cours du processus d'invasion, en proposant deux nouvelles hypothèses : l'hypothèse « spatiale hiérarchique » et l'hypothèse d'un « changement d'effet des plantes hôtes ». L'effet du contexte spatial et des pratiques agronomiques a également été évalué en début de saison, en étudiant la colonisation initiale des champs par le puceron, ainsi que la relation existante entre la séquence de colonisation et la densité maximale en pucerons observée en pleine saison. Enfin, nous avons évalué les effets directs (contexte spatial et ennemis naturels) et indirects (effet du contexte spatial sur les ennemis naturels) agissant sur le contrôle naturel du puceron du soya, afin de proposer des aménagements du paysage pouvant aider les producteurs dans leur lutte contre le puceron.

Nos résultats montrent qu'un cycle bisannuel a été observé pour le puceron du soya au Québec, mais les données des plus récentes années remettent en question sa persistance. Concernant l'effet du contexte spatial au fil du temps, nos résultats sont en accord avec l'hypothèse d'un changement d'effet des plantes hôtes, avec un effet principal de l'hôte secondaire (soya) pendant les premières années d'invasion et un

effet principal de l'hôte primaire (nerprun) et des habitats associés (zones boisées) pendant les années ultérieures. En revanche, l'hypothèse spatiale hiérarchique n'est pas apparue comme un modèle adéquat pour le puceron du soya, l'échelle d'influence maximale n'ayant aucun lien avec le stade d'invasion. En début de saison, le contexte spatial et les pratiques agronomiques ont montré des effets globalement équivalents. Les champs de soya colonisés plus tôt par le puceron du soya étaient ceux présentant une grande richesse en plantes hôtes secondaires occasionnelles (ex. luzerne, trèfle, vesce) en bordures de champs, et situés au sein de paysages possédant une grande proportion d'habitats pouvant abriter ces plantes hôtes (cultures fourragères) et une faible proportion de soya. Les champs semés plus tôt et en semis conventionnel étaient également colonisés plus tôt. Cependant, l'absence de relation entre la séquence de colonisation des champs et la densité maximale en pucerons observés en pleine saison vient atténuer l'importance des facteurs affectant le puceron du soya en début de saison. Enfin, nos résultats révèlent que le contrôle naturel du puceron du soya est principalement influencé par l'effet conjoint des ennemis naturels (densité en champignons entomopathogènes, prédateurs, diversité fonctionnelle, richesse spécifique) et du contexte spatial. La lutte au puceron du soya devrait donc reposer sur des aménagements paysagers ayant un effet positif sur les ennemis naturels et le contrôle naturel : réduire les proportions de soya, diversifier les cultures et conserver les zones boisées.

En somme, cette étude est la première s'intéressant aux effets du contexte spatial sur un ravageur exotique envahissant en fonction des stades d'invasion. Au niveau théorique, cette étude révèle que l'évolution de l'effet du contexte spatial sur le puceron du soya repose sur un changement d'effet des plantes hôtes au fil du processus d'invasion, ce qui amène des réflexions quant à l'étude du contexte spatial sur d'autres espèces exotiques envahissantes. Au niveau appliqué, cette étude montre que la gestion intégrée du puceron du soya devrait reposer sur des aménagements paysagers affectant positivement les ennemis naturels sur l'ensemble de la saison.

Mots-clés : espèces exotiques envahissantes, *Aphis glycines* Matsumura, contrôle naturel, ennemis naturels, contexte spatial, échelles spatiales, plantes hôtes, partition de la variation.

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 INVASIONS BIOLOGIQUES

1.1.1 Généralités

Les invasions biologiques, qu'elles aient une origine intentionnelle ou accidentelle, influencent la dynamique des populations et mènent à des changements dans la répartition des espèces au sein des écosystèmes (Williamson 1996). Une invasion biologique se caractérise principalement par quatre phases : 1) l'introduction (intentionnelle ou accidentelle) d'une espèce en dehors de son aire de répartition d'origine, l'espèce étant alors qualifiée de non-indigène ou exotique dans le territoire envahi, 2) la colonisation de nouveaux habitats dans le territoire en question, 3) l'établissement de cette espèce dans les territoires colonisés, ce qui se caractérise par une croissance des populations et suppose que l'espèce exotique peut survivre et se reproduire dans les territoires colonisés et 4) la dispersion de l'espèce exotique établie pour coloniser de nouveaux territoires (Sakai *et al.* 2001 ; Williamson 1996 ; With 2002). Lorsque l'espèce exotique devient nuisible dans le territoire colonisé, que ce soit pour l'environnement, au niveau économique ou social, elle est qualifiée d'espèce exotique envahissante ou EEE (Mack *et al.* 2000 ; Ministère du Développement durable de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec 2015). Les EEE peuvent causer de nombreux dommages

écologiques, par exemple en agissant directement ou indirectement sur les populations indigènes (e.g., compétition) ou en transmettant de nouvelles maladies (Kenis *et al.* 2009). La présence d'une EEE peut également venir modifier les réseaux trophiques observés au sein d'un écosystème (Galiana *et al.* 2014). Enfin, les invasions biologiques peuvent avoir d'importantes répercussions économiques. Ainsi, tous domaines confondus, le coût de l'introduction d'EEE aux États-Unis a été chiffré à plusieurs milliards de dollars américains (Pimentel *et al.* 2005), ce qui inclut le coût des dommages occasionnés par les EEE mais aussi les dépenses associées au contrôle de ces espèces. La moule zébrée, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), est un cas très documenté d'EEE ayant causé des dommages aussi bien au niveau écologique qu'économique. En effet, si l'introduction de la moule zébrée au sein des grands lacs américains a provoqué le déclin de certaines populations indigènes de bivalves et eu un impact significatif sur la turbidité de l'eau (Hebert *et al.* 1991 ; Schloesser et Nalepa 1994), elle a aussi engendré des coûts considérables pour les industries de traitement de l'eau potable et hydroélectriques (Connelly *et al.* 2007).

Les invasions biologiques ont été observées à travers le monde entier. À titre d'exemple, on peut citer le cas du crapaud buffle, *Rhinella marina* L., originaire d'Amérique et introduit volontairement en 1935 en Australie pour contrôler des insectes ravageurs (Lever 2001). Ou encore, celui de la moule zébrée précédemment citée, introduite accidentellement en Amérique du Nord vers la fin du XXème siècle (Hebert *et al.* 1989). Dans les deux cas, ces EEE ont causé des dommages notables aux populations indigènes, (crapaud buffle : Greenlees *et al.* 2006 ; moule zébrée : Holland 1993 ; Schloesser et Nalepa 1994). Parmi les insectes, l'agrile du frêne, *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888, représente une EEE d'importance majeure depuis la dernière décennie. Originaire d'Asie, il a été introduit accidentellement en Amérique du Nord, et observé pour la première fois dans l'état du Michigan (USA), dans la province de l'Ontario (Canada) en 2002 (Cappaert *et al.* 2005) et au Québec en 2008 (Comtois et Girault 2008). Responsable de la mort de plusieurs millions de

frênes (Poland et McCullough 2006), cette EEE a causé et continue de causer d'énormes pertes pour l'industrie forestière et les municipalités. Selon les études et régions infestées, les pertes engendrées par l'agrile du frêne pourraient s'élever jusqu'à une à deux dizaines de milliards de dollars aux États-Unis (Herms et McCullough 2014: review). Au Québec, la tipule des prairies, *Tipula paludosa* Meigen, 1830 (Roy 2009), la chrysomèle des racines du maïs *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, 1868 (Meloche *et al.* 2002) ou encore le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura, 1917 (Ragsdale *et al.* 2004), sont autant d'insectes considérés comme des EEE ayant des répercussions sérieuses en milieu agricole.

1.1.2 Facteurs influençant les espèces exotiques envahissantes

Le succès des invasions biologiques repose sur de nombreux facteurs, qui incluent les caractéristiques de l'espèce invasive (e.g., génétique, traits d'histoire de vie, capacité de dispersion Sakai *et al.* 2001) mais aussi celles des communautés natives (Altieri *et al.* 2010 ; Fridley *et al.* 2007 ; Gooden et French 2015 ; Shea et Chesson 2002), la présence, abondance et diversité des ennemis naturels (Nielsen et Hajek 2005 ; Zappalà *et al.* 2012), la disponibilité des niches écologiques (Shea et Chesson 2002), la disponibilité des ressources (Stachowicz *et al.* 2002), les conditions climatiques (Kumar *et al.* 2014), les activités humaines (Crespo-Pérez *et al.* 2011 ; Prasad *et al.* 2010), les caractéristiques de l'habitat (Gallardo 2014) ou encore le contexte spatial (Decker *et al.* 2012 ; González-Moreno *et al.* 2013 ; Hogg et Daane 2013).

Face à l'incidence néfaste des EEE et à leur propagation souvent rapide, des analyses spatiales et de modélisation sont de plus en plus effectuées pour comprendre l'avancée des infestations et prévoir les zones à risque (Ferrari *et al.* 2014 ; Kelly *et al.* 2014 ; Peterson et Vieglais 2001), ce qui est le cas précisément pour l'agrile du frêne en Amérique du Nord (BenDor *et al.* 2006). L'identification des variables

spatiales ayant le plus d'influence sur ces EEE peut permettre de mieux comprendre la dynamique des infestations et faciliter la conception de moyens de lutte, tout en réduisant l'importance des facteurs reliés à la propagation des infestations. Dans certain cas, il a pu être déterminé que les activités humaines étaient grandement responsables de la dispersion des EEE. En effet, en Ohio par exemple, le réseau routier s'est avéré être le principal facteur influençant la dispersion de l'agrile du frêne, via le transport du bois par camion (Prasad *et al.* 2010). Un autre exemple en Équateur a montré que les structures de transport et d'entreposage des denrées représentaient la principale cause de dispersion de la teigne de la pomme de terre, *Tecia solanivora* (Povolny, 1973), cela en créant des conditions idéales pour le développement de l'insecte (Crespo-Pérez *et al.* 2011).

D'autres études ont montré que le contexte spatial avait une grande influence sur les EEE. La fragmentation du paysage, par exemple, a montré des effets mitigés sur les EEE, tantôt facilitant leur dispersion (Sakai *et al.* 2001: review), notamment celle d'EEE d'oiseaux en Nouvelle-Zélande (Barnagaud *et al.* 2014), et favorisant certaines EEE de coccinelles (Zaviezo *et al.* 2006) ; tantôt freinant leur dispersion comme ce fût le cas pour la spongieuse *Lymantria dispar* L. au Michigan, États-Unis (Nesslage *et al.* 2007). La proportion d'habitats potentiels de l'EEE et la connectivité de ces habitats peuvent aussi avoir un effet positif sur les EEE, tel qu'observé pour la fourmi de feu, *Solenopsis invicta* Buren, 1972 aux États-Unis (Resasco *et al.* 2014) ou le charançon aquatique du riz, *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel, en Chine (Wang *et al.* 2011). Quant à la diversité du paysage (i.e., diversité des éléments au sein du paysage), elle peut aussi affecter les EEE, en ralentissant leur dispersion, tel qu'observé pour la cochenille du pin maritime, *Matsucoccus feytaudi* Ducasse, 1941 en Corse (France) (Rigot *et al.* 2014) ou en assurant un meilleur contrôle par les ennemis naturels, comme observé pour le puceron du soya aux États-Unis (Gardiner *et al.* 2009a).

Ces effets du paysage peuvent varier en fonction de l'espèce considérée, mais également selon la phase d'invasion. Tel que souligné par With (2002), différentes variables du paysage peuvent affecter une même EEE selon le stade d'invasion dans lequel elle se trouve (introduction, colonisation, établissement, dispersion). Ainsi, lors de la phase de colonisation par exemple, les habitats ressources utilisés durant cette phase par une EEE peuvent avoir un effet bénéfique, alors que pendant la phase d'établissement, les EEE peuvent être influencée par la configuration spatiale des habitats assurant sa survie et sa reproduction (With 2002). Cependant, très peu d'études se sont réellement concentrées sur l'évaluation de l'effet du contexte spatial en tenant compte des différentes phases d'invasion d'une EEE, d'où l'intérêt de notre projet de recherche. Les études existantes portent essentiellement sur les populations végétales et les phases de colonisation et dispersion. Aux États-Unis par exemple, une étude portant sur plusieurs EEE de buisson a montré que la phase de colonisation était influencée par des variables à la fois locales (pH du sol et teneur en argile) et paysagères (proportion d'habitats perturbés), alors que la phase de dispersion était associée seulement à des variables locales (Johnson *et al.* 2006). À notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à ce jour à l'effet du contexte spatial sur une EEE animale en fonction des différentes phases d'invasion, la plupart des études spatiales portant sur des EEE étant effectuées sur une courte période de temps. Pourtant, étudier l'effet du contexte spatial sur une EEE durant son processus d'invasion est indispensable pour tendre vers une compréhension globale de la dynamique des populations de cette espèce, et connaître les principaux facteurs en jeu durant les différents stades d'invasion pour pouvoir engager des moyens de lutte adéquates. En étudiant l'évolution des effets spatiaux sur une durée de plusieurs années, au cours du processus d'invasion du puceron du soya, notre étude représente donc une première dans le domaine et les résultats pourraient servir de références pour d'autres EEE migrantes (voir chapitre 3).

1.1.3 Cas du puceron du soya : historique des infestations

Originnaire d'Asie, le puceron du soya est présent depuis longtemps en Chine, au Japon, aux Philippines, en Corée du Sud, Indonésie, Malaisie, Thaïlande, au Vietnam et en Russie (Venette et Ragsdale 2004 ; Wu *et al.* 2004). Cependant, depuis plus d'une décennie, il a colonisé d'autres régions du globe dont l'Australie (Fletcher et Desborough 2000) et les États-Unis (Hartman *et al.* 2001) en 2000, puis le Canada en 2001 (Hunt *et al.* 2003). Son introduction accidentelle en Amérique du Nord a été suivie par un établissement et une dissémination à grande vitesse, et il a aujourd'hui le statut de ravageur exotique envahissant.

En juillet 2000, on retrouvait pour la première fois le puceron du soya au Wisconsin, dans la région des Grands Lacs et, cette même année, ce sont 10 états américains qui ont fini par être touchés (Venette et Ragsdale 2004) : Wisconsin, Michigan, Indiana, Illinois, Missouri, Iowa, Ohio, Virginie-Occidentale, Kentucky et Minnesota (Figure 1.1). En 2001, le puceron continue sa dispersion aux États-Unis, au nord-ouest (Dakota du Sud et du Nord), à l'est (Virginie, Pennsylvanie) et au nord-est (état de New-York) (Venette et Ragsdale 2004). Cette année-là, il atteint également le Canada, avec des premières observations en Ontario à Chatham, toujours dans la région des Grands Lacs (Hunt *et al.* 2003), au Québec en Montérégie-Ouest (Brodeur *et al.* 2003 ; Roy 2003) et au Manitoba (Gavloski 2002). Cette rapide propagation illustre bien le fait que le puceron du soya a su s'établir et se disperser aisément en Amérique du Nord. En 2002, il était présent dans 20 états, soit une grande partie de l'est américain (Losey *et al.* 2002 ; National Agricultural Pest Information System 2004 ; Venette et Ragsdale 2004), voir Figure 1.1. Toujours en 2002, il a été recensé dans neuf régions agricoles au Québec : Montérégie-Est, Montérégie-Ouest, Laurentides, Lanaudière, Estrie, Chaudière-Appalaches, Capitale Nationale, Mauricie et Centre-du-Québec (Brodeur *et al.* 2003 ; Roy 2003). Cette année-là, les populations les plus importantes étaient observées dans des régions

proches des États-Unis, soit en Montérégie-Ouest avec une moyenne d'environ 22 pucerons par plant et 70 % des plants infestés, suivi de la Montérégie-Est (15 pucerons par plants, 45 % des plants infestés) et de l'Estrie (14 pucerons par plant, 60 % des plants infestés) (Brodeur *et al.* 2003). Les autres régions agricoles présentaient des populations de pucerons plus faibles (maximum de 6 pucerons par plant, 20 à 60 % des plants infestés) (Brodeur *et al.* 2003). Toutefois, toutes ces densités de pucerons observées au Québec étaient globalement faibles, preuve que le puceron du soya n'en était qu'à ses premiers stades d'invasion. En 2003, le puceron du soya atteint le Tennessee (Bennett 2003) et le New Jersey (Bamka 2004-2005) puis plusieurs autres états américains en 2004 : Arkansas (Lorenz *et al.* 2004), Maine (Dwyer 2004), Massachussets et Connecticut (Rutledge 2005), voir Figure 1.1.

Depuis son invasion, le puceron du soya est fréquemment observé dans les champs de soya de l'est de l'Amérique du Nord (30 États touchés aux États-Unis) et notamment au Québec où il fait l'objet de dépistages réguliers depuis 2004 (Mignault *et al.* 2004 ; Parent *et al.* 2005). Depuis quelques années, des infestations importantes sont également observées dans des régions agricoles plus éloignées des États-Unis, si bien que des traitements insecticides ont dû être effectués en Chaudière-Appalaches, en Mauricie et même au Saguenay-Lac-Saint-Jean (Parent 2007).

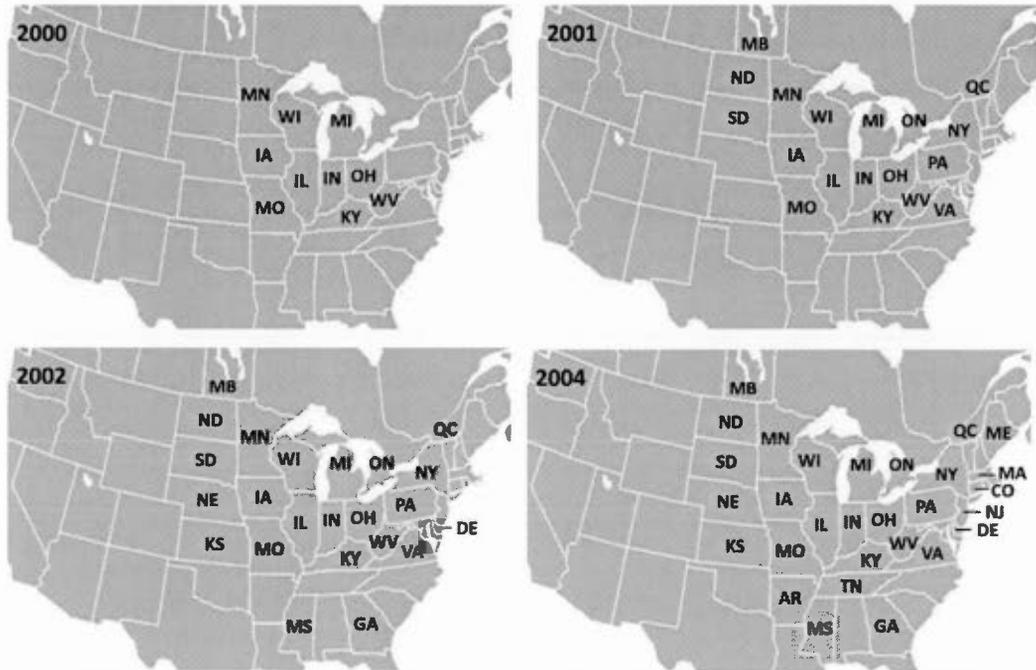


Figure 1.1 Progression des infestations du puceron du soya aux États-Unis et au Canada au début des années 2000. AR : Arkansas, CO : Connecticut, DE : Delaware, IA : Iowa, IL : Illinois, IN : Indiana, GA : Géorgie, KS : Kansas, KY : Kentucky, MA : Massachussetts, MB : Manitoba, ME : Maine, MI : Michigan, MN : Minnesota, MO : Missouri, MS : Mississippi, ND : Dakota du Nord, NE : Nebraska, NJ : New Jersey, NY : New York, OH : Ohio, ON : Ontario, PA : Pennsylvanie, QC : Québec, SD : Dakota du Sud, TN : Tennessee, VA : Virginie, WI : Wisconsin, WV : Virginie Occidentale.

1.2 BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU PUCERON DU SOYA

1.2.1 Cycle de vie

Le puceron du soya (Figure 1.2) présente un cycle de vie hétéroécique holocyclique (Ragsdale *et al.* 2004 ; Wu *et al.* 2004), ce qui implique une alternance d'hôtes (en l'occurrence alternance entre un hôte ligneux et un hôte herbacé) et que le cycle est complet (i.e., existence d'une reproduction asexuée et sexuée, cette dernière produisant des œufs qui vont pouvoir survivre à l'hiver), voir Figure 1.3. L'hôte

primaire du puceron du soya sur lequel a lieu la reproduction sexuée et où hivernent les œufs est le nerprun, un arbuste appartenant au genre *Rhamnus* (Rhamnaceae). En Amérique du Nord, plusieurs espèces de nerprun peuvent abriter le puceron du soya, dont le nerprun cathartique ou nerprun commun, *R. cathartica* L., le nerprun bourdaine, *R. frangula* L. et le nerprun à feuille d'aulne, *R. alnifolia* L'Héritier (Voegtlin *et al.* 2005), seul le nerprun à feuille d'aulne étant indigène en Amérique du Nord. Certains auteurs avancent que l'introduction et la propagation rapide des espèces exotiques de nerprun en Amérique du Nord ont pu faciliter l'établissement du puceron du soya (Heimpel *et al.* 2010). Les œufs du puceron du soya qui passent l'hiver sur le nerprun éclosent au printemps pour donner naissance à des juvéniles qui se transforment rapidement en femelles fondatrices aptères (Ragsdale *et al.* 2004). A partir de la troisième génération, il y a formation d'individus ailés qui vont coloniser l'hôte secondaire, le soya (hôte estival principal). Durant l'été, les femelles se reproduisent sur le soya de manière asexuée (parthénogénèse) et donnent naissance à d'autres femelles, principalement aptères. Cependant, des individus ailés peuvent aussi être produits - notamment en cas de fortes densités de pucerons - et ceux-ci peuvent alors coloniser d'autres plants de soya du même champ ou d'autres champs de soya. À l'automne, lorsque la photopériode et la température diminuent, les femelles gynopares migrent sur le nerprun où elles produisent des femelles ovipares. Un peu plus tard, des mâles ailés, eux aussi produits sur le soya, rejoignent les femelles aptères sur le nerprun où se déroule la reproduction sexuée et le cycle continue (Ragsdale *et al.* 2004).



Figure 1.2 Photographie du puceron du soya (crédit photo : Julie-Éléonore Maisonhaute)

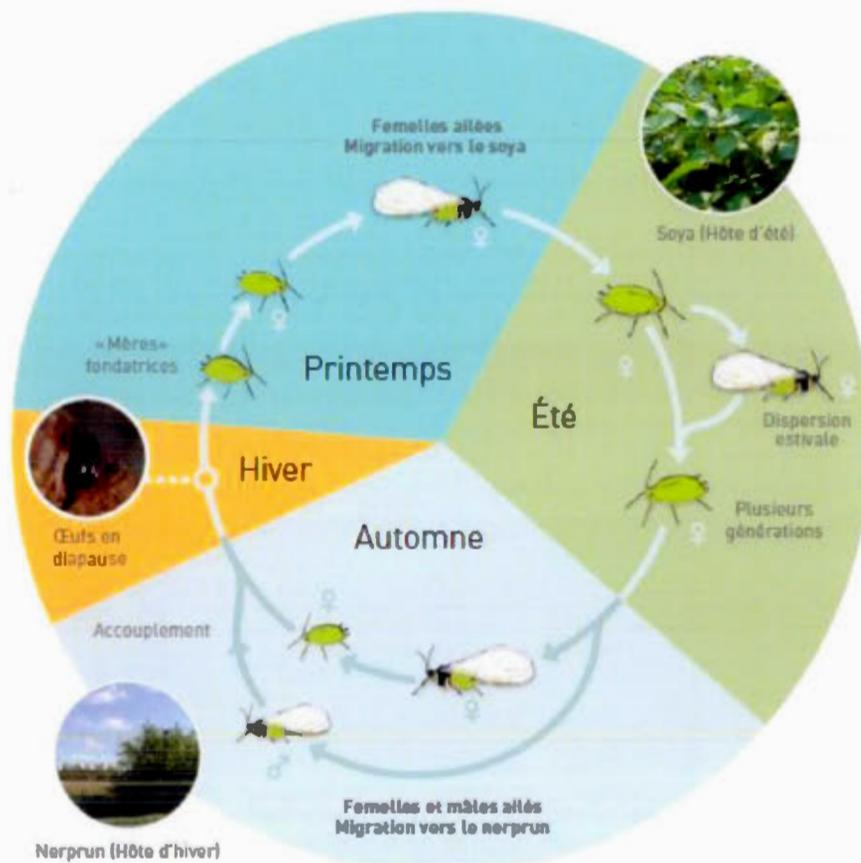


Figure 1.3 Cycle biologique du puceron du soya. Figure tirée de la brochure Lutte intégrée contre le puceron du soya (Jean *et al.* 2010).

Sur l'ensemble de la saison, 15 générations de pucerons peuvent être observées sur le soya (Wang *et al.* 1962). La température joue un rôle majeur dans le cycle de développement du puceron du soya (pucerons aptères). En effet, Hirano *et al.* (1996) ont montré que le développement du puceron du soya était plus rapide à 27° C qu'à 22 °C (âge moyen de reproduction de 3,9 versus 5,2 jours) mais qu'à 22°C, la durée de la période reproductrice et la durée de vie des adultes étaient plus grandes (respectivement 9,6 et 13,5 jours à 22°C versus 6,5 et 7,9 jours à 27°C). Selon Mc Cornack *et al.* (2004), la température optimale pour le puceron du soya serait de 27,8°C, avec un temps de développement de 4,5 jours (temps écoulé entre la naissance et la première reproduction). À 25°C, le doublement des populations s'effectuerait en 1 jour et demi seulement.

1.2.2 Hivernation

Des œufs du puceron du soya hivernant sur du nerprun ont été observés en Chine et aux États-Unis (Voegtlin *et al.* 2005), de même qu'en Ontario (Welsman *et al.* 2007), preuve que le puceron du soya est une espèce établie dans ces régions. Mais qu'en est-il au Québec ? À ce jour, aucun œuf du puceron du soya n'a été encore observé au Québec en dépit des nombreux échantillonnages effectués sur du nerprun. Cependant, quelques éléments appuient le fait que le puceron du soya s'est établi au Québec depuis plusieurs années, sans pour autant pouvoir déterminer une date précise. Premièrement, quelques pucerons du soya ont été observés sur du nerprun au printemps (Roy et Lachance 2005) et durant l'automne 2010 et 2011 (observations personnelles). De plus, les œufs du puceron du soya peuvent résister à des températures allant jusqu'à -34°C (point de surfusion, McCornack *et al.* 2005), ce qui laisserait supposer que le puceron a la capacité de passer l'hiver au Québec (du moins dans le sud de la province, ou dans des régions où le couvert de neige important peut agir comme isolant). Durant les premières années où des infestations du puceron du

soya ont été observées au Québec, le puceron était considéré comme une espèce migrante, colonisant les champs de soya au printemps ou au début de l'été depuis les sites d'hivernation aux États-Unis ou en Ontario. Dans le cas où le puceron du soya hivernerait au Québec, il aurait donc atteint la phase d'établissement et les pucerons colonisant les champs de soya au Québec pourraient provenir, non seulement des sites d'hivernation américains et ontariens, mais également de nerpruns situés au Québec. Le fait de connaître si le puceron du soya hiverne au Québec ou non permettrait de mieux comprendre la dynamique des populations du puceron du soya et possiblement appréhender l'intensité des infestations d'une année à l'autre en surveillant les sites d'hivernation du Québec.

1.2.3 Plantes hôtes secondaires occasionnelles

Même si le soya représente l'hôte de prédilection pour le puceron du soya (hôte secondaire principal), on peut retrouver le puceron sur plusieurs autres plantes hôtes de manière occasionnelle, au printemps ou durant l'été (hôtes secondaires occasionnels). Tout d'abord, on peut retrouver le puceron du soya dans d'autres cultures comme le haricot, *Phaseolus vulgaris* L., ou la luzerne, *Medicago sativa* L., mais selon Alleman *et al.* (2002), ces plantes sont des hôtes de très mauvaise qualité pour le puceron et ne permettent pas le développement complet de l'insecte. Toutefois, de faibles densités en pucerons ont été observées sur de la luzerne (Hill *et al.* 2004). Le puceron du soya a également été retrouvé sur de la pomme de terre, *Solanum tuberosum* L., mais sans toutefois que cette plante puisse permettre sa reproduction asexuée (Davis et Radcliffe 2008). D'une manière générale, plusieurs plantes appartenant à la famille des Fabaceae peuvent représenter des hôtes secondaires occasionnels pour le puceron du soya. Ainsi, le trèfle incarnat *Trifolium incarnata* L. et le trèfle des prés *Trifolium pratense* L. sont des hôtes d'excellente qualité pour le puceron, au même titre que le soya, puisque le puceron présente un

haut taux de reproduction sur ces plantes (Alleman *et al.* 2002). Le trèfle d'Alexandrie *Trifolium alexandrinum* L. et le trèfle Kura *Trifolium ambiguum* M. Bieb peuvent aussi abriter le puceron du soya et permettre sa reproduction asexuée, alors que le trèfle blanc *Trifolium repens* L. et le mélilot, *Melilotus officinalis* (L.) Lam., 1779 et *Melilotus albus* Medik., 1787 sont des hôtes de moins bonne qualité et n'assurent qu'une reproduction asexuée très faible du puceron (Alleman *et al.* 2002). Enfin, la présence de pucerons du soya ailés a été répertoriée sur plusieurs plantes présentes dans des bordures de champs, plantes appartenant à la famille des Fabaceae (trèfle hybride *Trifolium hybridum* L., vesce velue *Vicia sativa* L., lupin vivace *Lupinus perennis* L., lotier corniculé *Lotus corniculatus* L.) ou à d'autres familles (grande herbe à poux *Ambrosia trifida* L., silène *Silene latifolia* L., asclépiade de Syrie *Asclepias syriaca* L., faux indigo *Amorpha canescens* L., morelle *Solanum spp.*, carotte sauvage *Daucus carota* L.) (Mueller *et al.* 2010).

D'une manière générale, il a été montré que plusieurs espèces migrantes de pucerons se retrouvaient à la fois dans les zones cultivées et non cultivées, tel qu'observé pour le puceron du soya, mais que ces pucerons étaient retrouvés plus fréquemment dans les zones cultivées (Favret et Voegtlin 2001). Cela suggère donc que les zones non cultivées représentent uniquement des habitats transitoires pour le puceron du soya. Pourtant, aucune étude n'a encore déterminé quel était l'effet de la présence de ces plantes hôtes occasionnelles au sein du paysage agricole sur l'intensité des infestations du puceron du soya. Ces plantes ont-elles un réel effet sur les densités en pucerons retrouvées dans les champs de soya ? Qu'elles permettent ou non la reproduction du puceron du soya, les plantes hôtes secondaires occasionnelles présentes au sein du paysage agricole, dans les bordures de champs ou les cultures fourragères par exemple, pourraient permettre aux populations d'*A glycines* de survivre au printemps durant quelques temps lorsque le soya n'a pas encore émergé. Elles pourraient également faciliter la dispersion des pucerons au sein du paysage agricole, soit au printemps en servant d'habitat transitoire entre les sites d'hivernation

et les champs de soya, ce qui pourrait avoir un effet sur la colonisation initiale des champs de soya (voir chapitre 4), soit durant l'été en facilitant la dispersion entre les champs de soya et donc en agissant sur les vagues de colonisation observées durant l'été, ce qui pourrait avoir un impact sur le contrôle naturel du puceron (voir chapitre 5).

1.2.4 Cycle bisannuel

L'intensité des infestations du puceron du soya varie grandement d'une année à l'autre en Amérique du Nord. En 2010, une étude a mis en évidence la présence d'un cycle bisannuel, caractérisé par une alternance entre une année de forte infestation et une année de faible infestation (Rhainds *et al.* 2010). L'hypothèse avancée par l'auteur pour expliquer ce cycle bisannuel repose principalement sur la prédation par les ennemis naturels. En effet, les années de fortes infestations de pucerons sont associées à de forts taux de reproduction des coccinelles, engendrant ainsi un nombre important de larves et donc de forts taux de prédation en fin de saison. Ce fort taux de prédation entraîne une réduction du nombre de pucerons ailés migrant sur le nerprun à l'automne, du nombre d'œufs hivernant sur le nerprun, et par conséquent du nombre de pucerons émergeant au printemps suivant (Rhainds *et al.* 2010). À l'inverse, les années de faible infestation sont associées à un taux de reproduction plus faible des coccinelles, d'où une plus faible densité de larves et des taux de prédation plus faibles en fin de saison. Il en résulte alors un plus grand nombre de pucerons en fin de saison qui vont pouvoir migrer sur le nerprun, d'où la plus grande quantité d'œufs hivernant, et un plus grand nombre de pucerons émergeant au printemps suivant. Observe-t-on également un cycle bisannuel au Québec ? Selon les dépistages effectués par le réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP), il semblerait qu'un tel cycle se soit également mis en place au Québec, avec de fortes infestations durant les années impaires (Colton-Gagnon *et al.* 2013). Cependant, aucune étude scientifique n'a

vérifié si tel était réellement le cas. Par ailleurs, les observations faites par le RAP au cours des dernières années posent certains questionnements par rapport à la persistance du cycle bisannuel (Colton-Gagnon *et al.* 2015). Y-a-t-il réellement un cycle bisannuel au Québec ? Il nous est apparu essentiel de répondre à cette question, dans un but fondamental, afin de mieux comprendre la dynamique des populations du puceron du soya au Québec, mais aussi dans un but appliqué, pour développer une stratégie phytosanitaire de lutte contre le puceron (voir chapitre 2).

1.2.5 Dispersions et migrations

Chez le puceron du soya, des phases de dispersion/migration peuvent être observées à plusieurs périodes du cycle, soit au printemps et à l'automne (migrations saisonnières), ou durant l'été (Figure 1.3). La colonisation des champs de soya au printemps s'effectue principalement à partir des sites d'hivernation (qu'ils soient situés aux États-Unis, en Ontario ou au Québec), mais peuvent aussi avoir lieu à partir des champs de soya déjà infestés dans le cas de colonisations tardives (Ragsdale *et al.* 2004). Au cours de l'été, les dispersions s'effectuent entre les champs de soya, la production de pucerons ailés étant influencée par exemple par de fortes densités en pucerons sur les plants (Ragsdale *et al.* 2004).

D'une façon générale, les pucerons peuvent se déplacer en volant de manière active ou en étant transportés passivement par le vent (Taylor *et al.* 1979) et les courants-jets de basse couche (Zhu *et al.* 2006), qui sont des courants d'air que l'on retrouve à des hautes altitudes et qui atteignent de grandes vitesses. Une expérience menée en laboratoire a montré que le puceron du soya pouvait voler de manière active pendant une durée maximale de 11 heures, sur une distance de 18,5 km, et que des vols de longues distances étaient associés à une plus faible fécondité et longévité (Zhang *et al.* 2009). Pour ce qui est du mode passif de déplacement des pucerons, il

se déroule en 3 phases : 1) décollage et ascension sous l'effet attractif des rayons U.V. plus importants en altitude, 2) transport passif horizontal par le vent et 3) atterrissage suite à des conditions abiotiques (perturbations, pluie), par choix ou par épuisement (arrêt de battement des ailes). Il a été montré que plusieurs espèces de pucerons pouvaient discriminer les cultures, notamment faire la différence entre une monoculture de soya et une culture mixte de soya et de sorgho (Bottenberg et Irwin 1992). Ils seraient également capables de reconnaître des tailles, formes, couleurs et longueurs d'ondes émises par les plantes (Kennedy *et al.* 1961). Cependant, le mode exact de déplacement du puceron du soya n'est pas connu et très peu de pucerons ont été retrouvés dans les différents pièges à succion placés au Québec (Labrie, Meloche et Parent, communications personnelles). Il n'est donc pas connu si le puceron du soya migre suivant les vents et courants-jets au Québec ou s'il vole à plus basse altitude. Toutefois, une étude récente américaine a mis en évidence que la migration du puceron du soya dépendait grandement des vents dominants et que la distance parcourue dépendait de la période de la journée, les vols nocturnes pouvant s'effectuer sur de plus longues distances (500 km et plus), alors que les vols diurnes étaient limités à 200 km (Crossley et Hogg 2015).

Puisque le puceron du soya peut se disperser à plus ou moins grande échelle, il est logique de penser que le paysage agricole joue un rôle non négligeable dans sa dynamique des populations. En particulier, si l'on s'intéresse aux migrations depuis les sites d'hivernation jusqu'aux champs de soya, l'effet du paysage pourrait être observé à différentes échelles selon le stade d'invasion (voir chapitre 3). En effet, des effets à plus grande échelle pourraient être observés si les sites d'hivernation se trouvent éloignés des champs de soya (ce qui est souvent le cas lors de la phase de colonisation), alors que des effets du paysage à une plus faible échelle pourraient être observés à partir du moment où le puceron du soya hiverne au Québec (soit pendant la phase d'établissement). On peut se demander également si certains éléments proéminents du paysage, telles que les collines Montérégiennes présentes en

Montérégie, pourraient interférer avec la migration du puceron du soya et influencer la densité en pucerons dans les champs (voir chapitre 3). Un tel effet a été trouvé en Chine, où la présence de montagnes et collines était associée à un ralentissement de la dispersion du charançon aquatique du riz *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel, 1952, qui est également une espèce exotique envahissante (Wang *et al.* 2011).

1.3 INCIDENCE DU PUCERON DU SOYA EN AMÉRIQUE DU NORD

1.3.1 La culture du soya

La culture du soya, *Glycine max* (L.) Merr, connaît une croissance constante depuis le début du XXème siècle, si bien qu'elle se situe actuellement au 7^{ème} rang mondial en terme de production, avec près de 241 millions de tonnes produites annuellement en 2012 (FAO 2012). Le tiers du soya est produit aux États-Unis (82 millions de tonnes), alors que le Canada occupe le 7^{ème} rang mondial avec 2,1 % de la production, soit 5,1 millions de tonnes produites en 2012 (FAO 2012), voir Figure 1.4. La production est en croissance au Canada puisqu'elle était de 5,9 millions de tonnes en 2015 (Statistique Canada 2015). Au niveau économique, le soya est une culture d'importance au Canada puisqu'elle rapporte environ 1 milliard de dollars par année, ce qui la place au troisième rang des cultures, le premier rang étant occupé par le canola avec 4,1 milliards de dollars, suivi du blé avec 3,6 milliards de dollars (FAO 2012). Au Canada, l'Ontario est de loin la principale province productrice de soya (67 % de la production, soit 3,4 millions de tonnes produites par an), mais le Québec arrive en deuxième position (17 %, 843 000 tonnes), suivi du Manitoba (15 %, 770 000 tonnes) (Statistique Canada 2012).

Au Canada, le soya cultivé est destiné à nourrir le bétail (porc, vaches laitières) sous forme de tourteaux ou de fèves grillées, à l'alimentation humaine (lait ou huile

de soya, tofu, margarine...) ou à l'industrie (encre d'imprimerie, biodiesel, matières plastiques, fibres et textiles, cosmétiques...) (Dorff 2007). Hormis les cultures fourragères, le soya et le maïs sont les principales grandes cultures retrouvées au Québec avec 423 000 hectares de maïs et 267 000 hectares de soya semés en 2010, mais les superficies de maïs et soya semées peuvent être assez similaires selon les années (e.g., respectivement 237 000 et 168 000 hectares en 2014) (Institut de la Statistique du Québec 2010, 2015). Les champs de maïs et de soya sont donc des composantes importantes du paysage agricole québécois qui reflètent souvent l'intensification de l'agriculture. On pourrait donc penser que les infestations de pucerons du soya sont plus sévères dans des paysages plus « intensifs », possédant de plus grandes superficies en soya (concentration de la ressource). Les paysages agricoles québécois sont assez contrastés les uns par rapport aux autres, certains présentant d'importantes proportions de cultures (dont le maïs et le soya), d'autres présentant une plus grande proportion de zones non cultivées. Quelques études ont révélé que les paysages agricoles québécois avaient une influence significative sur certains ravageurs et ennemis naturels dans le maïs (Roullé *et al.* 2015), le soya (Mitchell *et al.* 2014), ou en bordures de champs (Maisonhaute *et al.* 2015 ; Maisonhaute *et al.* 2010 ; Roullé *et al.* 2015). Mais quels sont les facteurs ayant le plus d'impact sur le puceron du soya à travers les années ? Une étude approfondie des effets du paysage agricole québécois sur le puceron du soya sera abordée dans les chapitres 3, 4 et 5 de cette thèse.

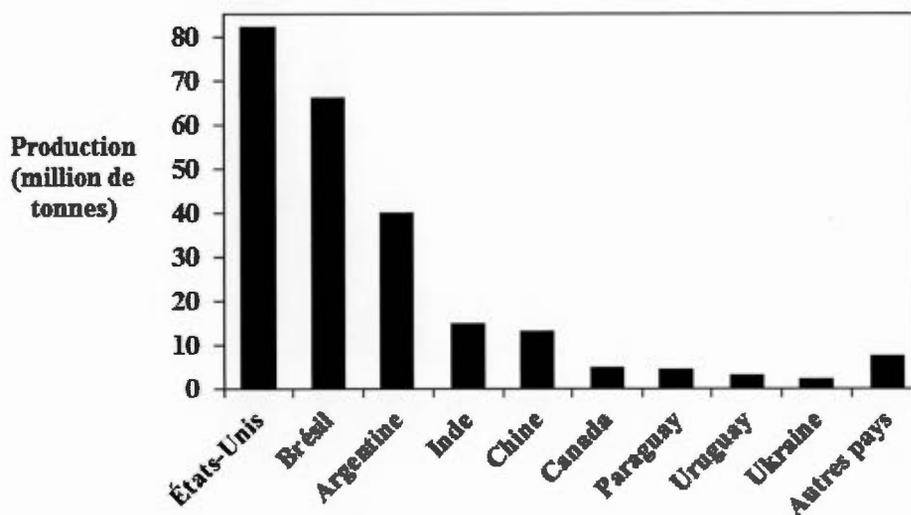


Figure 1.4 Principaux pays producteurs de soya dans le monde. Graphique réalisé d'après les données de l'Organisation des Nations-Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO 2008).

1.3.2 Dommages associés au puceron du soya

Le puceron du soya, comme les autres espèces de puceron, est un insecte piqueur-suceur qui puise sa nourriture dans la sève des plantes. Une trop grande densité de pucerons sur un plant de soya peut entraîner un stress pour la plante, qui se traduit par une diminution de la photosynthèse (Diaz-montano *et al.* 2007), du nombre de gousses par plant, ainsi que des pertes de rendement (Rhainds *et al.* 2007). Ces pertes de rendement sont d'autant plus grandes que les infestations s'effectuent à un stade peu avancé du soya (Beckendorf *et al.* 2008). Ainsi, Catangui *et al.* (2009) ont calculé une perte de rendement maximale possible de 75 % pour une infestation au stade V5 (stade végétatif, 5 feuilles trifoliées) contre 48 % pour une infestation au stade R2 (pleine floraison, voir Figure 1.5). Cependant, cette évaluation ne tient pas compte du contrôle possible des pucerons par les ennemis naturels. Quoiqu'il en soit, les stades les plus sensibles du soya pour lesquels de fortes densités en pucerons s'avèrent les

plus dommageables sont les stades végétatifs et les premiers stades reproducteurs, en particulier durant la formation des gousses et des graines (voir Figure 1.5).

Le puceron du soya peut également causer des dommages aux plants de soya ou autres Fabacées de manière indirecte. Tout d'abord, le miellat des pucerons peut faciliter le développement de la fumagine, une maladie fongique se caractérisant par des taches noires sur les plants qui limitent la photosynthèse (Ostlie 2001). De plus, les pucerons peuvent être vecteurs de virus responsables de plusieurs maladies, comme le virus de la mosaïque du soya, le virus de la mosaïque de la luzerne, le virus de la mosaïque du tabac (Clark et Perry 2002) ou encore le potyvirus de la mosaïque jaune du haricot (Wang *et al.* 2006). Toutefois, les maladies virales causées par le puceron du soya ne posent pas de réels problèmes au Québec à l'heure actuelle (Jean *et al.* 2010).



Figure 1.5 Stades phénologiques du soya. Les stades les plus sensibles au puceron du soya sont les stades précédant le stade R6. Stades végétatifs : VE = Levée (émergence des cotylédons), VC = Stade cotylédonaire (premières feuilles unifoliées avec bords du limbe ne se touchant plus), V1 : Premier nœud (premières feuilles trifoliées avec bords du limbe ne se touchant plus), V2 : Deuxième nœud (deux feuilles trifoliées), Vn : nème nœud. Stades reproducteurs : R1 = Début de floraison (une fleur épanouie sur n'importe quel nœud), R2 = Pleine floraison (une fleur épanouie sur l'un des deux nœuds supérieurs), R3 : Première gousse (une gousse de 5 mm sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R4 = Gousse (une gousse de 2 cm sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R5 = Premières graines (une graine de 3 mm dans une des gousses sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R6 = Grain vert (graines remplissant la totalité de la cavité de la gousse sur l'un des quatre nœuds supérieurs), R7 = Début de maturation (brunissement des gousses), R8 = Maturité (95 % des gousses brunies). Description effectuée d'après le Bulletin d'information RAP-Grandes cultures N°7 – 26 juin 2006 (Breault *et al.* 2006).

1.3.3 Seuil d'alerte et seuil de perte économique

Face aux dommages que peuvent occasionner de fortes densités de pucerons, des outils ont été développés pour aider les producteurs de soya à évaluer les risques et

prévoir les éventuels traitements à effectuer. Aux États-Unis, un seuil d'alerte de 273 pucerons par plant a été calculé, seuil à partir duquel les populations de pucerons peuvent atteindre le seuil de perte économique de 674 pucerons par plant seulement 7 jours plus tard (Ragsdale *et al.* 2007). Ces deux seuils sont associés à un seuil de 10 000 pucerons-jours cumulés par plant, seuil au-delà duquel des pertes de rendement conséquentes peuvent survenir. En effet, des pertes de rendement de près de 7 % ont été observées aux États-Unis pour chaque tranche de 10 000 pucerons-jours accumulés sur un plant de soya pendant la saison (Ragsdale *et al.* 2007). Cet indice est calculé en effectuant la somme du nombre de pucerons observés sur un même plant chaque jour. Au Québec, un seuil d'alerte de 250 pucerons par plant a été fixé (Breault *et al.* 2006). La stratégie phytosanitaire de lutte contre le puceron du soya recommande d'évaluer la possibilité d'effectuer un traitement insecticide seulement si trois conditions sont remplies : 1) l'atteinte du seuil d'alerte de 250 pucerons par plant, 2) l'augmentation des populations de pucerons d'au moins 35% trois jours après l'atteinte du seuil d'alerte, et 3) le soya est à un stade de croissance entre R1 (début de floraison, voir Figure 1.5) et R4 (premières graines) (Breault *et al.* 2014). La fenêtre d'intervention contre le puceron du soya est très courte puisque le seuil de perte économique peut être atteint quelques jours seulement après l'atteinte du seuil d'alerte étant donné le temps de développement rapide du puceron du soya (voir section 1.2.1). Tous ces seuils calculés sont valides pour les stades R1 à R5 du soya car des études supplémentaires seraient nécessaires pour déterminer les conséquences de fortes densités de pucerons après le stade R5 (Ragsdale *et al.* 2007). Toutefois, à partir du stade R6, un traitement insecticide a peu de chance d'être rentable (Jean *et al.* 2010 ; Ostlie 2001) car le coût associé au traitement insecticide et à la perte de rendement occasionnée par le passage de la machinerie agricole au champ (pertes dues à l'écrasement des plants de soya) est souvent supérieure aux pertes directement associées aux fortes densités de pucerons. Fait intéressant depuis quelques années, les stratégies d'intervention contre le puceron du soya en Ontario et au Québec tiennent compte également de la présence des ennemis naturels dans la prise de décision de

traiter (Hallett *et al.* 2014 ; Jean *et al.* 2010). En effet, ces derniers peuvent avoir une contribution importante dans la lutte au puceron du soya, tel qu'illustré à la section

1.4 MÉTHODES DE LUTTE CONTRE LE PUCERON DU SOYA

1.4.1 Sélection de variétés

La lutte contre le puceron du soya passe tout d'abord par la sélection de variétés résistantes (attirant et abritant peu de pucerons) ou tolérantes (tolérant de fortes densités de pucerons sans en affecter le rendement) (Hesler et Dashiell 2007). Malheureusement, ces variétés ne sont pas disponibles actuellement au Québec du fait de leurs unités thermiques élevées (Syngenta 2011). Cependant, la situation pourrait évoluer dans le futur considérant les changements climatiques ou l'avancée des recherches en agronomie. À l'heure actuelle, la lutte contre le puceron du soya au Québec passe donc principalement par la lutte chimique.

1.4.2 Lutte chimique

Lorsque les densités en pucerons dépassent le seuil d'alerte, il peut être recommandé d'effectuer un traitement insecticide foliaire afin d'éviter des pertes de rendement trop importantes. Les traitements insecticides utilisés contre le puceron du soya sont généralement efficaces, entraînant généralement des réductions de densités de pucerons de plus de 90 % (Bourgeois et Mathieu 2007). Cependant, l'application d'un insecticide ne se justifie pas toujours car le coût du traitement et la perte de rendement occasionnée par le passage de la machinerie peut équivaloir à la perte de rendement due aux pucerons, tel que mentionné précédemment. Ainsi, selon les années et les paramètres énumérés précédemment, la marge nette peut être la même

que le champ soit traité ou non (Bourgeois et Mathieu 2007). Cependant, l'inquiétude des agriculteurs face au puceron du soya fait souvent en sorte que certains vont avoir recours aux insecticides dès que les densités en pucerons atteignent le seuil d'alerte.

Deux principales familles d'insecticides à large spectre peuvent être utilisées en application foliaire contre le puceron du soya : les pyréthriinoïdes (ou pyréthroïdes) tel que le lambda-cyhalothrine (nom commercial : Matador®) et les organophosphorés qui comprennent le diméthoate (nom commercial : Cygon®, Lagon®) et le malathion (MAAARO 2007). Pour ce qui est du lambda-cyhalothrine, une seule application permet généralement de maintenir les densités en-dessous de 100 pucerons par plant (McCormack et Ragsdale 2006). Cependant, ces insecticides utilisés contre le puceron du soya, qu'il s'agisse du lambda-cyhalothrine, du diméthoate ou du malathion, ne sont pas sans effet sur l'environnement puisqu'ils s'avèrent extrêmement toxique pour les abeilles, les poissons et les invertébrés aquatiques (SAgE pesticides 2016a b, c). Leur utilisation doit donc se faire de manière raisonnée. Contrairement aux insecticides à large spectre, l'insecticide sélectif spirotétramate (dérivé de l'acide tétronique) a un effet moindre sur l'environnement, avec un effet moyennement toxique pour les poissons et non toxique pour les abeilles et une faible persistance dans le sol (SAgE pesticides 2016d). Cependant, même s'il a un effet moindre sur la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), le spirotétramate présente des effets néfastes sur l'ensemble des ennemis naturels comparables à un insecticide à large spectre (Varenhorst et O'Neal 2012). Enfin, en régie biologique et sans intrant, des savons insecticides ont été homologués, mais ils s'avèrent également toxiques pour les ennemis naturels (Parent et Mongeau 2008). En somme, si un traitement insecticide doit être appliqué, et quel que soit le traitement insecticide, il est primordial que celui-ci soit effectué au bon moment. En effet, si celui-ci est effectué trop tôt, il y a un risque de voir apparaître un second pic de population de pucerons ultérieurement (Bourgeois et Mathieu 2007), d'autant plus que les traitements

insecticides effectués auront également diminué les populations d'ennemis naturels, réduisant ainsi significativement le contrôle naturel (Ohnesorg *et al.* 2009).

Le traitement des semences est également utilisé pour lutter contre le puceron du soya et s'effectue avec des insecticides de la famille des néonicotinoïdes comme l'imidaclopride (Gaucho®) ou le thiaméthoxame (Cruiser®). Si certaines études ont montré l'efficacité de tels traitements de semences pour réduire les densités de pucerons (Magalhaes *et al.* 2009), d'autres ont mis en évidence qu'un traitement de semence au thiaméthoxame avait une efficacité de 46 à 49 jours seulement (McCornack et Ragsdale 2006 ; Seagraves et Lundgren 2012), ce qui ne permet pas de lutter adéquatement contre le puceron du soya lors d'infestations tardives (pic de population survenant généralement entre le stade R1 et R5 au cours de l'été). De plus, dans un récent document américain, on rapporte que l'utilisation de semences traitées aux néonicotinoïdes n'apporte aucun bénéfice constant pour les producteurs de soya et qu'on ne peut attendre aucun gain de rendement suite à leur utilisation (Myers *et al.* 2014). Par ailleurs, ces insecticides utilisés en traitement de semences sont très toxiques pour les abeilles (Samson-Robert *et al.* 2014) et, contrairement aux organophosphorés et au pyréthriinoïdes, ils ont une persistance élevée dans le sol (SAgE pesticides 2013 d, e). Ces insecticides ont également montré des effets néfastes sur les ennemis naturels (Seagraves et Lundgren 2012), ce qui remet en question la nécessité de leur utilisation comme moyen de lutte préventive.

Au final, les traitements insecticides peuvent s'avérer être une solution simple et efficace pour lutter contre le puceron du soya, mais les insecticides demeurent des produits chimiques qui ne sont pas sans effet sur l'environnement, la santé humaine et les insectes auxiliaires. Par ailleurs, le recours à un traitement insecticide ne se justifie pas toujours au niveau économique. Il est donc essentiel de ne traiter un champ qu'en cas de besoin (si le seuil de perte économique est sur le point d'être atteint), au bon moment (pas trop tôt en saison), et de tenir compte de la présence, de l'abondance et

de la diversité des ennemis naturels (prédateurs, parasitoïdes et champignons entomopathogènes) dans la prise de décision. Toutefois, d'autres solutions plus écologiques existent, notamment celles faisant intervenir les ennemis naturels. En effet, ces derniers pourraient permettre de maintenir les populations de pucerons en-dessous du seuil de perte économique et donc éviter le recours à un traitement chimique.

1.4.3 Lutte biologique

1.4.3.1 Définitions

La lutte biologique aux ennemis des cultures peut se définir comme l'utilisation d'organismes vivants pour supprimer la densité de population ou l'impact d'un organisme nuisible spécifique, en le rendant moins abondant ou moins dommageable (Eilenberg *et al.* 2001). La lutte biologique aux ravageurs des cultures peut s'effectuer suivant quatre méthodes principales : 1) la lutte biologique classique qui implique l'introduction d'un agent de lutte biologique exotique pour qu'il s'établisse et contrôle à long terme le ravageur lui-même exotique (l'agent de lutte biologique provenant du même endroit que le ravageur), 2) la lutte biologique inoculative qui implique des lâchers d'agents de lutte biologique afin qu'ils se multiplient et contrôlent le ravageur, 3) la lutte biologique inondative qui implique des lâchers d'agents de lutte biologique en grand nombre, et à plusieurs reprises, dans le but que ces derniers contrôlent, à eux seuls, le ravageur et 4) la lutte biologique conservative qui est basée sur une modification de l'environnement ou des pratiques agronomiques pour protéger et augmenter le nombre d'ennemis naturels afin qu'ils réduisent l'impact du ravageur (Eilenberg *et al.* 2001). En ce qui concerne le puceron du soya, une lutte biologique inondative à l'aide de lâchers de coccinelles pourrait être envisagée. Pourtant, bien que des coccinelles soient en vente comme agents de lutte

biologique au Québec, cette pratique n'est pas ou que très peu utilisée. Une lutte biologique conservative pourrait également être envisagée. Cette dernière repose sur une modification de l'environnement permettant d'augmenter la survie, la fécondité, la longévité ou le comportement des ennemis naturels dans le but d'accroître leur efficacité envers les ravageurs (Landis *et al.* 2000 ; Tschamtkke *et al.* 2007). Cette modification de l'environnement peut s'effectuer à plusieurs échelles spatiales, soit très localement au niveau de la parcelle, soit à l'échelle du paysage agricole. L'aménagement de l'habitat ou du paysage peut avoir un effet directement sur les populations de ravageurs (par exemple, en limitant leur reproduction et leur dispersion) ou un effet indirect via un effet positif sur les populations d'ennemis naturels. Quel effet est le plus important ? Répondre à cette question est indispensable pour mettre en place des moyens de lutte adéquates contre les ravageurs. C'est pourquoi nous nous sommes intéressés aux effets du contexte spatial à la fois sur le puceron du soya (voir chapitre 3 et 4) et sur les ennemis naturels et le contrôle naturel du puceron (voir chapitre 5).

1.4.3.2 Évaluation du contrôle naturel

Le contrôle naturel des ravageurs peut être évalué de plusieurs manières et en utilisant divers indices. Cette évaluation peut s'effectuer par des observations visuelles aux champs (Costamagna et Landis 2007), et notamment par l'utilisation de cages d'exclusion pour comparer les densités de pucerons entre des plants encagés inaccessibles aux ennemis naturels et des plants non encagés, libres d'accès (Gardiner *et al.* 2009a). Les indices permettant d'évaluer le contrôle naturel peuvent être reliés directement aux populations de ravageurs, comme le taux de croissance des pucerons (Martin *et al.* 2015 ; Raymond *et al.* 2015), la différence de densités en pucerons d'une semaine à l'autre (Chaplin-Kramer *et al.* 2013) ou encore le nombre de pucerons-jours cumulés sur les plants (Koch *et al.* 2015). Ces indices peuvent

également tenir compte à la fois des ravageurs et des ennemis naturels (Gardiner *et al.* 2009a ; Landis *et al.* 2008) comme le fait le ratio cumulé ennemis naturels/pucerons (Koch *et al.* 2015), ou encore le taux de parasitisme (Tamburini *et al.* 2016). Dans notre étude, en plus d'étudier la densité moyenne en pucerons, nous avons évalué le contrôle naturel du puceron du soya en utilisant comme indice la densité cumulée en pucerons, soit le nombre de pucerons-jours cumulés, puisqu'il existe un seuil critique établi de 10 000 pucerons-jours, seuil au-delà duquel les producteurs peuvent s'attendre à avoir des pertes de rendement (voir chapitre 5). Bien que d'autres facteurs peuvent entrer en jeu dans l'accumulation de pucerons-jours sur un plant (e.g., température, pluviométrie, qualité des plants), un nombre élevé de pucerons-jours cumulés peut également refléter un moins bon contrôle par les ennemis naturels.

1.4.3.3 Ennemis naturels du puceron du soya

Le puceron du soya comporte plusieurs ennemis que l'on retrouve naturellement dans les champs. Comme en témoigne Noma *et al.* (2010), pas moins de 26 espèces de prédateurs aphidiphages et parasitoïdes ont été observés dans les champs de soya aux États-Unis. Que ce soit aux États-Unis ou au Canada, la guildes d'ennemis naturels du puceron du soya est constituée principalement de prédateurs, ce qui inclut plusieurs espèces de coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae), des punaises prédatrices (Hemiptera : Anthocoridae, Nabidae, Miridae et Lygaeidae), des larves de chrysopes et d'hémérobes (Neuroptera : Chrysopidae et Hemerobiidae) et des larves de syrphes, cécidomyies et *Leucopis* (Diptera : Syrphidae, Cecidomyiidae et Chamaemyiidae) (Costamagna *et al.* 2008 ; Fox *et al.* 2004 ; Mignault *et al.* 2006 ; Noma *et al.* 2010 ; Rutledge *et al.* 2004). Aux prédateurs, s'ajoutent des guêpes parasitoïdes (Hymenoptera) (Costamagna *et al.* 2008 ; Kaiser *et al.* 2007 ; Wyckhuys et Heimpel 2007), qu'il s'agisse d'espèces indigènes comme *Aphidius colemani* Viereck, 1912 (Braconidae) (Kaiser *et al.* 2007) ou exotiques comme *Binodoxys communis* (Gahan,

1927) (Braconidae) (Wyckhuys et Heimpel 2007 ; Wyckhuys *et al.* 2008). Une nouvelle espèce de parasitoïde originaire d'Asie et s'attaquant au puceron du soya, *Aphelinus certus* Yasnosh, 1963 (Aphelinidae), a également été découverte en 2007 en Ontario (Frewin *et al.* 2010) et au Québec (Labrie, communication personnelle) mais identifiée officiellement au Québec en 2010 (Gariépy 2011). Alors que *B. communis* et *A. colemani* ont montré des performances réduites en champs, avec des taux de parasitisme très faibles (Gariépy *et al.* 2015), *A. certus* montrerait des perspectives intéressantes en matière de lutte contre le puceron du soya (Gariépy 2011). Enfin, les ennemis naturels du puceron du soya comptent des champignons entomopathogènes (Nielsen et Hajek 2005), ainsi que d'autres prédateurs généralistes comme des carabes (Coleoptera : Carabidae) (Hajek *et al.* 2007 ; Hannam *et al.* 2008) ou des araignées (Costamagna *et al.* 2008).

Même si la composition de la guildes d'ennemis naturels du puceron du soya peut différer selon les études et les régions, une tendance générale est observée, avec une prédominance des coccinelles ou des punaises prédatrices dans les champs de soya. Ainsi, aux-États-Unis, des études ont montré que les principaux prédateurs du puceron du soya étaient soit les coccinelles (Nielsen et Hajek 2005), soit la punaise *Orius insidiosus* (Say, 1832) (Costamagna et Landis 2007 ; Desneux *et al.* 2006 ; Noma *et al.* 2010). Selon une autre étude, la punaise *O. insidiosus* et la coccinelle *H. axyridis* représentaient à elles seules plus de 85 % de tous les prédateurs aphidiphages retrouvés dans les champs de soya en Indiana (Rutledge *et al.* 2004). Au Québec, les études révèlent que les ennemis naturels les plus abondants en champs de soya sont de loin les coccinelles, avec une abondance variant selon les années entre 50 et 95 % de l'abondance totale des prédateurs (Mignault *et al.* 2006 ; Rhainds *et al.* 2007). Mais les ennemis naturels les plus abondants sont-ils les plus efficaces pour lutter contre le puceron du soya ?

L'efficacité des ennemis naturels dans le contrôle des pucerons a été démontrée à plusieurs reprises, par exemple en utilisant des cages d'exclusion et en comparant les densités en pucerons sur des plants encagés versus sur des plants libres d'accès aux ennemis naturels. Plusieurs études ont ainsi pu associer une diminution significative des densités en pucerons du soya en lien avec la présence d'ennemis naturels et ce, que ce soit en Chine (Liu *et al.* 2004 ; Miao *et al.* 2007), aux États-Unis (Costamagna et Landis 2006 ; Costamagna *et al.* 2008 ; Desneux *et al.* 2006 ; Donaldson *et al.* 2007 ; Fox *et al.* 2004) ou au Québec (Rhainds *et al.* 2007). Des rendements plus élevés pouvaient également parfois être observés en présence d'ennemis naturels (Costamagna *et al.* 2008 ; Rhainds *et al.* 2007). Toutefois, il est important de noter que ce ne sont pas nécessairement les prédateurs les plus abondants qui sont les plus efficaces pour réduire les densités du puceron du soya. En effet, dans une étude effectuée au Michigan, même si la punaise *O. insidiosus* représentait le prédateur le plus abondant (avec une abondance avoisinant 50 %), son efficacité à lutter contre le puceron du soya était moindre par rapport à celle des coccinelles, notamment du fait de sa faible quantité de pucerons consommés *per capita* (en moyenne moins de 0.5 pucerons en deux heures) et de sa faible réponse aux variations de densités de pucerons (Costamagna et Landis 2007). Au final dans cette étude, bien que leur abondance soit plus faible, les coccinelles consumaient une plus grande quantité de pucerons *per capita* (par exemple environ 1.5 pucerons consommés en deux heures pour la coccinelle à sept points *Coccinella septempunctata* L.) et représenteraient donc les prédateurs les plus efficaces pour lutter contre le puceron du soya. Grâce à cette grande voracité, les coccinelles assurent une meilleure réduction des densités de pucerons du soya que les prédateurs de petite taille et les parasitoïdes (Costamagna *et al.* 2008). En laboratoire, la voracité de quelques coccinelles a été estimée et révèle une consommation maximale de pucerons du soya jusqu'à 277 pucerons par jour (cas d'une coccinelle à sept points adulte femelle), mais des variations existent selon l'espèce, le sexe et le stade de développement (Xue *et al.* 2009).

1.4.3.3 Relation entre ennemis naturels et pucerons

La réponse numérique des ennemis naturels aux variations de densités en pucerons est un facteur pouvant expliquer l'efficacité du contrôle naturel. Généralement, une association positive est observée entre la densité en pucerons et la densité en ennemis naturels (Elliott *et al.* 2002b), les ennemis naturels répondant positivement à de fortes densités en pucerons. Cependant, cette réponse numérique peut être variable, notamment selon les années. Ainsi, dans les champs de soya, une association positive entre l'abondance moyenne en pucerons et l'abondance moyenne en ennemis naturels a été observée mais uniquement une année sur 3, soit une année où les infestations étaient plus faibles et où moins de pucerons ailés étaient observés, réduisant ainsi les colonisations successives des champs par le puceron du soya (Schmidt *et al.* 2011). Cette association entre pucerons et ennemis naturels peut également varier en fonction des ennemis naturels. Par exemple, la corrélation entre abondance en prédateurs et densité en pucerons du soya peut dépendre du type de prédateurs, la corrélation étant positive et significative pour des prédateurs « transitoires », négative et presque significative pour des prédateurs « résidents » ou nulle lorsque l'ensemble des prédateurs est considérée (Costamagna et Landis 2007). Dans une autre étude, seule l'abondance de la punaise *Orius* s'est révélée négativement reliée au taux de croissance du puceron du soya, alors que les autres ennemis naturels ne montraient aucune association significative avec les pucerons (Desneux *et al.* 2006). Par ailleurs, même si l'association entre l'abondance en ennemis naturels et l'abondance en pucerons est significative pour plusieurs ennemis naturels, la nature de cette association peut différer. En effet, cette association ennemis naturels-pucerons ne présente pas toujours une relation linéaire, ce qui traduit différents degrés d'associations - donc de réponses numériques - pour les différents ennemis naturels (Elliott *et al.* 2002b). En somme, avant de pouvoir effectuer des aménagements de l'habitat à des fins de lutte biologique conservative, il est donc essentiel de déterminer quels ennemis naturels ont le plus d'impact sur les populations de

ravageurs afin de favoriser spécifiquement ces ennemis naturels au sein de l'agroécosystème. Au Québec, bien que des études aient répertorié les ennemis naturels en champs de soya, il n'est pas connu lesquels d'entre eux ont le plus d'influence sur le puceron du soya.

1.4.4 Lutte culturale

La mise en place de pratiques agronomiques peut permettre de limiter l'établissement des ravageurs dans les champs, favoriser les ennemis naturels et le contrôle des ravageurs au sein de l'agroécosystème. Tout d'abord, certains facteurs agronomiques ont montré des effets directs sur le puceron du soya. En effet, à l'échelle de la parcelle, la fertilisation et la qualité nutritionnelle des plants peuvent venir influencer la densité en pucerons du soya puisque de fortes teneurs en azote et de faibles teneur en potassium dans les feuilles sont reliées à de plus grandes densités en puceron du soya (Noma *et al.* 2010). À l'opposé, d'autres pratiques agronomiques ont montré un effet bénéfique pour les ennemis naturels et la lutte contre le puceron du soya. C'est le cas des cultures de couverture de luzerne (Schmidt *et al.* 2007) ou de seigle (Koch *et al.* 2015) qui ont permis d'accroître les densités en ennemis naturels et réduire les densités en pucerons du soya. Enfin, dans la mesure où les pucerons sont capables de discriminer les cultures, l'aménagement des parcelles peut aussi avoir un effet sur les densités en pucerons. En effet, des études ont montré qu'il était possible de réduire les densités de pucerons en effectuant des cultures intercalaires de maïs et de soya (Wang et Ba 1998) ou en cultivant le soya en association avec d'autres cultures sous forme de bandes alternées soya-maïs-blé (Labrie *et al.* 2016). Ces derniers cas reflètent l'étroit lien qu'il peut exister entre certaines pratiques agronomiques et l'aménagement de l'habitat, et que la lutte contre le puceron du soya peut être influencée par le contexte spatial autour des champs. Dans cette thèse, l'effet de quelques variables agronomiques a été évalué dans le quatrième chapitre de cette

thèse, en lien avec la colonisation des champs et la densité en pucerons en début de saison.

1.5 DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET CONTEXTE SPATIAL

Depuis les dernières décennies, avec l'avancée de la géomatique, un nombre grandissant d'études s'intéresse à l'étude des populations dans son contexte spatial, intégrant ainsi des variables spatiales à plus ou moins grande échelle, et ce, qu'il s'agisse d'EEE ou non. L'étude de la dynamique des populations peut se baser sur plusieurs approches. Par exemple, la théorie des métapopulations, impliquant des populations en interaction (Hanski 1998 ; Hanski et Gilpin 1991 ; Levins 1969), s'intéresse surtout à la dynamique des populations locales (au sein d'une tache d'habitat), ces dernières étant influencées par des facteurs locaux (taux de croissance et mortalité) mais aussi par les migrations/dispersions qui peuvent s'effectuer entre les différentes taches d'habitat (effet de la disponibilité des habitats et de la distance entre les taches d'habitat). Une autre approche est celle basée sur l'écologie du paysage (Forman et Godron 1986), qui accordent plus d'importance au contexte spatial, et qui se veut faire des liens entre la structure du paysage et les processus écologiques au sein du paysage. C'est cette approche que nous avons privilégiée dans notre étude.

Les objectifs visés par l'analyse des effets du contexte spatial ne seront pas les mêmes selon le milieu ou les organismes étudiés. En ce qui concerne les EEE, qu'elles évoluent en milieu naturel, agricole ou forestier, les analyses spatiales peuvent permettre de comprendre comment s'effectue la propagation des infestations. En milieu agricole, les analyses spatiales peuvent permettre, par exemple, de déterminer quels aménagements de l'habitat effectuer à des fins de lutte biologique conservative. Bon nombre d'études spatiales portant sur le puceron du soya (ou autres

pucerons) et les ennemis naturels ont été réalisées soit en Europe soit aux États-Unis, donc dans un contexte paysager différent du Québec. Toutefois, les résultats de ces études effectuées hors Québec ont orienté nos choix de variables à considérer dans ce projet de doctorat.

1.5.1 Structure du paysage

Il existe plusieurs définitions du mot paysage. Selon le dictionnaire Larousse, un paysage correspond à « une étendue spatiale, naturelle ou transformée par l'homme, qui présente une certaine identité visuelle ou fonctionnelle » (Larousse 2015). Une définition plus scientifique basée sur les concepts de Forman et Godron (1986) est celle d'un territoire hétérogène composé de plusieurs amas d'écosystèmes en interaction. La notion de paysage peut être assez vague puisqu'elle n'intègre aucune notion d'échelle. On peut donc parler de paysage pour un territoire très localisé ou très vaste. Dans cette étude, nous avons donc préféré utiliser le terme de « contexte spatial » et réservé le terme « paysage » pour un territoire à moyenne échelle (de l'ordre d'un ou quelques kilomètres). Dans cette thèse, nous avons donc étudié l'effet du contexte spatial à l'échelle locale (incluant les caractéristiques des champs et des bordures de champs), paysagère (structure du paysage dans un rayon de 1.5 km autour des champs) ou régionale (intégrant des facteurs à grandes échelles, par exemple à l'échelle de la Montérégie ou des municipalités régionales de comté, soit de l'ordre de plusieurs centaines ou milliers de km²).

D'une manière générale, la structure d'un paysage peut être analysée en étudiant sa composition, soit la superficie ou la proportion des différents éléments du paysage (e.g., proportion en zones non cultivées ou d'une culture en particulier, indice de diversité), ou sa configuration, soit l'arrangement spatial des éléments du paysage (e.g., fragmentation d'un type d'habitat, forme des éléments du paysage,

densité de bordures de champs, distance entre différents éléments du paysage) (Burel et Baudry 1999). Une notion fréquemment utilisée par les chercheurs est celle de complexité du paysage, qui se caractérise par des paysages possédant une grande proportion de zones non cultivées (paysages agricoles complexes), et qui fait donc opposition à des paysages agricoles simples composés en majorité de zones cultivées (Rand *et al.* 2012 ; Vollhardt *et al.* 2008). La diversité ou hétérogénéité du paysage est également souvent étudiée et calculée à partir de deux indices, initialement utilisés pour des populations et appliqués désormais à l'écologie du paysage : l'indice de diversité de Shannon (Shannon et Weaver 1949) tel qu'utilisé par Weibull *et al.* (2003) et l'indice de diversité de Simpson (Simpson 1949) tel qu'utilisé par Gardiner et al (2009a). En ce qui concerne l'indice de diversité de Simpson, on utilise souvent la formule $1-D$ (D étant l'indice de diversité) pour obtenir une relation positive entre cet indice et le niveau de diversité (un indice élevé coïncidant avec une diversité élevée). Cet indice accorde moins d'importance aux espèces/éléments rares que l'indice de Shannon, ce qui peut être plus approprié dans les études comme la nôtre, considérant le fait que certains éléments du paysage sont très peu représentés au sein du paysage (e.g., cultures maraîchères, petits fruits, pépinières).

1.5.2 Effets du contexte spatial en milieu agricole

1.5.2.1 Effets à l'échelle locale

En milieu agricole, l'aménagement de l'habitat peut permettre de réduire l'impact des ravageurs sur les cultures, et notamment celui des espèces exotiques (Jonsson *et al.* 2010). À l'échelle locale, deux facteurs sont fréquemment inclus dans les études spatiales en milieu agricole, à savoir la présence de végétation naturelle et de fleurs aux abords des champs. Même si ces deux éléments ont globalement un effet positif sur les ennemis naturels, le taux de prédation ou de parasitisme, les effets sur les

dommages, le rendement ou le bénéfice économique sont rarement évalués (Jonsson *et al.* 2010).

Un des facteurs pouvant influencer les ravageurs et les ennemis naturels est la présence de sites d'hivernation autour des champs. En ce qui concerne les ennemis naturels, la végétation naturelle autour des champs a un rôle essentiel, puisqu'elle agit comme refuge et site d'hivernation, représentant ainsi une source d'ennemis naturels qui colonisent les champs (Alomar *et al.* 2002 ; Macfadyen *et al.* 2015 ; Wissinger 1997). La nature de cette végétation autour des champs peut aussi avoir un impact sur certains organismes de la guildes d'ennemis naturels. En effet, selon Sarthou *et al.* (2014), l'abondance de plusieurs ennemis naturels (carabes, syrphes, neuroptères, hémiptères, staphylins et parasitoïdes) est influencée par le type d'habitat naturel, les bordures aménagées avec une prédominance de plantes dicotylédones ayant globalement une plus grande abondance de ces ennemis naturels, alors que d'autres ennemis naturels (araignées, coccinelles) présentent la même abondance quel que soit le type d'habitat. La richesse ou la diversité de la végétation naturelle à proximité des champs peut également avoir un effet positif pour certains ennemis naturels comme les prédateurs (Haddad *et al.* 2001) et notamment la punaise *O. insidiosus* (Lundgren *et al.* 2009).

Contrairement aux ennemis naturels, très peu d'études se sont intéressées à l'effet de la végétation naturelle, et en particulier des sites d'hivernation, sur la dynamique des populations des ravageurs. Parmi les études existantes, Klueken *et al.* (2012) ont montré que la présence de l'hôte primaire en bordures de champs (merisier à grappes *Prunus padus* L. ou autres arbustes du genre *Rosa*) n'avait aucun effet sur la colonisation des champs par le puceron bicolore des céréales *Rhopalosiphum padi* L. Cela laisse supposer que la migration des pucerons depuis leurs sites d'hivernation jusqu'aux sites estivaux ne s'effectue pas localement, mais à une échelle plus grande. En ce qui concerne le puceron du soya, la seule étude sur le sujet est une étude

ontarienne ayant observé un effet positif de la présence de nerprun (hôte primaire et hôte d'hivernation) aux abords des champs sur la colonisation des champs par le puceron du soya et sur la densité en pucerons en début de saison (Bahlai *et al.* 2010). Au Québec, bien que le nerprun soit présent, il n'est pas connu à ce jour si sa présence à proximité des champs de soya a un effet significatif sur la dynamique des populations du puceron du soya.

Au-delà de la végétation naturelle présente aux abords des champs, les fleurs retrouvées au sein de cette végétation ont un effet bénéfique sur le contrôle naturel des ravageurs, puisqu'elles représentent des ressources pour bon nombre d'ennemis naturels. En effet, plusieurs études ont montré un effet bénéfique des ressources florales pour les syrphes (Cowgill *et al.* 1993 ; Haenke *et al.* 2009 ; Hickman et Wratten 1996 ; Sutherland *et al.* 2001 ; Van Rijn *et al.* 2013), les coccinelles (Woltz *et al.* 2012), les parasitoïdes (Lee et Heimpel 2008 ; Vollhardt *et al.* 2010) ou encore les neuroptères lorsque les densités de pucerons sont faibles (Jonsson *et al.* 2009). Plus précisément, la présence de fleurs aux abords des champs permet d'augmenter la longévité et la fécondité des parasitoïdes (Lee et Heimpel 2008), alors qu'une grande densité de fleurs attirent une plus grande abondance de syrphes (Sutherland *et al.* 2001). En ayant des effets bénéfiques sur les ennemis naturels, les fleurs retrouvées en bordures de champs peuvent donc indirectement influencer les densités en ravageurs via le contrôle naturel. Des expériences en verger de pommiers ont ainsi permis d'illustrer ce phénomène, puisqu'une plus faible densité en pucerons était observée sur les arbres lorsque ceux-ci se trouvaient à proximité de fleurs (Gontijo *et al.* 2013). Cependant, d'autres études n'ont pas été en mesure de confirmer l'effet bénéfique des bandes fleuries sur le contrôle des pucerons (de Almeida *et al.* 2014 ; Lavandero I *et al.* 2006 ; van Rijn *et al.* 2006). En champ de soya, l'effet des bordures fleuries sur les populations de pucerons et leur contrôle n'a pas été clairement démontré. En effet, malgré une plus grande abondance en coccinelles observée en présence de bordures fleuries, Woltz *et al.* (2012) n'ont pu établir de lien entre la

présence de fleurs et un meilleur contrôle naturel du puceron du soya, notamment car le contrôle naturel était élevé dans les différents traitements effectués (avec ou sans bordures fleuries).

Au final, hormis l'étude de Bahlai *et al.* (2010) effectuée en Ontario, aucune étude ne s'est penchée sur l'effet des variables spatiales locales sur le puceron du soya, la plupart de ces études étant effectuée à l'échelle du paysage (quelques km de rayon autour des champs). Dans notre étude, nous avons considéré plusieurs variables à l'échelle locale qui pourraient agir soit sur le puceron du soya (e.g., présence de l'hôte primaire mais aussi abondance et richesse des plantes hôtes secondaires occasionnelles, voir chapitre 3 et 4), soit sur les ennemis naturels et le contrôle naturel du puceron du soya (e.g., abondance en fleurs, diversité de la végétation, présence d'arbres servant de sites d'hivernation pour certaines espèces de coccinelles, voir chapitre 5). Cependant, les variables locales ne sont pas les seules variables affectant le puceron du soya et ses ennemis naturels, c'est pourquoi nous avons également intégré des variables spatiales à plus grandes échelles.

1.5.2.2 Effet du paysage sur les pucerons et leur contrôle naturel

Les pucerons ont fait l'objet de plusieurs études impliquant des effets du paysage. Certaines d'entre elles ont révélé des effets significatifs des zones non-cultivées, bien que les effets observés n'aillent pas toujours dans le même sens. Dans certains cas, les zones non cultivées ont eu un effet positif sur les populations de pucerons dans les champs de céréales (Roschewitz *et al.* 2005b ; Thies *et al.* 2005). Au contraire, d'autres études ont montré qu'une grande densité de bordures de champs était associée à un plus faible établissement du puceron bicolore des céréales *Rhopalosiphum padi* L. dans les champs d'orge (Östman *et al.* 2001) et à un meilleur contrôle des pucerons dans les champs de blé (Bianchi et van der Werf 2003).

En ce qui concerne le puceron du soya, des études américaines rapportent que des paysages diversifiés sont associés à une plus faible densité en pucerons et un meilleur contrôle naturel (Gardiner *et al.* 2009a ; Noma *et al.* 2010) alors qu'au contraire, l'homogénéisation du paysage, par exemple due à l'accroissement des superficies de maïs pour produire du bioéthanol, a un effet négatif sur le contrôle du puceron dans le soya (Landis *et al.* 2008). Au Canada (Ontario), la seule étude effectuée sur le sujet a révélé un effet positif de la présence de nerprun à l'échelle locale (tel que mentionné précédemment), mais aussi à l'échelle du paysage (rayon de 4 km autour des champs) sur la densité en pucerons du soya (Bahlai *et al.* 2010). Cette étude a aussi montré un effet négatif de la densité de bordures de champs (Bahlai *et al.* 2010). Au final, on peut se demander quelles sont les variables spatiales qui influencent le puceron du soya au Québec. Sont-elles les mêmes que celles observées aux États-Unis et en Ontario ? Et à quelle échelle observe-t-on les effets les plus importants ? Une autre question importante qui se pose - et qui n'a jamais été abordée auparavant - est de savoir s'il existe des changements dans les effets du contexte spatial au fil des années. L'effet du contexte spatial sur le puceron du soya est-il le même tout au long de son processus d'invasion ? Nous avons cherché à répondre à toutes ces questions dans les chapitres 3, 4 et 5 de cette thèse.

1.5.2.3 Effet du paysage sur les ennemis naturels

L'effet du paysage sur les ennemis naturels est important à considérer puisqu'il peut agir indirectement sur les populations de ravageurs. L'effet de la complexité du paysage - donc de la proportion de zones non cultivées au sein du paysage - a fait l'objet de nombreuses études puisque ces zones non cultivées constituent des lieux d'hivernation pour bon nombre d'ennemis naturels (Landis *et al.* 2000), excepté pour la coccinelle asiatique qui passe l'hiver au Québec dans les habitations (Labrie *et al.* 2008 ; Labrie et Roy 2008). Or, l'une des composantes majeures du succès de la mise

en place d'une lutte conservatrice repose sur la présence de sites d'hivernation pour les ennemis naturels, ce qui permet d'assurer leur survie au sein de l'agroécosystème.

Plusieurs études ont ainsi observé un effet bénéfique des zones non cultivées pour les ennemis naturels, mettant en avant un effet positif sur l'abondance en coccinelles, chrysopes et punaises prédatrices nabides (Colunga-Garcia *et al.* 1997 ; Elliott *et al.* 2002a ; Elliott *et al.* 1998 ; Elliott *et al.* 2002b), l'abondance et la richesse spécifique des syrphes (Chaplin-Kramer *et al.* 2013 ; Haenke *et al.* 2009 ; Sarthou *et al.* 2005), l'abondance et la richesse spécifique des parasitoïdes (Maisonhaute et Lucas 2011 ; Plečaš *et al.* 2014 ; Zhao *et al.* 2014) et le taux de parasitisme (Rand *et al.* 2012 ; Roschewitz *et al.* 2005a ; Thies *et al.* 2005 ; Zhao *et al.* 2014). Cependant, d'autres études viennent nuancer cet effet bénéfique des zones non cultivées, par exemple en révélant une absence d'effet sur la diversité des parasitoïdes (Rand *et al.* 2012 ; Vollhardt *et al.* 2008) ou sur le taux de parasitisme (Caballero-López *et al.* 2012). Il en est de même pour les chrysopes, pour lesquels les zones non cultivées n'ont parfois qu'un très faible impact (Taki *et al.* 2013) voire même un effet négatif (Mignon *et al.* 2003).

Parmi les autres composantes du paysage, la diversité du paysage (Elliott *et al.* 2002b), la fragmentation de l'habitat (Grež *et al.* 2004 ; Stoner et Joern 2004) ou encore la forme des éléments du paysage (Grež et Prado 2000) sont autant de facteurs qui peuvent également affecter l'abondance ou la diversité des coccinelles. Si la diversité du paysage a globalement un effet positif sur les coccinelles, cet effet dépend toutefois des espèces considérées, et notamment s'il s'agit d'espèces indigènes ou exotiques (Gardiner *et al.* 2009b ; Maisonhaute et Lucas 2011). La diversité du paysage peut donc avoir un effet négatif sur certains ennemis naturels, comme observé pour les punaises nabides (Elliott *et al.* 2002b) ou les larves de cécidomyie (Maisonhaute et Lucas 2011).

Au final, toutes ces études illustrent le fait que plusieurs composantes du paysage ont un effet significatif sur les ennemis naturels en milieu agricole, ce qui peut avoir des répercussions sur le contrôle naturel et donc les populations de ravageurs. Toutefois, puisque les différents ennemis naturels n'ont pas la même contribution dans la lutte aux ravageurs et que les effets spatiaux observés sur les différents ennemis naturels de la guildes aphidiphage peuvent avoir des effets antagonistes, il est important de vérifier quelle est la réelle incidence des ennemis naturels et du contexte spatial sur le contrôle naturel (voir chapitre 5).

1.5.3 Effets relatifs du contexte spatial

Face à tous les facteurs pouvant affecter les ravageurs et leurs ennemis naturels, il peut être difficile de déterminer lesquels ont le plus d'influence sur les organismes ciblés dans les études. Lorsque les effets spatiaux sont analysés en intégrant plusieurs échelles, l'accent est souvent mis sur la comparaison des effets à une échelle locale versus ceux à l'échelle du paysage. Ainsi, les effets relatifs des facteurs locaux et paysagers ont été étudiés à plusieurs reprises (Hendrickx *et al.* 2007 ; Kruess 2003 ; Schweiger *et al.* 2005), notamment en se concentrant sur des EEE de plantes (Lantschner et Corley 2015 ; Matthews *et al.* 2009 ; Pollnac *et al.* 2012 ; Rand *et al.* 2004) mais parfois aussi sur des EEE animales (Menke *et al.* 2007 ; Peterson *et al.* 2013). En ce qui concerne le puceron du soya, plusieurs modèles intégrant différentes catégories de variables, à savoir des variables agronomiques (quantité de nutriments présents dans les plants, N, P, K), des variables paysagères (la proportion de zones enherbées et de zones boisées) ou encore l'année, permettaient d'expliquer une part importante (90 %) des variations d'abondance en pucerons observée en Iowa (Schmidt *et al.* 2011). Cependant, en comparant ces effets entre eux, il ressort de cette étude un effet principal de l'année (87 %), alors que les variables agronomiques avaient des effets plus faibles (respectivement 30-35 % pour N et P) et les variables

paysagères seules n'avaient aucun effet significatif sur l'abondance en puceron du soya. Dans une autre étude, l'effet du contexte spatial sur le puceron du soya a été analysé à plusieurs échelles, révélant un effet maximal du paysage sur le contrôle naturel du puceron du soya pour une échelle de 1,5 km autour des champs (Gardiner *et al.* 2009a). Cependant, cette étude ne tenait pas compte des variables locales de l'habitat ni des variables à grande échelle (étude effectuée seulement pour des échelles allant de 0,5 à 3,5 km autour des champs). Étonnamment, aucune étude portant sur le puceron du soya n'a été effectuée en considérant des variables à grandes échelles alors que le puceron du soya est connu pour effectuer des migrations sur de longues distances. Est-il donc affecté par le contexte spatial à grande échelle ? D'une manière générale, puisque très peu d'études spatiales intègrent des variables à grande échelle (sauf par exemple Havel et Medley 2006 ; Nesslage *et al.* 2007 ; Wang *et al.* 2011), une des originalités de notre étude vient du fait d'intégrer des variables à l'échelle régionale, en plus des effets locaux et paysagers, dans l'étude des effets spatiaux sur le puceron du soya (voir chapitre 3).

1.6 OBJECTIFS DE LA RECHERCHE ET STRUCTURE DE LA THÈSE

Étant donné l'incidence écologique et économique que peuvent avoir les EEE, leur dispersion rapide, ainsi que l'existence d'effets de plusieurs variables spatiales sur ces EEE, l'objectif global de ce projet de doctorat était de comprendre les variations spatio-temporelles de l'effet du contexte spatial sur la dynamique des populations d'une EEE au Québec, à savoir le puceron du soya, et sur son contrôle naturel. Cette étude se justifie par l'arrivée relativement récente du puceron du soya en Amérique du Nord (en 2000) et au Québec (en 2001), le peu d'études réalisées au Québec sur le sujet, mais aussi l'importance grandissante d'intégrer des analyses spatiales en entomologie, notamment à des fins de lutte biologique conservatrice. Les chapitres

suivants de cette thèse représentent quatre articles scientifiques, traitant chacun d'un objectif spécifique.

Avant d'effectuer toute analyse spatiale et donc d'entrer dans le cœur du sujet de cette thèse, la dynamique des populations du puceron du soya a tout d'abord été analysée sur une période de 12 ans (2004-2015), soit peu de temps après l'arrivée du puceron du soya au Québec (voir chapitre 2). L'objectif était alors d'établir un bilan officiel des infestations au fil des années et de dégager des tendances générales (e.g., présence ou non d'un cycle bisannuel tel qu'observé aux États-Unis) afin de mieux comprendre la dynamique des populations du puceron du soya.

Une fois ce bilan des infestations effectué, un des objectifs spécifiques de ce projet de doctorat était de déterminer si l'effet du contexte spatial évoluait dans le temps et avec l'établissement du puceron du Québec (voir chapitre 3). Plus précisément, le but était d'identifier quelles composantes spatiales avaient le plus d'impact sur les densités en pucerons du soya observés dans les champs en fonction du stade d'invasion, en intégrant des variables à différentes échelles. Dans cet article, l'effet du contexte spatial sur la densité moyenne en puceron du soya a été évalué à 3 échelles (locale, 1.5 km autour des champs, régionale) et pour 7 années (2006-2012). Deux nouvelles hypothèses ont été posées pour expliquer l'évolution des effets spatiaux sur les densités en puceron du soya en fonction des phases d'invasion.

Après s'être intéressé aux variations interannuelles des densités en pucerons du soya (chapitre 2) et des effets spatiaux à long terme sur ces densités en pucerons (chapitre 3), nous nous sommes intéressés aux effets spatiaux intra-annuels, plus particulièrement aux effets observés en tout début de saison (pendant la période de colonisation initiale des champs au printemps ou au début de l'été) et à la relation entre la séquence de colonisation (et les densités en pucerons observées en début de saison) versus les densités maximales en pucerons observées en pleine saison (voir chapitre 4). Le premier objectif spécifique de ce chapitre était de déterminer l'effet

relatif des facteurs spatiaux (à l'échelle locale et paysagère) et des pratiques agronomiques sur la séquence de colonisation des champs par le puceron du soya en début de saison. Le second objectif était d'identifier les variables spatiales associées à des colonisations précoces des champs. Le troisième objectif était de déterminer si la séquence de colonisation avait une incidence sur l'intensité des infestations observée plus tard en saison.

Outre les effets spatiaux, les densités en pucerons sont également influencées par l'activité des ennemis naturels. Cette étude ne serait donc pas complète sans l'analyse des effets des ennemis naturels sur le contrôle naturel du puceron du soya. Le dernier chapitre de cette thèse se consacre donc dans un premier temps à l'évaluation des effets relatifs des ennemis naturels et du contexte spatial sur le contrôle naturel du puceron du soya (voir chapitre 5). Par ailleurs, puisque plusieurs études ont révélé que les ennemis naturels étaient influencés par le contexte spatial, le deuxième objectif de ce chapitre était d'identifier les composantes spatiales influençant significativement les ennemis naturels ayant le plus d'impact sur le contrôle naturel du puceron du soya.

1.7 HYPOTHÈSES ET PRÉVISIONS DE RECHERCHE

Chapitre 2 : Dynamique des populations du puceron du soya au Québec (2004-2015).

- Hypothèse : La dynamique des populations du puceron du soya suit un cycle bisannuel.

Prévision : La densité en puceron du soya est élevée une année sur deux

Justification : Un cycle bisannuel est observé aux États-Unis (Rhains *et al.* 2010).

Chapitre 3 : Évolution temporelle de l'effet du contexte spatial sur une EEE.

- Hypothèse 1 : L'évolution de l'effet du contexte spatial sur la densité en pucerons du soya suit l'« hypothèse spatiale hiérarchique »

Prévision : L'effet du contexte spatial à grande échelle (échelle régionale) est plus important lors des premières années d'invasion du puceron (phase de colonisation) alors que l'effet du contexte spatial à faible échelle (locale) est plus important une fois que le puceron du soya s'est établi (phase d'établissement)

Justification : Lors des premières années d'invasion, la migration du puceron du soya s'observe sur de longues distances (depuis les sites d'hivernation connus aux États-Unis et en Ontario jusqu'aux champs de soya au Québec). Une fois que le puceron du soya est établi, les migrations s'opèrent sur de plus courtes distances (migrations possibles depuis les sites d'hivernation au Québec).

- Hypothèse 2 : L'évolution de l'effet du contexte spatial sur la densité en pucerons du soya suit l'« hypothèse d'un changement d'effet des plantes hôtes »

Prévision 1 : L'effet du contexte spatial repose principalement sur un effet de la ressource principale du puceron du soya (son hôte secondaire principal, soit le soya) pendant les premières années d'invasion (phase de colonisation) et sur un effet des sites d'hivernation (hôte primaire et habitats associés) pendant la phase d'établissement.

Justification : Puisque le puceron du soya est apte à discriminer les cultures, une plus grande proportion de soya (à une échelle locale, paysagère ou régionale) devrait avoir un effet attractif pour le puceron lors des premières années d'invasion considérant les migrations à

grandes échelles, ce qui pourrait faciliter la colonisation des champs, et induire une plus grande densité en pucerons pendant l'été. De plus, la phase d'établissement se caractérise par la capacité du puceron à survivre et se reproduire (donc à hiverner) dans la zone colonisée, donc un effet des sites d'hivernation devrait être observé.

Chapitre 4 : Effet du contexte spatial et des pratiques agronomiques sur la séquence de colonisation des champs par le puceron du soya en début de saison, et relation entre la séquence de colonisation et l'intensité des infestations observées durant l'été.

- Hypothèse 1 : La colonisation des champs de soya en début de saison est influencée par le contexte spatial et les pratiques agronomiques.

Prévision : Le contexte spatial a un effet plus grand en début de saison que les pratiques agronomiques.

Justifications : En début de saison, le puceron du soya migre à travers le paysage agricole depuis les sites d'hivernation jusqu'aux champs de soya.

- Hypothèse 2 : La colonisation initiale des champs de soya en début de saison est influencée par l'abondance et la richesse des plantes hôtes du puceron du soya.

Prévision : Les champs de soya entourés d'une plus grande abondance et richesse de plantes hôtes (hôte primaire, hôte secondaire principal, hôtes secondaires occasionnels) à une échelle locale ou paysagère sont colonisés plus tôt et ont une densité en pucerons plus grande en début de saison.

Justifications : Un effet de l'hôte primaire sur la colonisation des champs par le puceron du soya a été observé en Ontario (Bahlai *et al.* 2010). Le puceron du soya étant supposément établi au Québec depuis plusieurs

années, on pourrait donc observer un tel effet des sites d'hivernation en début de saison. Quant aux plantes hôtes occasionnelles secondaires, elles pourraient assurer la survie du puceron du soya au printemps lorsque le soya n'est pas encore émergé. Enfin, une grande proportion de soya (hôte secondaire) pourrait avoir un effet attractif pour le puceron du soya.

- Hypothèse 3 : La séquence de colonisation des champs de soya détermine la densité en pucerons observée au cours de la saison.

Prévision : Les champs de soya colonisés plus tôt possèdent une plus grande densité en pucerons durant l'été.

Justification : La colonisation hâtive des champs de soya permettrait aux pucerons de s'établir plus tôt dans les champs, la croissance des populations pouvant alors s'effectuer sur une plus longue période.

Chapitre 5 : Effets directs (ennemis naturels et contexte spatial) et indirects (effets du contexte spatial sur les ennemis naturels) sur le contrôle naturel du puceron du soya.

- Hypothèse 1 : Les ennemis naturels et le contexte spatial apportent une contribution importante pour expliquer les variations de contrôle naturel du puceron du soya.

Prévision 1 : L'effet des ennemis naturels et du contexte spatial sur le contrôle naturel du puceron du soya sont équivalents.

Justification : Plusieurs études ont montré des effets du contexte spatial (Gardiner *et al.* 2009a ; Landis *et al.* 2008) ou des ennemis naturels (Costamagna et Landis 2007 ; Costamagna *et al.* 2008) pour contrôler le puceron du soya.

Prévision 2 : Les prédateurs assurent un plus grand contrôle naturel du puceron du soya que les parasitoïdes et champignons entomopathogènes.

Justification : Aux États-Unis, il a été montré que les prédateurs de grande taille assuraient un plus grand contrôle du puceron du soya que les prédateurs de petites tailles et les parasitoïdes (Costamagna et Landis 2007 ; Costamagna *et al.* 2008).

- Hypothèse 2 : Le contexte spatial a un effet significatif sur les ennemis naturels ayant le plus d'influence sur le puceron du soya.

Prévision 1 : À l'échelle locale, la présence de fleurs, la diversité de la végétation, la présence d'arbres et la densité de bordures de champs ont un effet positif sur les ennemis naturels du puceron du soya.

Justification : Les fleurs et une végétation diversifiée ont un effet bénéfique pour plusieurs ennemis naturels (Lee et Heimpel 2008 ; Van Rijn *et al.* 2013). Les bordures de champs représentent des sites d'hivernation pour les ennemis naturels (Geiger *et al.* 2009 ; Landis *et al.* 2000), alors que certaines espèces de coccinelles passent l'hiver au pied des arbres sous les feuilles mortes.

Prévision 2 : À l'échelle du paysage, des paysages diversifiés ou ayant une grande proportion de zones non cultivées ont un effet positif sur les ennemis naturels du puceron du soya.

Justification : Plusieurs études ont révélé un effet de la diversité du paysage ou des zones non cultivées sur l'abondance ou la diversité des ennemis naturels (Amaral *et al.* 2013 ; Maisonhaute et Lucas 2011 ; Woltz *et al.* 2012).

CHAPITRE II

POPULATION DYNAMICS OF THE SOYBEAN APHID (HEMIPTERA: APHIDIDAE) IN QUEBEC (CANADA)

Julie-Éléonore Maisonhaute, Geneviève Labrie, Eric Lucas

Courte communication publiée dans la revue *Journal of Economic Entomology*
(2016, p. 1–4)

2.1 ABSTRACT/RÉSUMÉ

The population dynamics of the soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura) was studied over a 12-yr period (2004–2015) from archive and field data collected in the Montérégie area of Quebec (Canada). As observed in the United States, a 2-yr oscillation cycle was observed from 2005 to 2011 in Quebec, with high infestations during odd years, while the opposite was found in 2014 and 2015. A broader pattern could also be observed, with high infestation in two consecutive years every 10 yr. In addition, the infestation intensity observed in high infestation years decreases throughout the years, which questions the evolution of the oscillation cycle in the future.

La dynamique des populations du puceron du soya (*Aphis glycines* Matsumura) a été étudiée sur une période de 12 ans (2004-2015) à partir de données d'archives et de données terrain collectées dans la région de la Montérégie au Québec (Canada). Tel que constaté aux États-Unis, un cycle bisannuel a aussi été observé au Québec de 2005 à 2011 avec de fortes infestations durant les années impaires, alors que le contraire a été observé pour les années 2014 et 2015. Un patron plus global pourrait aussi se rajouter, avec de fortes infestations durant deux années consécutives tous les 10 ans. Par ailleurs, le fait que l'intensité des infestations observées lors des années de fortes infestations diminue au fil des années vient questionner l'évolution du cycle dans le futur.

KEY WORDS *Aphis glycines* Matsumura, oscillation cycle, invasive species

2.2 INTRODUCTION

The soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae), is a crop pest native from Asia introduced in the United States in 2000 (Venette and Ragsdale 2004) and in Canada in 2001 in the provinces of Ontario (Hunt *et al.* 2003), Quebec (Brodeur *et al.* 2003 ; Roy 2003), and Manitoba (Gavloski 2002). In 2002, it was recorded in nine agricultural regions in Quebec (Roy 2003). It is currently found in all the eastern part of North America, including 30 American states and 3 Canadian provinces (Ragsdale *et al.* 2011).

The soybean aphid alternates between two host plants. Soybean plant, *Glycine max* (L.) Merr., 1917 (Fabaceae), is the main secondary host (summer host) on which aphids asexually reproduce. Buckthorn shrub, *Rhamnus spp.* (Rhamnaceae), is the primary host (winter host) supporting the sexual reproduction and overwintering (Ragsdale *et al.* 2004). In North America, overwintering eggs were found in the United States (Voegtlin *et al.* 2005) and Ontario (Welsman *et al.* 2007) but not in Quebec. However, numerous elements support the fact that the soybean aphid has been overwintering in Quebec for several years: observations of soybean aphids on buckthorn in spring (Roy and Lachance 2005) and fall (personal observations, 2010-2011), egg tolerance to temperatures up to -34°C (McCornack *et al.* 2005), early infestations (mid-June and before), high density of buckthorn in south-west Montérégie, and a positive effect of the presence of buckthorn in field borders on soybean aphid density (Maisonhaute *et al.* in preparation).

The population dynamics of aphids is affected by intrinsic factors (e.g., fecundity, growth rate, mortality), environmental factors (e.g., temperature), and the natural enemy populations (Kindlmann *et al.* 2007). Especially, the year-to-year fluctuation of aphid density can depend on the population dynamics within a year (Sequeira and Dixon 1997). The year-to-year population dynamics of the soybean aphid was studied in the United States (e.g., Schmidt *et al.* 2012), but there is no

published paper on the subject in Canada, especially in Quebec. In the United States, the population dynamics of the soybean aphid show a 2-yr oscillation cycle, with high infestation during odd years, which is mainly explained by the population dynamics of the natural enemies and predation in late season (Rhainds *et al.* 2010). According to the experts of the phytosanitary surveillance network of Quebec (Réseau d'Avertissements Phytosanitaires), a 2-yr oscillation cycle was also observed in the province (Labrie 2010). However, recent observations have questioned the presence of such cycle in Quebec (Colton-Gagnon *et al.* 2015). The aim of the present paper was then to study the population dynamics of the soybean aphid in Quebec throughout the years in order to confirm the presence and persistence of this 2-yr oscillation cycle.

2.3 METHODS

We focused on the soybean aphid populations in the Montérégie area of Quebec (Canada), where the infestations were first observed in Quebec and where they have been the most severe. Aphid data included archive data from the provincial phytosanitary surveillance network (2004-2009, 2013-2015) and data from a PhD project (Maisonhaute *et al.* 2010-2012). Fields included in the study were not sprayed with insecticides, and seeds were not coated with neonicotinoids. Overall, 326 soybean fields were sampled over a 12-yr period (16-42 fields each year, see Table 2.1). Those fields were distributed throughout the Montérégie area that covers 11,100 km². Most often, one field per municipality was sampled to avoid spatial correlation (15-38 municipalities each year, totaling 89 municipalities). For years 2006 to 2015, the average distance between fields was 1.6 km (it could not be calculated in 2004-2005 because of missing geographic coordinates). Different soybean fields were sampled from one year to another but few fields were sampled two or three times over the 12 yr due to the number of farms included in the surveillance network and

crop rotation (around 90% of fields sampled once, four fields sampled three times). All aphid data were based on field observations following the protocol of the provincial phytosanitary surveillance network (see Martel et Marcoux 2005 for more sampling details). Field observations consisted in a weekly visual observation of 30 soybean plants randomly chosen in each field (six plots of five plants, plants 10 m apart from each other), which covered an area of around 370 m in length by 60 m in width. The total number of aphids (apterous and winged) was evaluated on each sampled plant. All samplings started on the first week of July and lasted until the end of August (totaling 8 wk).

Statistical analyses were performed using the R software (R Development Core Team 2013). Spatial autocorrelation was investigated using Moran's I test on mean aphid density (analysis performed for years 2006-2015, transformation $\ln(\sqrt{y}+1)$), "ape" library). Effect of year on aphid density was assessed by one-way analysis of variance (ANOVA), using mean aphid density per plant during the 8-wk sampling as replicates ($n = 326$ fields). A data transformation ($\ln(\sqrt{y}+1)$) was performed before analysis to normalize the data (Shapiro-Wilk normality test: $P = 0.07$) and homogenize the variance (Fligner-Killeen test of homogeneity of variances: $P = 0.41$) in order to satisfy the assumptions of ANOVA. Then, a Tukey post hoc test was performed to compare aphid densities between years (multiple comparisons of means, threshold $\alpha = 0.05$, "multcomp" library). Simple linear regression analyses were also used to determine the evolution of the infestation intensity throughout the years regarding each year category (low and high infestation years according to the results of ANOVA and post hoc test). Data were transformed ($\ln y$) before analysis to meet the assumptions of regressions (normality of residues and homoscedasticity).

Table 2.1 Soybean aphid density (\pm SE) observed from 2004 to 2015 in the Montérégie area of Quebec (Canada). Mean density represents the mean aphid densities observed per plant (means of the 30 plants) compiled for all fields during the 8-week sampling. Maximum density represents the mean of the maximum aphid densities observed per plant (population peak observed during the 8-week sampling) compiled for all fields.

Year	No of sampled fields	Mean density (SE) ¹	Maximum density (\pm SE)	Level of infestation
2004	18	500.41 (54.21)a	1288.22 (132.72)	High
2005	16	217.19 (60.90)b, c	732.63 (246.84)	High
2006	21	16.34 (2.95)f	54.73 (8.88)	Low
2007	18	316.22 (37.49)a, b	699.35 (72.29)	High
2008	22	8.06 (1.96)f	25.65 (5.37)	Low
2009	25	97.92 (13.13)c, d	259.74 (26.06)	High
2010	37	11.23 (1.99)f	48.32 (8.48)	Low
2011	39	102.27 (13.06)c, d	351.17 (44.85)	High
2012	40	37.17 (6.44)e	129.63 (29.2)	Moderate
2013	42	75.88 (13.27)d	197.37 (34.71)	High
2014	23	140.04 (22.01)c, d	445.75 (65.01)	High
2015	25	19.35 (4.24)f	78.46 (18.85)	Low

¹Similar letter means that aphid densities are considered as statistically similar (Tukey multiple comparison post-hoc test, threshold $\alpha = 0.05$, $n = 326$ fields).

2.4 RESULTS AND DISCUSSION

Moran's I test on aphid density revealed no significant autocorrelation ($P = 0.28$). Mean aphid density significantly differed between years ($df = 1$, $F = 17.15$, $P < 0.001$). Based on the post-hoc test, high infestations were found in 2004, 2005, 2007, 2009, 2011, 2013, and 2014, while low infestations occurred in 2006, 2008, 2010, and 2015 (Table 2.1). The level of infestation also differed within high infestation years, the years 2004 and 2007 having the highest aphid densities, followed by 2005,

then 2014, 2011, 2009, and finally 2013. Aphid density in 2012 was different from aphid density in all other years (moderate infestation year). A 2-yr oscillation cycle was clearly observed from 2005 to 2011, with high infestations during odd years and low infestations during even years (Table 2.1 and Fig. 2.1). After 2012, the opposite was observed, with high infestation in an even year (2014) and low infestation in an odd year (2015). A broader pattern can also be observed, with high infestation in two consecutive years every 10 years: in 2004-2005 and 2013-2015. However, it is too soon to conclude formerly about such a broader pattern (high-high-low-high-low-high-low-high/moderate/high-high-low...). When considering high infestation years, the infestation intensity decreases throughout the years (adjusted $R^2 = 0.276$, $P < 0.0001$, Fig. 2.2), whereas there was no significant effect when considering low infestation years ($P = 0.24$), challenging the 2-yr oscillation cycle.

Although a 2-yr oscillation cycle was found in the United States (Rhains *et al.* 2010), the year-to-year pattern can differ between the American states invaded by the soybean aphid and is showing recent changes, as observed in our study. In Michigan for instance, a 2-yr oscillation cycle was observed at the beginning of invasion, but high infestations have not been observed since 2005 (Bahlai *et al.* 2015). One possible explanation advanced by the authors was the increasing use of insecticides that negatively affect both the aphid and natural enemy populations, thus unbalancing the natural population dynamics. The same situation can be observed in Quebec, with the increasing use of seed treatment with neonicotinoids, which negatively impacts both the soybean aphid and its natural enemies (Seagraves and Lundgren 2012). The increasing use of fungicides may also be involved, as it negatively affects the entomopathogenic fungi (Koch *et al.* 2010). Interestingly, a decrease in aphid density and in the amplitude of the oscillations was also observed for two other aphid species in the United States, *Aphis nasturtii* Kalténbach and *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) (Alyokhin *et al.* 2005). In addition to the effects of insecticides, the authors mentioned the possibility of a change in the species composition of Coccinellidae to explain the decrease of the oscillations, which could

also be the case in Quebec (see Lucas *et al.* 2007). Finally, other factors such as earlier sowing dates, an increase of the proportion of soybean over the years (Institut de la Statistique du Québec 2014) and alterations of the winter climatic conditions (frost and thaw) may also play a significant role in the population dynamics of the soybean aphid in Quebec (direct effects on the soybean aphid or indirect effects through the natural enemies).

In sum, it is still too soon to draw long-term conclusions regarding the evolution of the population dynamics of the soybean aphid in Quebec. However, one thing to point out is that it is now difficult to predict the infestation intensity from year to year based on the 2-yr oscillation model only, which can have important consequences for the integrated pest management of the soybean aphid.

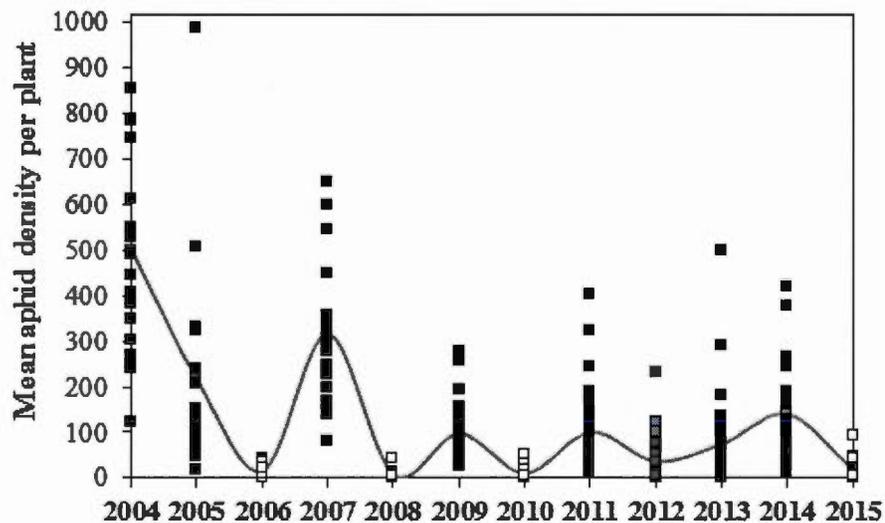


Figure 2.1 Population dynamics of the soybean aphid from 2004 to 2015 in the Montérégie area of Quebec (Canada). Densities represent the mean densities of soybean aphid observed per plant during the 8-week sampling (early June to end of August), each point representing one field. Black: high infestation years; white: low infestation years; grey: moderate infestation year.

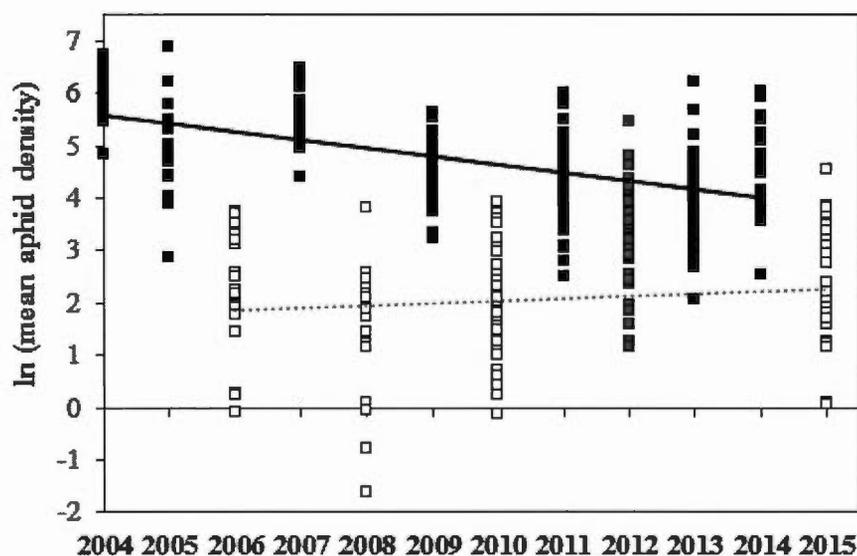


Figure 2.2 Evolution of the soybean aphid densities from 2004 to 2015 in the Montérégie area of Quebec (Canada) in high and low infestation years. Densities represent the mean densities of soybean aphid observed per plant during the 8-wk sampling (early June to end of August), each point representing one field. Data were transformed ($\ln y$) to assess the assumptions of regressions. Black: high infestation years; white: low infestation years; grey: moderate infestation year (not included in the regressions). Black line: regression line for high infestation years ($\ln(\text{Aphid}) = -0.16 \text{ Year} + 323.55$, $P < 0.0001$). Dotted grey line: regression line for low infestation years (non-significant).

2.5 ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the working group on the soybean aphid of the Réseau d'Alerte Phytosanitaire – Grandes cultures and the Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ) for the archive dataset. Our acknowledgments also go to P. Chuard, A. Lagueux-Beloin, C. Paradis, M. Duquette, S. Chaussé, and the consulting clubs in agroenvironment PleineTerre, Pro-Conseil, and Agri-Conseils Maska for field samplings, and all the farmers involved in the project. The funding was supported by the Programme de

soutien à l'innovation en agroalimentaire of the MAPAQ, the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies, and the FARE-Hydro Québec scholarship program from the Université du Québec à Montréal.

Ces premiers résultats de cette thèse ont permis de répondre à des questions fondamentales concernant la dynamique des populations du puceron du soya au Québec et constituent la première publication scientifique canadienne et québécoise à ce sujet. Cela pose donc les bases pour les chapitres suivant impliquant l'étude de l'effet du contexte spatial sur le puceron du soya et son contrôle. Ayant montré que la dynamique des populations du puceron du soya variait au fil des années, nous nous sommes alors demandé si l'effet du contexte spatial sur le puceron du soya variait également au fil du temps. Le chapitre suivant se concentre donc sur la variation de l'effet du contexte spatial sur les densités moyennes en puceron du soya, en fonction des échelles spatiales (locale, paysagère, régionale) mais surtout en fonction du temps (sept années étudiées) et du stade d'invasion (colonisation, établissement).

CHAPITRE III

EFFECT OF THE SPATIAL CONTEXT ALONG THE INVASION PROCESS: “HIERARCHICAL SPATIAL” OR “HOST- SWITCHING SPATIAL” HYPOTHESES?

Julie-Éléonore Maisonhaute, Geneviève Labrie, Eric Lucas

Article soumis à la revue *Biological invasions*

3.1 ABSTRACT

Although spatial context is an important driver of invasive populations, very little is known about how spatial effects influence invasive species throughout the invasion sequence. In this study, we propose two mechanisms to explain the changes in spatial effects throughout the different stages of invasion, using the soybean aphid (*Aphis glycines*) as a model. First, the “hierarchical spatial effect” hypothesis, which is based on a change in the relative importance of the spatial scales throughout the invasion process, with main effect at broad scale during the first years of invasion, followed by a local scale effect during the subsequent years. Second, the “host-switching spatial effect” hypothesis, which states that the spatial effect is driven by a switch in the effect of the host/habitat throughout the invasion process, from effect of main host/habitat during the first years of invasion to its overwintering host/habitat during the subsequent years. Data collected from governmental archives (2006-2009) and field samplings (2010-2012) enabled us to investigate the spatial effects at three different scales (regional, landscape, local) during a seven year period. Our results demonstrate that the hierarchical spatial effect hypothesis is not an adequate model for the soybean aphid, since aphid density was more affected by landscape-scale factors (1.5 km around fields) irrespective of the stages of invasion. In contrast, our results are in accordance with the host-switching spatial hypothesis, with positive effect of the main secondary host/habitat (soybean) during the first steps of invasion (2006, 2007, 2008), followed by a positive effect of the primary host and overwintering habitats (buckthorn, woodland) during the subsequent years (2010, 2011, 2012). Overall, depending on the invasive species and the spatial context, the hierarchical spatial effect, the host-switching spatial effect or both mechanisms may be involved during the invasion process.

KEY WORDS: Invasive species, Landscape, Invasion sequence.

3.2 INTRODUCTION

Modeling and spatial analyses are frequently used to understand the dispersion of invasive species to identify the areas that are more likely to be invaded (Ferrari *et al.* 2014 ; Kelly *et al.* 2014 ; Peterson and Vieglais 2001 ; Pitt *et al.* 2009). Invasion success and dispersal velocity rely on various factors including the characteristics of the invasive species (e.g., genetics, life history traits, dispersal ability : Sakai *et al.* 2001) and of native communities (Altieri *et al.* 2010 ; Fridley *et al.* 2007 ; Gooden and French 2015 ; Shea and Chesson 2002) , niche opportunities (Shea and Chesson 2002) , resource availability (Stachowicz *et al.* 2002), habitat characteristics (Gallardo 2014), climatic conditions (Kumar *et al.* 2014), human activities (Crespo-Pérez *et al.* 2011 ; Prasad *et al.* 2010) and spatial context (Decker *et al.* 2012 ; González-Moreno *et al.* 2013 ; Hogg and Daane 2013).

In North America, the soybean aphid *Aphis glycines* is an important invasive species, first observed in 2000 in Wisconsin, USA (Alleman *et al.* 2002) and in Canada in 2001, with initial observations made in Ontario (Hunt *et al.* 2003), Quebec (Brodeur *et al.* 2003 ; Roy 2003) and Manitoba (Gavloski 2002). The population dynamics of the soybean aphid showed a two-year oscillation cycle in the USA (Rhainds *et al.* 2010) and in Quebec (Canada) until 2011 (Maisonhaute *et al.* 2016) but changes have been observed for the past few years in both countries (Bahlai *et al.* 2015 ; Maisonhaute *et al.* 2016). Soybean (*Glycine max*, Fabaceae) is the secondary host (main summer habitat) that supports the asexual reproduction and summer survival of the soybean aphid (Ragsdale *et al.* 2004). Buckthorn (*Rhamnus spp.* L., Rhamnaceae) is the primary host that supports the sexual reproduction and winter survival of the soybean aphid (Voegtlin *et al.* 2004). It supports the survival of the species from year to year. Buckthorn is an invasive shrub that has colonized various habitats in North America including woodland and wetland (Kurylo *et al.* 2007). According to Heimpel *et al.* (2010), the presence of this invasive shrub may have

facilitated the invasion of the soybean aphid in North America. Overwintering eggs were found on buckthorn in USA and Ontario (Voegtlin *et al.* 2005 ; Welsman *et al.* 2007). In Quebec, some apterous and winged soybean aphids were found on buckthorn in spring (Roy and Lachance 2005) or fall (personal observations of the authors, 2010-2012), suggesting that the soybean aphid has overwintered – thus has been established - in Southern Quebec for several years. As observed for other invasive species, the soybean aphid was found influenced by the spatial context, for instance with a positive effect of overwintering habitat (buckthorn) at both local and landscape scales (Bahlai *et al.* 2010).

The effect of the spatial context on invasive species can be observed at various scales. Most studies found spatial effects at the local or landscape scales (Matthews *et al.* 2009 ; Menke *et al.* 2007 ; Peterson *et al.* 2013 ; Pollnac *et al.* 2012 ; Rand *et al.* 2004). However, studies on invasive species can also be performed at broader scales, for instance at regional or intercontinental scales (Havel and Medley 2006). Broad-scale analyses are especially suitable when studying species that are able to disperse over long distances such as the gypsy moth *Lymantria dispar* (Nesslage *et al.* 2007). Such long-distance dispersal occurs for instance when patches of suitable habitat are located far from established populations (Muller-Landau *et al.* 2003). Scale of analysis is therefore of prime importance, especially because the effect of spatial context on invasive species can change depending on the scale considered (Weaver *et al.* 2012). Therefore, a multi-scale approach may promote a better understanding of entire spatial effects on the studied organism.

Overall, fragmented and other disturbed landscapes are usually more vulnerable to biological invasions (Marvier *et al.* 2004). They often exhibit a positive effect on invasive species (Barnagaud *et al.* 2014 ; Grez *et al.* 2013) by facilitating their dispersal and establishment (Sakai *et al.* 2001: Review). On the other hand, other studies have found a positive effect of habitat connectivity on invasive species as

observed for the fire ant *Solenopsis invicta* (Resasco *et al.* 2014) or the rice water weevil *Lissorhoptus oryophilus* (Wang *et al.* 2011). Landscape diversity is also a major component that negatively affects invasive species. For instance, it can be associated with lower crop pests such as the soybean aphid *Aphis glycines* (Gardiner *et al.* 2009a ; Noma *et al.* 2010) and it can slow down the infestation spread of invasive species as observed for the maritime pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* (Rigot *et al.* 2014). Finally, the abundance of invasive species is also influenced by resource availability (Martinson *et al.* 2015), overwintering habitats (Bahlai *et al.* 2010 ; Yorke and Metaxas 2012) and the type of habitats adjacent to crop fields (Venugopal *et al.* 2014).

An important question with spatial effects is whether these effects are consistent or vary over time. Within a year, variations of spatial effects have been observed in aphids (Roullé *et al.* 2015 ; Thies *et al.* 2005) and ground beetles (Maisonhaute *et al.* 2015), but rare are the studies focusing on invasive species (but see Heller *et al.* 2006: study on the Argentine ant *Linepithema humile*). In addition to these intra-annual variations, spatial effects can show inter-annual variations or variations over the years, for instance with variations in relation to the stages of invasion. Biological invasions occurs in four principal stages: (1) the introduction of a new species outside its natural distribution area, (2) the colonization of new areas, (3) the establishment of self-sustaining populations and (4) spread of the established populations (Andow *et al.* 1990 ; Sakai *et al.* 2001 ; Vermeij 1996 ; With 2002). According to With (2002), landscape effects that occur during the colonization stage may include effects of “safe sites” (i.e., suitable habitats), disturbed areas or other essential resources for the colonization process. During the establishment stage, landscape effects may refer to effects of the habitats supporting the species survival and reproduction. However, very few studies focus on the variations in spatial effects taking into account the different stages of invasion. For instance in the USA, a study on five invasive shrubs revealed that colonization was affected by both local and

landscape factors while spread was related only to local factors (Johnson *et al.* 2006). To our knowledge, no study to date has evaluated the variations in spatial effects throughout the stages of invasion of an animal species.

Here, we propose two theoretical mechanisms to explain the variations of spatial effects in relation to the invasion dynamics of migrant species: the “hierarchical spatial effect” hypothesis and the “host-switching spatial effect” hypothesis. The hierarchical spatial effect hypothesis states that the change in spatial effects throughout the stages of invasion relies on a change in the relative importance of effects at regional, landscape and local scales. Implicitly, invasive migrant species are expected to be more affected by factors operating at the regional scale during the early stages of invasion (i.e., colonization) because of the migrations from overwintering habitats to soybean fields occurring over long distances. Once the species is established - i.e. once the species survives and reproduces in the colonized area - it is expected to be more influenced by factors operating at smaller scales because of the availability of nearby overwintering sites and migrations over shorter distances. Thus, a greater effect at the local scale should be observed during the subsequent stages of invasion (i.e., establishment stage).

Alternatively, the host-switching spatial effect hypothesis involves a change in the spatial effects throughout the stages of invasion based on a switch in the host/habitat that most affects the species (effect of different host/habitats without consideration of the spatial scales). The host-switching spatial effect hypothesis states that an invasive species is more influenced by its main host/habitat (“safe sites” according to With 2002) which supports species feeding requirements during the early stages of invasion, while it is more influenced by the host/habitat which supports species survival and reproduction during the subsequent stages. In the present study, we verify whether the change in spatial effects throughout the years

follows the hierarchical spatial effect hypothesis or the host-switching spatial effect hypothesis, using the recently introduced (in Canada) soybean aphid as a model.

In this seven-year study, we investigated the change in spatial effects throughout the invasion process on soybean aphid density, starting from a few years after the first observation of the soybean aphid in Quebec. The purpose was to determine whether changes in spatial effects during the invasion process follows (1) the hierarchical spatial effect hypothesis, with main effect at the regional scale during the first years of invasion and main effect at the local scale during the subsequent years or (2) the host-switching spatial effect hypothesis, with main effect of the main secondary host/habitat (soybean) during the first years of invasion, and main effect of overwintering host/habitats (primary host = buckthorn and associated habitats = woodland) during the subsequent years (effect of host plant/habitat at any spatial scales).

3.3 METHODS

3.3.1 Study area

Sampling sites were located in the Montérégie area, an important agricultural region in Quebec (Canada) that occupies the first rank in many plant and animal productions (Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec 2006). The Montérégie area (11,111 km²) is located in the southern part of Quebec, bordering on the USA (Fig. 3.1). It is subdivided into two agricultural regions (Montérégie-Ouest, 3,996 km² and Montérégie-Est, 7,115 km²) with 15 regional county municipalities (RCM) and 177 municipalities (Fig. 3.1). The soybean fields sampled over the seven year period were distributed throughout 68 municipalities (18-34 municipalities each year) and 13 RCM (8-10 RCM each year, each RCM covering an area between 347

and 1,651 km²). On average over the seven year period, the shortest distance between two sites was 10.2 ± 5.5 km (range 1.4-30.9 km). The proportions of woodland and soybean varied between RCM (woodland: 10-58%, soybean: 1-20%), but were quite consistent over the years (woodland: inter-annual variation of 0.02-13.45%, soybean: 1.84-8.91 %). On the finest scale, 70% of the 1.5 km-radius landscapes around fields were occupied by crops (range 15-96%) and 13% by woodland (0-70%). Cornfields occupied on average 46% of the cultivated areas (3-81%), followed by soybean fields at 27% (2-86%), and hay crops at 9% (0-44%). Considering all fields in the 1.5 km radius landscape, the mean field area was around 7 ha but greatly varied between the sampled areas (< 1-103 ha). Singularity of the Montérégie area relies on the presence of several hills, called Monteregian Hills, created from igneous intrusion in the Earth's crust in the Cretaceous period (Bastien et Cormier 2012). These Monteregian Hills (Mount St-Bruno, St-Hilaire, Rougemont and Yamaska) are prominent elements of the agricultural landscape, located slightly north of the center of the Montérégie area (Fig. 3.1). Finally, the Richelieu River is another landscape element dividing the region (Fig. 3.1). It originates from Champlain Lake and flows north to reach the St-Laurent River.

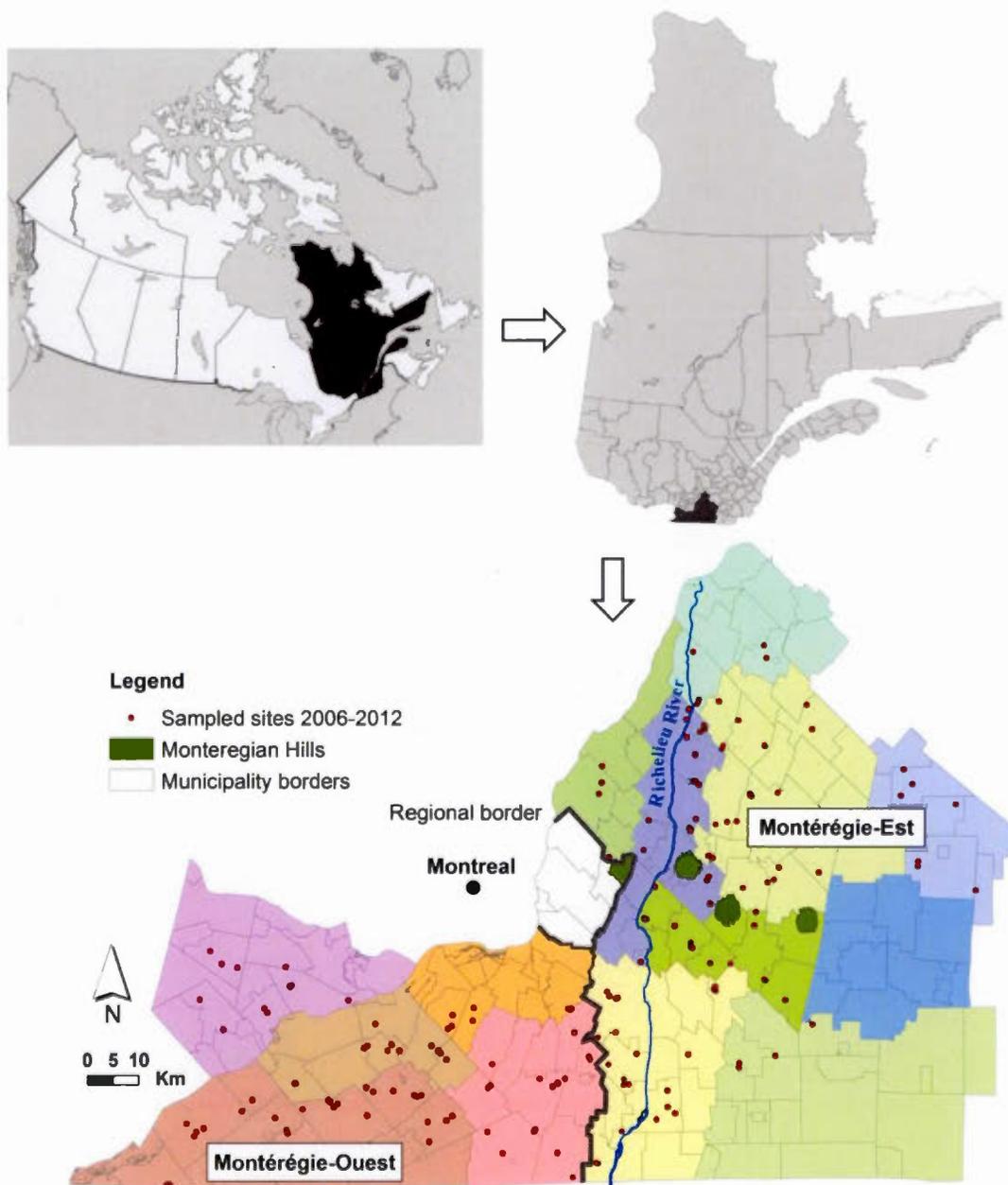


Figure 3.1 Map of the studied area showing Quebec within Canada, the Montérégie area in Quebec and all the soybean fields sampled from 2006 to 2012. The regional border separates the two agricultural regions: Montérégie-Ouest and Montérégie-Est. Different colors were used to illustrate the different Regional County Municipalities (RCM).

3.3.2 Aphid data

Aphid data came from archives of the provincial phytosanitary surveillance network (Réseau d'avertissements phytosanitaires, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, 2004-2009) and from field samplings (2010-2012). Prior to analysis, information in the archives (total of 220 fields) had to be sorted due to the use of different sampling techniques (e.g., different numbers of plants sampled per field), the presence of both insecticide-treated fields and non-insecticide-treated fields, and incorrect or missing geographical coordinates for several fields. Thus, a thorough field selection in the archived dataset was performed for the years 2004-2009. In the end, data prior to 2006 could not be included in the present study because of missing geographical coordinates. Overall, we retained only non-insecticide-treated fields (no foliar insecticide application and no seed coating with neonicotinoids) and fields sampled according to the protocol set up by the provincial phytosanitary surveillance network (random observation of 30 soybean plants per field, 6 stations, 5 plants each, Martel and Marcoux 2005) . This protocol is based on a weekly sampling of soybean fields, starting the first week of July and lasting until the end of August (8 weeks). In the end of August, most of the soybean plants were in R5 or R6 stage (beginning seed or full seed) for which high aphid density no longer affects yields (critical stages are R4 stage, i.e. full pod, and earlier stages). For the 2006-2009 period, 16 to 25 soybean fields per year were included in the study (Table 3.1). For the 2010-2012 period, 36 to 39 soybean fields per year were sampled during the summer (same period as for the archive data) following the same protocol as for the provincial phytosanitary surveillance network (Table 3.1).

Table 3.1 Soybean aphid populations in the Montérégie area of Quebec (Canada) from 2006 to 2012. Displayed aphid densities represent the mean aphid densities per plant (mean of 30 soybean plants per field) calculated over a period of 8 weeks (n=18-39 fields). SE (min-max) = Standard Error (minimum-maximum).

Year	Number of sampled fields	Sampling period	Mean density \pm SE (min-max)
2006	21	July 10 - August 28	16.3 \pm 2.9 (0.9 - 42.4)
2007	18	July 2 - August 27	316.2 \pm 37.5 (82.9 - 650.2)
2008	22	July 7 - August 25	8.1 \pm 2.0 (0.2 - 45.2)
2009	25	July 6- August 24	97.9 \pm 13.1 (25.5 - 278.3)
2010	36	July 5 - August 23	11.5 \pm 2.0 (0.9 - 50.5)
2011	39	July 4 - August 22	102.3 \pm 13.1 (12.2 - 401.7)
2012	36	July 2 - August 20	37.3 \pm 7.1 (3.1 - 231.1)

3.3.3 Spatial data

Spatial data used to extract the regional, landscape and local variables came from the Financière Agricole du Québec (insured crop shapefiles 2006-2012) and Géomont (shapefile of non-crop areas available from the National Topographic Data Base, Natural Resources Canada dating from 1998 and orthophotographs dating from 2009). For years 2006-2009, the geographic coordinates of the sampled areas were included in the archived dataset or were obtained by contacting the farm advisors. For years 2010-2012, the geographic coordinates of all sampled areas were measured manually in the field. Each year, crop and non-crop information layers were updated from information gathered from the field or orthophotographs. All spatial analyses were performed with ArcGIS 9.3 (ESRI 2005). Analysing the effects of spatial variables at regional, landscape and local scale throughout the years enabled us to investigate both the hierarchical spatial effect hypothesis and the host-switching spatial effect hypothesis.

3.3.4 Regional scale

In order to analyse the broad-scale effects throughout the years and to determine if these effects follow the hierarchical spatial effect hypothesis, eight regional explanatory variables were tested. First, we separately analysed the effect of geographical coordinates (longitude and latitude of the center of sampled area within field) because they were highly correlated with the other regional variables. Second, we tested the effect of the six remaining regional variables and kept only these variables for the following analyses: position relative to the Monteregian Hills, distance to the nearest Monteregian Hill (1-100 km), position relative to the Richelieu River, agricultural region and proportion of soybean and woodland in each RCM (Table 3.2). In particular, effect of Monteregian Hills and Richelieu River could be related to long-distance dispersal of the soybean aphid. Given that the soybean aphid was first observed in Montérégie-Ouest, we aimed to determine whether there would still be more aphids in Montérégie-Ouest than in Montérégie-Est throughout the years. Finally, evaluation of the effect of soybean and woodland throughout the years would enable to investigate the host-switching spatial effect hypothesis. In Quebec, buckthorn shrubs are mostly found in the Montérégie-Ouest area where higher abundance of woodland is also observed (personal observations of the authors). Since there was no data available regarding the broad-scale distribution of buckthorn, and that buckthorn is often associated with woodland, the proportion of woodland was considered as a predictor of the availability of overwintering habitats for the soybean aphid.

3.3.5 Landscape scale

Landscape structure (landscape composition and configuration) was analysed within a 1.5 km-radius around fields. This scale was chosen because it was previously

associated with the maximum landscape effect on the biological control of soybean aphid (Gardiner *et al.* 2009a). The effect of nine landscape variables was analysed to investigate the hierarchical spatial effect and the host-switching spatial effect hypotheses: proportion of cultivated areas, proportion of the cultivated areas occupied by soybean (secondary host = main summer host) and hay crops (occasional summer habitat), crop richness and diversity, proportion of woodland (overwintering habitats), nearest distance to woodland, mean field area, and mean field perimeter-to-area ratio (Table 3.2).

3.3.6 Local scale

At local scale, we analysed the effect of field characteristics, which included area, perimeter and perimeter-to-area ratio of the sampled soybean fields (Table 3.2). For years 2010-2012, visual observations of field borders was carried out during the summer (end of July - beginning of August) along two consecutive borders adjacent to the sampled area of each field (respectively around 380 m and 70 m long), which added seven variables to the local matrix. These variables included the presence-absence of buckthorn (primary host = overwintering host) and the abundance of clover, vetch and alfalfa, that represent occasional secondary hosts (occasional summer hosts) for the soybean aphid (Alleman *et al.* 2002). Finally, local variables included the richness of occasional host plants and the total plant richness and diversity (Table 3.2). Examination of the effect of field area (reflecting the area in soybean at local scale) and the presence of buckthorn would enable the investigation of the host-switching spatial effect hypothesis.

3.3.7 Statistical analyses

Spatial effects on aphid density were evaluated annually in order to observe any changes in effects over time. Each year, we treated the mean aphid density per field as replicate ($n=18-39$ fields, Table 3.1). For each field, aphid density was calculated by averaging the number of aphids per plant (means of 30 plants) throughout the sampling season (8 weeks). Analyses were performed using the software R (R Development Core Team 2013). Analyses were based on a two-step procedure, as used in a previous study (Maisonhaute *et al.* 2010): each year, analysis of the spatial effects at regional, landscape and local scale was assessed using 1) a variable selection procedure (forward selection) and 2) a variation partitioning with the significant variables. Prior to analyses, correlations between the explanatory variables within each predictor set were evaluated in order to avoid redundancy, and because collinearity can affect the regression coefficients (variable removed when found highly correlated with another variable in the same matrix, i.e. when $r > 0.8$).

The variable selection was carried out separately within each predictor set (regional, landscape and local matrix) using a forward selection by permutation of residuals under reduced model (n permutations = 999, threshold $\alpha = 0.05$, function “forward.sel” of packfor package, R Development Core Team 2013). This procedure enabled to select within each set of explanatory variables which one had a significant and independent effect on aphid density, in order to develop a model where redundancy was reduced (Legendre and Legendre 1998). The forward selection first selects the variable that best explains the variance of the response variable (i.e., variable with the highest R^2 and with p -value $<$ threshold α), and each new variable selected adds a significant contribution to the model at threshold α , creating a model with the highest R^2 (Borcard *et al.* 2011). We also followed the procedure described by Blanchet *et al.* (2008). First, to avoid inflated type I error, a global test including all explanatory variables was performed within each predictor

set, and forward selection was carried out only if the global test was significant (threshold $\alpha = 0.05$). Non-significant global test can occur for instance when the explanatory variables fail to explain the response variable but also when there are too many explanatory variables (m) compared to the number of sites n (m should be $> n/3$) or when the response variable needs to be transformed (Legendre, personal communication). When the global test was not significant, we proceeded as followed: we carried out a global test with a reduced number of explanatory variables (variables removed based on a preliminary forward selection with threshold $p = 0.5$ or 0.2) or with transformed data. If the global model was still non-significant after reducing the number of explanatory variables or transforming the data, we considered that no explanatory variables had a significant effect on aphid density. Second, to prevent the selection of too many explanatory variables and overestimation of the variance of the response variable, the adjusted R^2 (R^2_a) of the significant global test was used as a stopping criteria in addition to the traditional threshold $\alpha = 0.05$ (Blanchet *et al.* 2008). In order to further investigate the relationship between the explanatory variables and the response variable, we also carried out simple or multiple regression models with the significant variables of same predictor set, with calculation of R^2_a , p -value and regression coefficients (Crawley 2007b). Homoscedasticity and normality of the residuals (Shapiro test) were verified for each regression model and data were transformed when necessary (2008, 2010 and 2011: $\log_{10}(y)$; 2012: $\log_{10}(y+1)$).

Finally, when significant explanatory variables were found in more than one predictor set, variation partitioning was performed using these significant variables (“vegan” package of R software, R core team 2013). The variation partitioning, that is based on partial regressions, is performed to evaluate the relative importance of the spatial effects at the different scales, i.e., unique and the shared contributions (Borcard *et al.* 1992 ; Peres-Neto *et al.* 2006).

Table 3.2 Explanatory variables at regional, landscape and local scales studied from 2006 to 2012 in relation to soybean aphid density. Regional components included broad-scale factors such as the position relative to the main Monteregian Hills (up to one hundred km) and the Richelieu River, and landscape components measured within each regional county municipality (RCM). Landscape components were measured within a 1.5-km radius around the sampled fields. Local environment included variables related to the sampled fields (2006-2012) and to the adjacent borders (2010-2012, characterization of two field borders, over a distance of around 380 m and 70 m).

Scale	Variable	Code	Description
Coordinates	Longitude	LON	Longitude of the center of the sampled area
	Latitude	LAT	Latitude of the center of the sampled area
Regional	Monteregian Hills	HILL	Location relative to the Hills (South/North or in between)
	Distance to a Monteregian Hill	DHILL	Distance to the nearest Monteregian Hill (km)
	Richelieu River	RIVER	Location relative to the River (West/East)
	Agricultural region	REGION	Montréal-Ouest/Montréal-Est
	Proportion of soybean	RSOY	Proportion of soybean in the RCM
	Proportion of woodlands	RWOOD	Proportion of wooded areas in the RCM
Landscape	Cultivated areas	CULT	Proportion of cultivated areas (%)
	Soybean	SOY	Proportion of the cultivated areas in soybean (%)
	Hay crops	HAY	Proportion of the cultivated areas in hay crops (%)
	Crop richness	RICH	Number of different crop categories (maximum of 13)
	Crop diversity	DIV	Simpson index of crop diversity (Simpson 1949) ¹
	Woodlands	WOOD	Proportion of all wooded areas (%)
	Distance to woodlands	DWOOD	Nearest distance to a wooded area (m)
	Mean field area	AREA	Mean area of all fields in the landscape (m ²)
	Mean field perimeter-to-area ratio	PA	Mean perimeter-to-area ratio of all fields in the landscape (m ⁻¹)

Table 3.2 (continued)

Scale	Variable	Code	Description
Local	Focal field area	Area	Area of the sampled soybean field (m ²)
	Field perimeter	Perim	Perimeter of the sampled soybean field (m ²)
	Focal field perimeter-to-area ratio	pa	Perimeter-to-area ratio of the sampled soybean field (m ⁻¹)
	Buckthorn	Buck	Presence-Absence of buckthorn (0/1)
	Clover	Clo	Abundance index of clover (0-6) ²
	Vetch	Vet	Abundance index of vetch(0-6) ²
	Alfalfa	Alf	Abundance index of alfalfa (0-6) ²
	Occasional host richness	Host	Richness index for the occasional host plants (0-6) ³
	Plant diversity	Div	Diversity index for the whole vegetation in the borders (0-5) ⁴
	Plant richness	Rich	Number of different plant genera along the borders (excluding grass family)

¹Simpson index of diversity: $H = 1 - \sum(pi^2)$, with pi = proportion of crop i.

²Abundance index: 0 = Absence, 1 = Presence in one spot, 2 = Presence in several spots along the borders, 3 = Presence of few plants along the whole borders, 4 = Moderate abundance along the whole borders, 5 = High abundance (among the 5 most abundant plants), 6 = Dominance.

³Occasional host richness: based on the presence of clover (*Trifolium* spp. L.), vetch (*Vicia cracca* L.), alfalfa (*Medicago sativa* L.), black medic (*Medicago lupulina* L.), sweet clover (*Melilotus* spp. Mill., 1754) and bird's-foot trefoil (*Lotus corniculatus* L.).

⁴Diversity index: 1 = Very low diversified (dominance of 1 plant), 2 = Low diversified (dominance of several plants), 3 = Moderately diversified (mix of several plants along the borders), 4 = Diversified (sites quite diversified but did not represent the most diversified ones), 5 = Very diversified (lot of different plants found along the borders, the most diversified sites).

3.4 RESULTS

3.4.1 Soybean aphid populations throughout the years

As predicted by the two-year oscillation cycle (Maisonhaute *et al.* 2016), low aphid densities were observed in 2006, 2008 and 2010, while higher aphid densities were observed in 2007, 2009 and 2011, and moderate aphid densities were found in 2012 (Table 3.1).

3.4.2 Change in regional effects throughout the years

Effect of the geographical coordinates was detected in 2012 only (effect of longitude), with more aphids in the eastern part of the Montérégie area ($R^2_a = 0.131$, $p = 0.017$, $\text{Log}_{10}(\text{Aphid}) = 0.4388 \text{ Lon} + 33.5861$). After the variable selection, significant regional effects were detected in 2007, 2008 and 2011 (Table 3.3 and Fig. 3.2). In 2007, more aphids were observed on the west side of the Richelieu River (Tables 3.3). In 2008, aphid density was positively influenced by the proportion of soybean in RCM (Table 3.3 and Fig. 3.3). In 2011, aphid density was positively influenced by both the distance and the relative position to the Monteregian Hills (Table 3.3), meaning higher aphid density in Montérégie-Est and far from the Monteregian Hills. In 2009, no variable appeared significant after the variable selection, but there was a tendency to have more aphids far from the Monteregian Hills ($R^2_a = 0.089$, $P = 0.08$).

3.4.3 Change in landscape effects throughout the years

Our results revealed a significant effect of landscape structure at 1.5 km around fields in 2006, 2007, 2009, 2011 and 2012 and a marginally significant effect in 2010 (Fig. 3.2). A positive effect of the proportion of soybean (secondary and summer host) was observed in 2006, and in 2007 in association with the proportion of cultivated areas (Table 3.3 and Fig. 3.3). In 2009, aphid density was negatively influenced by the mean field perimeter-to-area ratio, meaning that there were fewer aphids when there was higher border density in the landscape (Table 3.3). That year, the variable selection also showed a marginally significant negative effect of the proportion of soybean ($R^2_a = 0.101$, $p = 0.067$). In 2010, although the proportion of woodlands (overwintering habitat) appeared significant after the variable selection, the simple regression model only showed a marginally significant positive effect ($p = 0.053$, Table 3.3 and Fig. 3.3). In 2011, the proportion of woodlands had a significant positive effect on aphid density in association with the mean perimeter-to-area ratio (Table 3.3 and Fig. 3.3), and in 2012 it had a significant positive effect in association with crop richness (Table 3.3 and Fig. 3.3).

3.4.4 Change in local effects throughout the years

Significant effect of local environment appeared during the latest years of the study only, i.e., in 2010, 2011, while a marginally significant effect appeared in 2012 (Fig. 3.2). In 2010 and 2012, the presence of buckthorn (primary and overwintering host) in field borders had a positive effect on the mean aphid density (Table 3.3 and Fig. 3.3). Although the effect of buckthorn at the local scale could not be tested before 2010, the effect of the overwintering sites was tested at both landscape and regional scale through the proportion of woodlands. The presence of buckthorn in field borders was positively correlated with the proportion of woodlands at scale 1.5 km

and the correlation increased throughout the years (2010: $r = 0.27$; 2011: $r = 0.37$; 2012: $r = 0.54$). In 2011, our results showed a significant positive effect of the abundance of vetch (occasional secondary host) in field borders (Table 3.3).

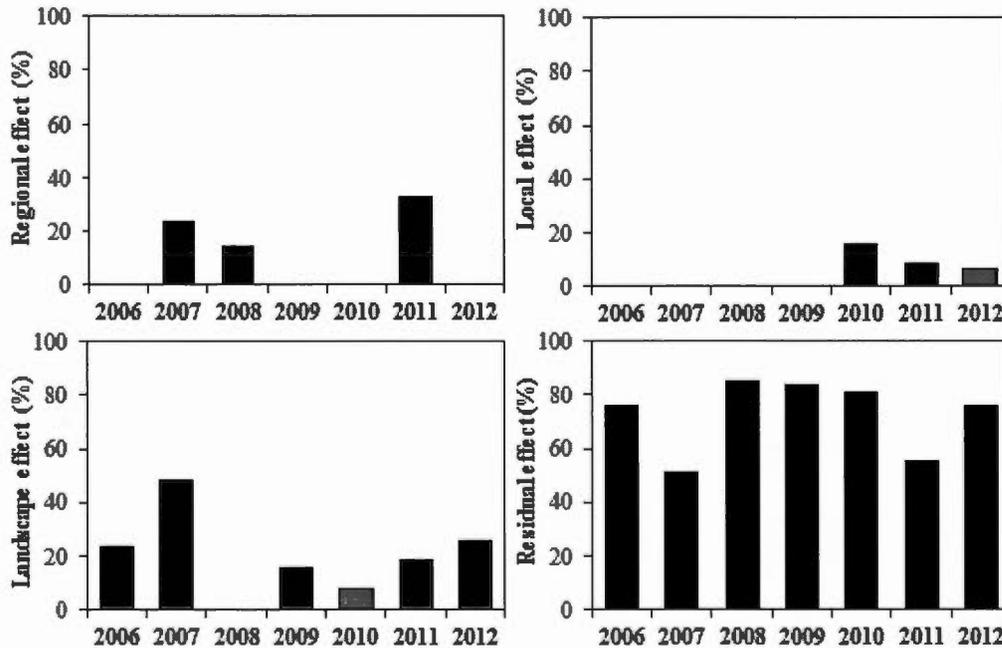


Figure 3.2 Modulation of the regional, landscape and local effects on the soybean aphid density throughout the years. Regional effect refers to effect of broad-scale spatial variables. Landscape structure was analysed at scale 1.5 km around fields. Local scale refers to effect of components relative to the sampled fields (2006-2012) and the adjacent field borders (2010-2012). Residual effect represents the variance non-explained by explanatory variables at regional, landscape and local scale. In grey: marginally significant effect (2010: $p = 0.053$; 2012: $p = 0.068$).

Table 3.3 Influence of the spatial context at regional, landscape and local scale on the mean density of the soybean aphid in Montérégie (Quebec, Canada) from 2006 to 2012. Variables displayed appeared significant after the variable selection. n.s.: not significant (no variable appeared significant after the variable selection, $p > 0.05$). R: Regional. La: Landscape. Lo: Local. R^2_a = adjusted R^2 .

Year	Scale	Variables	F	d.f.	R^2_a	p	Regression model
2006	R, Lo	-	-	-	-	n.s.	-
	La	SOY	7.22	1, 19	0.237	0.015	40.991 SOY* + 4.602
2007	R	RIVER	6.37	1, 16	0.240	0.023	-198.4 RIVER* + 558.8***
	La	SOY, CULT	9.07	2, 15	0.487	0.003	691.00 SOY* + 296.08 CULT -14.99
		SOY	11.13	1, 16	0.373	0.004	894.67 SOY** +140.43*
		CULT	8.08	1, 16	0.294	0.012	430.92 CULT* +31.76
2008 ¹	R	PSOY	4.59	1, 20	0.146	0.045	5.64 PSOY* + 0.044
	La, Lo	-	-	-	-	n.s.	-
2009	R, Lo	-	-	-	-	n.s.	-
	La	PA	5.50	1, 23	0.158	0.028	-4055.35 PA* + 227.37***

¹Data transformation: $(\text{Log}_{10}(y))$. 2008: transformation prior to forward selection. * $p < 0.1$; ** $p < 0.05$; *** $p < 0.01$; **** $p < 0.001$

Table 3.3 (continued)

Year	Scale	Variables	F	d.f.	R ² _a	p	Regression model
2010 ¹	R	-	-	-	-	n.s.	
	La	WOOD	4.02	1, 34	0.079	0.053	0.950 WOOD + 0.719 ***
	Lo	Buck	7.83	1, 34	0.163	0.008	0.421 Buck** + 0.735 ***
2011 ¹	R	DHILL, HILL	10.29	2, 36	0.328	0.0003	1.196.10 ⁻⁵ DHILL*** + 0.4118 HILL** + 0.9313***
		DHILL	6.97	1, 37	0.136	0.012	6.00.10 ⁻⁶ DHILL* + 1.709***
		HILL	0.234	1, 37	-	n.s.	0.054 HILL + 1.807***
	La	PA, WOOD	5.34	2, 36	0.186	0.009	-20.4207 PA* + 1.0727 WOOD* + 2.4511***
		PA	4.23	1, 37	0.078	0.047	-17.7091 PA* + 2.4699***
	Lo	WOOD	3.88	1, 37	0.070	0.057	0.9215 WOOD + 1.7935***
		Vet	4.67	1, 37	0.088	0.037	0.1019 Vet* + 1.5964***
2012 ²	R	-	-	-	-	n.s.	
	La	WOOD, RICH	7.10	2, 33	0.259	0.003	1.0895 WOOD* - 0.0967 RICH* + 1.7380***
		WOOD	9.19	1, 34	0.190	0.005	1.2772 WOOD** + 1.2398***
		RICH	6.18	1, 34	0.129	0.018	-0.1245 RICH* + 2.0217***
	Lo	Buck	3.55	1, 34	0.068	0.068	0.4229 Buck + 1.3778***

¹Data transformation: (Log₁₀(y)). 2011: transformation prior to forward selection.

²Data transformation: (log₁₀(y+1)).

p < 0.1; *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001

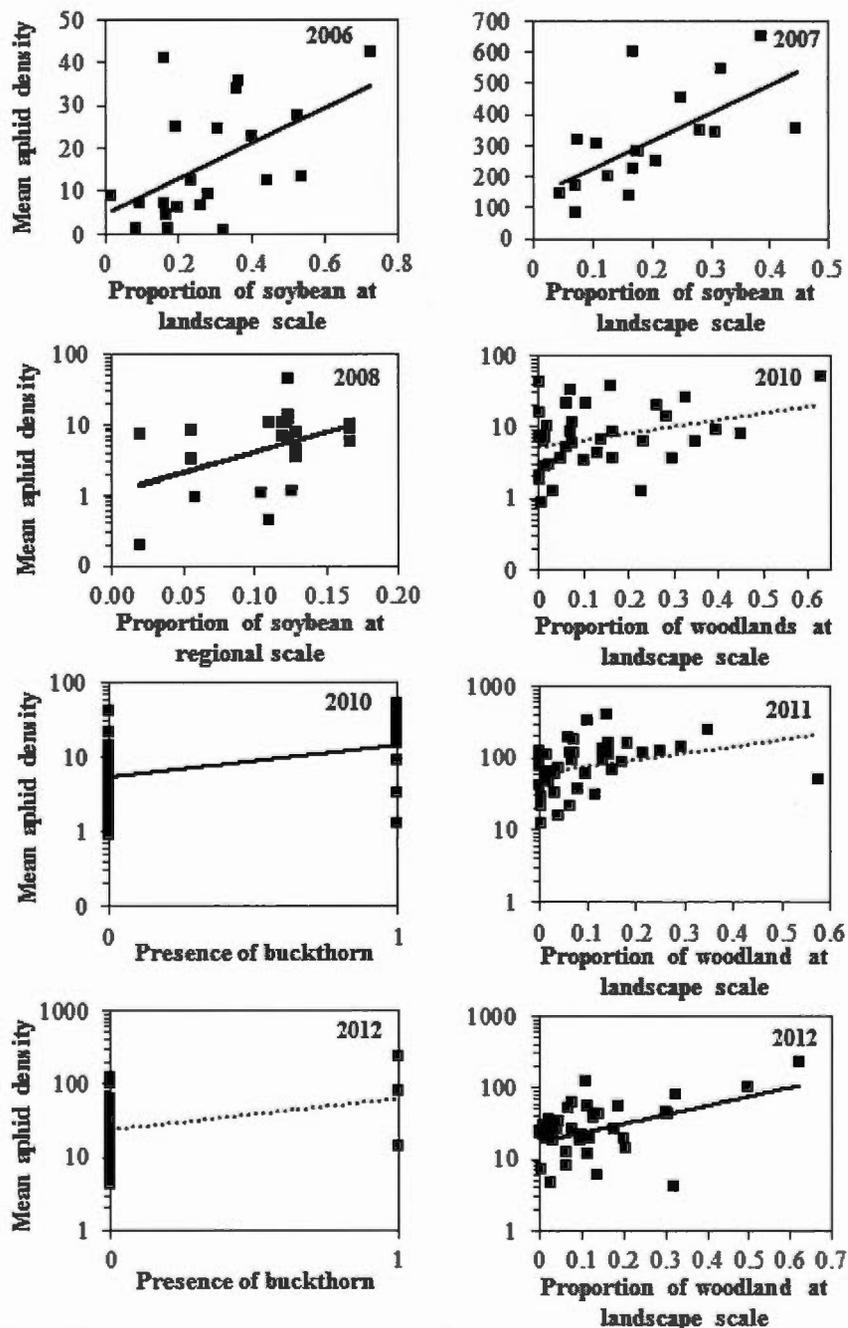
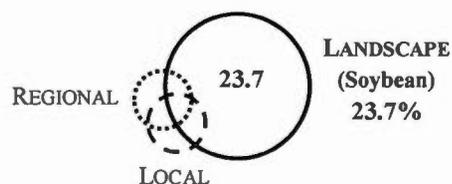


Figure 3.3 Effects of soybean (secondary host = summer host), buckthorn (primary host = overwintering host) and woodlands (overwintering habitat) on mean density of the soybean aphid throughout the years. Dotted regression lines: $0.05 < p < 0.1$. Data transformation in 2008, 2010, and 2011: $\text{Log}_{10}(y)$. Data transformation in 2012: $\text{Log}_{10}(y+1)$.

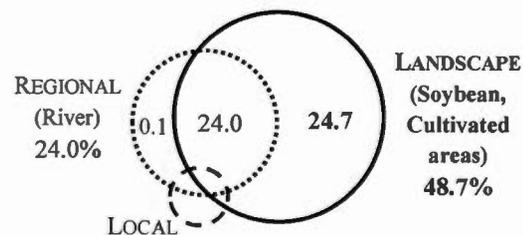
3.4.5 Relative importance of the regional, landscape and local effects throughout the years

In 2006, aphid density was only affected by landscape-scale factors. In 2007, aphid density was affected by factors at both the regional and landscape scales, and the variation partitioning revealed that the greatest part of the variation was explained by landscape-scale factors (Fig. 3.4). Aphid density was only influenced by regional-scale factors in 2008, landscape-scale factors in 2009 and local-scale factors in 2010. In 2011, aphid density was influenced by factors at all scales, and the greatest part of the variation was explained by regional-scale factors (Fig. 3.4). Finally, in 2012, the only significant effect was observed at landscape scale. Overall, the density of the soybean aphid was mainly affected by landscape structure at 1.5 km irrespective of the period considered (principal effect in four out of the seven years studied). Regional-scale factors were the principal factors affecting aphid density in 2008 and 2011, while local-scale factors were the principal factors affecting aphid density only in 2010. In addition, it can be noticed that the part of the variation shared between the different scales were overall quite important compared to the part of the variation explained by each scale individually (e.g., regional and landscape scale in 2007 and 2011 respectively of 24 and 17.8%, Fig. 3.4).

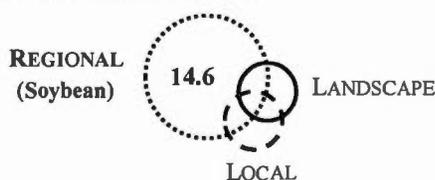
2006 (Low infestation)



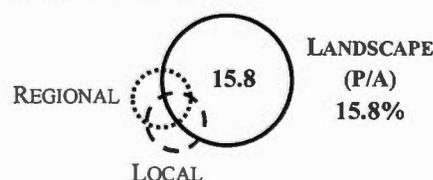
2007 (High infestation)



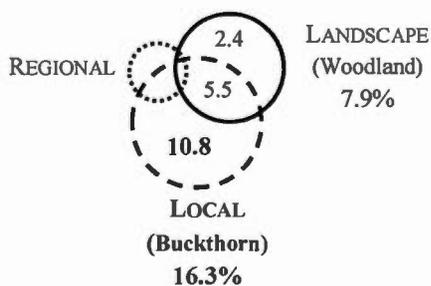
2008 (Low infestation)



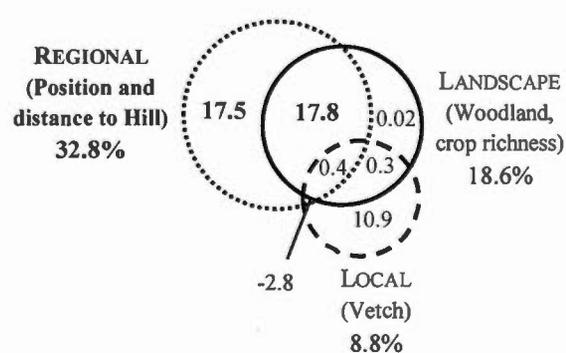
2009 (High infestation)



2010 (Low infestation)



2011 (High infestation)



2012 (Low infestation)

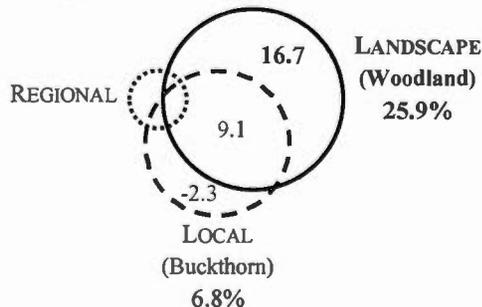


Figure 3.4 Variation partitioning between spatial effects at regional, landscape and local scale on the soybean aphid density. Dotted line: regional effect. Plain line: landscape effect. Dashed line: local effect. In bold: variable explaining the greatest variation. Percentages refer to adjusted R^2 . Total R^2 in 2007 : 48.8%, 2010: 18.7%, 2011 : 44.1%, 2012: 23.5%..

3.5 DISCUSSION

Our results demonstrate that the host-switching spatial effect hypothesis best explains the changes in the effects of the spatial context throughout the invasion sequence on the soybean aphid, with positive effect of the secondary host (soybean) during the first years of invasion (2006, 2007, 2008) and positive effect of the primary host (buckthorn) and overwintering habitats (woodlands) during the subsequent years (2010, 2011, 2012). On the contrary, the hierarchical spatial effect hypothesis (based on a change in the relative effect of factors at the regional, landscape and local scale) was not an adequate model for the soybean aphid, aphid density being best explained by landscape-scale factors irrespective of the period considered.

3.5.1 Relative importance of regional, landscape and local scale throughout the years

Our results revealed that the soybean aphid is influenced by the spatial context at various scales, but that no global pattern can be observed. This underlines the uncertainty about the predominance of the effect of one scale or another, as proved by the relatively high part of the variation shared by two scales (see results of the variation partitioning). Therefore, the hierarchical spatial effect hypothesis cannot explain our results. Contrary to our expectations, broad-scale spatial effects were not the main drivers of an invasive population during the early stages of invasion. Our results showed some regional effects irrespective of the period considered (in 2007, 2008 and 2011), with effect of the Richelieu River, proportion of soybean and Monteregian Hills. Other studies found broad-scale effects on invasive species, for instance with effect of the geographic coordinates on the Alpine marmot *Marmota marmota* (Real *et al.* 2008) or on the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Gallardo 2014). In China, the presence of mountains and hills was found to act

as barriers to the long-distance dispersal of the rice water weevil such that infestations observed over a 10-year period were restricted to the south of the mountains (Wang *et al.* 2011). Such phenomenon could explain some of our results since we observed higher aphid density far from the Monteregian Hills. However, the Monteregian Hills did not have a consistent effect on the soybean aphid (significant effect in 2011 plus a tendency in 2009). Differences observed between the soybean aphid and the rice water weevil may then be explained by different dispersal abilities. In fact, the water weevil has a limited dispersal ability (< 2 km, Zhai *et al.* 1997) whereas the soybean aphid can disperse over long distances (500 km and more, Crossley and Hogg 2015). In sum, effects of predominant landscape elements such as mountains and hills on migrant species are poorly documented, but integrating such elements in the analyses of the spatial context, as done in our study, may help in understanding the dispersal patterns of some invasive species.

Based on the hierarchical spatial effect hypothesis, we also expected aphid density to be mainly explained by local factors during the latest years of the study. We thought that the establishment of the soybean aphid in Quebec and the proximity of overwintering sites would generate short-distance dispersal from overwintering sites to soybean fields. Our results demonstrate that local effect was the principal effect only in 2010, which was not enough to support the hierarchical spatial effect hypothesis. In previous studies, several established invasive species were found to be affected by both local-scale and landscape-scale factors (Bahlai *et al.* 2010 ; Barnagaud *et al.* 2014 ; Peterson *et al.* 2013), but the relative importance of these effects was not evaluated. Although some recent studies focused on the migrations of the soybean aphid in North America (Crossley and Hogg 2015 ; Schmidt *et al.* 2012), the migration pattern from overwintering sites to soybean fields is still poorly understood, and it is hard to determine where do soybean aphids found in soybean fields come from. Even genetic genetics analysis could not totally respond to the question, since genetic differentiation in different populations of the soybean aphid in

North America was less explained by the geographical locations than by the sampling period (Michel *et al.* 2009).

Overall, further investigation would be required to evaluate the hierarchical spatial effect hypothesis in the very early stages of invasion with consideration for other migrant invasive species. For instance, broad-scale effects could be investigated regarding the western bean cutworm *Striacosta albicosta*, the true armyworm moth *Mythimna unipuncta* or the black cutworm *Agrotis ipsilon*, three migrant invasive species that are found in Quebec only during the summer and that overwinter in the USA (IRIIS Phytoprotection 2016 ; Labrie and Voynaud 2013).

3.5.2 Effect of the host/habitat throughout the years

Our results support the host-switching spatial effect hypothesis, with a switch in the effect of the host/habitat throughout the invasion process. We found a positive effect of the secondary host (soybean = summer host) on soybean aphid density during the first years of invasion, and an effect of the primary host (buckthorn) and overwintering habitat (woodlands) during the subsequent years. Our results are then in agreement with the theory formulated by With (2002), with effects of “safe sites” or resource essential for colonization (soybean) during the colonization stage, and effects of landscape components that support the survival and reproduction of the species (buckthorn and woodlands) during the establishment stage. Although soybean plants support the asexual reproduction and summer survival of the soybean aphid, buckthorn is also important for the soybean aphid as it supports its sexual reproduction and winter survival.

First, we found a positive effect of the secondary host (soybean) during the first years of invasion. During this period of time, the soybean aphid was likely involved in long-distance migrations from overwintering sites located in established areas

(Ontario or USA) to soybean fields in Quebec. Like other aphid species, the soybean aphid is able to discriminate crops using plant color or wavelength (Kennedy *et al.* 1961) and to discriminate between monocultures and mixed cultures (Bottenberg and Irwin 1992) . Therefore, a high proportion of soybean in the landscape may have been more attractive for winged soybean aphids and facilitated field colonization, resulting in higher aphid density. As found in the present paper, several studies reported a positive association between pest abundance and host crop area, either at a local scale (100 m), intermediate scales (1000-5000 km) or broad scale (50 km) (Veres *et al.* 2013). In our case, the effect of soybean was observed at either the landscape (1.5 km) or regional scale. Interestingly, the relationship between pest outbreaks and the abundance of resource in the landscape was also observed regarding another migrant species, the desert locust *Schistocerca gregaria* (Despland *et al.* 2004). Compared to these studies, our results add an important temporal dimension, since the positive effect of the secondary host was only found during the first years of invasion. Our results thus suggest that a great proportion of secondary host/habitat in the landscape is a determinant factor for invasive species during the early stages of invasion. It would be interesting to determine whether such positive effect of summer host/habitat is also observed when focusing on other airborne species like aphids (Loxdale *et al.* 1993) or other migrant invasive species such as several moth species of the Noctuidae family as suggested regarding the hierarchical spatial hypothesis (western bean cutworm, true armyworm and black cutworm).

Second, our results show that the density of the soybean aphid was positively influenced by the overwintering habitat during the latest years of the study, with effect at the local scale (presence of buckthorn in field borders), landscape or regional scale (proportion of woodlands). No positive effect of the proportion of soybean at any scales was observed after 2008 and no positive effect of overwintering habitats was observed before 2010. A switch has been observed, from positive effect of secondary host during the first years of invasion to positive effect of overwintering

habitat during the subsequent years. A recent study performed in the USA also pointed out the positive effect of potential overwintering habitats (woodlands) on the density of the soybean aphid (Whitney *et al.* 2016). In Canada, the soybean aphid has been established at least since 2004, when high densities of overwintering eggs were found in Ontario (Bahlai *et al.* 2007). The following years, the authors obtained positive effect of buckthorn at both local and landscape scales on soybean aphid density (Bahlai *et al.* 2010), which is in accordance with our results. In our study, the positive effect of potential overwintering sites (proportion of woodlands) observed since 2010 highly suggests that the soybean is an established species in Quebec.

Finally, the host-switching spatial effect hypothesis could be investigated regarding other invasive species that alternate between host/habitat during their cycle, such as the marmorated stink bug *Halyomorpha halys*, an invasive pest in North America (Hoebeke and Carter 2003) and Europe (Wermelinger *et al.* 2008). For instance, it would be interesting to determine the temporal variations of the spatial effects on the brown marmorated stink bug, knowing that this species is found in ornamental and crop fields during the summer and overwinters under dead standing trees or in human-made structures (Leskey *et al.* 2012).

3.6 CONCLUSION

Invasive species, especially insects, are very difficult to observe during the very early stages of invasion due to their low abundance or activity (Crooks 2005 ; Mack *et al.* 2000). Therefore, studies performed on the early stages of invasion (i.e., before species establishment) are extremely rare (Chang *et al.* 2011). Our study is the first to address temporal changes in the effects of spatial context throughout the invasion sequence on an invasive species. The large amount of data collected enabled us to study the spatial effects on the soybean aphid over seven-year period. Our results

demonstrate that changes in spatial effects during the invasion process of the soybean aphid mainly follow the host-switching spatial effect hypothesis, with positive effect of the summer host/habitat (secondary host plant) during the first years of invasion and positive effect of the overwintering host/habitat (primary host plant and associated habitat) during the subsequent years. Further long-term studies would be required to analyse the effect of the spatial context along the invasion process regarding other migrant invasive species and to investigate the hierarchical spatial effect and the host-switching spatial effect hypotheses.

3.7 ACKNOWLEDGEMENTS

First, we thank Claude Parent (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, MAPAQ) for the entomological archive dataset and the Financière Agricole du Québec for acquisition of geomatic dataset relative to insured crops, Géomont and Government of Québec for the orthophotographs and the non-crop shapefile. We also thank André Rondeau and Yves Perreault (MAPAQ) for help in field sampling logistic, the agro-environmental advisory clubs (PleineTerre, Agri-ConseilsMaska and Groupe Proconseil) for help in field sampling, Pierre Drapeau (Université du Québec à Montréal, UQAM) and Pierre Legendre (Université de Montréal) for statistical advice. Our acknowledgements also go to the summer students that helped in field sampling, the farmers involved in the project and the members of the biocontrol laboratory of UQAM. The funding was provided by the MAPAQ (Programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire), the Fonds de la recherche du Québec nature et technologies (FRQNT), and UQAM (Bourses d'excellence FARE pour les cycles supérieurs).

Tel qu'observé dans le deuxième chapitre pour la dynamique des populations du puceron du soya, les résultats du troisième chapitre ont révélé une variation temporelle de l'effet du contexte spatial sur la densité en pucerons du soya, et notamment un changement d'effet du contexte spatial au cours du processus d'invasion. Ce troisième chapitre apporte donc des résultats importants concernant les effets spatiaux sur la dynamique d'une espèce exotique envahissante, puisque le puceron du soya s'est avéré influencé principalement par son hôte/habitat estival pendant les premières années d'invasion et par son hôte/habitat d'hivernation pendant les années ultérieures. Si des variations interannuelles sont observées pour la dynamique des populations du puceron du soya et les effets spatiaux associés, on peut alors se demander s'il n'existe pas également des variations intra-annuelles. Puisque les densités moyennes en pucerons étudiées dans les deuxième et troisième chapitres sont le reflet des densités observées en milieu ou fin de saison (pic de population), nous nous sommes intéressés dans le quatrième chapitre de cette thèse à la dynamique des populations du puceron du soya et aux effets spatiaux associés en tout début de saison. Quels sont les champs colonisés en premier par le puceron du soya ? Les colonisations hâtives ont-elles un lien avec le contexte spatial à l'échelle locale et paysagère ? Si oui, est-ce les mêmes variables spatiales impliquées que dans le troisième chapitre ? Sachant que nous avons considéré uniquement les années les plus récentes dans le quatrième chapitre (donc années durant lesquelles le puceron du soya est établi), on pourrait s'attendre à un effet significatif des sites d'hivernation pour expliquer la séquence de colonisation des champs de soya et les variations de densités en pucerons en début de saison. Par ailleurs, une autre question importante étudiée dans le quatrième chapitre de cette thèse est le lien existant entre les densités de pucerons observées en début versus en pleine saison. Les champs colonisés hâtivement sont-ils ceux pour lesquels les densités en pucerons sont plus élevées au cours de la saison ? Cette question a des répercussions importantes pour la gestion intégrée du puceron du soya au Québec.

CHAPITRE IV

IMPACT OF THE SPATIAL CONTEXT AND AGRONOMIC PRACTICES ON
EARLY-SEASON CROP COLONIZATION BY AN INVASIVE PEST

Julie-Éléonore Maisonhaute, Geneviève Labrie, Eric Lucas

Article soumis à la revue Agriculture, Ecosystem & Environment

4.1 ABSTRACT

Identifying the spatial components related to early colonization of fields by pests can help understanding the population dynamics and manage the agricultural landscape accordingly. In this study, we examined the spatial and agronomic factors that affect the soybean aphid in early season, according to three hypotheses. First, knowing that the soybean aphid can easily disperse across the landscape, we expected a greater effect of the spatial context than agronomic practices on the early-season colonization of soybean fields. Second, we expected earlier crop colonization in landscapes with a higher abundance of host plants (soybean aphid primary host, secondary host, occasional secondary hosts). Third, an earlier colonization would be associated with higher aphid outbreak later in the season (late-season aphid density). Soybean fields were sampled weekly in the Montérégie area (Quebec, Canada), from soon after soybean emergence until the end of August for 3 years (2010-2012). The effect of local environment (field and border characteristics), landscape structure (1.5 km around fields) and agronomic practices were evaluated regarding 1) the colonization sequence of crops by the soybean aphid and 2) early-season aphid density. Our results are not in accordance with the first hypothesis, since both the spatial context and the agronomic practices have important effects on the early-season crop colonization. Our results are partially in accordance with the second hypothesis, but they greatly differed between years and weeks. Overall, earlier colonization occurred when field borders had a higher richness and abundance of occasional secondary hosts, in landscapes with high proportion of woodlands and hay crops, and low proportion of soybean fields. Earlier colonization also occurred in early-sown and tilled fields. Finally, our results did not support the third hypothesis, since earlier crop colonization and higher early-season aphid density were not associated with higher late-season aphid density. This suggests that the integrated pest management of the soybean aphid should not specifically focus on factors affecting the soybean aphid in early season.

KEY WORDS: *Aphis glycines* Matsumura; Colonization sequence; Local environment; Landscape structure; Host plants; Agronomic practices

4.2 INTRODUCTION

The landscape context plays a key role in agro-ecosystems and should be considered as part of integrated pest management (Landis *et al.* 2000 ; Lucas and Maisonhaute 2014 ; Tschardtke *et al.* 2005). Landscape structure around fields influences the abundance of crop pests, their natural enemies and consequently biocontrol rates (Alignier *et al.* 2014 ; Brewer and Elliott 2004 ; Caballero-López *et al.* 2012 ; Thies and Tschardtke 1999). This is especially true for species showing cyclic colonization between overwintering habitats and annual crops (Wissinger 1997). These seasonal migrations are observed for various crop pests including the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura, an invasive species introduced in North America in 2000. In fact, the soybean aphid alternates between soybean plants in summer and buckthorn shrubs in winter (Ragsdale *et al.* 2004).

Intra-annual variations in spatial effects have been observed for aphids (Alignier *et al.* 2014 ; Chaplin-Kramer and Kremen 2012 ; Roullé *et al.* 2015) or ground beetles (Maisonhaute *et al.* 2015). Especially, landscape effects in temperate areas can vary with crop phenology, as found for cereal aphids. For instance, it was found that the proportion of arable land had a significant effect on cereals aphids during the wheat flowering stage, but not during the milk ripening stage (Thies *et al.* 2005). Evaluating the seasonal modulation of the spatial effects on crop pests, for instance by determining which fields are colonized first, can be important for understanding the pest population dynamics and for implementing biological control. Such information may help developing habitat management strategies that delay or limit crop colonization by pests.

The timing of crop colonization usually depends on the trophic level, with natural enemies colonizing fields after their prey (Piechnik 2013 ; Yoo and O'Neil 2009). However, one study performed in cereal fields in Australia revealed that it is not always the case, since the authors found no lag time between the early-season crop colonization by pests and natural enemies (Macfadyen *et al.* 2015). Some studies have shown a positive relationship between early-season crop colonization and the presence of natural vegetation and overwintering habitats surrounding fields, but these studies mainly focused on natural enemy populations, such as ground beetles (Thomas *et al.* 1991), parasitoids (Bianchi *et al.* 2015) or predatory mirid bugs (Alomar *et al.* 2002). Regarding crop pests, the presence of overwintering host in field borders showed a mixed effect, for instance with no effect on cereal aphids in Germany (Klueken *et al.* 2012) or positive effect on the soybean aphid in Ontario, Canada (Bahlai *et al.* 2010). At larger scale, complex agricultural landscapes (characterized by a high proportion of non-crop or semi-natural habitats) were found to be associated with earlier crop colonization by predators (ground beetles and ladybeetles), which can have a major impact on biological control in early season (Raymond *et al.* 2015). However, equivalent aphid suppression was observed with early predation in simplified low-diversity landscapes or late predation in complex high-diversity landscapes (Costamagna *et al.* 2015), which reflects the importance of both the natural enemies and spatial context.

The agronomic practices within soybean fields can also play a significant role in the timing of crop colonization. For instance, no-tilled fields were found associated with later crop colonization and lower densities of the pea leaf weevils (Hanavan and Bosque-Pérez 2012). In soybean fields, planting alfalfa living mulch with soybean also showed a beneficial effect by delaying crop colonization by the soybean aphid (Schmidt *et al.* 2007).

One key question linked to crop colonization by pests and natural enemies is whether early crop colonization may be a predictor of pest densities observed later in the season. Experiments showed that colonization during earlier soybean growth stage (vegetative stage) generates a higher population peak of soybean aphids later in the season than later colonization in the reproductive growth stage (Beckendorf *et al.* 2008 ; Catangui *et al.* 2009). However, these results were obtained using exclusion cages to control the timing of aphid infestation (plants manually infested with aphids), and so do not reflect field conditions in which natural enemies may play a role. The relationship between the timing of crop colonization and pest outbreak observed later in the season has rarely been investigated in natural field conditions.

The soybean aphid has been the subject of intensive study in North America since its arrival in 2000 in the USA and 2001 in Canada (Gavloski 2002 ; Hunt *et al.* 2003 ; Roy 2003). During the summer, the soybean aphid feeds on its secondary and herbaceous host, soybean plants (*Glycine max* (L.) Merr., 1917, Fabaceae), while it overwinters as egg on its primary and woody host, buckthorn shrubs (*Rhamnus spp.*, Rhamnaceae) (Ragsdale *et al.* 2004 ; Voegtlin *et al.* 2005). Its dispersal from overwintering sites to soybean fields can occur over long distances (500 km and more, Crossley and Hogg 2015), but also at the local scale in areas where it is established. As the soybean aphid was likely established in Quebec for several years (Maisonhaute *et al.* Submitted), the presence and abundance of overwintering sites in the landscape may affect the early-season crop colonization.

Although soybean is the preferred summer host for the soybean aphid, soybean aphids are occasionally observed on other crop plants (e.g., snap bean *Phaseolus vulgaris* L., pea *Pisum sativum* L., alfalfa *Medicago sativa* L., squash *Cucurbita* spp., corn *Zea mays* L.), and especially on forage crops and wild plants of Fabaceae family (e.g., vetch *Vicia cracca*, clover *Trifolium* spp., alfalfa, bird's foot trefoil *Lotus corniculatus* L., wild lupine *Medicago lupulina* L.) (Alleman *et al.* 2002 ; Mueller *et*

al. 2010). These herbaceous plants represent occasional secondary hosts of different quality for the soybean aphids. The bird's foot trefoil, for instance, supports only low population of the soybean aphid. In contrast, higher aphid densities are observed on alfalfa and clover, although these densities are lower than those observed on soybean (Hill *et al.* 2004). Most of these occasional secondary hosts are frequently found in field borders or other grassland elements of the agricultural landscape (e.g. pasture or hay crops), thus they may be used as transient hosts by the soybean aphid during its dispersal from the overwintering sites to soybean fields, or between soybean fields in the summer. No study has evaluated the effect of the presence of these occasional secondary hosts in the landscape on the soybean aphid density.

In the present study, we investigated the effect of both the spatial context and agronomic practices on early-season crop colonization by the soybean aphid. The first objective was to evaluate the relative effect of landscape, local, and agronomic components that affect 1) the crop colonization sequence and 2) early-season aphid density. We hypothesized that the soybean aphid would be more affected by the spatial context surrounding soybean fields than the agronomic practices within fields in early season because of its good dispersal ability. The second objective was to identify the spatial components related to 1) earlier crop colonization by the soybean aphid and 2) higher early-season aphid density. We hypothesized that earlier crop colonization and higher early-season aphid density would occur in soybean fields surrounded by a higher abundance/richness of soybean aphid host plants at both local and landscape scale. The third objective was to investigate the relationship between the early-season crop colonization and aphid density observed later in the season. We hypothesized that earlier crop colonization and higher early-season aphid density would generate higher late-season aphid density (higher population peak later in the season).

4.3 MATERIAL AND METHODS

4.3.1 Sampling and aphid populations

Sampling took place in 2010, 2011 and 2012 in the Montérégie area of Quebec (Canada). Fields that received insecticide treatments (foliar application or seed coating) were excluded from the analyses (number of fields included in the analyses in 2010: n=36; 2011: n=38; 2012: n=30). All samplings performed in our study followed the protocol of the provincial phytosanitary surveillance network, which included a weekly observation of 30 soybean plants per field (6 stations of 5 randomly sampled plants, Fig. 4.1) with recording of the total number of aphids (winged and apterous) on each plant. The sampling performed by the provincial phytosanitary surveillance network began on the first week of July (week 1) and lasted 8 weeks (regular sampling, Martel et Marcoux 2005). Whenever possible, fields included in our study were sampled earlier, starting from soybean emergence (period called “pre-sampling”). However, some fields could not be pre-sampled because of logistical issues (farmer’s consent, sowing date, verification of treated/untreated seeds), reducing the number of fields included in the analyses for the pre-sampling period (2010: n=17, 2011: n=23, 2012: n=24, Fig. 4.2). Analyses performed on the early-season crop colonization included only the fields for which the date of the initial crop colonization was known with certainty (no aphid found in those fields the week before, 2010: n=30, 2011: n=30, 2012: n=26). The proportion of fields colonized by the soybean aphid varied from 35-42 % in week 0 (last week of June, Fig. 4.2) to 72-97 % in week 2 (second week of July). At week 1 (first week of July), soybean plants were either at vegetative or flowering growth stage depending on the sowing date (all fields except 1 in vegetative stage in 2011, around 50% in 2010 and 2012). The maximum aphid density was usually observed in late season (end of July or in August depending on the years) and most of the sampled fields reached the population peak during the regular sampling period.

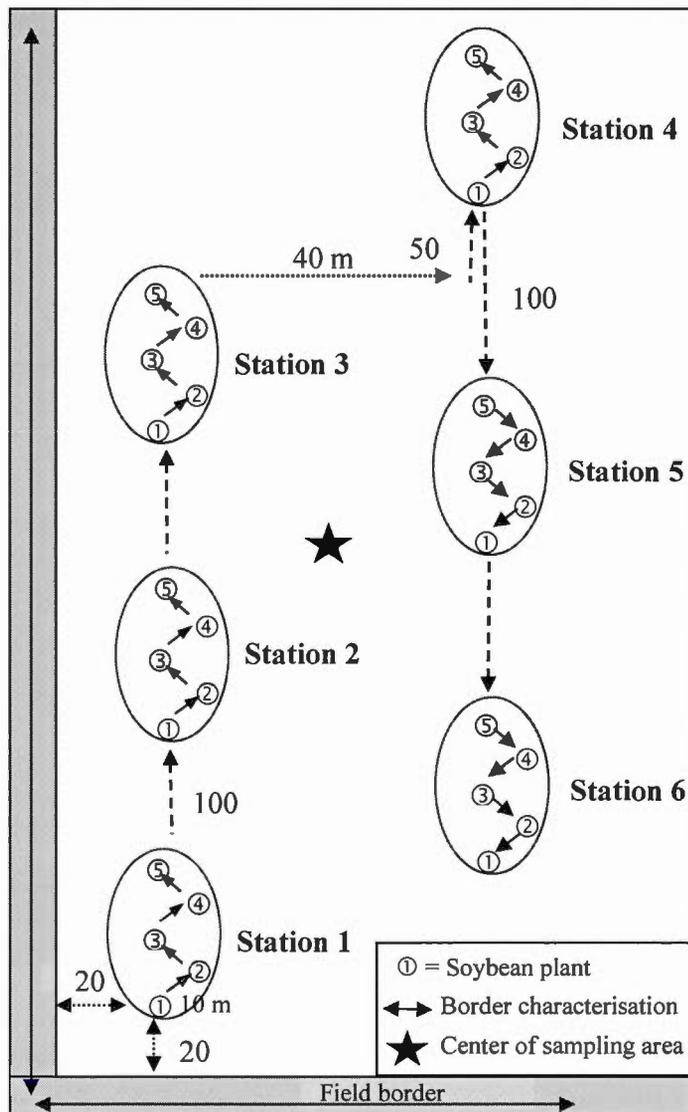


Figure 4.1 Experimental design for the soybean aphid sampling and field border characterization. Each year, 30 soybean plants per field were randomly sampled each week (6 stations of 5 plants, sampling area approximately 360 m in length x 50 m in width). The border characterization was performed on two adjacent, perpendicular field borders (respectively around 380 m and 70 m long). The center of the sampling area was used as the center of the landscape areas around the field.

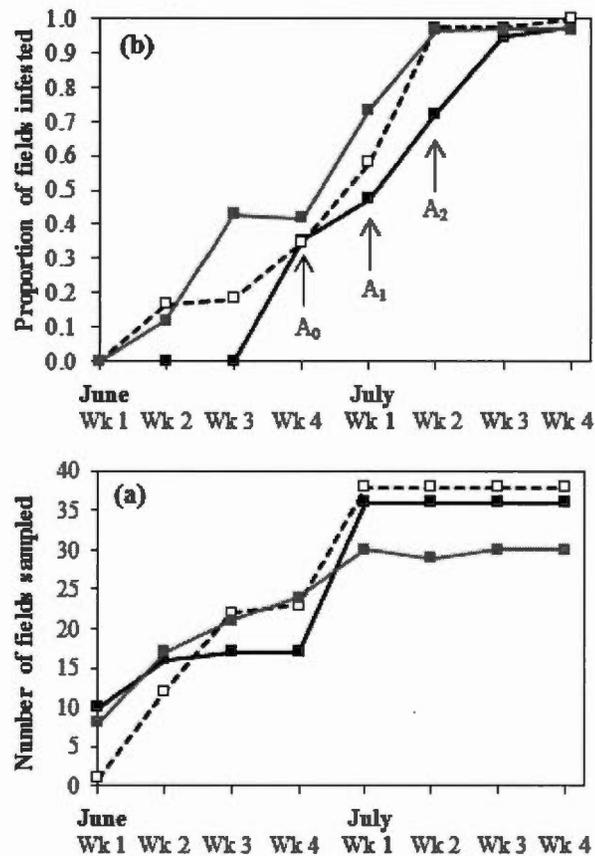


Figure 4.2 Early-season sampling of soybean fields in the Monteregie area (Quebec, Canada): (a) number of fields sampled and (b) proportion of fields infested with soybean aphids. Black line: 2010 (low infestation year). Dotted line: 2011 (high infestation year). Grey line: 2012 (moderate infestation year). Arrows indicates that analyses were performed for this week. A_0 : aphid density in week 0 (pre-sampling, last week of June); A_1 : aphid density in week 1 (first week of July, first week of regular sampling); A_2 , Aphid density in week 2: second week of July.

4.3.2 Local environment

The local matrix included characteristics of both the field borders and the sampled soybean field. It included the presence of buckthorn shrubs (primary host = overwintering host), abundance of most common occasional secondary hosts of Fabaceae family (vetch, alfalfa, clover = occasional summer hosts), occasional secondary host richness, total plant richness, total plant diversity, focal field area and perimeter-to-area ratio (Table 4.1). Field area and perimeter-to-area ratio were calculated using ArcGIS (ESRI 2005), while the other characteristics were evaluated in field (the same person performed the characterization for all the sites). To this end, borders on two adjacent, perpendicular field borders (respectively around 380 m and 70 m long, Fig. 4.1) were characterised each year in early season (end of May-beginning of July). According to our hypothesis, we mainly expected that soybean fields of bigger size (meaning higher proportion of soybean = secondary host at local scale) would be colonized earlier and have higher early-season aphid density. We also expected earlier crop colonization and higher early-season aphid density when the adjacent field borders had buckthorn (primary host) and a higher abundance and richness of occasional secondary hosts (transient hosts).

4.3.3 Landscape structure

Each year, the geographic coordinates of the sampling areas were recorded in the fields. Landscapes within 1.5 km radius around fields were then studied using ArcGIS (ESRI 2005), with the center of the sampling zone considered as the center of the landscape area (Fig. 4.1). Insured crop shapefiles from the Financière Agricole du Québec (2010-2012 dataset), data relative to wooded areas and orthophotographs (National Topographic Data Base, Natural Resources Canada, obtained thanks to Geomont) provided pertinent information to analyse landscape structure around the

fields. Landscape components extracted from ArcGIS included the proportion of cultivated areas in soybean and hay crops, crop richness, crop diversity, the proportion of woodland, the mean areas of all fields in the landscape, and the mean perimeter-to-area ratio of all fields that reflects the border density (Table 4.1). Buckthorn shrubs are common in southern Quebec and found in various habitats from wetland and woodland to open areas (Kurylo *et al.* 2007). In the Montérégie area where the sampling took place, it is more frequently observed in the South-West part, associated with woodland (personal observation of the authors). For this reason, woodlands were used as a proxy for potential overwintering habitats. We considered hay crops and field borders as occasional habitats since they frequently shelter Fabaceae occasional secondary hosts. We expected that higher proportion of soybean (secondary and main summer host), woodland (primary and overwintering habitat) and hay crops, and border density (occasional summer habitats) would be associated with earlier crop colonization and higher early-season aphid density.

4.3.4 Agronomic practices within soybean fields

We verified whether some agronomic practices performed in soybean fields influenced the early-season crop colonization by the soybean aphid and early-season aphid density. For each field, we recorded the sowing date, tillage type (no-till direct sowing versus conventional tillage and sowing), row spacing, and seed characteristics (non-GMO versus GMO, Corn Heat Unit) (Table 4.1). Soybean fields were sown between the beginning of May and mid-June (2010: May 10th – June 15th, 2011: May 13th – June 18th, 2012: May 7th – June 12th). In 2011, sowing was delayed because of the weather, so most fields (76%) were sown in June that year, whereas the other years (2010-2012), sowing mainly occurred in May.

Table 4.1 Local, landscape and agronomic components studied from 2010 to 2012 in relation to the initial crop colonization and soybean aphid density. Local environment included variables related to the field borders adjacent to the sampled field and to the sampled field. Landscape components were measured within a 1.5-km radius around the sampled fields.

Variable	Code	Description
Local components		
Buckthorn	Buck	Presence/Absence of buckthorn <i>Rhamnus</i> sp. (0/1)
Clover	Clo	Abundance index ¹ of clover <i>Trifolium</i> sp. (0-6)
Vetch	Vet	Abundance index ¹ of vetch <i>Vicia cracca</i> (0-6)
Alfalfa	Alf	Abundance index ¹ of alfalfa <i>Medicago sativa</i> (0-6)
Occasional host richness	Host	Number of occasional secondary hosts of the Fabaceae family ² (0-6)
Vegetation richness	Rich	Number of plant genera observed along the borders
Vegetation diversity	Div	Diversity index ³ based on a personal evaluation (0-5)
Focal field area	Area	Area of the sampled field (m ²)
Focal perimeter-to-area ratio	pa	Perimeter-to-area ratio (p/a) of the sampled field (m ⁻¹)

¹ Abundance index: 0 = Absence, 1 = Presence in one spot, 2 = Presence in several spots along the borders, 3 = Presence of few plants along the whole borders, 4 = Moderate abundance along the whole borders, 5 = High abundance (among the five most abundant plants), 6 = Dominance.

² Occasional host plant richness based on the presence of clover (*Trifolium* spp.), vetch (*Vicia cracca*), alfalfa (*Medicago sativa*), black medic (*Medicago lupulina*), sweet clover (*Melilotus* spp.) and bird's-foot trefoil (*Lotus corniculatus*).

³ Diversity index based on a personal evaluation: 1 = Very low diversity (dominance of 1 plant), 2 = Low diversity (dominance of some plants), 3 = Moderate diversity (mix of several plants along the borders), 4 = High diversity (quite diversified sites but not the most diversified), 5 = Very high diversity (lot of different plants found along the borders, the most diversified sites).

Table 4.1 (continued)

Variable	Code	Description
Landscape components		
Soybean area	SOY	Proportion of the cultivated areas in soybean (%)
Hay crops area	HAY	Proportion of the cultivated areas in hay crops (%)
Crop richness	RICH	Number of different crop categories (maximum of 12)
Crop diversity	DIV	Simpson index of crop diversity 1-H (Simpson 1949)
Woodland	WOOD	Proportion of forest and other wooded areas (%)
Field area	AREA	Mean area of all fields (m ²)
Field perimeter-to-area ratio	PA	Mean perimeter-to-area ratio (P/A) of all fields (m ⁻¹)
Agronomic practices		
Sowing date	Date	Chronological sequence, from earliest to latest date of sowing
Tillage type	Till	Conventional tillage and sowing versus no-till direct sowing
Corn Heat Unit	CHU	Seed Corn Heat Unit
Seed type	Seed	Non-GMO versus GMO seed (herbicide tolerance)
Row spacing	Row	Spacing between 2 soybean rows (6, 7, 7.5, 12, 14, 15, 18, 20 or 30 inches)

4.3.5 Variables and statistical analyses

The R software (R Development Core Team 2013) was used to analyse the effect of local environment, landscape structure and agronomic practices on the soybean aphid in early season. Each year was analysed separately as aphid density greatly varied between years (Maisonhaute *et al.* 2016). The effect of local environment, landscape structure and agronomic practices was evaluated regarding 1) the early-season crop colonization and 2) the early-season aphid density, i.e. aphid density during the beginning of the soybean growing season. To analyse the early-season crop colonization, two indexes were used: the colonization sequence (i.e., the absolute crop colonization) where fields colonized first were attributed the number 1, fields colonized during the week after received the number 2 etc. (range 1-6), and the colonization delay (i.e., the relative crop colonization), that took into account the sowing dates and that represents the number of days between the sowing date and the first observation of soybean aphids in field. Regarding aphid density, it was calculated as the mean number of aphids per plant and per field (including both fields infested with aphids or not). Because the initial crop colonization extended until the end of July (with low proportion of fields colonized at the very beginning of the season) and because we were interested in factors affecting the colonization process, we performed analyses on aphid density on 3 weeks separately: week 0 (last week of June, pre-sampling), week 1 (first week of July, first week of regular sampling) and week 2 (second week of July). In order to assess our third hypothesis, the maximum aphid density observed during the regular sampling period (population peak = late-season aphid density) was also determined for each field and year.

In order to investigate our first and second hypotheses, we performed analyses based on a two-step procedure, as used in previous studies (Maisonhaute *et al.* Submitted ; Maisonhaute *et al.* 2010), which included: 1) a variable selection (forward stepwise regression) performed within each predictor set (local, landscape

and agronomic) and 2) a variation partitioning with the significant variables. First, the forward selection was performed separately within each predictor set, after verifying for high correlations between the explanatory variables. The forward selection relied on a permutation test of residuals under reduced model (n permutations = 999, threshold $\alpha = 0.05$, "packfor" package of R software). This procedure enabled to select only the explanatory variables that significantly and independently affect the response variable, creating a model with highest R^2 (Borcard *et al.* 2011 ; Legendre and Legendre 1998). The forward selection was performed when the global test using all the variables within each predictor set was significant (either with non-transformed or transformed data) as suggested by Blanchet *et al.* (2008), but also when the global test was marginally significant ($0.05 < p < 0.1$) or when it appeared significant after removing few explanatory variables. In order to further investigate the effect of the significant variables, regression models were carried out for which adjusted R^2 , p and regression coefficients were calculated (Crawley 2007b). Homoscedasticity and normality of residuals were also verified for each regression model. Second, when significant variables were found in more than one predictor set, a variation partitioning was carried out using these significant variables ("vegan" package of R software). It enabled to determine the part of the variation explained by each predictor set (unique contribution) and the part of the variation explained by two or three predictor sets together (shared contribution) (Borcard *et al.* 1992 ; Peres-Neto *et al.* 2006).

In order to assess our third hypothesis and determine the relation between the colonization sequence and the maximum aphid density (late-season aphid density), we performed simple regressions between: 1) the colonization sequence (sequence of initial crop colonization) and late-season aphid density, and 2) the colonization delay (number of days between sowing and initial crop colonization) and late-season aphid density and 3) early-season aphid density (in week 0 = last week of June, week 1 = first week of July, and 2 = second week of July) and late-season aphid density.

4.4 RESULTS

4.4.1 Soybean aphid populations

During the 3 years of the study, all fields were colonized by the soybean aphid. The years 2010 and 2012 had respectively low and moderate infestation levels (mean population peak over the season of 49.5 ± 8.6 aphids per plant in 2010 and 135.3 ± 37.4 aphids per plant in 2012), whereas the year 2011 had higher infestation level (358.6 ± 45.4 aphid per plant). The date of the initial crop colonization differed between fields and years. Soybean aphids were first observed in the fields on the last week of June in 2010 (June 28th, 6 fields infested, Fig. 4.2) and on the second week of June in 2011 and 2012 (June 13th 2011 and June 11th 2012: 2 fields infested each year). The latest fields colonized by the soybean aphid were infested during the last week of July in 2010 (4 weeks after the first field was colonized), and during mid-July in 2011 and 2012 (5 weeks after the first field was colonized). In average, it took 49.5 ± 1.5 days in 2010 (range 34-70 days), 33.1 ± 1.9 days in 2011 (12-59 days) and 37.8 ± 1.9 days in 2012 (19-55 days) for a soybean field to be colonized by the soybean aphid starting from the sowing date (colonization delay). This duration was different between years (ANOVA test: $P < 0.001$), with fields in 2010 colonized later in the season than in 2011 and 2012 (Tukey post-hoc test 2011-2012: $P = 0.11$, 2010-2011 and 2010-2012: $P < 0.001$).

The aphid population peak occurred between stages R3 (beginning pod) and R6 (full seed), and is observed in late season (mostly in August, but also at the end of July or in early September for some fields). At the end of the regular sampling period (week 8), most of the fields (69-92%) had reached the R6 full seed stage (the other fields are in R5 beginning seed stage, only 1 field in full pod R4 stage).

4.4.2 Spatial and agronomic effects on the colonization sequence

The colonization sequence (chronological sequence of crop colonization by the soybean aphid) and colonization delay (number of days between sowing and first observation of aphids) were more influenced by either landscape components, agronomic practices or both sets of variables. In 2010, early crop colonization occurred in fields with a higher richness of occasional secondary hosts in field borders and in early-sown fields (Table 4.2 and Fig. 4.3). The variation partitioning showed that the colonization sequence was more explained by the agronomic practices alone (11.9% of variation, unique contribution), followed by both agronomic and local variables (9.6%, shared contribution), while local components alone had a smaller effect (5.7%, unique contribution). Regarding the colonization delay in 2010, it was only influenced by landscape variables, with a positive effect of the proportion of soybean (main summer host), see Table 4.2.

In 2011, early crop colonization occurred in fields within landscapes with a higher proportion of woodland (overwintering habitat), a lower border density (P/A ratio), and in both early-sown fields and fields sown with herbicide tolerant seeds, see Table 4.2 and Fig. 4.3. Colonization delay was positively associated with landscapes with a higher proportion of woodland (overwintering habitat) and hay crops (occasional habitat), a lower proportion of soybean (main summer host), and with early-sown fields and herbicide tolerant seeds (Table 4.2, data transformation: $\log_{10}(y)$). Landscape and agronomic variables had a similar contribution to explain the variations in the colonization sequence (landscape: 11.7%, agronomic: 11.1%, shared contribution: 13.9%) and colonization delay (landscape: 18.0 %, agronomic: 19.8%, shared contribution: 12.5%).

In 2012, both the colonization sequence and colonization delay were only influenced by the agronomic practices, with effect of tillage type (tilled fields colonized earlier and sooner after sowing) and sowing date (early-sown fields

colonized earlier but late-sown fields colonized sooner after sowing, Table 4.2 and Fig. 4.3).

4.4.3 Spatial and agronomic effects on early-season aphid density

In 2010, aphid density in week 0 (last week of June) was positively influenced by local components, with positive effect of the occasional secondary host richness and negative effect of the abundance of vetch in field borders (Table 4.3). Aphid density in week 1 (first week of July) was not influenced by any local, landscape or agronomic variables. Aphid density in week 2 (second week of July) was affected by variables from the three predictor sets, with positive effect of the occasional secondary host richness and negative effect of the abundance of clover at the local scale, negative effect of the proportion of soybean at the landscape scale, and positive effect of tilled fields (Table 4.3 and Fig. 4.4, data transformed: square root (y)). The greatest part of the variation was explained by the local variables (20.2%), followed by agronomic practices (9.5%) and landscape variables (6.8%), while the shared contribution between the different predictor sets have a limited effect (up to 3%).

In 2011, aphid density in week 0 was not influenced by any local, landscape or agronomic variables. Aphid density in week 1 was only affected by the agronomic practices, with higher aphid density in early-sown fields (Table 4.3, Data transformation: $\log_{10}(y+0.5)$). Aphid density in week 2 was positively associated with the abundance of alfalfa in field border and with both early-sown fields and fields sown with late maturation seeds (high CHU), see Table 4.3 and Fig. 4.4. The variation partitioning showed that aphid density in week 2 was equally affected by local components (8.1%) and agronomic practices (8.0), with an important shared contribution (19.0%).

In 2012, aphid density in week 0 was not influenced by any local, landscape or agronomic variables. Aphid density in week 1 was negatively affected by the proportion of soybean in the landscape and by early-sown fields (Table 4.3, data transformation: square root (y)). The variation partitioning showed that aphid density in week 1 was best affected by the agronomic practices (16.5%), while the landscape components had a lower effect (4.1%). However, the part of the variation explained by both the landscape and the agronomic variables was not negligible (8.8%). Aphid density in week 2 was only influenced by the agronomic practice, with higher aphid density in tilled fields (Table 4.3 and Fig. 4.4).

Table 4.2 Effect of local environment, landscape structure and agronomic practices on the initial crop colonization by the soybean aphid. Only variables appearing significant after the forward selection were displayed. Colonization sequence: order (in weeks) in which soybean fields were first invaded by the soybean aphid irrespective of the sowing date (low value representing earlier colonization). Colonization delay: number of days between the sowing date and the first observation of soybean aphids in field (low value meaning colonization sooner after sowing). R2a = adjusted R2. Number of fields in the analyses: 2010: n=30, 2011: n=30, 2012: n=26. n.s.: non-significant.

Explained variable	Predictor set	Explanatory variables	F	df	R ² _a	P	Regression model
2010							
Col _{seq}	Lo	Host richness	6.24	1, 28	0.153	0.019	-0.387 Host* +0.395***
	La	-	-	-	-	n.s.	-
Col _{del}	A	Sowing date	8.91	1, 28	0.214	0.006	0.145 Date** +1.575**
	Lo	-	-	-	-	n.s.	-
	La	Soybean	7.53	1, 28	0.184	0.010	36.583 SOY* + 39.668***
	A	-	-	-	-	n.s.	-
2011							
Col _{seq}	Lo	-	-	-	-	n.s.	-
	La	Woodland, PA	6.00	2, 27	0.257	0.007	-6.919 WOOD** + 68.421 PA. + 2.585*
Col _{del}	A	Sowing date, Seed	5.83	2, 27	0.250	0.008	0.092 Date* -1.137 Seed* + 4.872***
	Lo	-	-	-	-	n.s.	-
	La	Soybean, Hay, Woodland ¹	5.25	3, 26	0.305	0.006	0.416 SOY* -0.925 HAY* -0.542 WOOD* +1.501***
	A	Sowing date, Seed ¹	7.91	2, 27	0.323	0.002	-0.0144 Date** -0.1065Seed* + 1.7633***

Table 4.2 (continued)

Explained variable	Predictor set	Explanatory variables	F	df	R ² _a	P	Regression model
2012							
Col _{seq}	Lo	-	-	-	-	n.s.	
	La	-	-	-	-	n.s.	
	A	Tillage	5.51	1, 24	0.153	0.027	-1.238 Till* + 4.300***
Col _{det}	Lo	-	-	-	-	n.s.	
	La	-	-	-	-	n.s.	
	A	Sowing date	5.77	1, 24	0.160	0.024	-0.816 Date* +45.360***

¹Data transformation (log10)

Table 4.3 Effect of local environment, landscape structure and agronomic practices on the soybean aphid density in early season. Only variables appearing significant after the forward selection were displayed. A₀: Mean aphid density at week 0 (last week of June), A₁: Mean aphid density at week 1 (first week of July), A₂: Mean aphid density at week 2 (second week of July). R²_a = adjusted R². n.s.: non-significant.

Explained variable	Predictor set	Explanatory variables	F	df	R ²	P	Regression model
2010							
A ₀	Lo	Host richness, vetch	10.87	2, 14	0.552	0.001	0.216 Host*** - 0.105 Vet - 0.326
	La, A	-	-	-	-	n.s.	-
A ₁	Lo, La, A	-	-	-	-	n.s.	-
A ₂	Lo	Host richness, clover ¹	5.49	2, 33	0.204	0.009	0.22028 Host*** - 0.12850 Clo* + 0.08780
	La	Soybean ¹	5.51	1, 34	0.114	0.025	-1.773 SOY* + 1.011**
	A	Tillage ¹	5.49	1, 34	0.114	0.025	0.413 Till* + 0.32*
2011							
A ₀	Lo, La, A	-	-	-	-	n.s.	-
A ₁	Lo, La	-	-	-	-	n.s.	-
	A	Sowing date ²	6.63	1, 36	0.132	0.014	-0.0275 Date* + 0.1650
A ₂	Lo	Alfalfa	14.76	1, 36	0.271	<0.001	1.575 Alf*** + 2.944***
	La	-	-	-	-	n.s.	-
	A	Sowing date, Corn Heat Unit	7.84	2, 35	0.270	0.002	-0.4093 Date** - 0.0176 CHU* 54.8916**

Table 4.3 (continued)

Explained variable	Predictor set	Explanatory variables	F	df	R ²	P	Regression model
2012							
A ₀	Lo, La, A	-	-	-	-	n.s.	-
A ₁	Lo	-	-	-	-	n.s.	-
	La	Soybean ¹	4.99	1, 28	0.121	0.034	-2.110 SOY* + 1.158***
	A	Sowing date ¹	10.43	1, 28	0.246	0.003	-0.058 Date** + 1.146***
A ₂	Lo, La	-	-	-	-	n.s.	-
	A	Tillage	4.57	1, 27	0.113	0.042	1.381 Till* + 0.913

¹Data transformation: Square root (y)²Data transformation: log₁₀ (y+0.5)

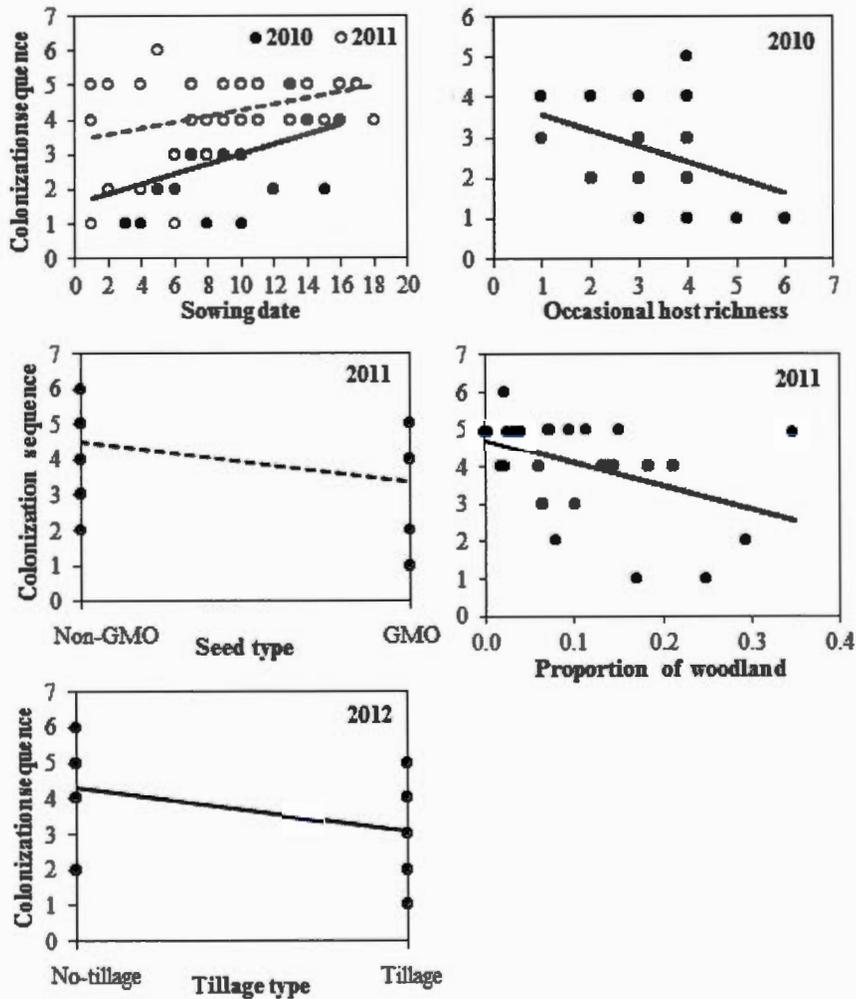


Figure 4.3 Effect of the spatial context and agronomic practices on the initial crop colonization by the soybean aphid. Colonization sequence: the order (in weeks) in which soybean fields were first invaded by the soybean aphid regardless of the sowing date (low value representing earlier colonization). Dotted regression line: marginally significant. GMO refers to herbicide tolerant plants.

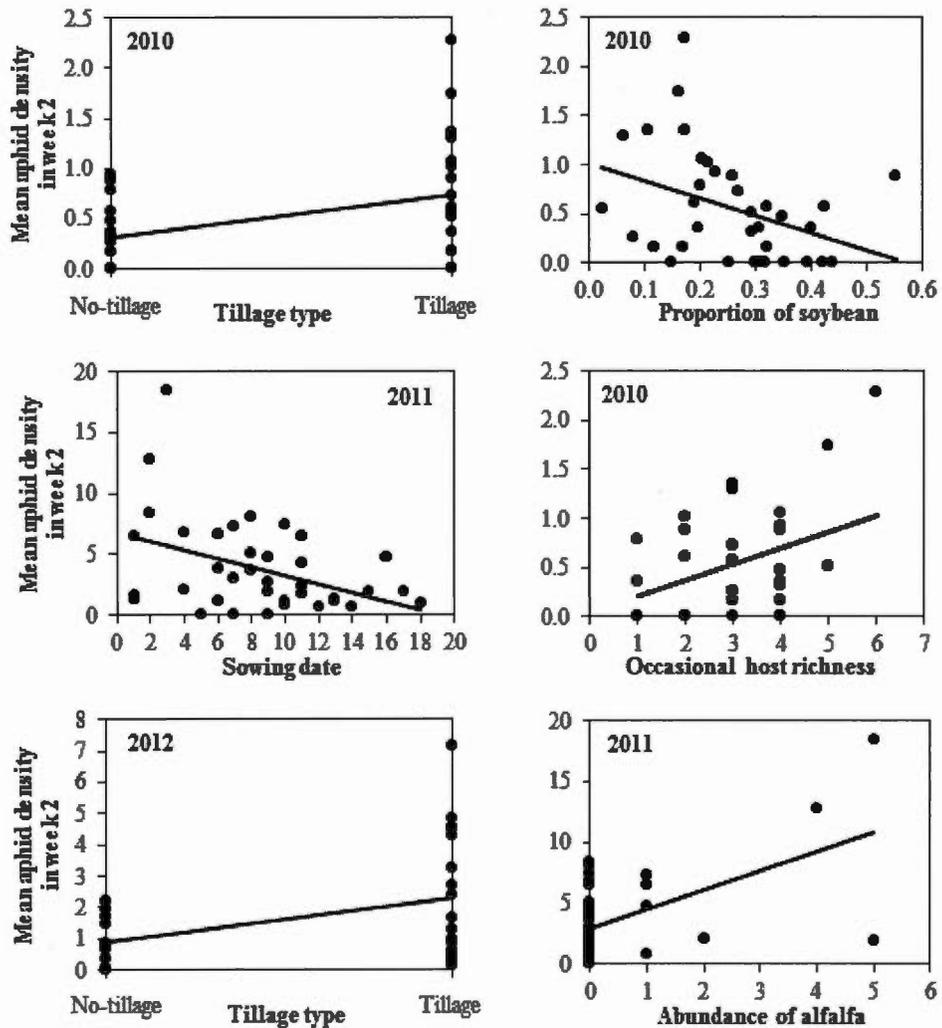


Figure 4.4 Effect of the spatial context and agronomic practices on the soybean aphid density in early season. Mean aphid density in week 2: mean aphid density observed during the second week of July. Data transformation in 2010: square root(y).

4.4.4 Relation between the early-season crop colonization and maximum aphid density observed in the summer (late-season aphid density)

During the 3 years, both the colonization sequence and colonization delay were not related to the maximum aphid density observed during the 8 week sampling (2010: $p > 0.09$; 2011: $P > 0.20$, 2012: $P > 0.06$, Fig. 4.5), meaning that the high aphid density observed later in the summer was not the result of earlier crop colonization by the soybean aphid. In addition, mean aphid densities in week 0, 1 and 2 were not correlated with the maximum aphid density either (2010: $p > 0.08$; 2011: $P > 0.19$, 2012: $P > 0.20$, Fig. 4.5).

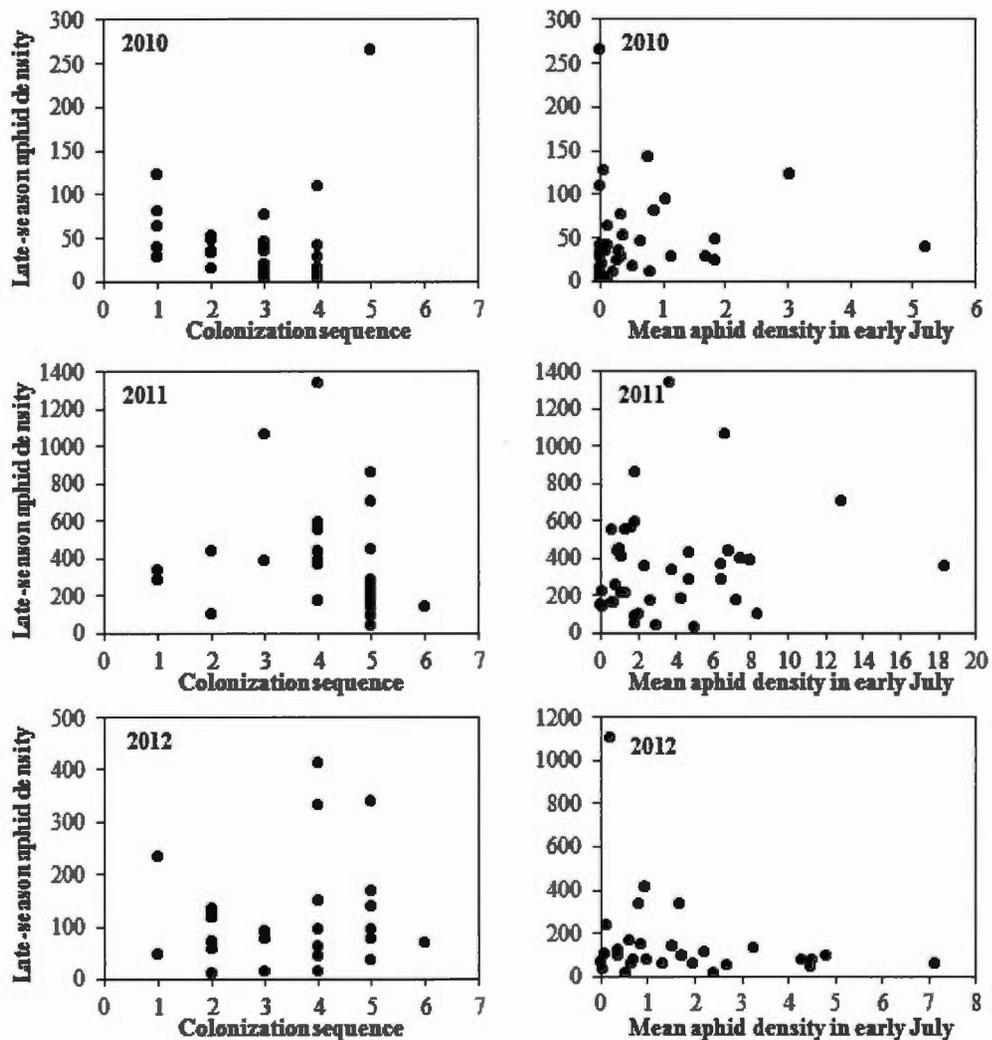


Figure 4.5 Absence of relation between the colonization sequence (graphs in the left) or mean early-season aphid density (graphs in the right) and late-season aphid density (maximum aphid density observed during the summer). Colonization sequence: order (in weeks) in which soybean fields were first invaded by the soybean aphid irrespective of the sowing date (low value representing earlier colonization). Mean aphid density in early July: mean aphid density observed in week 2 (second week of July). Late-season aphid density: maximum of the mean aphid density observed during the 8 weeks of regular sampling.

4.5 DISCUSSION

Early-season crop colonization by the soybean aphid follows a complex pattern involving both effects of the spatial context and the agronomic practices. Contrary to our first expectation, the colonization sequence was mainly influenced by both landscape and agronomic variables, while early-season aphid density was best influenced by local and agronomic variables. Our results are partially in agreement with our second hypothesis, with positive effects of overwintering habitats (proportion of woodlands in the landscape) and occasional secondary host/habitats (abundance of alfalfa and occasional secondary host richness in field borders, and proportion of hay crops) on the colonization sequence and early-season aphid density. Our results did not support our third hypothesis on late-season aphid populations, as earlier crop colonization and higher early-season aphid density were not related to higher late-season aphid density (population peak).

4.5.1 Effect of the agronomic practices (1st hypothesis)

Contrary to our first hypothesis, the agronomic practices had an important effect on the early-season crop colonization by the soybean aphid. The relative importance of agronomic practices, local environment and landscape structure varied between years, with major effect of either agronomic practices, both agronomic and local variables, or both agronomic and landscape variables, showing that these three components are closely related and that no clear tendencies are observed. First, we found an effect of the sowing date, with early-sown fields being colonized first and having higher early-season aphid density. This appears consistent since soybean plants will emerge first in fields sown first, which make them more vulnerable to early infestation. However, other studies reported inconsistent effects of the sowing date on the soybean aphid population (Hodgson *et al.* 2012). Second, we observed lower early-season aphid

density in no-tilled fields, which highlights the beneficial effect of crop residues and cover crops to reduce aphid density, as observed by other authors (Koch *et al.* 2012 ; Koch *et al.* 2015 ; Schmidt *et al.* 2007 ; Tamburini *et al.* 2016). For instance, growing soybean with alfalfa living mulch was related to a higher abundance of natural enemies in early season, resulting in a lower aphid growth rate and lower aphid density (Schmidt *et al.* 2007). Furthermore, growing soybean with a cover crop can make soybean plants more difficult to distinguish in the landscape for the soybean aphid. In fact, other aphid species showed lower landing rate in mixed crop than in monoculture (Bottenberg and Irwin 1992). Therefore, this may also be the case for the soybean aphid. Third, we found an effect of the seed characteristics. For instance, we found that early-sown fields sown with herbicide tolerant seeds were colonized earlier by the soybean aphid, but the mechanism behind this effect is not known in details. Results found in sugar beet suggest that the effect of herbicide tolerant seed may be related to earlier herbicide application, since the fields that undergo early application of glyphosate were associated with higher early-season aphid density (Dewar *et al.* 2000).

4.5.2 Spatial effect related to the primary (overwintering) host/habitat (buckthorn and woodland) (2nd hypothesis)

In addition to effect of the agronomic practices, the spatial context also had a significant impact on the soybean aphid in early season. Contrary to our expectations, we found no effect of the presence of buckthorn in field borders on the early-season crop colonization and early-season aphid density. However, we found a significant effect of the proportion of woodland, which reflects the availability of overwintering habitats at the landscape scale. Such effect of the primary host on crop colonization was reported in Ontario, the effect of buckthorn being significant at both local and 4

km-landscape scale (Bahlai *et al.* 2010). In Quebec, effect of the overwintering host/habitat was previously found, but only when taking into account aphid density in late season (unpublished results) or during the whole season (Maisonhaute *et al.* Submitted), with positive effect of the presence of buckthorn in field borders and the proportion of woodland at 1.5 km-landscape scale. Here, the non-significant effect of buckthorn found in early season can be explained by the fact that aphids colonizing fields do not always come from their overwintering hosts located in the adjacent borders. Indeed, genetics analyses revealed that the bird cherry-oat aphids *Rhopalosiphum padi* L. colonizing wheat fields in spring did not come from their winter host in the proximate surroundings (i.e., bird cherry *Prunus padus* L. and wild rose *Rosa spp.*) but were involved in longer distance migrations (Klueken *et al.* 2012). Such phenomenon could be involved for the soybean aphid in Quebec, knowing that its migration from overwintering sites to soybean fields can occur over long distances (Crossley and Hogg 2015). As we found a significant effect of woodlands at the scale of 1.5 km, soybean fields in Quebec may be colonized from overwintering sites at such intermediate landscape scales (and eventually at larger scale from overwintering sites in Ontario and USA). Overall, only further genetics analyses could confirm the source of soybean aphids.

4.5.3 Spatial effect related to the secondary host (soybean) (2nd hypothesis)

Regarding the secondary host, our results were contrary to our prediction, soybean fields surrounded by lower proportion of soybean being colonized earlier and supporting higher early-season aphid density. Like other aphid species, the soybean aphid is able to recognize crops based on different wavelengths (Kennedy *et al.* 1961 ; Tiehuan *et al.* 2012). Thus, we supposed that high proportions of soybean would be more attractive for the soybean aphid in early season, especially knowing that young soybean plants represent hosts of higher quality than mature ones (Ragsdale *et al.*

2004). When all crops have not emerged yet in early season, early-sown soybean fields may then have a higher probability of being colonized first by the soybean aphid, especially when surrounded by low proportion of other soybean fields (low resource available). Interestingly, our data showed that it was the case in 2012, early-sown fields being mainly located in landscapes with low proportion of soybean and being colonized earlier. This interaction between the proportion of soybean and the sowing date was also illustrated by the variation partitioning, with a non-negligible contribution of both factors to explain the early-season aphid density in 2012 (9%). This relationship between the sowing date and the proportion of soybean was not observed in 2010 and 2011, but this was not due to late sowing dates (mean sowing date in 2010: May 21st, 2011: June 2nd, 2012: May 22nd).

A negative effect of the main host crop area on pest abundance was found in other studies, for instance for the pollen beetles *Meligethes* spp. in oilseed rape (Zaller *et al.* 2008) or the codling moth *Cydia pomonella* L. in orchard (Ricci *et al.* 2009). In our case, the negative effect of the proportion of soybean in early season may be explained by a dilution effect of the aphid population between fields (fewer aphids when higher proportion of soybean). One additional explanation could be related to the insecticide treatments performed on the other fields in the landscape. In fact, in the USA, landscapes including high proportion of crops usually have higher exposure to insecticides (Meehan and Gratton 2015), which may also be the case in Canada. Especially, in our study, the effect of insecticide seed treatments performed in soybean fields may be involved since the density of the soybean aphid in early season was found to be negatively affected by seed treatment with imidacloprid or thiamethoxam (Seagraves and Lundgren 2012). Although the fields we sampled did not receive any insecticide seed treatment, the information about the treatments performed in all the other soybean fields in the landscape was not available.

4.5.4 Spatial effect related to the secondary occasional hosts/habitats (2nd hypothesis)

Our results show that the occasional secondary host plants at both local and landscape scale have positive effects on the soybean aphid in early season. However, results are not consistent between years and weeks, so our results are only partially in accordance with our second hypothesis regarding the positive effect of occasional secondary hosts. Soybean fields were colonized earlier by the soybean aphid or had subsequent higher early-season aphid density when field borders had a higher richness of Fabaceae occasional secondary hosts (2010 results), a higher abundance of alfalfa or when there was a higher proportion of hay crops in the 1.5 km-radius landscape (2011 results). While alfalfa is generally considered of poor quality for the soybean aphid (Alleman *et al.* 2002 ; Hill *et al.* 2004), other host plants like the crimson clover *Trifolium incarnatum* L. or the red clover *Trifolium pratense* L. represent excellent hosts for the soybean aphid, supporting high level of reproduction (Alleman *et al.* 2002). The mechanism behind the beneficial effect of occasional secondary hosts could be that these plants are used by the soybean aphid during its dispersal from the overwintering sites to soybean fields, thus ensuring its survival for a few weeks when soybean plants have not emerged yet. Interestingly, various migratory aphid species have been found in both crop and non-crop habitats but were more abundant in crop fields, implying that non-crop habitats are not the preferred hosts but act only as temporary habitats (Favret and Voegtlin 2001). In our study, hay crops may also have acted as temporary habitats for the soybean aphids, during its migration between overwintering sites and soybean fields.

4.5.5 Relation between the early-season crop colonization and late-season aphid density (3rd hypothesis)

One important point raised by our study is that, contrary to our third hypothesis, there is no relationship between the date of initial crop colonization and late-season aphid density. Even though we found that early sowing was associated with earlier crop colonization and higher early-season aphid density, our results also suggest that the sowing date has no significant impact on the soybean aphid densities observed later in the season, as found by Rutledge and O'Neil (2006). In contrast, another study found higher soybean aphid density in late sowing fields, but only during one of the three years studied in untreated fields (Myers *et al.* 2005). One explanation advanced by the authors for this effect of late sowing was the higher nutritional value and higher attractiveness of soybean plants due to their earlier growth stage. Overall, our results mean that population outbreaks of the soybean aphid do not rely on earlier crop colonization, but rather on other factors that affect aphid densities throughout the season, such as the successive waves of crop colonization. In fact, the soybean aphid is known to migrate between soybean fields during the summer, especially when high infestations occur, since high aphid density stimulate the production of winged aphids (Lu and Chen 1993). Population outbreaks of the soybean aphid are also influenced by factors affecting the aphid growth rate throughout the season, such as soybean varieties, differences in the plant nutrients (Noma *et al.* 2010), differences in soybean physiological growth between fields (Costamagna *et al.* 2007b), climatic conditions (McCornack *et al.* 2004 ; Whitney *et al.* 2016) or aphid biotypes (Cooper *et al.* 2015 ; Kim *et al.* 2008). In addition, differences in the population outbreaks can also be explained by different efficacy of natural control by predators (e.g., *Orius insidiosus* (Say, 1832), Desneux *et al.* 2006) or parasitoids (e.g., Lin and Ives 2003). Interestingly, implementing large strip cropping have showed significant reduction of aphid densities, which was not associated with later crop colonization by the soybean

aphid, but with beneficial effect of the strip cropping system on the control of the soybean aphid by the natural enemies (Labrie *et al.* 2016). One possible hypothesis to explain our results is that early-season crop colonization by a pest lead to early-convergence of natural enemies on this rare available resource, thus leading to higher natural control throughout the season. Previous studies have highlighted this importance of early-season crop colonization by the natural enemies, as it decreases aphid density during the season (Landis and Van der Werf 1997 ; Raymond *et al.* 2015 ; Schellhorn *et al.* 2014). In Indiana (USA) for instance, the generalist predator *O. insidiosus* was found to be an important and abundant predator in early season that can colonize soybean fields even before the arrival of the soybean aphid (Yoo et O'Neil 2009). Interestingly, this early crop colonization by *O. insidiosus* was associated with lower aphid density in the season (Yoo et O'Neil 2009). Crop colonization by the natural enemies depends on many factors such as the abiotic conditions, prey density, plant volatiles, characteristics of the species or spatial factors (Schellhorn *et al.* 2014). Finally since strong evidence of intraguild predation have been found in soybean fields (Gagnon *et al.* 2011), the differences in intraguild predation between fields could also affect the natural control, thus aphid densities observed during the summer.

4.6 CONCLUSION

Our study showed that the early-season crop colonization by the soybean aphid and early-season aphid densities were influenced by the spatial context and agronomic practices. The soybean aphid benefits from its occasional secondary hosts and overwintering habitat in early season, as expected, but the sowing date and tillage type were also important agronomic factors that influence the timing of crop colonization. More importantly, we found no relationship between the crop colonization sequence or higher early-season aphid density and the late-season aphid

densities (population peak), meaning that factors affecting the soybean aphid in early season are not of prime importance for the management of the soybean aphid in Quebec. Consequently, habitat management for biological control purposes should focus on factors affecting the soybean aphid populations, natural enemies, and biological control over the whole season, instead of focusing on factors affecting the early-season crop colonization.

4.7 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Claude Parent (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, MAPAQ) for the entomological archive dataset and the Financière Agricole du Québec for insured crops shapefiles, Géomont and Government of Québec for orthophotographs and natural vegetation shapefiles. We also thank André Rondeau and Yves Perreault (MAPAQ) for help in field sampling logistic, the agro-environmental advisory clubs (PleineTerre, Agri-Conseils Maska and ConseilSol) and the summer students for help in field sampling and the farmers involved in the project. Our acknowledgements also go to the members of the biocontrol laboratory of the Université du Québec à Montréal, Pierre Drapeau (UQAM) and Pierre Legendre (Université de Montréal) for statistical advice, and Dr. Felix Bianchi and the other reviewer for pertinent comments on the first version of the manuscript. The funding was provided by the MAPAQ (Programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire, PSIA), the Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), and the Université du Québec à Montréal (Bourses d'excellence de l'UQAM pour les cycles supérieurs FARE Hydro-Québec en sciences).

Les troisième et quatrième chapitres de cette thèse ont montré un effet significatif du contexte spatial sur le puceron du soya, que ce soit en considérant les densités en pucerons sur l'ensemble de la saison ou en début de saison. Toutefois, puisque les dépistages se sont déroulés dans des conditions naturelles au champ, les densités en pucerons ont pu aussi être influencées par d'autres facteurs que le contexte spatial, notamment par les ennemis naturels. Sachant que plusieurs études ont révélé un effet significatif des ennemis naturels dans la réduction des densités en pucerons, il était indispensable d'intégrer les ennemis naturels à notre étude. Mais ces derniers ont-ils un réel effet sur le contrôle du puceron du soya au Québec ? Cet effet est-il plus fort que celui du contexte spatial pour expliquer les différentes densités en pucerons ? Le dernier chapitre de cette thèse se concentre donc sur l'étude de l'effet relatif des ennemis naturels et du contexte spatial sur le contrôle naturel du puceron du soya, et sur l'effet du contexte spatial sur les ennemis naturels. Ce dernier chapitre apporte donc une dimension plus appliquée à l'étude des effets du contexte spatial sur le puceron du soya.

CHAPITRE V

DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF THE SPATIAL CONTEXT ON THE NATURAL CONTROL OF AN INVASIVE CROP PEST

Julie-Éléonore Maisonhaute, Geneviève Labrie, Eric Lucas

Article qui paraîtra dans la revue *Biological control*

5.1 ABSTRACT

The natural control of pests can be influenced by both direct effects (spatial context, natural enemies) and indirect effects (spatial effects on natural enemies). The two objectives of this study were to: 1) Evaluate the relative influence of natural enemies and spatial context at local and landscape scale on the natural control of the soybean aphid (direct effects) and 2) Determine the effect of the spatial context on the guild of natural enemies best associated with the natural control of the soybean aphid (indirect effects). Analyses were based on a forward selection performed within each predictor set, followed by a variation partitioning using the significant variables. Regarding the first objective (direct effects), our results showed that, in 2011 (high infestation), the soybean aphid natural control (cumulative aphid-day) was most explained by a shared effect of natural enemies (entomopathogenic fungi, predators and functional diversity) and spatial context (e.g., presence of buckthorn, proportion of soybean, crop richness), which accounted for 50% of the variation. That year, the functional diversity was the only natural enemy's variable negatively associated with the cumulative aphid-day. In 2012, (moderate infestation), the soybean aphid natural control was most explained by the natural enemies (species richness, 23.5 % of variation), followed by a shared effect of natural enemies and landscape context (15.5 % of variation). Regarding the second objective (indirect effects), we found that the natural enemies were positively influenced by the proportion of woodland and negatively influenced by the proportion of soybean in the 1.5 km radius landscape. Our results suggest that the integrated pest management of the soybean aphid should mainly rely on management of habitats that conserve the natural enemies, especially those promoting functional diversity in the agroecosystem. For instance, management of the soybean aphid could be achieved by reducing the proportion of soybean (<35%), increasing crop richness (5-6 different crops in 1.5 km radius landscape) and the proportion of woodlands (in absence of buckthorn).

KEY WORDS: *Aphis glycines* Matsumura, entomopathogenic fungi, functional diversity, host plants, natural control, predators, spatial context

5.2 INTRODUCTION

The natural control of pests represents a major ecosystem service that can prevent yield losses (Cardinale *et al.* 2003 ; Östman *et al.* 2003) and insecticides applications (Zhang and Swinton 2009). Integrated pest management (IPM) includes various aspects, such as field monitoring, determination of economic injury levels, the selection and use of the best method of pest control (Kogan 1998), and also the use and conservation of natural enemies in the agroecosystems (Ragsdale *et al.* 2011 ; Rutledge *et al.* 2004 ; Tschamtkke *et al.* 2007). Regarding the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae), natural control can be provided by predators, parasitoids and/or pathogens (Brosius *et al.* 2007 ; Costamagna *et al.* 2007a ; Fox *et al.* 2004). Predators include lacewings (Chrysopidae) (Pappas *et al.* 2011), ladybeetles (Coccinellidae) (Obrycki *et al.* 2009 ; Woltz and Landis 2013), predatory bugs (Anthocoridae) (Rutledge and O'Neil 2005), hoverfly and chamaemyiid larvae (Syrphidae and Chamaemyiidae) (Kaiser *et al.* 2007). In North America, parasitoids of the soybean aphid include various species belonging to the Braconidae or Aphelinidae (Garipey *et al.* 2015 ; Kaiser *et al.* 2007 ; Noma and Brewer 2008 ; Wyckhuys *et al.* 2008), and six different species of entomopathogenic fungi of Entomophthorales order have been reported to infest the soybean aphid (Nielsen and Hajek 2005 ; Noma and Brewer 2007). Although a large guild of natural enemies participates to the control of aphids, their respective contributions are not equivalent. In Europe, most of the control of cereal aphids was performed by flying predators, especially parasitoids (Schmidt *et al.* 2003), whereas, in North American soybean fields, ladybeetles had usually the major impact on aphid populations, while small predators like the minute pirate bugs *Orius sp.* and the parasitoids had a limited

impact (Costamagna and Landis 2007 ; Costamagna *et al.* 2008). In fact, ladybeetles were found to have high voracity, for instance, with daily predation of around 100-120 soybean aphids for the seven-spotted ladybeetle *Coccinella septempunctata* and the Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* (larva or female) (Xue *et al.* 2009). However, Desneux *et al.* (2006) found that the minute pirate bug was the only predators showing a significant negative relationship with the population growth rate of the soybean aphid.

Besides the effect of natural enemies, the spatial context is also a major factor influencing populations of pests and natural enemies, and consequently biological control (Tscharntke *et al.* 2007). At local scale, natural enemies were found influenced by high plant diversity (Dassou and Tixier 2016) and the presence of flowers (Haenke *et al.* 2009 ; Hogg *et al.* 2011 ; Jonsson *et al.* 2009 ; Lee and Heimpel 2008 ; Van Rijn *et al.* 2013 ; Woltz *et al.* 2012). At landscape-scale, non-crop habitats (complex agricultural landscapes) showed a strong positive effect on the natural enemies (Chaplin-Kramer *et al.* 2011), with beneficial effects reported in 74 % of the studies (Bianchi *et al.* 2006). High proportion of non-crop habitats provides a positive effect on the natural enemies (Alignier *et al.* 2014 ; Chaplin-Kramer *et al.* 2011 ; Koh and Holland 2014 ; Woltz *et al.* 2012) and higher control of pests (Chaplin-Kramer and Kremen 2012 ; Martin *et al.* 2015 ; Plečaš *et al.* 2014 ; Thies *et al.* 2003 ; Thies and Tscharntke 1999). In addition to landscape complexity, landscape diversity also showed beneficial effects on the natural control of crop pests, especially the soybean aphid (Gardiner *et al.* 2009a).

The effect of both natural enemies and spatial context have been rarely evaluated and compared in a same study. For instance, in alfalfa fields in Chile, the relative effect of natural enemies and spatial context was found to differ between the locations and the abundance of predators, with aphid control being predominately influenced by native Coccinellidae and Syrphidae in locations with high abundance of

predators, and by the spatial context in locations with lower abundance of predators (Grez *et al.* 2014). In contrast in cereal fields in Sweden, both the natural enemies and spatial context had lower effect on cereal yield than the farming system (Bengtsson 2015). Identifying the factors best associated with the natural control of crop pests appeared then essential for IPM purposes. Since both the pest and natural enemy populations can be influenced by the spatial context, habitat management can have direct impacts on the pest population (e.g., limitation of population growth or dispersal in the landscape) or can impact the pest population through the conservation of natural enemies providing the best control.

Our research focused on the soybean aphid, an invasive pest native from Asia, which was first observed in Quebec (Canada) in 2001 (Brodeur *et al.* 2003 ; Roy 2003). High infestations were observed every other years (during odd years) until 2011 in Quebec, but the population dynamics of the soybean aphid is now hardly predictable with the end of the two-year oscillation cycle (Maisonhaute *et al.* 2016). High densities of soybean aphids were found to limit the plant photosynthesis, decrease the number of pods per plant and consequently cause yield losses (Beckendorf *et al.* 2008 ; Diaz-montano *et al.* 2007 ; Ragsdale *et al.* 2011 ; Rhainds *et al.* 2007). Yield losses of around 7 % were calculated for each 10,000 cumulative aphid-days observed on a plant during the season (Ragsdale *et al.* 2007). One study also found that yield losses can reach 75% when aphid infestations started at the vegetative growth stage of soybean (5 trifoliolate leaves) (Catangui *et al.* 2009), but this study was performed in encaged plants, so in total absence of natural enemies. Previous studies performed in Quebec showed that the ladybeetles were the main predators in soybean fields (Mignault *et al.* 2006 ; Rhainds *et al.* 2007), so they may have a great impact on the natural control of the soybean aphid. On the other hand, the Asian parasitoid *Aphelinus certus* Yasnosh, 1963 (Hymenoptera: Aphelinidae), officially identified in Quebec in 2010, but probably present since 2007 (Labrie, personal communication) also showed promising perspectives of control, with

parasitism rate reaching 51% observed on sentinel plants infested with soybean aphids (Gariépy 2011).

The first objective of the study was to evaluate the relative influence of natural enemies and spatial context and their combined effects on the natural control of the soybean aphid in open field conditions (direct effects on the natural control). We predicted that both the natural enemies and spatial context would have important contributions to the natural control of the soybean aphid. Then, in order to disentangle these effects, the second objective was to evaluate the effect of the spatial context on natural enemies (indirect effects on the natural control). More specifically, we aimed to identify the spatial components that significantly affect the natural enemy components best associated with the natural control of the soybean aphid.

5.3 MATERIAL AND METHODS

5.3.1 Study area

Soybean fields were sampled in the Montérégie area, an important agricultural region located in the south of the Quebec province (Canada) consisting of contrasted landscapes. When focusing on the 1.5 km-radius landscape around sampled fields, corn was the dominant crop (around 50% of the cultivated areas, range 15-79% in 2011 and 25-81% in 2012), followed by soybean (26-27%, range 8-52 % in 2011 and 5-45% in 2012) and hay crops (8%, range 0-32 % in 2011 and 0-29% in 2012). Woodlands occupied 10-13% of the landscape (range 0.1-35% in 2011, 0-50% in 2012). Mean field area was 6-7 ha (2011: 2-11 ha, 2012: 3-11 ha).

5.3.2 Experiment 1 : natural control experiment (aphid sampling)

In Quebec, the sampling of the soybean aphid is based on the protocol of the provincial phytosanitary surveillance network that included the weekly observation of 30 soybean plants per field (6 stations, 5 plants each, area of around 360 x 50 m in the field), during 8 weeks (Martel and Marcoux 2005). In the same time than this the standard sampling, a field experiment was conducted at the end of July in 2011 and 2012 for 5 consecutive weeks (28 days), in order to evaluate the natural control of the soybean aphid in open field conditions. None of the fields were treated with insecticides (seed coating or foliar application). The experiment measured the density of the soybean aphid (and natural enemies) on the same soybean plants by visual observations (2011: total of 20 plants followed; 2012: 41 plants), with standardization of aphid density at the beginning of the experiment. Precisely, when the soybean aphid populations were established in all fields, 2 or 3 soybean plants sheltering approximately the same density of aphids were randomly chosen in each field, in the same areas than the regular sampling (2011: 2 plants per field, 10 fields; 2012: 3 plants per field except for one field where 2 plants were followed, 14 fields). These plants were identified with a flag and followed weekly until the population peak occurred (end of August). As we worked in field conditions, it was impossible to select soybean plants with exactly the same number of aphids, but soybean plants had similar initial aphid density: 34.2 ± 1.0 aphids per plant in 2011 (range 25-46 aphids) and 26.9 ± 1.1 aphids per plant in 2012 (range 12-44 aphids). The set of the initial aphid density and the monitoring of the same plants throughout the season allowed us to observe changes in aphid density while in presence of natural control under field conditions.

In Quebec, insecticide treatment can be considered if three conditions are fulfilled: 1) the economic threshold of 250 aphids per plant is reached, 2) aphid density increases of 35% three days later, and 3) soybean plants are in growth stage

between R1 (beginning bloom) and R4 (full pod) (Breault *et al.* 2014). This economic threshold alert of 250 aphids per plant is based on an American study (273 aphids per plant) and is associated with the threshold of 10,000 cumulative aphid-days beyond which significant yield losses are observed (Ragsdale *et al.* 2007). Therefore, we decided to use the cumulative aphid-days (CAD) as index of the natural control of the soybean aphid, high CAD meaning a higher aphid population growth and a lower natural control, while low CAD means lower population growth and higher natural control. For each sampled plant, we calculated the CAD within the duration of the experiment (28 days), using the formula described by Koch *et al.* (2015): $CAD = \sum_{i=1}^n [(A_i + A_j)/2 \times dt]$, where A_i = aphid density at sampling day i, A_j = aphid density at sampling day j and dt = number of days between i and j. Both years, CAD was positively correlated with aphid growth rate (2011: $CAD = 4,296 r + 3,913$, adjusted $R^2 = 0.237$, $p = 0.017$; 2012: $CAD = 400.3 r + 950.5$, adjusted $R^2 = 0.573$, $p < 0.0001$).

5.3.3 Experiment 2 : natural enemy sampling

Experiment 2 was conducted in conjunction with Experiment 1 (same day and same period of the day). The natural enemy sampling was performed in 29 fields in 2011 and 27 fields in 2012, including the 10-14 fields (and plants) sampled in Experiment 1. The natural enemy sampling was done by random observations of 30 soybean plants per field according to the protocol of the provincial phytosanitary surveillance network (Martel et Marcoux 2005). As previously mentioned, this protocol included a weekly sampling, during 8 weeks, from the first week of July until the end of August. However, whenever possible, fields included in our study were sampled earlier (e.g., 27/06/2011: 23 fields sampled, 25/06: 24 fields sampled) or later in the season (29/08/2011: 17 fields sampled, 5/09/2011: 6 fields sampled, 27/08/2012: 20 fields sampled, 3/09/2012: 9 fields sampled, Fig. 5.1) in order to have an overview of the

population dynamics of the soybean aphid and the natural enemies through the entire season. The natural enemy sampling was used for the evaluation of density and diversity of natural enemies at field level in order to 1) identify which natural enemy variables were best associated with the natural control of the soybean aphid, i.e., CAD (analysis performed on the same 10-14 fields as sampled in Experiment 1) and 2) analyse the effect of spatial context on the natural enemy variables best associated with the natural control of the soybean aphid (analysis performed on 27-29 fields, including the same 10-14 fields as sampled in Experiment 1). Since the number of natural enemies observed on one plant was usually low and that the natural enemies can disperse within a soybean field, we decided to perform the analyses using the natural enemy variables calculated at field level instead of plant level. Note that the mean density and diversity of the natural enemies at plant and field level were closely related (Table 5.1).

We evaluated seven natural enemy variables at field level (mean of the 30 soybean plants) within the same duration than Experiment 1 (5 weeks starting from the last week of July, Fig. 5.1 and Table 5.1): mean density of predators, adult parasitoids, parasitized aphids (field observations of mummies) and entomopathogenic fungi (observations of aphids infested with fungus as proved by the presence of mycelium, direct observation in fields), species richness (maximum of 17 categories including seven coccinellid species, Chrysopidae, Hemerobiidae, Nabidae, Antochoridae, Syrphidae, Cecidomyiidae, Braconidae, Aphelinidae, Entomopathogenic fungi and spiders), taxonomic diversity calculated using the Simpson index (Simpson 1949) and functional diversity based on a richness index of the different functional groups of natural enemies. Functional diversity was evaluated regarding the presence of the following functional groups (maximum of seven functional groups):

- active-searching aphidophagous predators with chewing mouthparts and campodeiform larvae (Coccinellidae and Neuroptera, adults and larvae), voracious and usually occurring at high prey densities,
- aphidophagous dipteran predators with vermiform larvae (Syrphidae larvae),
- generalist and piercing-sucking hemipteran predators with larvae morphologically similar to adults (predatory bugs Nabidae and Anthocoridae, adults and larvae),
- furtive predators (Cecidomyiidae and Chamaemyid larvae) living within prey colonies without significantly generating aphid defensive response or dispersion
- opportunistic generalist arachnid predators (spiders),
- koinobiont parasitoids (adult or mummies) and
- entomopathogens (entomopathogenic fungi).

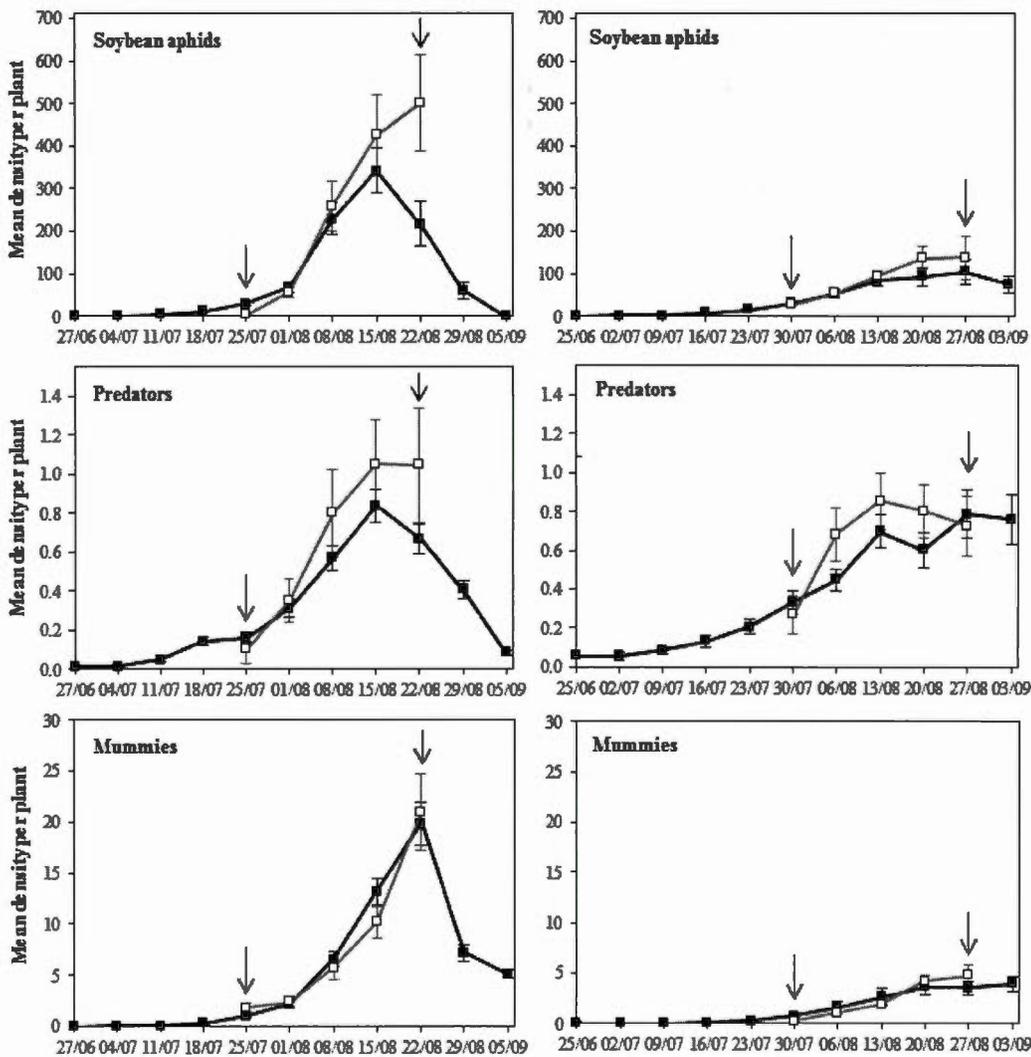


Figure 5.1 Population dynamics of the soybean aphid, predators, parasitized aphids (mummies) and entomopathogenic fungi in 2011 (left) and 2012 (right). Black: data including all fields of Experiment 2, i.e., 29 fields in 2011 (except on 27/06: 23 fields sampled, 29/08: 17 fields sampled, 5/09: 6 fields sampled) and 27 fields in 2012 (except on 25/06: 24 fields sampled, 27/08: 20 fields sampled, 3/09: 9 fields sampled). White and grey: data including same fields as Experiment 1 (natural control experiment), i.e., 10 fields in 2011 and 14 fields in 2012. Arrows indicate the beginning and end of Experiment 1.

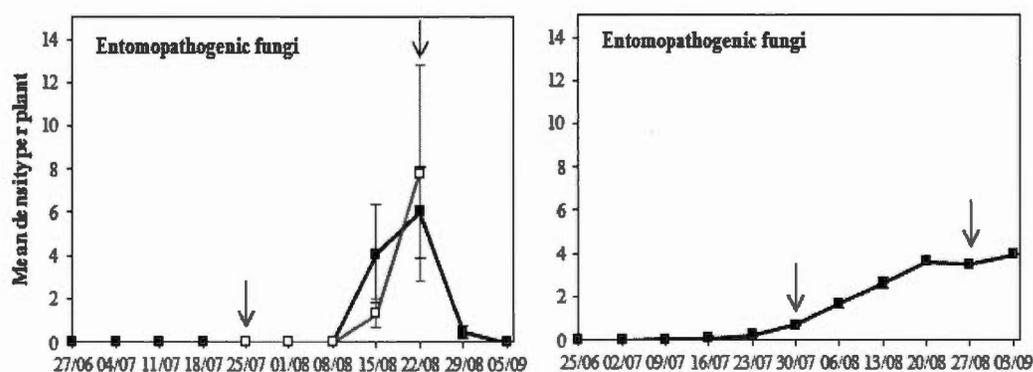


Figure 5.1 (continued) Population dynamics of the soybean aphid, predators, parasitized aphids (mummies) and entomopathogenic fungi in 2011 (left) and 2012 (right). Black: data including all fields of Experiment 2, i.e., 29 fields in 2011 (except on 27/06: 23 fields sampled, 29/08: 17 fields sampled, 5/09: 6 fields sampled) and 27 fields in 2012 (except on 25/06: 24 fields sampled, 27/08: 20 fields sampled, 3/09: 9 fields sampled). White and grey: data including same fields as Experiment 1 (natural control experiment), i.e., 10 fields in 2011 and 14 fields in 2012. Arrows indicate the beginning and end of Experiment 1.

Table 5.1 Mean density and diversity of natural enemies in 2011 and 2012. Experiment 1 (natural control experiment) included 10 fields in 2011 and 14 fields in 2012. Experiment 2 (natural enemy sampling) included 29 fields in 2011 and 27 fields in 2012. All values were based on the random sampling of 30 soybean plants per field (mean value per plant \pm standard error) and were calculated within the duration of Experiment 1 (5 weeks, end of July-end of August).

Variables	2011		2012	
	Exp.1 fields	Exp. 2 fields	Exp.1 fields	Exp. 2 fields
Predator density	0.57 \pm 0.05	0.51 \pm 0.04	0.64 \pm 0.05	0.56 \pm 0.06
Mummy density	7.66 \pm 0.73	8.55 \pm 0.74	2.33 \pm 0.26	2.48 \pm 0.56
Parasitoid density	0.064 \pm 0.009	0.045 \pm 0.008	0.045 \pm 0.005	0.026 \pm 0.006
Fungi density ¹	2.40 \pm 0.74	2.02 \pm 0.71	0	0.17 \pm 0.10
Species richness	12.60 \pm 0.18	11.35 \pm 0.49	11.10 \pm 0.25	11.11 \pm 0.41
Functional diversity	6.70 \pm 0.11	6.00 \pm 0.26	5.88 \pm 0.10	5.93 \pm 0.13
Taxonomic diversity	0.833 \pm 0.006	0.770 \pm 0.019	0.720 \pm 0.009	0.733 \pm 0.011

¹Variable not included in the analyses in 2012

5.3.4 Spatial context

At local scale, the variables included characteristics of the sampled fields and their adjacent borders (nine variables). First, the perimeter, area and perimeter-to-area ratio of each fields were extracted from the ArcGIS software 9.3 (ESRI 2005). Then, a characterisation of field borders was performed during the summer 2011 and 2012 (end of July-beginning of August) along two consecutive field borders adjacent to the sampling area of the field (sampling through a distance of respectively around 380 m and 70 m). Local descriptors related to field borders included the presence/absence of buckthorn (primary and overwintering host), secondary occasional host plant richness (soybean aphid occasional host plants of Fabaceae family), plant richness, plant diversity, presence/absence of tree (potential overwintering sites for natural enemies) and abundance of flowers (alternative resources for natural enemies, Table 5.2). Buckthorn represents the soybean aphid overwintering host, but has no specific relationship with the natural enemies. Therefore, the presence of buckthorn was not included in the analysis regarding the natural enemies (second objective).

According to previous results (Gardiner *et al.* 2009a ; Maisonhaute *et al.* Submitted), analysis of the landscape structure was performed at scale 1.5 km around the fields. Landscape dataset included shapefiles of insured crops (Financière Agricole du Québec, Gouvernement du Québec), non-cultivated areas (National Topographic Data Base, Natural Resources Canada) and orthophotographs (Gouvernement du Québec). The landscape predictors were extracted using ArcGIS 9.3 (ESRI 2005) and included nine variables (Table 5.2): proportion of cultivated areas, proportion of cultivated areas occupied by soybean (soybean aphid secondary host and main summer host), and hay crops (soybean aphid occasional summer habitat), crop richness, crop diversity, proportion of woodlands (potential overwintering habitat for the soybean aphid), distance to the nearest wooded area,

mean field area and perimeter-to-area ratio of all the fields in the landscape (border density).

Table 5.2 Spatial variables studied included in the analysis of the natural control of the soybean aphid and the natural enemies.

Scale	Variable	Code
Local	Area of the sampled soybean field (m ²)	Area
	Perimeter of the sampled soybean field (m ²)	Perim
	Perimeter-to-area ratio of the sampled soybean field (m ⁻¹)	p/a
	Presence/absence of buckthorn (0/1) ¹	Buck
	Occasional host plant richness (0-6) ²	Host
	Plant richness (number of different plant genera excluding grass)	Rich
	Plant diversity (0-5) ³	Div
	Presence/absence of tree (0/1)	Tree
	Abundance of flowers (0-6) ⁴	Flow
	Proportion of cultivated areas (%)	CULT
Landscape	Proportion of the cultivated areas in soybean (%)	SOY
	Proportion of the cultivated areas in hay crops (%)	HAY
	Crop richness (number of different crop types, maximum of 13)	RICH
	Crop diversity (Simpson index) (Simpson 1949)	DIV
	Proportion of woodland (%)	WOOD
	Nearest distance to a wooded area	DIST
	Mean field area of all fields in the landscape (m ²)	AREA
	Mean perimeter-to-area ratio of all fields in the landscape (m ⁻¹)	P/A

¹Not included in the analysis of natural enemies.

²Occasional host plant richness based on the presence of clover (*Trifolium* spp. L.), vetch (*Vicia cracca* L.), alfalfa (*Medicago sativa* L.), black medic (*Medicago lupulina* L.), sweet clover (*Melilotus* spp. Mill., 1754) and bird's-foot trefoil (*Lotus corniculatus* L.).

³Diversity index based on a personal evaluation: 1 = Very low diversity (dominance of 1 plant), 2 = Low diversity (dominance of several plants), 3 = Moderate diversity (mix of several plants along the borders), 4 = High diversity (quite diversified sites but not the most diversified), 5 = Very high diversity (lot of different plants found along the borders, the most diversified sites).

⁴Abundance index: 0 = Absence, 1 = Presence in one spot, 2 = Presence in several spots along the borders, 3 = Presence of few plants along the whole borders, 4 = Moderate abundance along the whole borders, 5 = High abundance (among the five most abundant plants), 6 = Dominance.

5.3.5 Statistical analyses

All analyses were performed using the software R (R Development Core Team 2013). Since aphid density greatly differs between years, each year was analysed separately. Before running the main analyses, we verified the correlations between the explanatory variables within each predictor set. In 2012, high correlations between the proportion of cultivated areas and woodlands were found ($r = -0.92$), therefore the proportion of cultivated areas was removed from the landscape matrix, and we kept the proportion of woodlands (potential overwintering habitat for the soybean aphid and natural enemies) in the analyses.

In the first part of the study, we aimed to evaluate the relative influence of natural enemies and spatial context on the natural control of the soybean aphid (CAD). As performed in previous studies, the statistical analyses included 1) a variable selection and 2) a variation partitioning (Maisonhaute *et al.* Submitted ; Maisonhaute *et al.* 2010). We performed first a forward selection (forward stepwise regression) within each predictor set (natural enemies, local, landscape matrix), with CAD observed in sampled plants as response variable (2011: $n = 20$, 2012: $n = 41$) and natural enemy matrix (seven variables), local matrix (nine variables) or landscape matrix (nine variables) as explanatory variables. This procedure enabled us to select the significant variables within each predictor set (permutation test of residuals under reduced model, n permutations=999, threshold $\alpha=0.05$, “packfor” package of R software) (Blanchet *et al.* 2008). The forward selection represents a robust method of variable selection, used to select a model including significant predictors and where the redundancy between the variables and collinearity is reduced (Whitley *et al.* 2000). Simple and multiple regression models were then performed using the selected variables within each predictors set, with calculation of adjusted R^2 (R^2_a) and p-value (Crawley 2007b). Data were transformed when necessary to assess the assumptions of regressions (normality of residues and homoscedasticity). The different regression

models found within each predictor set were compared using ANOVA tests (Crawley 2007a) and best model was attributed to model with highest R^2_a . Finally a variation partitioning was carried out (“vegan” package of R software) using the selected predictor variables (Borcard *et al.* 1992 ; Legendre 2008 ; Peres-Neto *et al.* 2006). Such procedure was performed in other studies (e.g., Bengtsson 2015 ; Maisonhaute *et al.* 2010) to evaluate the part of the variation explained by the different sets of variables (unique contribution of each predictor set and all shared contributions), using partial regressions. In our case, the variation partitioning enabled to evaluate the part of the variation explained by the natural enemies, local environment and landscape structure alone (unique contribution) and all the combined effects of the predictor sets (shared contribution).

In the second part of the study, we evaluated the effect of the spatial context on the natural enemies, using the natural enemy variables significantly associated with CAD (variables selected in the first part of the study). To this end, a forward selection and variation partitioning procedure was performed as described previously, with natural enemy variables as response variable (2011: $n = 29$ fields, 2012: $n = 27$ fields) and spatial variables at the local scale (eight variables) and at the landscape scale (nine variables) as explanatory variables.

5.4 RESULTS

5.4.1 Soybean aphid and natural enemies

The aphid population peak occurred in mid-August in 2011 and at the end of August in 2012 (Fig. 5.1). The cumulative aphid-day varied between fields from 1,197 to 26,292 aphid-days in 2011 (mean $7,910 \pm 1,460$) and from 350 to 14,165 aphid-days in 2012 (mean $2,583 \pm 425$). In 2011 (high infestation), the economic threshold of

250 aphids per plant was reached in 80% of the plants and fields in our study (16/20 plants, 8/10 fields). However, only 3 sampled plants exceeded the critical level of 10,000 CAD (2 fields when considering mean CAD per field, Fig. 5.2). In 2012 (moderate infestation), the economic threshold was reached in only 17% of the plants (7/41) and 29% of the fields (4/14). Only one plant (and one field) exceeded the economic threshold of 10,000 CAD (Fig. 5.2).

In 2011, the most abundant natural enemies were the Coccinellidae (56.4%, calculation on 29 fields), followed by Cecidomyiidae (12.2%), predatory bugs Nabidae and Anthocoridae (9.9%), adult parasitoids (8.1%), Syrphidae (7.5%), Neuroptera (4.0%) and spiders (1.8%). In 2012, the most abundant natural enemies were the predatory bugs Nabidae and Anthocoridae (40.1%, calculation on 27 fields), followed by Coccinellidae (25.4%), Cecidomyiidae (13.4%), Syrphidae (9.5%), adult parasitoids (4.4%), Neuroptera (3.8%) and spiders (3.3%). Mummies (parasitized aphids) were observed both years and included black (Aphelinidae parasitoids) and beige mummies (Braconidae parasitoids). Mean parasitism rate was rather low during the five weeks of experiment (2011: 5.8 ± 0.6 %; 2012: 4.2 ± 0.4 %). However, some fields showed parasitism rate much higher by the end of August (40-60% in 2011, 47% in 2012). Mummies almost exclusively belonged to the Aphelinidae (99.4% black mummies in 2011, 99.6% in 2012). Entomopathogenic fungi were observed in fields both years but in very low density in 2012. The population peak of predators in 2011 matched with the population peak of the soybean aphid (15/08, Fig. 5.1), while the population peak of parasitized aphids was a bit delayed (22/08). In 2012, the population peak of both predators and parasitized aphids matched with the population peak of the soybean aphid (end of August). The abundance of predators, taxonomic richness, taxonomic diversity and functional diversity were similar both years (Table 1), while the abundance of mummies, parasitoids and entomopathogenic fungi were higher in 2011 (high infestation) than in 2012 (moderate infestation). Active-searching aphidophagous predators (Coccinellidae and Neuroptera) and parasitoids

(adults or mummies) were found in all fields so they did not impact the functional diversity. In contrast, higher functional diversity was provided by the other functional groups.

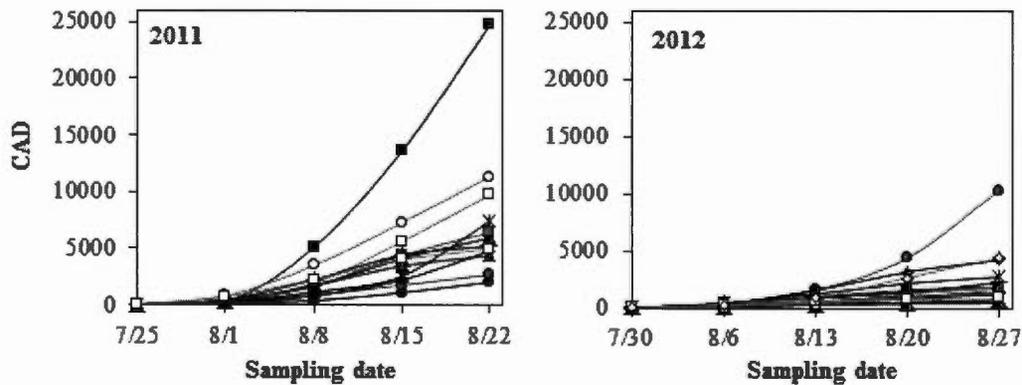


Figure 5.2 Cumulative aphid-days (CAD) of the soybean aphid observed in 2011 and 2012. The cumulative aphid-days was calculated at the field level (2011: n = 10 fields, 20 soybean plants; 2012: n = 14 fields, 41 soybean plants).

5.4.2 Objective 1: Relative effect of natural enemies and spatial context (direct effects)

In 2011 (high infestation), CAD was positively associated with the densities of entomopathogenic fungi and predators, while it was negatively associated with the functional diversity. Entomopathogenic fungi had the highest influence on CAD (63.2%, Table 5.3), compared to predators and functional diversity. However, the functional diversity was the only variable negatively associated with CAD (Table 5.3). Regarding the effect of the spatial context, CAD was significantly positively influenced by the presence of buckthorn in field borders (local scale). However, there was only one field (2 plants) nearby buckthorn shrubs that year. When the variable buckthorn was removed from the local matrix, a significant positive effect appeared

for the field perimeter and the occasional host richness (Table 5.4). At the landscape scale, CAD was positively influenced by the proportion of soybean and negatively influenced by crop richness (Table 5.4 and Fig. 5.3). Especially, it can be noted that the threshold of 10,000 CAD is reached in fields located in landscapes including a proportion of soybean higher than 35% (Fig. 5.3). In addition, lower CAD is observed when landscapes included higher crop diversity (5 or 6 different crops in 1.5 km-radius landscape). Variation partitioning revealed that CAD was more influenced by the natural enemies than by the spatial context (Fig. 5.4), with 9.6% of the variation explained by the natural enemies (unique contribution). However, the contribution shared by the three predictor sets (natural enemies, local-scale and landscape-scale factors) was by far the most important (50.2%, Fig. 5.4).

In 2012 (moderate infestation), CAD was significantly positively associated with the species richness (data transformation: $\log_{10}(\text{CAD})$, Table 5.3). At the local scale, CAD was significantly positively influenced by the presence of buckthorn and tree, and negatively influenced by the plant richness and the perimeter-to-area ratio (Table 5.4). The global model including these four variables was significant, but the variable buckthorn within this model had a non-significant effect. Regressions carried out with or without the variable buckthorn were found to be similar (respectively $R^2_a=30.6\%$ and 27.7% , Table 5.4, ANOVA, $p > 0.05$). At the landscape scale, CAD was found positively influenced by the proportion of woodlands and negatively influenced by the mean field area in the landscape (Table 5.4). Variation partitioning showed that CAD was more influenced by the natural enemies than by the spatial context, with 23.5% of the variation explained by the natural enemies (Fig. 5.4). However, the part of the variation explained by both the natural enemy and spatial factors was also rather important (natural enemies-landscape: 15.5%, natural enemies-local-landscape: 12.1%).

Table 5.3 Natural enemy variables best associated with the natural control of the soybean aphid (cumulative aphid-day, CAD). Fungus: mean density of entomopathogenic fungi. Predator: mean density of predators. F.Div: functional diversity. Par: mean density of adult parasitoids. S.Rich: species richness. Data were log-transformed in 2012 ($\log_{10}(\text{CAD})$). In bold: best model.

Year	Variables in the model (effect)	<i>F</i>	d.f.	R^2_a	p-value
2011	Fungus (+), Predator (+), F.Div (-)	65.89	3, 16	0.911	<0.0001
	Fungus (+), Predator (+), F.Div (-), Par (+)	46.34	4, 15	0.905	<0.0001
	Fungus (+)	33.66	1, 18	0.632	<0.0001
	F.Div (-)	11.68	1, 18	0.360	0.0031
	Predator (+)	10.68	1, 18	0.338	0.0043
	Par (+)	2.77	1, 18	0.085	0.11
2012	S.Rich (+)	36.82	1, 39	0.473	<0.0001

Table 5.4 Spatial effects on the cumulative aphid-days (CAD) in 2011 and 2012. Local variables included field and field border characteristics. Landscape variables were measure at 1.5 km around fields. Data were log-transformed in 2012 ($\log_{10}(\text{CAD})$).

Year	Scale	Variables in the model (effect)	<i>F</i>	df	R^2_a	P
2011	Local	Buck (+)	63.42	1, 18	0.767	<0.0001
		Perim (+), Host (+) ¹	8.93	2, 17	0.455	0.002
	Landscape	SOY (+), RICH (-)	12.83	2, 17	55.45	0.0004
2012	Local	Buck (+), Rich (-), Tree (+), p/a (-)	5.41	4, 36	0.306	0.0016
		Rich (-), Tree (+), p/a (-)	6.10	3, 17	0.277	0.0018
	Landscape	WOOD (+), AREA (-)	12.76	2, 38	0.370	<0.0001

¹Variables appearing significant when the variable “Buckthorn” was removed.

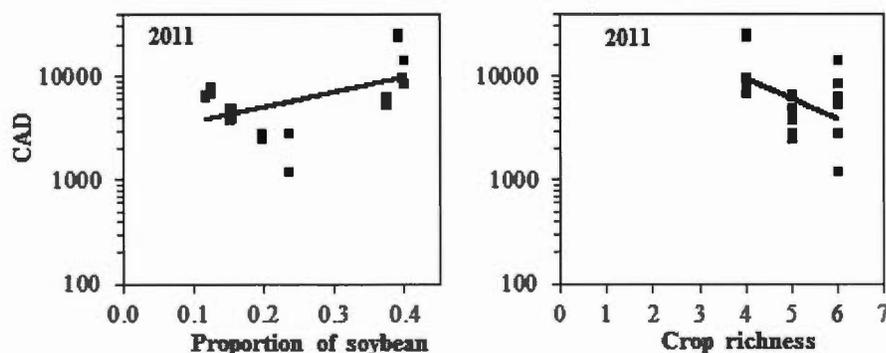


Figure 5.3 Effect of the proportion of soybean and crop richness on the natural control of the soybean aphid (CAD) in 2011 (high infestation year). CAD: Cumulative aphid-days. Data were log transformed in each simple regressions ($\log(\text{CAD})$) to assess the assumptions of normality of residuals and homoscedasticity (no transformation needed in the multiple regression model including these two variables). Proportion of soybean and crop richness were measured at scale 1.5 km around fields.

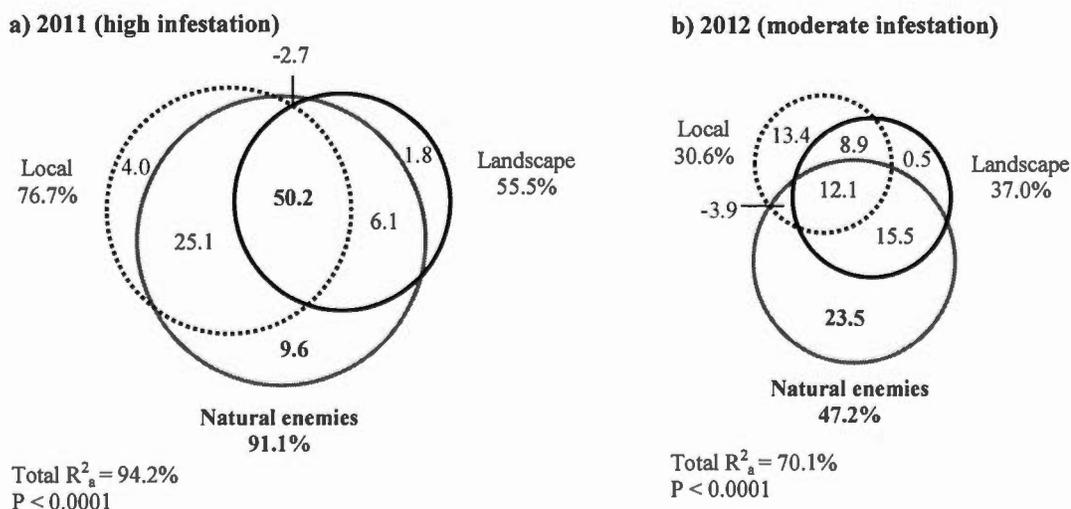


Figure 5.4 Relative effect of natural enemies and spatial context at local and landscape scale on the cumulative aphid-days (CAD) in 2011 (a) and 2012 (b). The relative effects were assessed by a variation partitioning with using the variables appearing significant after forward selection. In bold: major effect. Data were log-transformed in 2012 ($\log_{10}(\text{CAD})$).

5.4.3 Objective 2: Spatial effects on the natural enemies (indirect effects)

In 2011, the density of entomopathogenic fungi was only affected by landscape-scale factors, with significant positive effect of the proportion of woodlands (Table 5.5 and Fig. 5.5, data transformation: $\log_{10}(\text{Fungus}+0.05)$). When analysing the effect of the spatial context on the fungus infestation rate, we found positive significant effect of the perimeter-to-area ratio (border density) of the sample fields (data transformation: $\log_{10}(\text{PEnt.mat}+0.01)$, Table 5.5). The density of predators was negatively influenced by the proportion of soybean and positively influenced by the proportion of woodlands (Table 5.5 and Fig. 5.5), while no variable at the local scale appeared significant. The functional diversity was only significantly affected by landscape-scale factors, with a negative effect of the proportion of soybean and a positive effect of the proportion of woodlands (Table 5.5 and Fig. 5.5). In 2012, none of the variables tested at local and landscape scales had significant effect on the species richness.

Table 5.5 Spatial effect on the natural enemy variables best associated with the natural control of the soybean aphid in 2011 and 2012. Local variables included field and field border characteristics. Landscape variables were measure at 1.5 km around fields. The density of fungi and the fungal infestation rate were log-transformed: $\log_{10}(\text{Fungus} + 0.05)$ and $\log_{10}(\text{Infestation}+0.01)$.

Year	Explained variable	Scale	Variables in the model (effect)	<i>F</i>	df	R ²	P
2011	Fungus density	Local	-	-	-	-	N.S.
		Landscape	WOOD (+)	6.86	1, 27	0.173	0.014
	Fungal infestation rate	Local	p/a	4.68	1, 27	0.116	0.040
		Landscape	-	-	-	-	N.S.
	Predator density	Local	-	-	-	-	N.S.
		Landscape	SOY (-), WOOD (+)	5.16	2, 26	0.229	0.013
Functional diversity	Local	-	-	-	-	N.S.	
	Landscape	SOY (-), WOOD (+)	9.86	2.26	0.388	0.0007	
2012	Species richness	Local	-	-	-	-	-
		Landscape	-	-	-	-	-

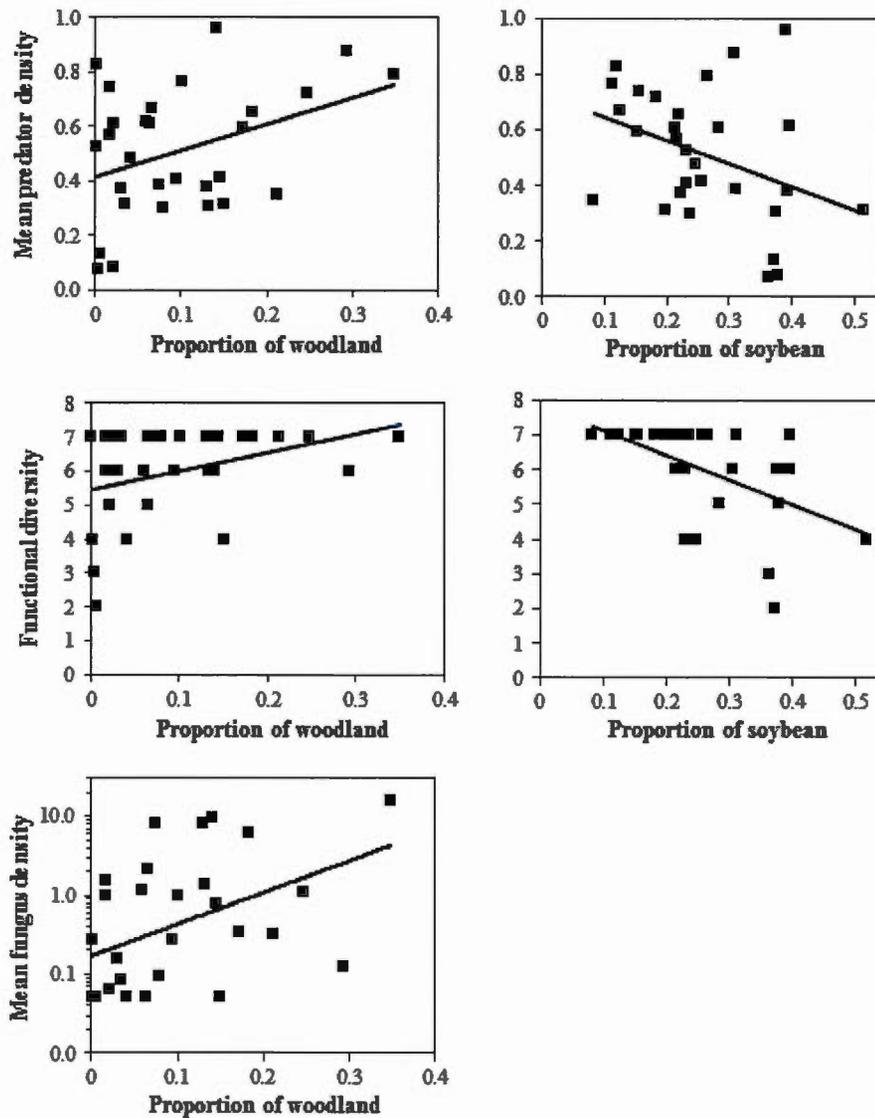


Figure 5.5 Effect of the spatial context at local and landscape scale on the natural enemies of the soybean aphid. Proportion of woodland and soybean were measured at scale 1.5 km around fields. The density of fungi in 2011 was log-transformed ($\log_{10}(\text{Fungi} + 0.05)$).

5.5 DISCUSSION

Our results are in accordance with our first hypothesis since both the natural enemies and the spatial context (direct effect on aphid control) had an important impact on the soybean aphid natural control. Aphid density also modulates these effects. During a high infestation year (at high aphid density), the soybean aphid natural control was mainly influenced by a shared effect of natural enemies and spatial context, while during a moderate infestation year (at lower aphid density), the natural enemies only, followed by a shared effect of natural enemies and spatial context were responsible of higher variation in the natural control. Regarding the second objective of the study, that was to identify the spatial factors influencing the guild of natural enemies best associated with the natural control of the soybean aphid (indirect effects on aphid natural control), we found a positive effect of the proportion of woodlands on the abundance of predators, entomopathogenic fungi and functional diversity, and a negative effect of the proportion of soybean on the abundance of predators and functional diversity. Therefore, our results suggest that the IPM of the soybean aphid should mainly rely on the management of the agricultural landscape, such as reducing the proportion of soybean and conserving non-crop habitats (woodlands).

5.5.1 Direct effects (natural enemies and spatial context) on the natural control of the soybean aphid

The first conclusion of our study is that the spatial context and the natural enemies exhibit direct effects on the natural control of the soybean aphid. The spatial context alone had a lower effect on the soybean aphid natural control than the natural enemies. We found a negative effect of the overwintering resource/habitat on the natural control, with lower natural control (higher cumulative aphid-day) in soybean fields nearby buckthorn shrubs (overwintering host), and in landscape with high

proportion of woodlands, which is in accordance with previous results (Bahlai *et al.* 2010 ; Maisonhaute *et al.* Submitted). Similar results were found in cereal and oilseed rape fields, with respectively higher abundance of cereal aphids and pollen beetles in fields within complex landscapes due to the presence of winter hosts in non-crop areas (Roschewitz *et al.* 2005a ; Rusch *et al.* 2013). The presence of overwintering host in field borders is a factor that may be taken into account in the IPM of the soybean aphid (i.e, avoiding planting soybean nearby buckthorn, suppressing buckthorn shrubs - especially invasive species - in field borders or closely monitoring soybean fields when they are located near buckthorn), but it is not the main factor affecting the natural control of the soybean aphid. Furthermore, although the proportion of soybean was found to have a positive effect on the early-season soybean aphid density (Maisonhaute *et al.* in prep.), the results of the present paper show that overall, a high proportion of soybean in the landscape is associated with a higher cumulative aphid density and lower natural control.

In addition, we found that the guild of natural enemies has a significant effect on the regulation of the soybean aphid populations. When comparing the unique contribution of each predictor set (natural enemies, local, landscape), the natural control of the soybean aphid was more influenced by the natural enemy variables (10-24% of the variation) than by the spatial context (up to 13%). Overall, the soybean aphid is rather well controlled in Quebec, as proven by the very low number of fields reaching the economic threshold limit of 10,000 cumulative aphid-day, even though during a high infestation year (2011). Although other factors that were not taken into account in our study could also have impacted the cumulative aphid density, like summer temperatures (McCornack *et al.* 2004), precipitations (Whitney *et al.* 2016), fertilisation (Noma *et al.* 2010), or aphid biotypes (Kim *et al.* 2008), the high relationship we found between CAD and natural enemies (47-91%) underlines that the natural enemies have a substantial effect on the natural control of the soybean aphid.

Among natural enemies, the entomopathogenic fungi were a very important factor to be considered in the IPM. In fact, our results show a strong positive association (63%) between the abundance of entomopathogenic fungi and the cumulative densities of the soybean aphid (cumulative aphid-day), with an increasing number of fungi at high aphid density. This effect of the entomopathogenic fungi is twice as important as the effect of predators (34%). Contrary to results found in the New York state (USA) (Nielsen and Hajek 2005), fungus infestation did not appear in early season but was mainly found in late summer. We observed an infestation rate up to 50-80% (percentage of aphid infested) on several soybean plants on one specific sampling date (August 23-24th 2011). In other studies (USA), infestation rate up to 80% was observed on apterous soybean aphids and up to 90-100% on alates (Nielsen and Hajek 2005 ; Noma and Brewer 2007). The positive association observed between the entomopathogenic fungi and the cumulative aphid-day in a high infestation year is consistent with the fact that the dispersal of entomopathogenic fungi is closely related to the dispersal of winged aphids (Feng *et al.* 2004 ; Feng *et al.* 2007) and that the production of winged aphids in the summer is stimulated by high aphid densities on plants (Hodgson *et al.* 2005). Overall, our results demonstrate that more focus should be given to the entomopathogenic fungi and their potential to control the soybean aphid. The necessity of fungicides treatment in soybean may then be questioned, since they have negative impacts on the aphidophagous fungus populations, and consequently on natural control (Koch *et al.* 2010). Furthermore, the presence and population growth of entomopathogenic fungi also depends on the climatic conditions (e.g., humidity), which cannot be controlled.

Our study also clearly confirmed the major effect of the functional diversity in a high infestation year (36%) and species richness in a moderate infestation year (47%) on the soybean aphid natural control. As reported in other studies, a high diversity of the guild of natural enemies usually provides higher levels of pest natural control (Altieri 1999 ; Cardinale *et al.* 2003 ; Wilby *et al.* 2005). One major

conclusion of our study is that the functional diversity of the aphidophagous guild, more than species richness, appeared essential for the reduction of the populations of the soybean aphid. In fact, we found that only the functional diversity of natural enemies was negatively associated with the cumulative aphid density, meaning a lower aphid population growth and a higher natural control when high functional diversity occurred. This positive effect of functional diversity on aphid control was also observed in other systems, in cabbage crops (Martin *et al.* 2015) and in cereals where it had a greater effect than taxonomic and density variables (Rusch *et al.* 2015). The presence of negative interactions, for example competition and/or intraguild predation, may however limit the benefits of having a high functional diversity, especially at low prey density. For example, a higher intraguild predation rate was found at low soybean aphid density (Gagnon and Brodeur 2014). In our study, this was however clearly not the case as we did not find lower effect of the natural enemies on the control of the soybean aphid in low infestation year such as 2012 compared to 2011. In our fields, the functional diversity varied greatly between fields during a high infestation year (2-7 functional groups), but showed less variation during a moderate infestation year (range 5-7). During a high infestation year, a higher functional diversity was mainly provided by the presence of opportunistic generalist predators (spiders), piercing-sucking predators (predatory bugs), aphidophagous dipteran predators (syrphid larvae) and entomopathogens. Therefore, the conservation of these natural enemies in the agroecosystem would improve the natural control of the soybean aphid.

Predators were also greatly positively associated with the cumulative aphid density, reflecting the numerical response of predators to high aphid density, which is in accordance to previous studies (Donaldson *et al.* 2007 ; Noma *et al.* 2010). In the USA, predators had the most important impact on the natural control of the soybean aphid (Costamagna and Landis 2007 ; Costamagna *et al.* 2008), with major effect of ladybeetles or of predatory bugs *Orius* (Brosius *et al.* 2007 ; Desneux *et al.* 2006).

However, the fungus population were not taken into account in those studies. Here in Quebec, contrary to our expectations, predators did not show the greatest association with the cumulative aphid-day, but they had however a significant effect (34%). Regarding the parasitoids, although *A. certus* was observed in Quebec since 2007 and showed a great potential of control (Gariépy 2011), the abundance of parasitoids (adults or mummies) had no significant effect on the natural control of the soybean aphid. Nevertheless, field observations from the recent past years reported higher parasitism rate, suggesting that the soybean aphid may be effectively controlled by parasitoids (Breault *et al.* 2015). The association between parasitoids and the natural control of the soybean aphid may then need to be re-evaluated with more recent data to determine whether the situation has changed.

5.5.2 Indirect effects of the spatial context on the natural control

The second important conclusion of our study is the great combined effect of the effect of natural enemies and the spatial context, especially during a high infestation year (at high aphid density). When comparing all the contributions of the predictor sets in the variation partitioning (unique and shared contributions), the shared contribution between local, landscape and natural enemy factors was quite important, and represented the main effect during a high infestation year (50% of the variation in 2011). This demonstrates that, besides the effect of the natural enemies and the spatial context alone (direct effects), the influence of the spatial context on these natural enemies (indirect effects) is of prime importance for the natural control of the soybean aphid. In fact, habitat management can enhance the natural control of crop pests by conserving the natural enemies in the agroecosystem (Fiedler *et al.* 2008 ; Landis *et al.* 2000). This interaction between natural enemies and spatial context in the control of aphids was also highlighted in other studies, for instance with important

interactions between the natural enemies and landscape complexity (Martin *et al.* 2015 ; Raymond *et al.* 2015). Especially, highest control of aphid populations was observed in complex landscapes with highest diversity of natural enemies (Martin *et al.* 2015).

Importantly, our results strongly support that the IPM of the soybean aphid should mainly rely on the habitat management that conserve the natural enemy diversity - especially functional diversity - in the agricultural landscape. Local-scale variables exhibit only limited effects on the natural enemies, while major effect of landscape-scale factors was found (1.5 km around fields). Firstly, we found a positive effect of the proportion of woodlands on the density of entomopathogenic fungi, predators and the functional diversity, which reflects the beneficial effects of non-crop areas for the natural enemies, as observed by other authors (e.g., Alignier *et al.* 2014 ; Elliott *et al.* 1998 ; Gardiner *et al.* 2009b ; Koh and Holland 2014 ; Maisonhaute and Lucas 2011 ; Woltz *et al.* 2012 ; Woltz and Landis 2014). Especially, semi-natural habitats were found to facilitate the dispersal of entomopathogenic fungi through insect dispersal (Meyling and Eilenberg 2007), which could explain our results. In addition, landscapes with a higher proportion of woodlands are usually associated with a higher humidity rate, beneficial for fungus development (Vu *et al.* 2007). Secondly, landscape diversity, especially crop diversity, is also another important component to include in the IPM of the soybean aphid. In fact, we found a higher natural control (lower cumulative aphid-day) in soybean fields within landscapes including five or six different crop types than within landscape including only four different crop types. In addition, we found that low proportion of soybean was associated with a higher abundance of predators, functional diversity and a higher natural control of the soybean aphid. Our results are then in agreement with other studies performed in the USA showing higher control of the soybean aphid in highly-diversified landscapes (with low proportion of soybean and corn fields) (Gardiner *et al.* 2009a ; Landis *et al.* 2008 ; Noma *et al.* 2010).

Soybean producers should then take into account that a highly diversified landscape (at least five different crop types in 1.5 km-radius around fields, Fig. 5.3) and a limited proportion of soybean (under around 30-35% of cultivated areas, Fig 5.3) would help to the natural control of the soybean aphid. At an intra-field level, an easy way to increase crop diversity and reduce the proportion of soybean is by implementing a large strip cropping system, which has also a positive effect on the natural control of the soybean aphid (Labrie *et al.* 2016).

In summary, our results provide important conclusions regarding the IPM of the soybean aphid. We found that the natural enemies play an important role in the natural control of the soybean aphid, but more importantly, there was also an important interaction between the natural enemies and the spatial context. The spatial context had a double effect on the natural control of the soybean aphid through direct effects (on the aphid populations) and through indirect effects (on the natural enemies). Therefore, the IPM of the soybean aphid should mainly focus on the habitat management to conserve the natural enemies, and more especially to increase the functional diversity, the only natural enemy variable negatively associated with the aphid growth rate. Overall, the IPM of the soybean aphid should mainly rely on crop diversification, reduction of the proportion of soybean and conservation of non-crop habitats (woodlands without buckthorn).

5.6 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Claude Parent (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, MAPAQ), the Financière Agricole du Québec, Géomont and Government of Québec for spatial data. Our acknowledgements also go to the summer students for help in field sampling (Aurélié Lagueux-Beloin, Caroline Paradis, Martin Duquette, Simon Chaussé), all the farmers involved in the project and

the members of the biocontrol laboratory of the Université du Québec à Montréal. Funding came from the Programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire (PSIA) of the MAPAQ, the Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), and scholarships from the Université du Québec à Montréal (Bourses d'excellence de l'UQAM pour les cycles supérieurs FARE Hydro-Québec en sciences).

CHAPITRE VI

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce doctorat a permis de mettre en lumière l'effet du contexte spatial sur une espèce exotique envahissante (EEE) récemment arrivée en Amérique du Nord et notamment au Québec, à savoir le puceron du soya. Bien que plusieurs travaux aient révélé des effets des variables spatiales sur des EEE d'insectes (e.g., Lantschner et Corley 2015 ; Resasco *et al.* 2014 ; Rigot *et al.* 2014), dont le puceron du soya (Bahlai *et al.* 2010 ; Gardiner *et al.* 2009a ; Landis *et al.* 2008 ; Noma *et al.* 2010 ; Schmidt *et al.* 2011), notre étude se distingue des autres études à plusieurs niveaux. Tout d'abord, cette étude a permis de montrer que l'effet du contexte spatial sur une EEE présentait des variations spatio-temporelles ; soit des effets à plusieurs échelles spatiales (régionale, paysage, locale), des variations interannuelles avec des changements de l'effet du contexte spatial en fonction du stade d'invasion, et des effets temporels intra-annuels avec des effets différents du contexte spatial en début de saison. Deuxièmement, notre étude intègre une quantité considérable de données, avec un nombre élevé de champs dépistés chaque année (jusqu'à une trentaine) et une longue période de temps étudiée (12 ans pour l'étude de la dynamique des populations et 7 ans pour l'étude de l'effet du contexte spatial sur la densité en pucerons), ce qui est de loin supérieur à la durée de la majorité des études effectuées dans le domaine. L'analyse de toutes ces données a permis d'obtenir une compréhension globale des facteurs influençant la dynamique des populations du puceron du soya au fil du processus d'invasion. Enfin, il s'agit de la première étude effectuée au Québec concernant la dynamique des populations du puceron du soya et les effets spatiaux associés. Les résultats de ce doctorat apportent des réponses à plusieurs questionnements, et ce tant au niveau

fondamental, théorique, qu'appliqué. Au niveau fondamental, ce projet a permis d'apporter des informations supplémentaires concernant l'écologie du puceron du soya et de sa guildes d'ennemis naturels au Québec. Au niveau théorique, nous avons proposé et vérifié empiriquement de nouvelles hypothèses concernant l'étude des effets du contexte spatial sur les EEE tout au long du processus d'invasion. Enfin, au niveau appliqué, nos résultats ont permis d'identifier les variables directes (contexte spatial et ennemis naturels) et indirectes (effet du contexte spatial sur les ennemis naturels) ayant le plus d'influence sur le puceron du soya, ravageur agricole de première importance, et de proposer des aménagements paysagers susceptibles d'aider les producteurs agricoles dans leur lutte au puceron (réduction des superficies de soya, augmentation de la diversité des cultures et des zones boisées).

L'apport majeur de ce doctorat est la mise en évidence de l'effet variable du contexte spatial sur une EEE, modulé par les stades d'invasion (troisième chapitre). Les résultats du troisième chapitre de cette thèse ont tout d'abord permis d'approfondir l'hypothèse de With (2002) voulant que les EEE soient influencées par différentes variables du paysage au cours du processus d'invasion. En effet, nos résultats montrent que, pour le puceron du soya, l'évolution de l'effet du contexte spatial au fil du temps est en accord avec l'hypothèse d'un changement d'effet des plantes hôtes. Durant les premières années d'invasion, le puceron du soya s'est avéré principalement influencé par son hôte secondaire (hôte estival principal), une plus grande densité en pucerons étant observée dans des champs situés au sein de paysages comportant une plus grande proportion de soya. Puis, au cours des années suivantes et au fil de son établissement au Québec, le principal effet observé était celui de l'hôte primaire et des sites d'hivernation (présence de nerprun, proportion de zones boisées). Les effets positifs du nerprun et des zones boisées observés au cours des années les plus récentes de cette étude (2010-2011-2012) viennent renforcer l'hypothèse que le puceron du soya est bien une espèce établie au Québec, puisque des résultats similaires (effet positif du nerprun) ont été observés en Ontario où des

œufs ont été trouvés hivernant sur du nerprun (Bahlai *et al.* 2010). Par ailleurs, on peut se demander si un tel changement d'effet des plantes hôtes est également observé pour d'autres EEE présentant une alternance d'hôtes ou habitats dans leur cycle de vie. Observe-t-on toujours un effet positif des hôtes/habitats estivaux durant les premiers stades d'invasion et un effet positif des sites d'hivernation durant les années subséquentes ? Parmi ces espèces, on pourrait s'intéresser à la punaise *Halyomorpha halys* (Stål) (Hemiptera : Pentatomidae), une EEE retrouvée aux États-Unis depuis 2001 (Hoebeke et Carter 2003), encore absente dans les champs au Québec mais ayant de fortes probabilités de s'y établir dans le futur. Il serait donc intéressant de déterminer si les mêmes facteurs influencent cette espèce durant les premières années d'invasion, et une fois qu'elle s'est établie (ex. effet positif de son habitat estival = différentes cultures, ou des sites d'hivernation = bois morts et bâtiments).

Les résultats du troisième chapitre de cette thèse ont également montré que l'hypothèse spatiale hiérarchique ne permettait pas d'expliquer l'évolution de l'effet du contexte spatial sur le puceron du soya au fil des ans, le puceron étant principalement influencé par des variables à l'échelle du paysage (1.5 km autour des champs) quel que soit le stade d'invasion. Des effets à l'échelle locale (effet du nerprun en bordures de champs) ou régionale (effet des collines Montérégiennes et du fleuve Richelieu) ont également été observés, mais les effets à l'échelle du paysage étaient ceux ayant le plus souvent l'influence la plus forte sur le puceron du soya. Même si cela n'a pas été le cas pour le puceron du soya, des effets du contexte spatial à différentes échelles pourraient être observés selon le stade d'invasion si l'on s'intéresse à d'autres EEE migrantes, par exemple avec un effet plus important des variables à l'échelle régionale pendant la phase de colonisation et un effet plus important des variables à l'échelle locale pendant la phase d'établissement. Cela pourrait être vérifié pour des espèces migrantes comme celles de la famille des Noctuelles, et notamment la spongieuse *Lymantria dispar* qui a montré des effets à

grandes échelles (Nesslage *et al.* 2007). Au Québec, plusieurs espèces de noctuelles sont présentes uniquement pendant l'été, soit le ver-gris occidental des haricots *Striacosta albicosta* (Smith, 1888), la légionnaire uniponctuée *Mythimna unipuncta* (Haworth, 1809), ou encore le ver-gris noir *Agrotis ipsilon* (Hufnagel, 1766) (Labrie and Voynaud 2013). Ne pouvant hiverner au Québec, ces espèces migrent chaque année depuis les sites d'hivernation situés au sud des États-Unis. Étant donné la présence de migrations sur de longues distances, ces espèces pourraient être affectées par des variables à grande échelle pendant les premières années d'invasion. Au contraire, dans les régions où elles sont établies (donc où on les retrouve à la fois l'été et l'hiver), des variables locales pourraient avoir plus d'importance. Étant donné le contexte de changements climatiques, cette hypothèse pourrait également être testée au Québec dans le futur. En effet, si les hivers deviennent moins rigoureux, ces espèces migrantes pourraient parvenir à hiverner et s'établir au Québec. Au final, ce doctorat a permis de montrer que le fait de tenir compte du statut d'une espèce (indigène versus exotique) mais aussi de son stade d'invasion (colonisation versus établissement) pourrait permettre de mieux comprendre les effets du contexte spatial sur les organismes cibles.

Une deuxième conclusion importante de ce doctorat est que l'effet du contexte spatial sur le puceron du soya diffère non seulement en fonction du stade d'invasion, mais également au sein d'une même année, selon le fait que l'on s'intéresse aux densités en pucerons en début de saison ou sur l'ensemble de la saison. Les résultats du quatrième chapitre montrent que les principaux facteurs affectant le puceron du soya en début de saison impliquent un effet significatif des pratiques agronomiques (date de semis, type de semis) ainsi qu'un effet positif de l'abondance et de la richesse des plantes hôtes occasionnelles dans les bordures de champs (échelle locale), ainsi que des éléments du paysage pouvant abriter ces plantes (cultures fourragères). Si des études ont déjà montré la présence de puceron du soya sur les plantes hôtes occasionnelles (Alleman *et al.* 2002 ; Mueller *et al.* 2010), notre étude

est la première à démontrer des effets de ces dernières sur les densités en pucerons retrouvés dans les champs de soya. L'effet bénéfique des plantes hôtes pourrait reposer sur le fait qu'elles peuvent assurer la survie du puceron du soya au printemps lorsque le soya n'a pas encore émergé, ou faciliter la dispersion du puceron entre les champs. Les résultats du quatrième chapitre révèlent que l'effet positif des zones boisées sur le puceron du soya est également observé en début de saison, les champs de soya colonisés plus tôt étant ceux situés dans des paysages comportant une plus grande proportion de zones boisées, reflétant ainsi l'effet positif des sites d'hivernation à l'échelle du paysage pour le puceron du soya. Contrairement à ce qui a été trouvé en Ontario (Bahlai *et al.* 2010), la présence de nerprun en bordure de champs n'a pas eu d'effet significatif sur la colonisation des champs en début de saison. Cette absence d'effet des sites d'hivernation à l'échelle locale en début de saison suggère que la migration du puceron du soya depuis les sites d'hivernation jusqu'aux champs de soya ne s'effectue pas nécessairement à une échelle locale, depuis les bordures de champs jusqu'aux champs adjacents, mais à une échelle plus grande (échelle du paysage). Nos résultats rejoignent donc ceux de Klueken *et al.* (2012) sur le puceron des céréales, montrant que la proximité des sites d'hivernation n'a pas d'effet sur la colonisation des champs étant donné le fait que les pucerons peuvent effectuer des migrations sur plusieurs kilomètres. Enfin, les résultats du quatrième chapitre révèlent que les champs colonisés plus tôt en saison sont ceux situés au sein de paysages possédant de faibles proportions en soya. Cet effet négatif des cultures hôtes sur les ravageurs a également été observé dans d'autres études (Veres *et al.* 2013), notamment chez le méligèthe du colza *Meligethes aeneus* (Stephens, 1830) (Zaller *et al.* 2008) et chez le carpocapse de la pomme *Cydia pomonella* (L.). Cet effet négatif pourrait s'expliquer par un effet de dilution d'une forte proportion de champs de soya du fait des faibles densités en pucerons observées en début de saison. En revanche, lorsque l'on s'intéresse à l'ensemble de la saison (chapitre 5), l'effet du soya est contraire à celui observé en début de saison puisque

de fortes proportions en soya sont reliées à un plus faible contrôle naturel du puceron du soya (densités cumulées en pucerons plus grandes).

La conclusion la plus importante du quatrième chapitre de cette thèse est l'absence de relation entre le patron de colonisation des champs par le puceron du soya (séquence et densité en pucerons en tout début de saison) et l'intensité des infestations observées plus tard durant l'été. En effet, les champs colonisés hâtivement et possédant une plus grande densité en pucerons en début de saison n'étaient pas nécessairement ceux pour lesquels un plus grand pic de population était observé au cours de l'été. Bien que l'effet des colonisations précoces sur le rendement n'ait pas été évalué dans notre étude, le lien entre une plus grande densité en pucerons et des pertes de rendement ont déjà été montré (Ragsdale *et al.* 2007). Nos résultats viennent donc atténuer l'importance des variables affectant le puceron du soya en début de saison (e.g. effets positifs des plantes hôtes occasionnelles et des zones boisées, effet négatif de la proportion en soya), ce qui a d'importantes conséquences pour la gestion du puceron du soya. En effet, plus d'importance devrait être attribué aux facteurs affectant le puceron du soya sur l'ensemble de la saison plutôt que ceux affectant les dates de colonisation ou les densités en pucerons en début de saison. Les différences de densités en pucerons observées durant l'été pourraient être influencées par des facteurs autres que les dates de colonisation initiale des champs, comme les vagues successives de colonisation (via les pucerons ailés), des taux de croissances des populations de pucerons différents, ou encore différentes densités en ennemis naturels et différents niveaux de contrôle naturel. Les dates de colonisation des champs par les ennemis naturels pourraient aussi avoir un impact sur le contrôle du puceron du soya, puisque des densités plus faibles en pucerons ont été observés en champs de blé (Raymond *et al.* 2015) ou de betterave sucrière (Landis et Van der Werf 1997) lorsque les ennemis naturels colonisaient les champs plus tôt en saison. Les ennemis naturels se doivent donc d'être considérés

dans l'étude de la dynamique des populations du puceron du soya, c'est ce qui a été fait dans le dernier chapitre de cette thèse.

Le dernier chapitre de cette thèse s'intéresse à un aspect plus appliqué de la dynamique des populations du puceron du soya, en étudiant les facteurs influençant le contrôle naturel du puceron du soya au cours des dernières années. Les résultats de ce chapitre révèlent que le contexte spatial affecte le contrôle naturel du puceron du soya à la fois de manière directe et indirecte, et qu'il est essentiel de considérer à la fois les ennemis naturels et le contexte spatial dans la lutte au puceron du soya. Que ce soit durant une année de forte infestation ou d'infestation modérée, peu de champs dans notre étude ont dépassé le seuil critique de 10 000 pucerons-jours cumulés, ce qui démontre que les populations de puceron du soya sont naturellement bien contrôlées au Québec. Même si d'autres facteurs, non pris en compte dans notre étude, ont pu également influencer les densités en pucerons (e.g., températures, pluviométrie, différents cultivars de soya, différents biotypes de pucerons), on peut supposer que le puceron du soya est globalement bien contrôlé par les ennemis naturels au Québec, notamment car ces derniers expliquent une part importante de la variation des densités cumulées en pucerons (47-91%, voir chapitre 5, tous les champs inclus dans l'étude non traités aux insecticides). Cela rejoint donc les résultats du deuxième chapitre : la diminution de l'intensité des infestations au fil des années pourrait en effet reposer sur un meilleur contrôle par les ennemis naturels. Nos résultats appuient d'une part, le rôle significatif que peuvent jouer les ennemis naturels, notamment les champignons entomopathogènes et les prédateurs, dans la lutte au puceron du soya, ce qui est en accord avec les résultats observés dans des études américaines (Costamagna et Landis 2007 ; Costamagna *et al.* 2008 ; Nielsen et Hajek 2005 ; Noma et Brewer 2007 ; Rutledge et O'Neil 2005 ; Rutledge *et al.* 2004 ; Van Den Berg *et al.* 1997 ; Woltz et Landis 2013). En particulier, nos résultats révèlent la grande importance des champignons entomopathogènes au Québec, qui semble plus forte qu'ailleurs en Amérique du Nord, ce qui vient remettre en question l'usage des

fongicides dans les champs de soya (foliaires et traitements de semences). Nos résultats n'ont pas révélé d'effet significatif des parasitoïdes pour lutter contre le puceron du soya, mais la situation pourrait avoir changé au cours des dernières années avec l'établissement du parasitoïde exotique, *A. certus* (Gariépy 2011). Au-delà d'une grande abondance en ennemis naturels, une diversité fonctionnelle est aussi primordiale pour assurer un bon contrôle des ravageurs (Martin *et al.* 2015 ; Rusch *et al.* 2015). Cet effet de la diversité fonctionnelle est vérifié dans notre étude, puisqu'il s'agissait du seul indice à présenter une relation négative avec les densités cumulées de pucerons, une plus grande diversité fonctionnelle étant associée à un meilleur contrôle naturel. Notre étude est donc parmi les rares à révéler un effet majeur de la diversité fonctionnelle, effet plus important que celui des autres indices de diversité taxonomique. La lutte au puceron du soya devrait donc reposer, non seulement sur la conservation d'une abondance d'ennemis naturels au sein des agroécosystèmes, mais surtout, sur la conservation des ennemis naturels participant à l'accroissement de la diversité fonctionnelle (prédateurs aphidiphages furtifs, prédateurs généralistes et occasionnels, champignons entomopathogènes) pour lutter contre le puceron du soya.

Les résultats du cinquième chapitre montrent surtout que la lutte au puceron du soya devrait reposer principalement sur l'aménagement du paysage agricole, qui peut avoir un effet direct sur le contrôle naturel ou indirect (via un effet sur les ennemis naturels). Même si de plus grandes proportions de soya dans le paysage se sont avérées associées à des colonisations tardives des champs de soya et à de plus faibles densités en pucerons en début de saison, au final, ces grandes proportions de soya procurent un moins bon contrôle naturel et ont un effet négatif sur les ennemis naturels (prédateurs et diversité fonctionnelle). Selon nos résultats, limiter les proportions de soya dans le paysage (au-dessous de 30-35 % environ) et diversifier les cultures (avoir au moins cinq cultures différentes dans un rayon de 1.5 km) permettrait d'accroître le contrôle naturel du puceron du soya et de réduire les

chances d'atteindre le seuil critique de 10 000 pucerons-jours. Ce résultat est donc en accord avec ceux des études américaines ayant montré un effet positif de la diversité du paysage sur le contrôle naturel du puceron du soya (Gardiner *et al.* 2009a ; Landis *et al.* 2008). En ce qui concerne les zones boisées, nos résultats sont mitigés. Lors d'une année de forte infestation, une plus grande proportion de zones boisées a eu un effet bénéfique, puisque reliée à une plus grande abondance en champignons entomopathogènes, prédateurs et diversité fonctionnelle. Cependant, une plus grande proportion de zones boisées dans le paysage a également eu un effet positif sur les densités en puceron du soya (résultats obtenus en 2010, 2011 et 2012, voir chapitre 3), assurément en lien avec la présence de nerprun dans les zones boisées (effet conjoint du nerprun et des zones boisées trouvé en 2010 et 2012). Durant une année de faible infestation, l'effet positif des zones boisées sur le puceron du soya n'est pas un réel problème, les densités en pucerons étant faibles. En revanche, conserver les zones boisées pourrait avoir un effet à double tranchant durant une année de forte infestation, puisque favorisant les ennemis naturels, mais également le puceron du soya. Une cartographie détaillée du nerprun au sein des zones boisées et à proximité des champs pourrait donc permettre une meilleure gestion du puceron du soya.

Enfin, une dernière conclusion importante de cette thèse porte sur le changement dans la dynamique des populations du puceron du soya au fil du temps (deuxième chapitre). Durant les premières années d'invasion, la dynamique des populations du puceron du soya présentait un cycle bisannuel au Québec, tel qu'observé aux États-Unis (Rhainds *et al.* 2010), avec de fortes infestations durant les années impaires. Cependant, les suivis des populations du puceron du soya des dernières années montrent clairement que ce cycle bisannuel n'est plus observé depuis 2011. En effet, l'intensité des infestations du puceron du soya diminue de manière significative au fil des années. Les niveaux d'infestation des dernières années sont loin d'atteindre les niveaux observés durant les premières années d'invasion du puceron (par exemple en 2007 où la majorité des champs de soya avait été traités aux

insecticides). Il en va de même pour certains États américains où de fortes infestations n'ont plus été observées depuis plusieurs années (Bahlai *et al.* 2015). Cette diminution de l'intensité des infestations au fil du temps a également été observée chez d'autres espèces exotiques de pucerons, soit le puceron du nerprun *Aphis nasturtii* Kaltenbach et le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* (Sulzer) (Alyokhin *et al.* 2005). Quelle que soit l'espèce considérée, ce phénomène pourrait s'expliquer par un meilleur contrôle exercé par les ennemis naturels, qui se sont adaptés à la présence du ravageur exotique au fil du temps et sont devenus plus efficaces pour réduire ses densités de population, ou à l'arrivée de nouveaux ennemis naturels, comme le parasitoïde *A. certus* en Amérique du Nord. On assiste, en quelques sortes, à un retour à un certain équilibre au sein de l'écosystème, après des perturbations engendrées par l'arrivée d'une EEE. En ce qui concerne le puceron du soya, plusieurs études ont mis en avant le rôle significatif des ennemis naturels dans la diminution des densités de pucerons (Costamagna et Landis 2007 ; Costamagna *et al.* 2008 ; Desneux *et al.* 2006 ; Woltz et Landis 2013). Les résultats du cinquième chapitre confirment que c'est également le cas au Québec. On pourrait aussi penser que l'utilisation croissante d'insecticides sous forme de traitement de semence aux néonicotinoïdes joue un rôle dans ce déclin des densités de pucerons au fil des ans, en retardant la colonisation des champs par le puceron du soya et en réduisant les densités en pucerons en début de saison, tel qu'observé aux États-Unis (Myers *et al.* 2014 ; Seagraves et Lundgren 2012). Toutefois, les résultats du quatrième chapitre de cette thèse ont montré l'absence de lien entre les densités en pucerons en début de saison et celles observées en pleine saison. Cela vient donc questionner l'utilité des traitements de semences aux néonicotinoïdes, qui ont une action limitée dans le temps. Enfin, si l'intensité des infestations du puceron du soya est difficile à prévoir, cela peut aussi s'expliquer par des variations dans les conditions abiotiques, notamment dans les conditions hivernales (froid, périodes de gel-dégel) qui peuvent influencer par exemple la survie hivernale des ennemis naturels.

En plus de cette diminution de l'intensité des infestations au fil du temps, les résultats du deuxième chapitre révèlent la présence de deux années consécutives de fortes infestations tous les dix ans (2004-2005 et 2013-2014), ce qui amène à se demander si un patron plus global ne se superposerait pas au cycle bisannuel (deux années consécutives de fortes infestations tous les 10 ans). Les données de l'été 2016 montrent qu'il s'agirait d'une année de forte infestation (Parent et Breault 2016), comme 2011 et 2014. Au final, l'intensité des infestations du puceron du soya est de plus en plus difficile à prévoir d'une année à l'autre, et impossible à prévoir en se basant uniquement sur le cycle bisannuel. C'est donc l'ensemble de la stratégie phytosanitaire de lutte au puceron du soya qui s'en trouve affectée. Ces récents changements observés rappellent l'importance de suivre de près l'évolution de la dynamique des populations du puceron du soya, tout comme celle des autres ravageurs exotiques, et ce durant une longue période.

Au final, ce doctorat a permis d'établir un portrait global des facteurs affectant la dynamique des populations du puceron du soya au Québec, que ce soit dans l'espace (effet à différentes échelles), dans le temps (effet en fonction des stades d'invasion, ou de la saison), ou en lien avec les ennemis naturels. Cette étude apporte des réponses tant au niveau fondamental qu'appliqué, concernant les effets du contexte spatial sur une EEE en fonction du processus d'invasion, l'écologie du puceron du soya au Québec, et son contrôle par un effet combiné des ennemis naturels et de l'aménagement du paysage agricole. Du fait de l'arrivée relativement récente du puceron du soya au Québec et de la disponibilité des données d'archives du réseau d'avertissements phytosanitaires, il fut possible d'étudier l'effet du contexte spatial au fil du processus d'invasion. Au vu des changements climatiques et de l'arrivée de plus en plus fréquente de nouvelles EEE, les opportunités ne vont certainement pas manquer dans le futur pour effectuer des travaux similaires sur d'autres EEE, et notamment déterminer comment l'effet du contexte spatial évolue au fil du processus d'invasion pour ces espèces.

BIBLIOGRAPHIE

- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J. P., Vialatte, A. et Ouin, A. (2014). The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77: 76-82.
- Alleman, R. J., Grau, C. R. et Hogg, D. B. (2002). Soybean aphid host range and virus transmission efficiency. *Wisconsin Fertilizer, Aglime, and Pest Management Conference*. Conférence, Janvier 2002, Madison, Wisconsin, USA. Récupéré de <https://extension.soils.wisc.edu/wcmc/soybean-aphid-host-range-and-virus-transmission-efficiency/>.
- Alomar, Ò., Goula, M. et Albajes, R. (2002). Colonisation of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Heteroptera) in northern Spain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89 (1-2): 105-115.
- Altieri, A. H., van Wesenbeeck, B. K., Bertness, M. D. et Silliman, B. R. (2010). Facilitation cascade drives positive relationship between native biodiversity and invasion success. *Ecology*, 91 (5): 1269-1275.
- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74 (1-3): 19-31.
- Alyokhin, A., Drummond, F. et Sewell, G. (2005). Density-dependent regulation in populations of potato-colonizing aphids. *Population Ecology*, 47 (3): 257-266.
- Amaral, D. S. S. L., Venzon, M., Duarte, M. V. A., Sousa, F. F., Pallini, A. et Harwood, J. D. (2013). Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biological Control*, 64 (3): 338-346.
- Andow, D. A., Kareiva, P. M., Levin, S. et Okubo, A. (1990). Spread of invading organisms. *Landscape Ecology*, 4 (2-3): 177-188.
- Bahlai, C. A., Sikkema, S., Hallett, R. H., Newman, J. et Schaafsma, A. W. (2010). Modeling distribution and abundance of soybean aphid in soybean fields

- using measurements from the surrounding landscape. *Environmental Entomology*, 39 (1): 50-56.
- Bahlai, C. A., vander Werf, W., O'Neal, M., Hemerik, L. et Landis, D. A. (2015). Shifts in dynamic regime of an invasive lady beetle are linked to the invasion and insecticidal management of its prey. *Ecological Applications*, 25 (7): 1807-1818.
- Bahlai, C. A., Welsman, J. A., Schaafsma, A. W. et Sears, M. K. (2007). Development of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) on its primary overwintering host, *Rhamnus cathartica*. *Environmental Entomology*, 36 (5): 998-1006.
- Bamka, W. J. (2004-2005). Soybean Aphid in New Jersey. *Mid-Atlantic Grain and Forage Journal*, 9. Récupéré de <https://njaes.rutgers.edu/pubs/magfj/vol-09/magfj-v09e.pdf>.
- Barnagaud, J. Y., Barbaro, L., Papaix, J., Deconchat, M. et Brockerhoff, E. G. (2014). Habitat filtering by landscape and local forest composition in native and exotic New Zealand birds. *Ecology*, 95 (1): 78-87.
- Bastien, D., et Cormier, C. (2012). Les Montérégiennes : éléments du patrimoine du Québec. Diagnostic et identification des enjeux relatifs à la protection et à la mise en valeur des collines montérégiennes. 100 p. McMasterville, Quebec, Canada: Conférence régionale des élus de la Montérégie Est. Récupéré de http://creestrie.qc.ca/wp-content/uploads/2013/05/diagnostic_monteregiennes_mars_2013.pdf.
- Beckendorf, E. A., Catangui, M. A. et Riedell, W. E. (2008). Soybean aphid feeding injury and soybean yield, yield components, and seed composition. *Agronomy Journal*, 100 (2): 237-246.
- BenDor, T. K., Metcalf, S. S., Fontenot, L. E., Sangunett, B. et Hannon, B. (2006). Modeling the spread of the emerald ash borer. *Ecological Modelling*, 197 (1-2): 221-236.
- Bengtsson, J. (2015). Biological control as an ecosystem service: Partitioning contributions of nature and human inputs to yield. *Ecological Entomology*, 40 (S1): 45-55.
- Bennett, D. (2003, 26 septembre). First time ever: Soy aphids confirmed in Tennessee. *Delta Farm Press*. Récupéré de <http://deltafarmpress.com/first-time-ever-soy-aphids-confirmed-tennessee>.

- Bianchi, F., Booij, C. J. H. et Tschamtkke, 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: 1715-1727.
- Bianchi, F. J. J. A., et van der Werf, W. (2003). The effect of the area and configuration of hibernation sites on the control of aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in agricultural landscapes : a simulation study. *Environmental Entomology*, 32 (6): 1290-1304.
- Bianchi, F. J. J. A., Walters, B. J., ten Hove, A. L. T., Cunningham, S. A., van der Werf, W., Douma, J. C. et Schellhorn, N. A. (2015). Early-season crop colonization by parasitoids is associated with native vegetation, but is spatially and temporally erratic. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 207: 10-16.
- Blanchet, F. G., Legendre, P. et Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89 (9): 2623-2632.
- Borcard, D., Gillet, F. et Legendre, P. (2011). Canonical ordination. Dans *Numerical Ecology with R*, sous la dir. de R. Gentleman, K. Hornik et G. G. Parmigiani, 153-225. New York: Springer-Verlag.
- Borcard, D., Legendre, P. et Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045-1055.
- Bottenberg, H., et Irwin, M. E. (1992). Canopy structure in soybean monocultures and soybean-sorghum mixtures: Impact on aphid (Homoptera: Aphididae) landing rates. *Environmental Entomology*, 21: 542-548.
- Bourgeois, M., et Mathieu, S. (2007). Évaluation en parcelles commerciales de l'impact de l'insecticide lambda-cyhalothrine utilisé à deux stades différents du soya sur la rinfestation des champs par le puceron du soya. Rapport final réalisé dans le cadre du programme Prime-Vert - Volet 11 - Appui à la Stratégie phytosanitaire. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. 18 p.
- Breault, J., Duval, B., Labrie, G., Meloche, F., Parent, C. et Rondeau, A. (2014). Stratégie d'intervention recommandée au Québec contre le puceron du soya. *Réseau d'avertissements phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n° 23 - 4 juillet 2014. Récupéré de <<https://www.agrireseau.net/Rap/documents/b23gc14.pdf>>.

- (2015). Stratégie d'intervention recommandée au Québec contre le puceron du soya. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°22 - 16 juillet 2015, mis à jour le 29 juillet 2016. Récupéré de <https://www.agrireseau.net/documents/Document_90333.pdf>.
- Breault, J., Duval, B., Parent, C., Rondeau, A., Roy, M. et Meloche, F. (2006). Stratégie d'intervention au Québec en 2006 contre le puceron du soya. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°7 - 26 juin 2006. Récupéré de <https://www.agrireseau.net/rap/documents/67687/bulletin-d_information-no-07-26-juin-2006>.
- Brewer, M. J., et Elliott, N. C. (2004). Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulations. *Annual Review of Entomology*, 49: 219-242.
- Brodeur, J., Roy, M. et Mignault, M. P. (2003). Réseau de surveillance du puceron du soya. Programme agroenvironnemental de soutien à la Stratégie phytosanitaire du Plan d'action Saint-Laurent Vision 2000. Quebec, Canada. 44 p.
- Brosius, T. R., Higley, L. G. et Hunt, T. E. (2007). Population dynamics of soybean aphid and biotic mortality at the edge of its-range. *Journal of Economic Entomology*, 100 (4): 1268-1275.
- Burel, F., et Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris: Tec et Doc, 315 p.
- Caballero-López, B., Bommarco, R., Blanco-Moreno, J. M., Sans, F. X., Pujade-Villar, J., Rundlöf, M. et Smith, H. G. (2012). Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biological Control*, 63 (2): 222-229.
- Cappaert, D., McCullough, D. G., Poland, T. M. et Siegert, N. W. (2005). Emerald ash borer in North America: a research and regulatory challenge. *American Entomologist*, 51 (3): 152-165.
- Cardinale, B. J., Harvey, C. T., Gross, K. et Ives, A. R. (2003). Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6 (9): 857-865.

- Catangui, M. A., Beckendorf, E. A. et Riedell, W. E. (2009). Soybean aphid population dynamics, soybean yield loss, and development of stage-specific economic injury levels. *Agronomy Journal*, 101 (5): 1080-1992.
- Chang, A. L., Blakeslee, A. M. H., Miller, A. W. et Ruiz, G. M. (2011). Establishment failure in biological invasions: A case history of *Littorina littorea* in California, USA. *PLoS ONE*, 6 (1): e16035.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N. J. et Kremen, C. (2013). Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 181: 206-212.
- Chaplin-Kramer, R., et Kremen, C. (2012). Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications*, 22 (7): 1936-1948.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J. et Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14 (9): 922-932.
- Clark, A. J., et Perry, K. L. (2002). Transmissibility of field Isolates of soybean viruses by *Aphis glycines*. *Plant Disease*, 86 (11): 1219-1222.
- Colton-Gagnon, K., Breault, J., Duval, B., Labrie, G., De Almeida, J., Gagnon, A.-È., Légaré, J.-P., Mathieu, S., Meloche, F., Parent, C. et Rondeau, A. (2015). Puceron du soya: Bilan de la saison 2014. *Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°18 - 19 juin 2015. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/documents/Document_90181.pdf>.
- Colton-Gagnon, K., Breault, J., Duval, B., Meloche, F., Parent, C. et Rondeau, A. (2013). Puceron du soya. *Avertissement - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°44 - 23 août 2013. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/documents/Document_90181.pdf>.
- Colunga-Garcia, M., Gage, S. H. et Landis, D. A. (1997). Response of all assemblage of Coccinellidae (Coleoptera) to a diverse agricultural landscape. *Environmental Entomology*, 26 (4): 797-804.
- Comtois, M., et Girault, Y. (2008). L'agrile du frêne (*Agrilus planipennis*). *Réseau d'avertissements phytosanitaires - Bulletin d'information - Pépinières ornementales*, n°1 - 5 août 2014. Récupéré de <<http://www.agrireseau.net/Rap/documents/b01pep14.pdf>>.

- Connelly, N., O'Neill, C., Jr., Knuth, B. et Brown, T. (2007). Economic impacts of zebra mussels on drinking water treatment and electric power generation facilities. *Environmental Management*, 40 (1): 105-112.
- Cooper, S. G., Concibido, V., Estes, R., Hunt, D., Jiang, G.-L., Krupke, C., McCornack, B., Mian, R., O'Neal, M., Poysa, V., Prischmann-Voldseth, D., Ragsdale, D., Tinsley, N. et Wang, D. (2015). Geographic distribution of soybean aphid biotypes in the United States and Canada during 2008–2010. *Crop Science*, 55 (6): 2598-2608.
- Costamagna, A. C., et Landis, D. A. (2006). Predators Exert Top-Down Control of Soybean Aphid across a Gradient of Agricultural Management Systems. *Ecological Applications*, 16 (4): 1619-1628.
- Costamagna, A. C., et Landis, D. A. (2007). Quantifying predation on soybean aphid through direct field observations. *Biological Control*, 42 (1): 16-24.
- Costamagna, A. C., Landis, D. A. et Brewer, M. J. (2008). The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biological Control*, 45 (3): 368-379.
- Costamagna, A. C., Landis, D. A. et Difonzo, C. D. (2007a). Suppression of soybean aphid by generalist predators results in a trophic cascade in soybean. *Ecological Applications*, 17 (2): 441-451.
- Costamagna, A. C., Van Der Werf, W., Bianchi, F. J. J. A. et Landis, D. A. (2007b). An exponential growth model with decreasing r captures bottom-up effects on the population growth of *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). *Agricultural and Forest Entomology*, 9 (4): 297-305.
- Costamagna, A. C., Venables, W. N. et Schellhorn, N. A. (2015). Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecological Applications*, 25 (4): 1114-1130.
- Cowgill, S. E., Sotherton, N. W. et Wratten, S. D. (1993). The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) on farmland. *Annals of Applied Biology*, 122 (2): 223-231.
- Crawley, M. J. (2007a). Analysis of Variance. Dans *The R Book*, 449-488. West Sussex, England: John Wiley & Sons.
- (2007b). Regression. Dans *The R Book*, 387-448. West Sussex, England: John Wiley & Sons.

- Crespo-Pérez, V., Rebaudo, F., Silvain, J.-F. et Dangles, O. (2011). Modeling invasive species spread in complex landscapes: the case of potato moth in Ecuador. *Landscape Ecology*, 26 (10): 1447-1461.
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Écoscience*, 12 (3): 316-329.
- Crossley, M. S., et Hogg, D. B. (2015). Potential overwintering locations of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) colonizing soybean in ohio and wisconsin. *Environmental Entomology*, 44 (2): 210-222.
- Dassou, A. G., et Tixier, P. (2016). Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: A meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 6 (4): 1143-1153.
- Davis, J. A., et Radcliffe, E. B. (2008). The importance of an invasive aphid species in vectoring a persistently transmitted potato virus: *Aphis glycines* is a vector of Potato leafroll virus. *Plant Disease*, 92: 1515-1523.
- de Almeida, J., Cormier, D. et Lucas, É. (2014). Absence d'effet de l'aménagement de plates-bandes florales sur les populations de pucerons et de prédateurs aphidiphages en vergers de pommiers. *Entomologie faunistique - Faunistic Entomology*, 67:133-146.
- Decker, K. L., Allen, C. R., Acosta, L., Hellman, M. L., Jorgensen, C. F., Stutzman, R. J., Unstad, K. M., Williams, A. et Yans, M. (2012). Land use, landscapes, and biological invasions. *Invasive Plant Science and Management*, 5 (1): 108-116.
- Desneux, N., O'Neil, R. J. et Yoo, H. J. S. (2006). Suppression of population growth of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura, by predators: The identification of a key predator and the effects of prey dispersion, predator abundance, and temperature. *Environmental Entomology*, 35 (5): 1342-1349.
- Despland, E., Rosenberg, J. et Simpson, S. J. (2004). Landscape structure and locust swarming: a satellite's eye view. *Ecography*, 27 (3): 381-391.
- Dewar, A. M., Haylock, L. A., Bean, K. M. et May, M. J. (2000). Delayed control of weeds in glyphosate-tolerant sugar beet and the consequences on aphid infestation and yield. *Pest Management Science*, 56 (4): 345-350.
- Diaz-montano, J., Reese, J. C., Schapaugh, W. T. et Campbell, L. R. (2007). Chlorophyll loss caused by soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) feeding on soybean. *Journal of Economic Entomology*, 100: 1657-1662.

- Donaldson, J. R., Myers, S. W. et Gratton, C. (2007). Density-dependent responses of soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura) populations to generalist predators in mid to late season soybean fields. *Biological Control*, 43 (1): 111-118.
- Dorff, E. (2007). Le soya, la culture « bonne à tout faire » de l'agriculture, gagne du terrain dans tout le Canada. 13 p. Statistique Canada. Récupéré de <<http://www.statcan.gc.ca/pub/96-325-x/2007000/article/10369-fra.htm>>.
- Dwyer, J. (2004). Soybean aphid in Maine. Spudlines. Maine (USA), University of Maine Cooperative Extension, the Land Grant University of the state of Maine and the US Department Cooperating. 43: 9 p.
- Eilenberg, J., Hajek, A. et Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46: 387-400.
- Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W. et Beck, D. A. (2002a). Effect of aphids and the surrounding landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields. *Biological Control*, 24 (3): 214-220.
- Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W., Lee, J. H. et French, B. W. (1998). Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology*, 14 (3): 239-252.
- Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W., Michels, G. J. et Giles, K. L. (2002b). Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 31 (2): 253-260.
- ESRI. (2005). ArcGIS desktop version 9.3. Redlands, CA, USA: Environmental Systems Research Institute.
- FAO. (2012). FAOSTAT. Récupéré de <<http://faostat.fao.org/DesktopDefault.aspx?PageID=339&lang=fr>>.
- Favret, C., et Voegtlin, D. J. (2001). Migratory Aphid (Hemiptera: Aphididae) Habitat Selection in Agricultural and Adjacent Natural Habitats. *Environmental Entomology*, 30: 371-379.
- Feng, M.-G., Chen, C. et Chen, B. (2004). Wide dispersal of aphid-pathogenic Entomophthorales among aphids relies upon migratory alates. *Environmental Microbiology*, 6 (5): 510-516.
- Feng, M.-G., Chen, C., Shang, S.-W., Ying, S.-H., Shen, Z.-C. et Chen, X.-X. (2007). Aphid dispersal flight disseminates fungal pathogens and parasitoids as natural control agents of aphids. *Ecological Entomology*, 32 (1): 97-104.

- Ferrari, J. R., Preisser, E. L. et Fitzpatrick, M. C. (2014). Modeling the spread of invasive species using dynamic network models. *Biological Invasions*, 16 (4): 949-960.
- Fiedler, A. K., Landis, D. A. et Wratten, S. D. (2008). Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biological Control*, 45 (2): 254-271.
- Fletcher, M. J., et Desborough, P. (2000). The soybean aphid, *Aphis glycines*, present in Australia. Agricultural Scientific Collections Unit, Orange Agricultural Institute and Grafton Agricultural Research and Advisory Station. Récupéré de <<http://www.agric.nsw.gov.au/Hort/ascu/insects/aglycin.htm>>.
- Forman, R. T. T., et Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. New York: Wiley & Sons, 619 p.
- Fox, T. B., Landis, D. A., Cardoso, F. F. et Difonzo, C. D. (2004). Predators suppress *Aphis glycines* Matsumura population growth in soybean. *Environmental Entomology*, 33 (3): 608-618.
- Frewin, A. J., Xue, Y., Welsman, J. A., Broadbent, A. B., Schaafsma, A. W. et Hallett, R. H. (2010). Development and parasitism by *Aphelinus certus* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 39 (5): 1570-1578.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D. et Holle, B. V. (2007). The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88 (1): 3-17.
- Gagnon, A.-È., et Brodeur, J. (2014). Impact of plant architecture and extraguild prey density on intraguild predation in an agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152 (2): 165-173.
- Gagnon, A.-È., Heimpel, G. E. et Brodeur, J. (2011). The Ubiquity of Intraguild Predation among Predatory Arthropods. *PLoS ONE*, 6 (11): e28061.
- Galiana, N., Lurgi, M., Montoya, J. M. et López, B. C. (2014). Invasions cause biodiversity loss and community simplification in vertebrate food webs. *Oikos*, 123 (6): 721-728.
- Gallardo, B. (2014). Europe's top 10 invasive species: Relative importance of climatic, habitat and socio-economic factors. *Ethology Ecology and Evolution*, 26 (2-3): 130-151.

- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., DiFonzo, C. D., O'Neal, M. E., Chacon, J. M., Wayo, M. T., Schmidt, N. P., Mueller, E. E. et Heimpel, G. E. (2009a). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19 (1): 143-154.
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G. E. et Difonzo, C. D. (2009b). Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions*, 15 (4): 554-564.
- Gariépy, V. (2011). Évaluation du potentiel des parasitoïdes *Binodoxys communis*, *Aphidius colemani* et *Aphelinus certus* pour la lutte biologique au puceron du soya. Montreal, Quebec, Canada, Faculté des arts et des sciences, Université de Montréal, viii+96 p.
- Gariépy, V., Boivin, G. et Brodeur, J. (2015). Why two species of parasitoids showed promise in the laboratory but failed to control the soybean aphid under field conditions. *Biological Control*, 80: 1-7.
- Gavloski, J. (2002). Insect Pests in Manitoba in 2002 and Outlook for 2003. *3rd annual Manitoba agronomists conference*. Conférence, 10-11 Décembre, University of Manitoba, Winnipeg, MB, Canada. Récupéré de http://www.umanitoba.ca/faculties/afs/MAC_proceedings/2002/pdf/gavloski.pdf.
- Geiger, F., Wäckers, F. L. et Bianchi, F. J. J. A. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, 54 (4): 529-535.
- Gontijo, L. M., Beers, E. H. et Snyder, W. E. (2013). Flowers promote aphid suppression in apple orchards. *Biological Control*, 66 (1): 8-15.
- González-Moreno, P., Pino, J., Gassó, N. et Vilà, M. (2013). Landscape context modulates alien plant invasion in Mediterranean forest edges. *Biological Invasions*, 15 (3): 547-557.
- Gooden, B., et French, K. (2015). Impacts of alien plant invasion on native plant communities are mediated by functional identity of resident species, not resource availability. *Oikos*, 124 (3): 298-306.
- Greenlees, M. J., Brown, G. P., Webb, J. K., Phillips, B. L. et Shine, R. (2006). Effects of an invasive anuran [the cane toad (*Bufo marinus*)] on the invertebrate fauna of a tropical Australian floodplain. *Animal Conservation*, 9 (4): 431-438.

- Grez, A. A., et Prado, E. (2000). Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera : Aphididae). *Environmental Entomology*, 29 (6): 1244-1250.
- Grez, A. A., Rand, T. A., Zaviezo, T. et Castillo-Serey, F. (2013). Land use intensification differentially benefits alien over native predators in agricultural landscape mosaics. *Diversity and Distributions*, 19 (7): 749-759.
- Grez, A. A., Zaviezo, T. et Gardiner, M. M. (2014). Local predator composition and landscape affects biological control of aphids in alfalfa fields. *Biological Control*, 76: 1-9.
- Grez, A. A., Zaviezo, T., Tischendorf, L. et Fahrig, L. (2004). A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia*, 141 (3): 444-451.
- Haddad, N., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M. et Knops, J. (2001). Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *American Naturalist*, 158 (1): 17-36.
- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardtke, T. et Thies, C. (2009). Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 46 (5): 1106-1114.
- Hajek, A. E., Hannam, J. J., Nielsen, C., Bell, A. J. et Liebhe, J. K. (2007). Distribution and abundance of Carabidae (Coleoptera) associated with soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) populations in central New York. *Annals of the Entomological Society of America*, 100 (6): 876-886.
- Hallett, R. H., Bahlai, C. A., Xue, Y. et Schaafsma, A. W. (2014). Incorporating natural enemy units into a dynamic action threshold for the soybean aphid, *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae). *Pest Management Science*, 70 (6): 879-888.
- Hanavan, R. P., et Bosque-Pérez, N. A. (2012). Effects of tillage practices on pea leaf weevil (*Sitona lineatus* L., Coleoptera: Curculionidae) biology and crop damage: A farm-scale study in the US Pacific Northwest. *Bulletin of Entomological Research*, 102 (6): 682-691.
- Hannam, J. J., Liebherr, J. K. et Hajek, A. E. (2008). Climbing behaviour and aphid predation by *Agonum muelleri* (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Entomologist*, 140 (2): 203-207.

- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41-49.
- Hanski, I., et Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42 (1-2): 3-16.
- Hartman, G. L., Domier, L. L., Wax, L. M., Helm, C. G., Onstad, D. W., Shaw, J. T., Solter, L. F., Voegtlin, D. J., D'Arcy, C. J., Gray, M. E., Steffey, K. L., Isard, S. A. et Orwick, P. L. (2001). Occurrence and distribution of *Aphis glycines* on soybeans in Illinois in 2000 and its potential control. *Plant Health Progress*.
- Havel, J. E., et Medley, K. A. (2006). Biological invasions across spatial scales: Intercontinental, regional, and local dispersal of cladoceran zooplankton. *Biological Invasions*, 8 (3): 459-473.
- Hebert, P. D. N., Muncaster, B. W. et Mackie, G. L. (1989). Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 (9): 1587-1591.
- Hebert, P. D. N., Wilson, C. C., Murdoch, M. H. et Lazar, R. (1991). Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Zoology*, 69 (2): 405-409.
- Heimpel, G. E., Frelich, L. E., Landis, D. A., Hopper, K. R., Hoelmer, K. A., Sezen, Z., Asplen, M. K. et Wu, K. (2010). European buckthorn and Asian soybean aphid as components of an extensive invasional meltdown in North America. *Biological Invasions*, 12 (9): 2913-2931.
- Heller, N. E., Sanders, N. J. et Gordon, D. M. (2006). Linking temporal and spatial scales in the study of an Argentine ant invasion. *Biological Invasions*, 8 (3): 501-507.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. et Bugter, R. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44 (2): 340-351.
- Herms, D. A., et McCullough, D. G. (2014). Emerald ash borer invasion of north america: History, biology, ecology, impacts, and management. *Annual Review of Entomology*, 59: 13-30.

- Hesler, L. S., et Dashiell, K. E. (2007). Resistance to *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) in various soybean lines under controlled laboratory conditions. *Journal of Economic Entomology*, 100 (4): 1464-1469.
- Hickman, J. M., et Wratten, S. D. (1996). Use of *Phelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by overfly larvae in cereal fields. *Journal of Economic Entomology*, 89 (4): 832-840.
- Hill, C. B., Li, Y. et Hartman, G. L. (2004). Resistance of *Glycine* species and various cultivated legumes to the soybean aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 97: 1071-1077.
- Hirano, K., Honda, K. I. et Miyai, S. (1996). Effects of temperature on development, longevity and reproduction of the soybean aphid, *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology*, 31 (1): 178-180.
- Hodgson, E. W., McCornack, B. P., Tilmon, K. et Knodel, J. J. (2012). Management recommendations for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) in the United States. *Journal of Integrated Pest Management*, 3 (1): E1-E10.
- Hodgson, E. W., Venette, R. C., Abrahamson, M. et Ragsdale, D. W. (2005). Alate production of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) in Minnesota. *Environmental Entomology*, 34 (6): 1456-1463.
- Hoebeker, E. R., et Carter, M. E. (2003). *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. Washington, USA. Entomological Society of Washington.
- Hogg, B. N., et Daane, K. M. (2013). Contrasting landscape effects on species diversity and invasion success within a predator community. *Diversity and Distributions*, 19 (3): 281-293.
- Hogg, B. N., Nelson, E. H., Mills, N. J. et Daane, K. M. (2011). Floral resources enhance aphid suppression by a hoverfly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141 (2): 138-144.
- Holland, R. E. (1993). Changes in planktonic diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island Area, Western Lake Erie since the establishment of the zebra mussel. *Journal of Great Lakes Research*, 19 (3): 617-624.
- Hunt, D., Footitt, R., Gagnier, D. et Baute, T. (2003). First Canadian records of *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Canadian Entomologist*, 135 (6): 879-881.

- Institut de la Statistique du Québec. (2010). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2010. Récupéré de <http://www.stat.gouv.qc.ca/docs-hmi/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2010.htm>.
- (2014). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, Montérégie, 2010-2014. Récupéré de <http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/profils/profil16/struct_econo/agriculture/cultures16.htm>.
- (2015). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2015. Récupéré de <http://www.stat.gouv.qc.ca/docs-hmi/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2015.htm>.
- IRIIS Phytoprotection. (2016). Fiche technique - Ver-gris occidental des haricots. Récupéré de <<http://www.iriisphytoprotection.qc.ca/Prive/Recherche/FicheInsecte2.aspx?ID=7486&PageNum=81>>.
- Jean, C., Belzile, L., Labrie, G., Parent, C. et Roy, M. (2010). Lutte intégrée contre le puceron du soya. Longueuil (Québec, Canada). Fédération des producteurs de cultures commerciales du Québec. 19 p.
- Johnson, V. S., Litvaitis, J. A., Lee, T. D. et Frey, S. D. (2006). The role of spatial and temporal scale in colonization and spread of invasive shrubs in early successional habitats. *Forest Ecology and Management*, 228 (1-3): 124-134.
- Jonsson, M., Wratten, S. D., Landis, D. A., Tompkins, J. M. L. et Cullen, R. (2010). Habitat manipulation to mitigate the impacts of invasive arthropod pests. *Biological Invasions*, 12 (9): 2933-2945.
- Jonsson, M., Wratten, S. D., Robinson, K. A. et Sam, S. A. (2009). The impact of floral resources and omnivory on a four trophic level food web. *Bulletin of Entomological Research*, 99 (3): 275-285.
- Kaiser, M. E., Noma, T., Brewer, M. J., Pike, K. S., Vockeroth, J. R. et Gaimari, S. D. (2007). Hymenopteran parasitoids and Dipteran predators found using soybean aphid after its midwestern United States invasion. *Annals of the Entomological Society of America*, 100 (2): 196-205.

- Kelly, R., Leach, K., Cameron, A., Maggs, C. A. et Reid, N. (2014). Combining global climate and regional landscape models to improve prediction of invasion risk. *Diversity and Distributions*, 20 (8): 884-894.
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.-A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M. W., Settele, J., Augustin, S. et Lopez-Vaamonde, C. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. Dans *Ecological impacts of non-native invertebrates and fungi on terrestrial ecosystems*, sous la dir. de D. Langor et J. Sweeney, 21-45. Dordrecht, The Netherlands: Springer Netherlands.
- Kennedy, J. S., Booth, C. O. et Kershaw, W. J. S. (1961). Host finding by aphids in the field. *Annals of Applied Biology*, 49 (1): 1-21.
- Kim, K. S., Hill, C. B., Hartman, G. L., Rouf Mian, M. A. et Diers, B. W. (2008). Discovery of soybean aphid biotypes. *Crop Science*, 48 (3): 923-928.
- Kindlmann, P., Jarosik, V. et Dixon, A. F. G. (2007). Population dynamics. Dans *Aphids as Crop Pests*, sous la dir. de H. F. Van Emden et R. Harrington, 311-329. Wallingford, United Kingdom: CABI International.
- Klueken, A. M., Simon, J. C., Hondelmann, P., Mieuzet, L., Gilabert, A., Poehling, H. M. et Hau, B. (2012). Are primary woody hosts 'island refuges' for host-alternating aphids and important for colonization of local cereals? *Journal of Applied Entomology*, 136 (5): 347-360.
- Koch, K. A., Potter, B. D. et Ragsdale, D. W. (2010). Non-target impacts of soybean rust fungicides on the fungal entomopathogens of soybean aphid. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103 (3): 156-164.
- Koch, R. L., Porter, P. M., Harbur, M. M., Abrahamson, M. D., Wyckhuys, K. A. G., Ragsdale, D. W., Buckman, K., Sezen, Z. et Heimpel, G. E. (2012). Response of soybean insects to an autumn-seeded rye cover crop. *Environmental Entomology*, 41 (4): 750-760.
- Koch, R. L., Sezen, Z., Porter, P. M., Ragsdale, D. W., Wyckhuys, K. A. G. et Heimpel, G. E. (2015). On-farm evaluation of a fall-seeded rye cover crop for suppression of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) on soybean. *Agricultural and Forest Entomology*, 17 (3): 239-246.
- Kogan, M. (1998). Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annual Review of Entomology*, 43 (1): 243-270.

- Koh, I., et Holland, J. D. (2014). Grassland plantings and landscape natural areas both influence insect natural enemies. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 199: 190-199.
- Kruess, A. (2003). Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26 (3): 283-290.
- Kumar, S., Neven, L. G. et Yee, W. L. (2014). Evaluating correlative and mechanistic niche models for assessing the risk of pest establishment. *Ecosphere*, 5 (7): art86.
- Kurylo, J. S., Knight, K. S., Stewart, J. R. et Endress, A. G. (2007). *Rhamnus cathartica*: Native and naturalized distribution and habitat preferences. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 134 (3): 420-430.
- Labrie, G. (2010). Nouveautés avec le puceron du soya. *Journée Grandes cultures conventionnelles et biologiques*. Conférence, 7 décembre, St-Rémi-de-Napierville, QC, Canada.
- Labrie, G., Coderre, D. et Lucas. (2008). Overwintering strategy of multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae): Cold-free space as a factor of invasive success. *Annals of the Entomological Society of America*, 101: 860-866.
- Labrie, G., Estevez, B. et Lucas, E. (2016). Impact of large strip cropping system (24 and 48 rows) on soybean aphid during four years in organic soybean. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222: 249-257.
- Labrie, G., et Roy, M. (2008). L'hivernation de la coccinelle asiatique : pourquoi et comment l'éviter. *Réseau d'Avertissement Phytosanitaire - Bulletin d'information*, n°6 - 20 octobre 2008. Récupéré de <<https://www.agrireseau.net/Rap/documents/b06gen08.pdf>>.
- Labrie, G., et Voynaud, L. (2013). Guide des ravageurs de sol en grandes cultures. St-Mathieu-de-Beloeil, Quebec, Canada. Centre de recherche sur les grains inc. (CÉROM). 78 p.
- Landis, D. A., Gardiner, M. M., van der Werf, W. et Swinton, S. M. (2008). Increasing corn for biofuel production reduces biocontrol services in agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 (51): 20552-20557.

- Landis, D. A., et Van der Werf, W. (1997). Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet. *Entomophaga*, 42 (4): 499-516.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. et Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45: 175-201.
- Lantschner, M. V., et Corley, J. C. (2015). Spatial pattern of attacks of the invasive woodwasp *Sirex noctilio*, at landscape and stand scales. *PLoS ONE*, 10 (5).
- Larousse. (2015). Paysage. Dans *Dictionnaire de français*. Récupéré de <<http://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/paysage/58827?q=Paysage#58468>>.
- Lavadero I, B., Wratten, S. D., Didham, R. K. et Gurr, G. (2006). Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: A double-edged sword? *Basic and Applied Ecology*, 7 (3): 236-243.
- Lee, J. C., et Heimpel, G. E. (2008). Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *Journal of Animal Ecology*, 77 (3): 565-572.
- Legendre, P. (2008). Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 1 (1): 3-8.
- Legendre, P., et Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier, 853 p.
- Leskey, T. C., Hamilton, G. C., Nielsen, A. L., Polk, D. F., Rodriguez-Saona, C., Bergh, J. C., Herbert, D. A., Kuhar, T. P., Pfeiffer, D., Dively, G. P., Hooks, C. R. R., Raupp, M. J., Shrewsbury, P. M., Krawczyk, G., Shearer, P. W., Whalen, J., Koplinka-Loehr, C., Myers, E., Inkley, D., Hoelmer, K. A., Lee, D.-H. et Wright, S. E. (2012). Pest status of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* in the USA. *Outlooks on Pest Management*, 23 (5): 218-226.
- Lever, C. (2001). *The Cane toad. The history and ecology of a successful colonist*. Westbury, Yorkshire: Westbury Academic & Scientific Publishing, 289 p.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237-240.

- Lin, L. A., et Ives, A. R. (2003). The effect of parasitoid host-size preference on host population growth rates: An example of *Aphidius colemani* and *Aphis glycines*. *Ecological Entomology*, 28 (5): 542-550.
- Liu, J., Wu, K., Hopper, K. R. et Zhao, K. (2004). Population dynamics of *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies in soybean in northern China. *Annals of the Entomological Society of America*, 97 (2): 235-239.
- Lorenz, G., Greene, J., Studebaker, G. et Tingle, C. (2004). Insect Pest Alert: Soybean Aphid. Arkansas (USA). University of Arkansas Cooperative Extension Service Printing Services. 3 p.
- Losey, J. E., Waldron, J. K., Hoebeker, E. R., Macomber, L. E. et Scott, B. N. (2002). First record of the soybean aphid, *Aphis Glycines* Matsumura (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae), in New York. *Great Lakes Entomologist*, 35 (2): 101-105.
- Loxdale, H. D., Hardie, J. I. M., Halbert, S., Footitt, R., Kidd, N. A. C. et Carter, C. I. (1993). The relative importance of short-and long-range movement of flying aphids. *Biological Reviews*, 68 (2): 291-311.
- Lu, L. H., et Chen, R. L. (1993). Study on the production of alatae in the soybean aphid, *Aphis glycines*. *Acta Entomologica Sinica*, 36: 143-149.
- Lucas, É., et Maisonhaute, J.-É. (2014). Paysage et services écosystémiques, une nouvelle dimension dans la lutte aux insectes nuisibles. Dans *Agriculture et paysage. Aménager autrement les territoires ruraux*, sous la dir. de J. Ruiz et G. Domon, 175-196. Montréal (Québec, Canada): Presses de l'Université de Montréal.
- Lucas, É., Vincent, C., Labrie, G., Chouinard, G., Fournier, F., Pelletier, F., Bostanian, N., Coderre, D., Mignault, M.-P. et Lafontaine, P. (2007). The multicolored Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Quebec agroecosystems ten years after its arrival. *European Journal of Entomology*, 104: 737-743.
- Lundgren, J. G., Wyckhuys, K. A. G. et Desneux, N. (2009). Population responses by *Orius insidiosus* to vegetational diversity. *BioControl*, 54 (1): 135-142.

- MAAARO (2007). Guide de protection des grandes cultures 2007-2008. Toronto, ON, Canada. Ministère de l'Agriculture, de l'alimentation et des affaires rurales de l'Ontario
- Macfadyen, S., Hopkinson, J., Parry, H., Neave, M. J., Bianchi, F. J. J. A., Zalucki, M. P. et Schellhorn, N. A. (2015). Early-season movement dynamics of phytophagous pest and natural enemies across a native vegetation-crop ecotone. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200: 110-118.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. et Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10 (3): 689-710.
- Magalhaes, L. C., Hunt, T. E. et Siegfried, B. D. (2009). Efficacy of neonicotinoid seed treatments to reduce soybean aphid populations under field and controlled conditions in Nebraska. *Journal of Economic Entomology*, 102 (1): 187-195.
- Maisonhaute, J.-É., Labrie, G. et Lucas, E. (2016). Population dynamics of the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) in Quebec (Canada). *Journal of Economic Entomology*: 1-4.
- (in prep.). Impact of the spatial context and agronomic practices on early-season crop colonization by an invasive pest.
- (Submitted). Effect of the spatial context along the invasion process: “Hierarchical spatial” or “Host-switching spatial” hypotheses? *Biological Invasions*.
- Maisonhaute, J.-É., et Lucas, É. (2011). Influence of landscape structure on the functional groups of an aphidophagous guild: Active-searching predators, furtive predators and parasitoids. *European Journal of Environmental Sciences*, 1 (1): 41-50.
- Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P. et Lucas, E. (2015). Seasonal modulation of landscape effects on predatory beetle assemblage. *Bulletin of Insectology*, 68 (2): 181-191.
- Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P. et Lucas, É. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139: 500-507.
- Martel, H., et Marcoux, J. (2005). Stratégie d'intervention contre le puceron du soya en 2005 (Complément du bulletin d'information n°06 du 29 juin 2005).

- Bulletin d'information - Grandes cultures n°8 - 29 juillet 2005*. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/b08gc05.pdf>.
- Martin, E. A., Reineking, B., Seo, B. et Steffan-Dewenter, I. (2015). Pest control of aphids depends on landscape complexity and natural enemy interactions. *PeerJ*, 2015 (7).
- Martinson, H. M., Venugopal, P. D., Bergmann, E. J., Shrewsbury, P. M. et Raupp, M. J. (2015). Fruit availability influences the seasonal abundance of invasive stink bugs in ornamental tree nurseries. *Journal of Pest Science*, 88 (3): 461-468.
- Marvier, M., Kareiva, P. et Neubert, M. G. (2004). Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis*, 24 (4): 869-878.
- Matthews, J. W., Peralta, A. L., Soni, A., Baldwin, P., Kent, A. D. et Endress, A. G. (2009). Local and landscape correlates of non-native species invasion in restored wetlands. *Ecography*, 32 (6): 1031-1039.
- McCornack, B. P., Carrillo, M. A., Venette, R. C. et Ragsdale, D. W. (2005). Physiological constraints on the overwintering potential of the soybean aphid (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 34 (2): 235-240.
- McCornack, B. P., et Ragsdale, D. W. (2006). Efficacy of thiamethoxam to suppress soybean aphid populations in Minnesota soybean. *Crop Management*, 5 (1).
- McCornack, B. P., Ragsdale, D. W. et Venette, R. C. (2004). Demography of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) at summer temperatures. *Journal of Economic Entomology*, 97 (3): 854-861.
- Meehan, T., D., et Gratton, C. (2015). A consistent positive association between landscape simplification and insecticide use across the Midwestern US from 1997 through 2012. *Environmental Research Letters*, 10 (11): 114001.
- Meloche, F., Filion, P. et Jacob, S. (2002). Les chrysomèles des racines du nord et de l'ouest au Québec: ce qu'il faut savoir à leur sujet. *Agri-Réseau*. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/grandescultures/documents/S%C3%A9minaire%20tipule.pdf>.
- Menke, S. B., Fisher, R. N., Jetz, W. et Holway, D. A. (2007). Biotic and abiotic controls of Argentine ant invasion success at local and landscape scales. *Ecology*, 88 (12): 3164-3173.

- Meyling, N. V., et Eilenberg, J. (2007). Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems: Potential for conservation biological control. *Biological Control*, 43 (2): 145-155.
- Miao, J., Wu, K., Hopper, K. R. et Li, G. (2007). Population dynamics of *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae) and impact of natural enemies in Northern China. *Environmental Entomology*, 36 (4): 840-848.
- Michel, A. P., Zhang, W., Jung, J. K., Kang, S. T. et Mian, M. A. R. (2009). Population genetic structure of *Aphis glycines*. *Environmental Entomology*, 38 (4): 1301-1311.
- Mignault, M.-P., Roy, M. et Brodeur, J. (2004). Le puceron du soya : un ennemi à surveiller dans la culture du soya. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°3 - 4 juin 2004. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/b03gc04.pdf>.
- Mignault, M. P., Roy, M. et Brodeur, J. (2006). Soybean aphid predators in Québec and the suitability of *Aphis glycines* as prey for three Coccinellidae. *BioControl*, 51 (1): 89-106.
- Mignon, J., Colignon, P., Haubruge, É. et Francis, F. (2003). Effet des bordures de champs sur les populations de chrysopes [Neuroptera : Chrysopidae] en cultures maraîchères. *Phytoprotection*, 84 (2): 121-128.
- Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. (2006). Profil bioalimentaire de la Montérégie, édition 2006. 102 p. Récupéré de http://www.cldvs.com/wp-content/uploads/Monteregie_Profil_bioalimentaire_2006.pdf.
- Ministère du Développement durable de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec. (2015). Les espèces exotiques envahissantes (EEE). Récupéré de <http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/biodiversite/especes-exotiques-envahissantes/index.asp>.
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M. et Gonzalez, A. (2014). Agricultural landscape structure affects arthropod diversity and arthropod-derived ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 192: 144-151.
- Mueller, E. E., Frost, K. E., Esker, P. D. et Gratton, C. (2010). Seasonal phenology of *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) and other aphid species in cultivated

- bean and noncrop habitats in Wisconsin. *Journal of Economic Entomology*, 103 (5): 1670-1681.
- Muller-Landau, H. C., Levin, S. A. et Keymer, J. E. (2003). Theoretical perspectives on evolution of long-distance dispersal and the example of specialized pests. *Ecology*, 84 (8): 1957-1967.
- Myers, C., Hill, E., Jones, A. et Kiely, T. (2014). Benefits of neonicotinoid seed treatments to soybean production. U. S. E. P. Agency, 18 p. Récupéré de <<http://www.epa.gov/pollinator-protection/benefits-neonicotinoid-seed-treatments-soybean-production>>.
- Myers, S. W., Hogg, D. B. et Wedberg, J. L. (2005). Determining the optimal timing of foliar insecticide applications for control of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) on soybean. *Journal of Economic Entomology*, 98 (6): 2006-2012.
- National Agricultural Pest Information System. (2004). Reported Status of Soybean Aphid - *Aphis glycines*. Récupéré de <<http://pest.ceris.purdue.edu/searchmap.php?selectName=IRACQKA>>.
- Nesslage, G. M., Maurer, B. A. et Gage, S. H. (2007). Gypsy moth response to landscape structure differs from neutral model predictions: implications for invasion monitoring. *Biological Invasions*, 9 (5): 585-595.
- Nielsen, C., et Hajek, A. E. (2005). Control of invasive soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae), populations by existing natural enemies in New York State, with emphasis on entomopathogenic fungi. *Environmental Entomology*, 34 (5): 1036-1047.
- Noma, T., et Brewer, M. J. (2007). Fungal pathogens infecting soybean aphid and aphids on other crops grown in soybean production areas of Michigan. *Great Lakes Entomologist*, 40 (1-2): 43-51.
- (2008). Seasonal abundance of resident parasitoids and predatory flies and corresponding soybean aphid densities, with comments on classical biological control of soybean aphid in the midwest. *Journal of Economic Entomology*, 101 (2): 278-287.
- Noma, T., Gratton, C., Colunga-Garcia, M., Brewer, M. J., Mueller, E. E., Wyckhuys, K. A. G., Heimpel, G. E. et O'Neal, M. E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, Landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39 (1): 31-41.

- Obrycki, J. J., Harwood, J. D., Kring, T. J. et O'Neil, R. J. (2009). Aphidophagy by Coccinellidae: Application of biological control in agroecosystems. *Biological Control*, 51 (2): 244-254.
- Ohnesorg, W. J., Johnson, K. D. et O'Neal, M. E. (2009). Impact of reduced-risk insecticides on soybean aphid and associated natural enemies. *Journal of Economic Entomology*, 102 (5): 1816-1826.
- Ostlie, K. (2001). Managing Soybean Aphid. Récupéré de http://www.soybeans.umn.edu/crop/insects/aphid/aphid_publication_managing_sba.htm.
- Östman, Ö., Ekbom, B. et Bengtsson, J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2 (4): 365-371.
- (2003). Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics*, 45 (1): 149-158.
- Pappas, M. L., Broufas, G. D. et Koveos, D. S. (2011). Chrysopid predators and their role in biological control. *Journal of Entomology*, 8 (3): 301-326.
- Parent, C. (2007). Avertissement. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°37 - 10 août 2007. Récupéré de <https://www.agrireseau.net/rap/documents/72090/avertissement-no-37-10-ao%C3%BBt-2007?s=2476&page=1>.
- Parent, C., et Breault, J. (2016). Puceron du soya. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°45 - 25 août 2016. Récupéré de <https://www.agrireseau.net/rap/documents/93193/avertissement-no-45-25-ao%C3%BBt-2016?s=1184&page=1>.
- Parent, C., Lachance, P., Roy, M. et Breault, J. (2005). Stratégie d'intervention au Québec contre le puceron du soya. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°06 - 29 juin 2005. Récupéré de http://www.agrireseau.qc.ca/references/21/GC/Pertes_rendement_puceron_2004-2011.pdf.
- Parent, C., et Mongeau, R. (2008). Puceron du soya dans les cultures biologiques: disponibilité d'un savon insecticide homologué. *Réseau d'Avertissements Phytosanitaires - Bulletin d'information - Grandes cultures*, n°27 - 23 juillet

2008. Récupéré de
<<https://www.agrireseau.net/Rap/documents/a27gc07.pdf>>.

- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S. et Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87 (10): 2614-2625.
- Peterson, A. C., Richgels, K. L. D., Johnson, P. T. J. et McKenzie, V. J. (2013). Investigating the dispersal routes used by an invasive amphibian, *Lithobates catesbeianus*, in human-dominated landscapes. *Biological Invasions*, 15 (10): 2179-2191.
- Peterson, A. T., et Vieglais, D. A. (2001). Predicting species invasions using ecological niche modeling: New approaches from bioinformatics attack a pressing problem: A new approach to ecological niche modeling, based on new tools drawn from biodiversity informatics, is applied to the challenge of predicting potential species' invasions. *BioScience*, 51 (5): 363-371.
- Piechnik, D. A. (2013). Trophic levels colonize sequentially but effects of habitat size and quality are transient. *Acta Oecologica*, 47: 85-94.
- Pimentel, D., Zuniga, R. et Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52 (3): 273-288.
- Pitt, J. P. W., Worner, S. P. et Suarez, A. V. (2009). Predicting Argentine ant spread over the heterogeneous landscape using a spatially explicit stochastic model. *Ecological Applications*, 19 (5): 1176-1186.
- Plečaš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N. G., Tomanović, Ž., Thies, C., Tschardtke, T. et Četković, A. (2014). Landscape composition and configuration influence cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 183: 1-10.
- Poland, T. M., et McCullough, D. G. (2006). Emerald ash borer: invasion of the urban forest and the threat to North America's ash resource. *Journal of Forestry*, 104 (3): 118-124.
- Pollnac, F., Seipel, T., Repath, C. et Rew, L. (2012). Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biological Invasions*, 14 (8): 1753-1763.

- Prasad, A., Iverson, L., Peters, M., Bossenbroek, J., Matthews, S., Davis Sydnor, T. et Schwartz, M. (2010). Modeling the invasive emerald ash borer risk of spread using a spatially explicit cellular model. *Landscape Ecology*, 25 (3): 353-369.
- R Development Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ragsdale, D. W., Landis, D. A., Brodeur, J., Heimpel, G. E. et Desneux, N. (2011). Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annual Review of Entomology*, 56 (1): 375-399.
- Ragsdale, D. W., McCornack, B. P., Venette, R. C., Potter, B. D., Macrae, I. V., Hodgson, E. W., O'Neal, M. E., Johnson, K. D., O'Neil, R. J., Difonzo, C. D., Hunt, T. E., Glogoza, P. A. et Cullen, E. M. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 100 (4): 1258-1267.
- Ragsdale, D. W., Voegtlin, D. J. et O'Neil, R. J. (2004). Soybean aphid biology in North America. *Annals of the Entomological Society of America*, 97 (2): 204-208.
- Rand, T. A., Russell, F. L. et Louda, S. M. (2004). Local vs. landscape-scale indirect effects of an invasive weed on native plants. *Weed Technology*, 18 (SPEC. ISSUE 1): 1250-1254.
- Rand, T. A., van Veen, F. J. F. et Tschardtke, T. (2012). Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography*, 35 (2): 97-104.
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S. A. et Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, 90: 148-156.
- Real, R., Márquez, A. L., Estrada, A., Muñoz, A. R. et Vargas, J. M. (2008). Modelling chorotypes of invasive vertebrates in mainland Spain. *Diversity and Distributions*, 14 (2): 364-373.
- Resasco, J., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Shoemaker, D., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Tewksbury, J. J. et Levey, D. J. (2014). Landscape corridors can increase invasion by an exotic species and reduce diversity of native species. *Ecology*, 95 (8): 2033-2039.

- Rhainds, M., Roy, M., Daigle, G. et Brodeur, J. (2007). Toward management guidelines for the soybean aphid in Quebec. I. Feeding damage in relationship to seasonality of infestation and incidence of native predators. *Canadian Entomologist*, 139 (5): 728-741.
- Rhainds, M., Yoo, H. J. S., Kindlmann, P., Voegtlin, D., Castillo, D., Rutledge, C., Sadof, C., Yaninek, S. et O'Neil, R. J. (2010). Two-year oscillation cycle in abundance of soybean aphid in Indiana. *Agricultural and Forest Entomology*, 12 (3): 251-257.
- Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B. et Lavigne, C. (2009). The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology*, 24 (3): 337-349.
- Rigot, T., van Halder, I. et Jactel, H. (2014). Landscape diversity slows the spread of an invasive forest pest species. *Ecography*, 37 (7): 648–658.
- Roschewitz, I., Hucker, M., Tschardtke, T. et Thies, C. (2005a). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108 (3): 218-227.
- Roschewitz, I., Thies, C. et Tschardtke, T. (2005b). Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105 (1-2): 87-99.
- Roullé, N., Domon, G. et Lucas, E. (2015). Variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle biologique des pucerons du maïs. *Entomologie faunistique*, 68: 109-124.
- Roy, A. (2009). La tipule des prairies : portrait d'une menace qui se terre. *Agri-Réseau*. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/grandescultures/documents/S%C3%A9minaire%20tipule.pdf>.
- Roy, M. (2003). Mise au point sur un ravageur du soya récemment introduit au Québec : Le puceron du soya. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/lab/documents/Le%20point%20sur%20le%20puceron%20du%20soya.pdf>.
- Roy, M., et Lachance, P. (2005). C'est confirmé, le puceron du soya passe l'hiver dans le sud-ouest du Québec. *Réseau d'Alerte Phytosanitaire, Bulletin d'information - Grandes cultures n°6 - 29 juin 2005*. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/a06gc05.pdf>.

- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H. G. et Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 16 (3): 250-259.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J. P. et Roger-Estrade, J. (2013). Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166 (0): 118-125.
- Rutledge, C. E. (2005). First record of the soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae) in Connecticut and Massachusetts. *Great Lakes Entomologist*, 37 (3-4): 198-201.
- Rutledge, C. E., et O'Neil, R. J. (2005). *Orius insidiosus* (Say) as a predator of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura. *Biological Control*, 33 (1): 56-64.
- (2006). Soybean plant stage and population growth of soybean aphid. *Journal of Economic Entomology*, 99 (1): 60-66.
- Rutledge, C. E., O'Neil, R. J., Fox, T. B. et Landis, D. A. (2004). Soybean aphid predators and their use in integrated pest management. *Annals of the Entomological Society of America*, 97 (2): 240-248.
- SAGÉ pesticides. (2010). Toxicologie de la matière active : imidaclopride. Récupéré de <http://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats.aspx?search=matiere&ID=123>.
- (2013). Toxicologie de la matière active : thiaméthoxame. Récupéré de <http://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats.aspx?search=matiere&ID=123>.
- (2016a). Toxicologie de la matière active : diméthoate. Récupéré de <http://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats.aspx?search=matiere&ID=123>.
- (2016b). Toxicologie de la matière active : lambda-cyhalothrine. Récupéré de <http://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats.aspx?search=matiere&ID=140>.
- (2016c). Toxicologie de la matière active : malathion. Récupéré de <http://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats.aspx?search=matiere&ID=141>.

- (2016d). Toxicologie de la matière active : spirotétramate. Récupéré de <<http://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats.aspx?search=matiere&ID=516>>.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N. et Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32 (1): 305-332.
- Samson-Robert, O., Labrie, G., Chagnon, M. et Fournier, V. (2014). Neonicotinoid-contaminated puddles of water represent a risk of intoxication for honey bees. *PLoS ONE*, 9 (12): e108443.
- Sarthou, J.-P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G. et Bouyjou, B. (2005). Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102 (3): 539-545.
- Sarthou, J. P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A. et Rusch, A. (2014). Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 194: 17-28.
- Schellhorn, N. A., Bianchi, F. J. J. A. et Hsu, C. L. (2014). Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology*, 59 (1): 559-581.
- Schloesser, D. W., et Nalepa, T. F. (1994). Dramatic decline of unionid bivalves in offshore waters of western lake Erie after infestation by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51 (10): 2234-2242.
- Schmidt, M. H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M. et Tschardtke, T. (2003). Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270 (1527): 1905-1909.
- Schmidt, N. P., O'Neal, M. E., Anderson, P. F., Lagos, D., Voegtlin, D., Bailey, W., Caragea, P., Cullen, E., DiFonzo, C., Elliott, K., Gratton, C., Johnson, D., Krupke, C. H., McCornack, B., O'Neil, R., Ragsdale, D. W., Tilmon, K. J. et Whitworth, J. (2012). Spatial distribution of *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae): a summary of the suction trap network. *Journal of Economic Entomology*, 105 (1): 259-271.

- Schmidt, N. P., O'Neal, M. E. et Schulte Moore, L. A. (2011). Effects of grassland habitat and plant nutrients on soybean aphid and natural enemy populations. *Environmental Entomology*, 40 (2): 260-272.
- Schmidt, N. P., O'Neal, M. E. et Singer, J. W. (2007). Alfalfa living mulch advances biological control of soybean aphid. *Environmental Entomology*, 36 (2): 416-424.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M. et Bugter, R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, 42 (6): 1129-1139.
- Seagraves, M. P., et Lundgren, J. G. (2012). Effects of neonicotinoid seed treatments on soybean aphid and its natural enemies. *Journal of Pest Science*, 85 (1): 125-132.
- Sequeira, R., et Dixon, A. F. G. (1997). Population dynamics of tree-dwelling aphids: the importance of seasonality and time scale. *Ecology*, 78 (8): 2603-2610.
- Shannon, C., et Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana: University of Illinois Press .
- Shea, K., et Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17 (4): 170-176.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- Stachowicz, J. J., Fried, H., Osman, R. W. et Whitlatch, R. B. (2002). Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology*, 83 (9): 2575-2590.
- Statistique Canada. (2012). Tableau 001-0010 - Estimation de la superficie, du rendement, de la production et du prix moyen à la ferme des principales grandes cultures, en unités métriques. *CANSIM (base de données)*. Récupéré de <<http://www5.statcan.gc.ca/cansim/a26?lang=fra&id=10010>>.
- (2015). Estimations des principales grandes cultures basées sur des modèles, 31 août 2015. 3 p. Ottawa. Récupéré de <<http://www.statcan.gc.ca/daily-quotidien/150917/dq150917c-fra.htm>>.

- Stoner, K. J. L., et Joern, A. (2004). Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecological Applications*, 14 (5): 1306-1320.
- Sutherland, J. P., Sullivan, M. S. et Poppy, G. M. (2001). Distribution and abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, 3 (1): 57-64.
- Syngenta (2011). Guide des semences 2011. Un réel pas en avant en matière d'innovation. St-Pie (Québec) Canada. Syngenta Semences Canada, Inc.
- Taki, H., Maeto, K., Okabe, K. et Haruyama, N. (2013). Influences of the seminatural and natural matrix surrounding crop fields on aphid presence and aphid predator abundance within a complex landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 179: 87-93.
- Tamburini, G., De Simone, S., Sigura, M., Boscutti, F. et Marini, L. (2016). Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control. *Journal of Applied Ecology*, 53: 233-241.
- Taylor, L. R., Woiwod, I. P. et Taylor, R. A. J. (1979). The migratory ambit of the hop aphid and its significance in aphid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 48 (3): 955-972.
- Thies, C., Roschewitz, I. et Tschardtke, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272 (1559): 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. et Tschardtke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101 (1): 18-25.
- Thies, C., et Tschardtke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285 (5429): 893-895.
- Thomas, M. B., Wratten, S. D. et Sotherton, N. W. (1991). Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and emigration. *Journal of Applied Ecology*, 28 (3): 906-917.
- Tiehuan, H., Sihui, L., Jinfeng, C., Yongzuo, S., Fengxun, W. et Guangju, G. (2012). Control effects of different wavelengths of attracting lamps on soybean pest. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 31: 15259-15260.

- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Nouhuys, S. v. et Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43 (3): 294-309.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. et Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8 (8): 857-874.
- Van Den Berg, H., Ankasah, D., Muhammad, A., Rusli, R., Widayanto, H. A., Wirasto, H. B. et Yully, I. (1997). Evaluating the role of predation in population fluctuations of the soybean aphid *Aphis glycines* in farmer's fields in Indonesia. *Journal of Applied Ecology*, 34 (4): 971-984.
- van Rijn, P. C. J., Kooijman, J. et Wäckers, F. L. (2006). The impact of floral resources on syrphid performance and cabbage aphid biological control. *IOBC WPRS Bulletin*, 29 (6): 149-152.
- (2013). The contribution of floral resources and honeydew to the performance of predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Biological Control*, 67 (1): 32-38.
- Varenhorst, A. J., et O'Neal, M. E. (2012). The response of natural enemies to selective insecticides applied to soybean. *Environmental Entomology*, 41 (6): 1565-1574.
- Venette, R. C., et Ragsdale, D. W. (2004). Assessing the invasion by soybean aphid (Homoptera: Aphididae): Where will it end? *Annals of the Entomological Society of America*, 97 (2): 219-226.
- Venugopal, P. D., Coffey, P. L., Dively, G. P. et Lamp, W. O. (2014). Adjacent habitat influence on stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) densities and the associated damage at field corn and soybean edges. *PLoS ONE*, 9 (10).
- Veres, A., Petit, S., Conord, C. et Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166 (0): 110-117.
- Vermeij, G. J. (1996). An agenda for invasion biology. *Biological Conservation*, 78 (1-2): 3-9.
- Voegtlin, D. J., O'Neil, R. J. et Graves, W. R. (2004). Tests of suitability of overwintering hosts of *Aphis glycines*: Identification of a new host association

- with *Rhamnus alnifolia* L'Héritier. *Annals of the Entomological Society of America*, 97 (2): 233-234.
- Voegtlin, D. J., O'Neil, R. J., Graves, W. R., Lagos, D. et Yoo, H. J. S. (2005). Potential winter hosts of soybean aphid. *Annals of the Entomological Society of America*, 98 (5): 690-693.
- Vollhardt, I. M. G., Bianchi, F. J. J. A., Wäckers, F. L., Thies, C. et Tschardtke, T. (2010). Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control*, 53 (2): 204-213.
- Vollhardt, I. M. G., Tschardtke, T., Wäckers, F. L., Bianchi, F. J. J. A. et Thies, C. (2008). Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 126 (3-4): 289-292.
- Vu, V. H., Hong, S. I. et Kim, K. (2007). Selection of Entomopathogenic Fungi for Aphid Control. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 104 (6): 498-505.
- Wang, C. L., Siang, N. I., Chang, G. S. et Chu, H. F. (1962). Studies on the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura. *Acta Entomologica Sinica*, 11 (31-44).
- Wang, R. Y., Kritzman, A., Hershman, D. E. et Ghabrial, S. A. (2006). *Aphis glycines* as a vector of persistently and nonpersistently transmitted viruses and potential risks for soybean and other crops. *Plant Disease*, 90 (7): 920-926.
- Wang, Y., et Ba, F. (1998). Study on the optimum control of soybean aphid. *Acta Phytomycológica Sinica*, 25: 151-155.
- Wang, Z., Wu, J., Shang, H. et Cheng, J. (2011). Landscape connectivity shapes the spread pattern of the rice water weevil: A case study from Zhejiang, China. *Environmental Management*, 47 (2): 254-262.
- Weaver, J. E., Conway, T. M. et Fortin, M.-J. (2012). An invasive species' relationship with environmental variables changes across multiple spatial scales. *Landscape Ecology*, 27 (9): 1351-1362.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö. et Granqvist, A. (2003). Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 12 (7): 1335-1355.
- Welsman, J. A., Bahlai, C. A., Sears, M. K. et Schaafsma, A. W. (2007). Decline of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) egg populations from autumn to

- spring on the primary host, *Rhamnus cathartica*. *Environmental Entomology*, 36 (3): 541-548.
- Wermelinger, B., Wyniger, D. et Forster, B. (2008). First records of an invasive bug in Europe: *Halyomorpha halys* Stål (Heteroptera: Pentatomidae), a new pest on woody ornamentals and fruit trees? *Bulletin de la Société entomologique suisse*, 81 (1/2): 1-8.
- Whitley, D. C., Ford, M. G. et Livingstone, D. J. (2000). Unsupervised forward selection: A method for eliminating redundant variables. *Journal of Chemical Information and Computer Sciences*, 40 (5): 1160-1168.
- Whitney, K. S., Meehan, T. D., Kucharik, C. J., Zhu, J., Townsend, P., Hamilton, K. et Gratton, C. (2016). Explicit modeling of abiotic and landscape factors reveals precipitation and forests associated with aphid abundance. *Ecological Applications*.
- Wilby, A., Villareal, S. C., Lan, L. P., Heong, K. L. et Thomas, M. B. (2005). Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Entomology*, 30 (5): 497-501.
- Williamson, M. (1996). A framework for the study of invasions. Dans *Biological Invasions*, 1-26. London, UK: Chapman & Hall.
- Wissinger, S. A. (1997). Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control un annual crop systems. *Biological Control*, 10: 4-15.
- With, K. A. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, 16 (5): 1192-1203.
- Woltz, J. M., Isaacs, R. et Landis, D. A. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 152: 40-49.
- Woltz, J. M., et Landis, D. A. (2013). Coccinellid immigration to infested host patches influences suppression of *Aphis glycines* in soybean. *Biological Control*, 64 (3): 330-337.
- Woltz, M. J., et Landis, D. A. (2014). Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4):341-349.

- Wu, Z., Schenk-Hamlin, D., Zhan, W., Ragsdale, D. W. et Heimpel, G. E. (2004). The soybean aphid in China: A historical review. *Annals of the Entomological Society of America*, 97 (2): 209-218.
- Wyckhuys, K. A. G., et Heimpel, G. E. (2007). Response of the soybean aphid parasitoid *Binodoxys communis* to olfactory cues from target and non-target host-plant complexes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123 (2): 149-158.
- Wyckhuys, K. A. G., Stone, L., Desneux, N., Hoelmer, K. A., Hopper, K. R. et Heimpel, G. E. (2008). Parasitism of the soybean aphid, *Aphis glycines* by *Binodoxys communis*: The role of aphid defensive behaviour and parasitoid reproductive performance. *Bulletin of Entomological Research*, 98 (4): 361-370.
- Xue, Y., Bahlai, C. A., Frewin, A., Sears, M. K., Schaafsma, A. W. et Hallett, R. H. (2009). Predation by *Coccinella septempunctata* and *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 38 (3): 708-714.
- Yoo, H. J. S., et O'Neil, R. J. (2009). Temporal relationships between the generalist predator, *Orius insidiosus*, and its two major prey in soybean. *Biological Control*, 48 (2): 168-180.
- Yorke, A. F., et Metaxas, A. (2012). Relative importance of kelps and fucoids as substrata of the invasive epiphytic bryozoan *Membranipora membranacea* in Nova Scotia, Canada. *Aquatic Biology*, 16 (1): 17-30.
- Zaller, J. G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C. et Frank, T. (2008). Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 9 (6): 682-690.
- Zappalà, L., Bernardo, U., Biondi, A., Cocco, A., Deliperi, S., Delrio, G., Giorgini, M., Pedata, P., Rapisarda, C., Tropea Garzia, G. et Siscaro, G. (2012). Recruitment of native parasitoids by the exotic pest *Tuta absoluta* in southern Italy. *Bulletin of Insectology*, 65 (1): 51-61.
- Zaviezo, T., Grez, A. A., Estades, C. F. et Pérez, A. (2006). Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecological Entomology*, 31 (6): 646-656.

- Zhai, B., Cheng, J., Huang, E., Shang, H., Zheng, X., Wu, J., Fang, Y., Xia, W. et Lü, X. (1997). Population dynamics of rice water weevil in double rice cropping area of Zhejiang province, China. *Scientia Agricultura Sinica*, 30 (6): 23-29.
- Zhang, W., et Swinton, S. M. (2009). Incorporating natural enemies in an economic threshold for dynamically optimal pest management. *Ecological Modelling*, 220 (9–10): 1315-1324.
- Zhang, Y., Wu, K., Wyckhuys, K. A. G. et Heimpel, G. E. (2009). Trade-offs between flight and fecundity in the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 102 (1): 133-138.
- Zhao, Z. H., Hui, C., Hardev, S., Ouyang, F., Dong, Z. et Ge, F. (2014). Responses of cereal aphids and their parasitic wasps to landscape complexity. *Journal of Economic Entomology*, 107 (2): 630-637.
- Zhu, M., Radcliffe, E. B., Ragsdale, D. W., MacRae, I. V. et Seeley, M. W. (2006). Low-level jet streams associated with spring aphid migration and current season spread of potato viruses in the U.S. northern Great Plains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138 (1-4): 192-202.