

Université de Montréal

**Effets de la vibration (bruit blanc) sur la colonisation de *Capsicum annuum* et le succès
reproducteur du puceron vert du pêcher *Myzus persicae***

Par

Natali Demers

Département de sciences biologiques, Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de maîtrise
en sciences biologiques

Avril 2024

© Natali Demers, 2024

Université de Montréal
Département de sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

**Effets de la vibration (bruit blanc) sur la colonisation de *Capsicum annuum* et le succès
reproducteur du puceron vert du pêcher *Myzus persicae***

Présenté par

Natali Demers

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes

Colin Favret
Président-rapporteur

Jacques Brodeur
Directeur de recherche

Jean-Philippe Parent
Codirecteur

Maxime Lefebvre
Membre du jury

Résumé

La biotrémologie est l'étude de la vibration du substrat (ex. végétal) et de ses effets sur les animaux. En protection des cultures, la vibration du substrat s'utilise à la fois pour dépister les insectes ravageurs de culture et réduire leurs populations. Dans cette étude, nous avons évalué les effets de la vibration du substrat végétal sur l'acceptation de la plante hôte, la rétention, la fécondité et les comportements en période de mue du puceron vert du pêcher *Myzus persicae*, ravageur important des cultures notamment dans les serres de poivrons.

Des vibrateurs ont été utilisés en laboratoire pour vibrer le substrat végétal en continu et à une même intensité de 24 h à 48 h. La vibration a réduit l'acceptation des plants vibrés par les pucerons ailés (-75%), comparativement aux plants témoins. Elle a également réduit la rétention des adultes, ailés et aptères (-33 à -46%, respectivement) et de leurs juvéniles (-50 à -65%, respectivement). Ces effets réducteurs ont augmenté avec la durée d'exposition vibrationnelle. Le traitement vibrationnel a eu également comme conséquence de réduire la fécondité des femelles aptères (réduction de 39% des juvéniles:adulte), après exposition au traitement. Les comportements de mobilité ont été plus longs avant la mue, alors que ceux d'alimentation ont été plus courts avant et après la mue chez les juvéniles soumis aux vibrations. La vibration induit un rejet de la plante hôte, réduit la fécondité et altère l'alimentation. La vibration du substrat se profile comme une méthode de lutte mécanique potentielle contre *M. persicae*.

Mots-clés : Écologie comportementale, entomologie, biotrémologie, vibration du substrat, puceron ailé, aptère, sélection de l'hôte, rétention, fécondité.

Abstract

Biotremology is the study of substrate-bone vibrations (e.g. via plants) and its effects on animals. In crop protection, substrate-borne vibrations are used both to detect crop pests and to reduce their populations. In this study, we evaluated the effects of plant substrate-borne vibrations on host plant acceptance, retention, fecundity and behaviour during the molting period of the green peach aphid *Myzus persicae*, a major crop pest particularly in bell peppers in greenhouses.

Shakers were used in the laboratory to vibrate the plant substrate continuously and at the same intensity from 24 h to 48 h. Vibrations reduced the acceptance of vibrated plants by alate aphids (-75%), compared with control plants. It also reduced the retention of adults, both alate and apterous (-33 to -46%, respectively) and their juveniles (-50 to -65%, respectively). These reducing effects increased with the duration of vibrational exposure. Vibrational treatment also resulted in reduced fecundity of apterous females (reduction of 39% of the juveniles: adult), after exposure to treatment. Mobility behaviours were longer before molting, while feeding behaviours were shorter before and after molting for vibration-treated juveniles. Substrate-borne vibrations induce rejection of the host plant, reduces fecundity and alters feeding. Substrate-borne vibration is emerging as a potential mechanical control method against *M. persicae*.

Keywords : Behavioral ecology, entomology, biotremology, substrate-borne vibration, alate aphid, apterous, host selection, retention, fecundity.

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract	4
Table des matières	5
Liste des tableaux.....	8
Liste des figures.....	9
Liste des sigles et abréviations.....	12
Remerciements	14
Chapitre 1 – Introduction	16
Chapitre 2 – Revue de littérature.....	20
Biotrémologie.....	20
Rôles de la vibration du substrat.....	21
Application en lutte intégrée	24
Description et importance des modèles biologiques	29
Pucerons et <i>Myzus persicae</i>	29
Cycle de vie et reproduction	30
Polymorphisme alaire	32
Dispersion.....	34
Mobilité	35
Sélection de l'hôte.....	36
Alimentation.....	37
Plante hôte	37
Objectifs et hypothèses.....	40

Chapitre 3 – Effects of substrate-borne vibration on host acceptance and retention of alate and apterous aphids <i>Myzus persicae</i>	43
Abstract	43
Introduction.....	44
Materials and methods	45
Rearing of <i>Myzus persicae</i>	45
Experimental setup	46
Experiment 1: Effect of substrate-borne vibration on host acceptance by alate aphids	46
Experiment 2: Effect of substrate-borne vibration on aphid retention.....	47
Data analysis.....	47
Results	48
Experiment 1: Effect of substrate-borne vibration on host acceptance by alate aphids	48
Experiment 2: Effect of substrate-borne vibration on aphid retention.....	50
Discussion	54
Acknowledgments	56
Chapitre 4 – No bad vibes: Effects of substrate-borne vibration on the behaviour and fecundity of the green peach aphid <i>Myzus persicae</i>	57
Abstract	57
Introduction.....	58
Materials and methods	60
Rearing of <i>Myzus persicae</i>	60
Experimental setup	60
Experiment 1: Effects of substrate-borne vibration on feeding and mobility behaviours of nymphs.....	61
Experiment 2: Effects of substrate-borne vibration on fecundity in Petri dishes	65

Experiment 3: Residual effects of plant-borne vibration on adult aphids.....	66
Data analysis.....	66
Results	67
Experiment 1: Effects of substrate-borne vibration on feeding and mobility behaviours of nymphs	67
Experiment 2: Effects of substrate-borne vibration on fecundity in Petri dishes	73
Experiment 3: Residual effects of plant-borne vibration on adult aphids.....	77
Discussion.....	78
Acknowledgments.....	81
Supplementary Material	82
Chapitre 5 – Discussion générale	83
Retour sur les objectifs et les résultats	83
Limites expérimentales et direction futures	84
Références bibliographiques.....	87

Liste des tableaux

Table 4.1 *Myzus persicae* feeding and mobility events and states recorded.....64

Liste des figures

Figure 1.1 Ligne du temps retraçant l'apparition et l'efficacité (en vert) des différentes classes d'insecticides ainsi que le développement graduel de la résistance (en rouge) chez le puceron vert du pêcher <i>Myzus persicae</i> . Adaptée de Bass <i>et al.</i> (2014).....	17
Figure 1.2 Diagramme illustrant les composantes de la mise en œuvre de la gestion intégrée des ravageurs de cultures. Tirée de MAPAQ (2011).....	19
Figure 2.1 Approche générale de l'élaboration d'une méthode d'exploitation de l'effet comportemental des vibrations mécaniques. Ce processus commence par l'identification des effets naturels des stimuli vibratoires. Le stimulus est enregistré à l'aide d'un équipement acoustique approprié (des vibromètres laser ou des microphones de contact sont généralement utilisés) et analysé afin de déterminer ses principales caractéristiques (amplitude, fréquence, modulation, etc.). Des stimuli complexes peuvent être directement utilisés, ou des modèles de vibration plus simples présentant les caractéristiques nécessaires peuvent être générés artificiellement. La reproduction sur la surface cible se fait à l'aide de transducteurs électromécaniques (ex. vibreurs) qui font vibrer la surface cible; cette vibration est ensuite transmise aux organismes cibles, chez lesquels elle provoque un effet comportemental. Figure et légende (traduites) adaptées de Polajnar <i>et al.</i> (2015).	26
Figure 2.2 A Ponte de pucerons difformes <i>Myzus persicae</i> , B juvénile de stade un normalement formé et C juvénile de stade un difforme ne déployant pas ses appendices. Photos de Demers, N.	28
Figure 2.3 Coupe transversale d'une femelle parthénogénétique vivipare avec ses deux ovarioles en parallèle, chacun comportant des oocytes ou embryons à des stades développementaux embryonnaires différents. Adaptée de Ogawa et Miura (2014).	31
Figure 2.4 A Vieil (gauche) et jeune (droite) adultes ailés <i>Myzus persicae</i> , B juvénile de stade quatre (N4) alatoïde avec fourreaux alaires et C adulte hybride entre un aptère et un ailé. Photos de Demers, N.....	33

Figure 2.5 Exemples de dommages causés par <i>Myzus persicae</i> s'alimentant sur des plants de poivrons; A flétrissement des feuilles; B dépôts de déjections sur les feuilles pouvant réduire la photosynthèse. Photos de Demers, N.	40
Figure 3.1 Boxplots showing the number of <i>Myzus persicae</i> aphids A alate adults and B nymphs, on control (C) or vibrated (V) plants, 30 min (adults) and 24 h (adults and nymphs) after the introduction of alate adults into a test cage with two plants. The dot is an outlier, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs)	49
Figure 3.2 Boxplots showing the number of <i>Myzus persicae</i> aphids A adults (apterous or alate) and B nymphs (from apterous or alate mothers), on control (C) and vibrated (V) plants, 24 h and 48 h after the placement of adults on the plant. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs)	52
Figure 3.3 Boxplots showing the nymph:adult ratio (from apterous or alate mothers), on control (C) or vibrated (V) plants, 24 h and 48 h after the placement of adults on the plant. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, * $p<0.05$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs)	53
Figure 4.1 Experimental set-up for Petri dish substrate-borne vibrational treatments A to measure the impact on the fecundity of alate and apterous mothers (4 th instar/adults), during and post exposition, B modified to assess the impact on the behaviours of <i>Myzus persicae</i> nymphs	62
Figure 4.2 Markings on nymphs of <i>Myzus persicae</i> A first, second and third instars on the legs and B fourth instars on the abdomen for individual behaviour monitoring.	63
Figure 4.3 Boxplots showing the number of duration (min) and frequency of the A feeding, B probing and C mobility recorded 3 h prior and 3 h after the D molting of nymphs of <i>Myzus persicae</i> in control (C) and vibrated (V) Petri dishes. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, * $p<0.05$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs)	72
Figure 4.4 Boxplots showing the nymph:adult ratio (during the treatment) and the number of nymphs per adult (post exposition) of <i>Myzus persicae</i> , from adult exposed since the 4th instar (A	

and B) or the adult stage (C and D) and from apterous (A and C) or alate morph (B and D), on control (C) or vibrated (V) Petri dishes, 24 h and 48 h during the test, on the right column, and 24 h (+24 h) and 48 h (+48 h) post exposition, on the left column. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, regarding the treatment factor (GLMMs).	76
Figure 4.5 Boxplots showing the number of nymphs per mother of <i>Myzus persicae</i> , being from A the apterous or B alate morph, on control (C) and vibrated (V) pepper plant during 48 h, monitored 24 h (+ 24 h) and 48 h (+ 48 h) post exposition in Petri dishes. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs).	78
Figure 4.6 Boxplots showing the frequency of mobility recorded 3 h prior the molting of nymphs of <i>Myzus persicae</i> in control and vibrated Petri dishes. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, * $p<0.05$, regarding the developmental stage factor (GLMMs).	82

Liste des sigles et abréviations

AAC - Agriculture et Agroalimentaire Canada

C - *Control*

CABI - Centre for Agriculture and Bioscience International

COP15 - 15^e Conférence des Parties

CO₂ - Dioxyde de carbone

cm - centimètre

et al. - et collaborateurs

GLMM – *Generalized Linear Mixed Model*

Hz - Hertz

km - kilomètre

m - mètre

MAPAQ - Ministère de l’Agriculture, des Pêcheries et de l’Alimentation du Québec

min - minute

OPs - Organophosphorés

p – Probabilité (p-value)

PAD - Plan pour l’Agriculture Durable 2020-2030

V – *Vibrational treatment*

« L'univers engendre la complexité. La complexité engendre l'efficacité. Mais l'efficacité n'engendre pas nécessairement le sens. Elle peut aussi conduire au non-sens. »

- Hubert Reeves

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier Jean-Philippe Parent, directeur de recherche et chercheur à Agriculture et Agroalimentaire Canada (AAC), première personne à m'initier à la recherche en entomologie comportementale durant un stage au baccalauréat et à m'en partager sa passion contagieuse. Mille mercis à Jacques Brodeur, directeur de recherche et chercheur à l'Institut de recherche en biologie végétale (IRBV), pour ses précieux conseils tout le long de ma formation. Merci à Julien Saguez, chercheur au Centre de recherche sur les grains (CÉROM), pour m'avoir donné l'opportunité de me développer en tant qu'entomologiste durant un second stage avec des projets et collègues dynamiques, entretenant davantage ma passion pour l'entomologie. Je remercie Paul K. Abram, chercheur à AAC, pour son implication et toute l'aide apportée dans la réalisation de ce projet. Je remercie également les réviseurs Colin Favret et Maxime Lefebvre pour les améliorations ajoutées au mémoire.

Je souhaite remercier les entomologistes des laboratoires d'AAC, de l'IRBV et de l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA) avec qui j'ai eu la chance d'échanger tout le long de mon parcours en entomologie et qui m'ont notamment généreusement offert leur temps et leur conseil dans la préparation de mes présentations. Ces personnes, assistant.es de recherche, étudiant.es-chercheurs et chercheur.es, ont su me guider avec bienveillance et m'inspirer par leurs propres réalisations en recherche. Un merci spécial à tous les étudiants.es stagiaires du centre de recherche de Saint-Jean-sur-Richelieu d'AAC qui m'ont aidé à différentes étapes de ma maîtrise. Merci à Josiane Vaillancourt, technicienne au laboratoire d'entomologie d'AAC, pour sa présence et sa contribution aux manipulations expérimentales, ainsi qu'à Benoît Lacasse et sa grande ingéniosité dans la conception des dispositifs expérimentaux.

Je remercie les personnes qui me sont les plus chères. Merci à mes ami.es pour leur précieuse compagnie et leur encouragement. Je remercie mes parents, Medalit et Guy, pour leur support durant mon parcours académique et pour qui les mots me manquent. Merci à ma grande sœur Juliette, qui me rappelle ce qui est essentiel chaque moment passé en sa présence, ainsi

qu'à mon frère jumeau Julien qui est pour moi le plus bel exemple de résilience et sur qui je peux toujours compter. Merci à Victor, avec qui je partage ma vie, pour m'avoir soutenu indéfectiblement à chaque moment, triste comme heureux, pour fêter mes réussites en chemin et toujours nourrir mes aspirations. Je vous dois tous énormément.

Chapitre 1 – Introduction

Au Canada, la production de légumes de serre constitue l'industrie à la croissance la plus rapide dans le secteur de l'horticulture (AAC, 2021). Plusieurs facteurs peuvent toutefois limiter la production de fruits et légumes en serre tels que des conditions abiotiques, des maladies ainsi que des insectes et acariens. Dans la culture du poivron en serres en Ontario et en Colombie-Britannique, les deux principales provinces productrices, le puceron vert du pêcher (*Myzus persicae*), le tétranyque à deux points (*Tetranychus urticae*) et le thrips des petits fruits (*Frankliniella occidentalis*) sont les espèces qui exercent le plus de pression sur cette culture (AAC, 2021). Hautement polyphage, le puceron vert du pêcher cause des dommages à plus de 120 espèces de plantes en s'alimentant de la sève (CABI, 2013). Il représente également un vecteur de plus de 100 espèces de virus s'attaquant aux plantes (Blackman et Eastop, 2017). Ses répercussions font de lui le puceron entraînant le plus de dommages économiques à l'échelle internationale (Bass *et al.*, 2014; van Emden et Harrington, 2017). Parmi les moyens de lutte aux ravageurs mis en œuvre, on retrouve notamment le lâcher d'agents de lutte biologique et l'application localisée de pesticides. Les enjeux découlant de l'utilisation d'insecticides dans la gestion des insectes et des acariens sont multiples. Parmi ceux-ci, les délais d'innocuité après traitement, les dangers pour la santé des travailleurs et les risques de développement de résistance s'avèrent des problématiques inhérentes à l'application de produits antiparasitaires (Carvalho, 2006; Mota-Sánchez et Wise, 2019).

L'utilisation récurrente d'insecticides a mené au développement de résistance chez les espèces exposées. Le puceron vert du pêcher a développé une résistance face à plusieurs classes d'insecticides (Fig. 1.1), dont les néonicotinoïdes, les organophosphorés (OPs) et les pyréthrinoïdes, faisant de cette espèce un modèle d'étude majeur de l'évolution de la résistance aux insecticides (Anthon, 1955; Bass *et al.*, 2014; Devonshire *et al.*, 1998; Mota-Sánchez et Wise, 2019). Cette résistance s'exprime au travers de différents mécanismes biochimiques et physiologiques, mais aussi comportementaux dans le cas des pyréthrinoïdes et des

néonicotinoïdes. Les pucerons qui s'éloignent des feuilles traitées via la marche ou le vol en sont un exemple (Fray *et al.*, 2014; Rice *et al.*, 1983).

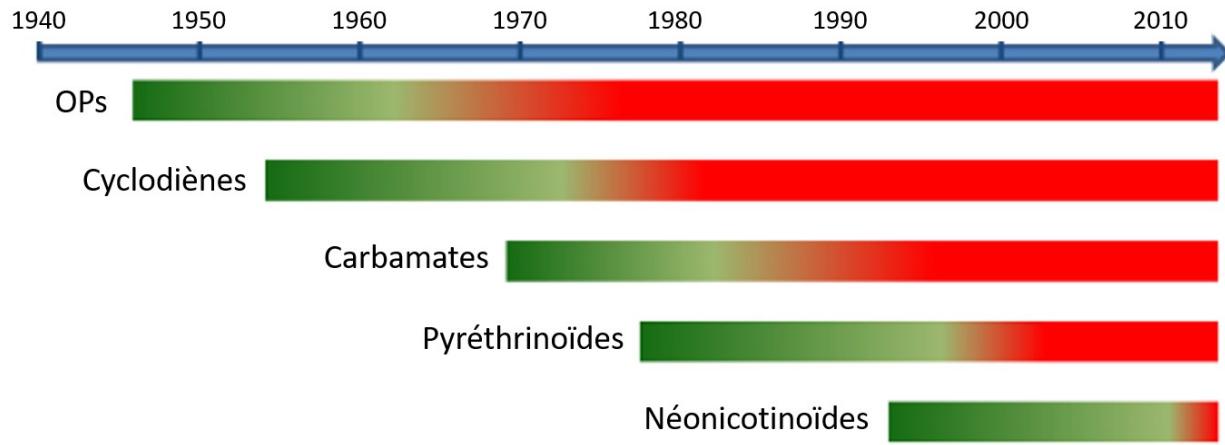


Figure 1.1 Ligne du temps retracant l'apparition et l'efficacité (en vert) des différentes classes d'insecticides ainsi que le développement graduel de la résistance (en rouge) chez le puceron vert du pêcher *Myzus persicae*. Adaptée de Bass *et al.* (2014).

Il existe un intérêt tangible pour le développement et l'amélioration de méthodes de contrôle efficaces des populations de ravageurs, afin de les maintenir sous un seuil économique viable tout en minimisant les effets négatifs sur l'environnement et la santé humaine. Les consommateurs et les gouvernements provincial et fédéral souhaitent clairement l'adoption de pratiques agricoles plus durables. En effet, un sondage réalisé auprès de la population québécoise révèle que les citoyens préfèrent encourager financièrement les agriculteurs dans leurs pratiques visant la réduction des pesticides comparativement à d'autres mesures agroenvironnementales (Lévesque *et al.*, 2021). Le gouvernement provincial québécois formule dans son Plan pour l'Agriculture Durable 2020-2030 (PAD) comme objectif premier la réduction de l'usage de pesticides (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, 2023). Toutefois, le plus récent rapport du bilan des ventes de pesticides au Québec démontre une stagnation plutôt qu'une baisse des ventes pour le secteur agricole (Cameron, 2023; Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques,

de la Faune et des Parcs, 2023). Pour parvenir aux objectifs du PAD, tel que la réduction de 500 000 kilogrammes de pesticides de synthèse vendus, le Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ) a créé le Programme d'appui en agroenvironnement, appelé Prime-Vert, composé d'aides financières pour encourager les agriculteurs et agricultrices à adopter des pratiques plus respectueuses de l'environnement (MAPAQ, 2024). Parmi les axes d'interventions soutenus financièrement par le programme québécois se retrouve la diminution des risques liés à l'usage des pesticides pour réduire les problématiques de qualité de l'eau et des sols, ainsi que la diminution des risques portant atteinte à la diversité biologique et à la santé humaine. D'autre part, le Canada s'est engagé, au cours de la Conférence des Nations Unies sur la biodiversité de Montréal en 2022 (COP15) à réduire de moitié « le risque global lié aux pesticides » (cible 7) d'ici 2030 (Programme des Nations Unies pour l'environnement, 2022). Bien que cette cible ne vise pas spécifiquement une réduction de la vente ou de l'usage des pesticides, l'engagement du gouvernement canadien témoigne à tout le moins d'une conscience de l'importance de l'enjeu des pesticides pour les citoyens canadiens.

La lutte intégrée est une solution alternative proposée par des entomologistes observant les effets des insecticides sur des communautés d'insectes non ciblés et le développement de résistance chez ceux ciblés, et dont le concept prend forme à partir de 1959 (Stern *et al.*, 1959). Il s'agit d'une stratégie consistant à utiliser un ensemble de techniques disponibles et compatibles entre elles pour maintenir les populations d'un ravageur sous un seuil économiquement viable, tout en minimisant le recours aux pesticides de synthèses (Dent *et al.*, 1995). Cette approche interdisciplinaire peut par exemple se traduire par l'utilisation combinée de composantes comme la biosurveilliance jumelée à la rotation de cultures, l'application de méthodes de lutte biologique, comme l'introduction d'ennemis naturels, et l'adoption de méthodes de lutte physique, telle que la disposition de filets sur les cultures (Fig. 1.2). La méthode de lutte physique au cœur de ce projet de maîtrise, la vibration du substrat, s'inscrit précisément dans ce contexte. Plus précisément, l'objectif consiste à évaluer l'efficacité de la vibration du substrat végétal comme méthode de lutte mécanique originale pour le contrôle du puceron vert du pêcher, afin de réduire le processus de colonisation de la plante hôte et la reproduction de l'insecte.

LES COMPOSANTES DE LA MISE EN ŒUVRE DE LA GESTION INTÉGRÉE DES ENNEMIS DES CULTURES

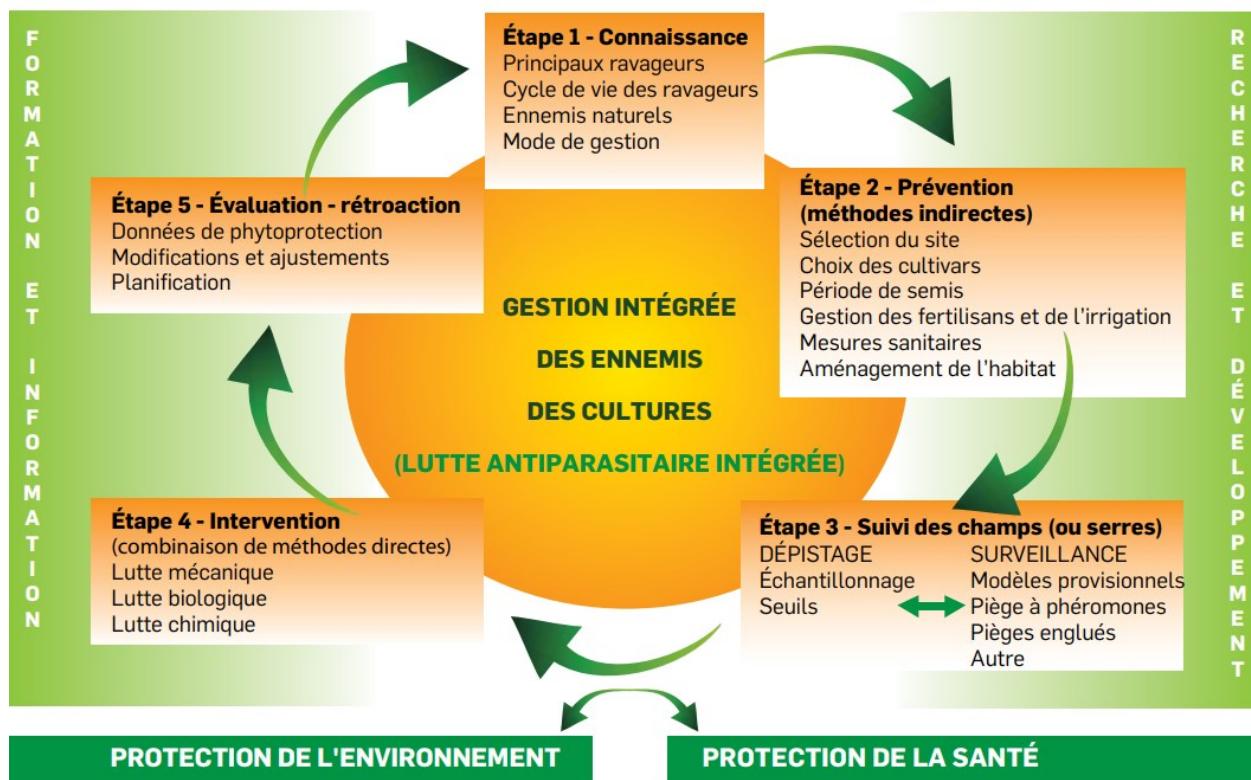


Figure 1.2 Diagramme illustrant les composantes de la mise en œuvre de la gestion intégrée des ravageurs de cultures. Tirée de MAPAQ (2011).

Chapitre 2 – Revue de littérature

Biotrémologie

À l'origine, les insectes ne percevaient pas les signaux sonores, mais uniquement les signaux vibrationnels provenant d'une surface (Blieck, s. d.; Grimaldi et Engel, 2005). Au fil de l'évolution, l'habileté sensorielle restreinte à la perception tactile des vibrations transmises par le substrat s'est transformée jusqu'à rendre possible l'audition des vibrations aériennes, et donc sonores (Cocroft et Rodriguez, 2005). Cette capacité aurait été sélectionnée principalement pour faciliter la communication intraspécifique, puis aurait cooptée rendant possible la détection auditive des ennemis naturels (Grimaldi et Engel, 2005; Hoy *et al.*, 1989). Le mode de communication par la vibration du substrat est d'ailleurs utilisé davantage que la vibration aérienne, soit chez approximativement 200 000 espèces d'insectes au sein de 18 des 26 ordres d'insectes - comparativement à six ordres pour la vibration aérienne (Cocroft et Rodriguez, 2005; Virant-Doberlet *et al.*, 2023).

Plusieurs facteurs influencent la réception de la vibration chez l'insecte, tels que la sensibilité intrinsèque de l'insecte récepteur, la distance, les variables environnementales et les caractéristiques physiques du son (Bennet-Clark, 1970; Römer et Tautz, 1992). Ces dernières incluent notamment, la fréquence, la forme de l'onde et l'intensité du signal émis (amplitude). Par exemple, un signal peut être aigu (fréquence), sinusoïdal (forme) et fort (amplitude). Le médium a également une incidence sur la portée du signal. Le médium qui propage les ondes sonores est davantage homogène, constitué de gaz ou de liquide (Attenborough et van Renterghem, 2021). Dans le cas des signaux vibrationnels via le substrat, le médium transmettant les ondes peut être par exemple une plante ou une toile d'araignée (Michelsen *et al.*, 1982). L'hétérogénéité du médium transmettant la vibration du substrat influence sa réception, ce qui ajoute une complexité méthodologique aux études réalisées en biotrémologie, comparativement à la bioacoustique (Elias et Mason, 2014).

La biotrémologie se décrit comme l'étude de la vibration du substrat et de ses effets sur les animaux. La définition du terme biotrémologie, introduit en 2016 par Hill et Wessel dans un

primer du journal *Current Biology*, a contribué à l'émergence grandissante de cette discipline scientifique (Hill et Wessel, 2016). Contrairement à la bioacoustique, la biotrématologie se consacre exclusivement aux animaux percevant la vibration par d'autres organes que ceux spécialisés pour la réception de la vibration aérienne fonctionnant par détection des changements de pression (Hill et Wessel, 2016).

Chez les insectes, la vibration du substrat peut être produite par trémulation, percussion, stridulation ou encore, mais plus rarement, par tymbalation (Virant-Doberlet *et al.*, 2023). Dans le cas de la trémulation, utilisée par près de 70% des familles signalant par vibration du substrat, il s'agit de vibrations produites par secousses du corps, sans qu'il y ait toutefois d'impact du corps avec le substrat (Strauß *et al.*, 2021; Virant-Doberlet *et al.*, 2023). La punaise brune *Euschistus heros* (Hemiptera: Pentatomidae) fait ainsi trembler ses pattes tout en les gardant sur le substrat végétal lorsqu'elle génère des signaux vibrationnels durant la recherche de partenaire (Kavčič *et al.*, 2013). À l'inverse, la percussion, produite chez près de 40% des familles signalant par le substrat, réfère aux frappes de parties du corps non spécialisées avec le substrat. Lorsque des parties spécialisées sont utilisées, il s'agit alors de stridulation (Virant-Doberlet *et al.*, 2023). La tymbalation est quant à elle générée par contraction des segments abdominaux et n'est utilisée que chez les Hémiptères (Virant-Doberlet *et al.*, 2023). Divers mécanorécepteurs détectent la vibration du substrat, dont les sensilles campaniformes, pileuses et scolopidiales (chordotonaux) (Virant-Doberlet *et al.*, 2023). La vibration du substrat est généralement perçue chez les arthropodes par deux organes chordotonaux, l'organe sous-génuels et l'organe fémoral chordotonal situés dans chacune des pattes (Virant-Doberlet et Cokl, 2004). D'autres organes peuvent aussi accomplir cette fonction lorsqu'en contact avec le substrat, dont les organes de Johnston situés dans les antennes (Jeram et Cokl, 1996). Toutefois, l'OSG constitue l'organe le plus spécialisé et sensible dans la détection de la vibration du substrat (Strauß *et al.*, 2021).

Rôles de la vibration du substrat

Divers comportements nécessitent la production ou la perception de la vibration du substrat chez les insectes. Ils sont pour la plupart utilisés dans les comportements sexuels, agonistiques (interactions agressives entre individus servant principalement à repousser ou

intimider) et sociaux. Dans une moindre mesure, ils sont aussi utilisés pour la défense du territoire, la recherche de nourriture et le mutualisme, c'est-à-dire une interaction interspécifique bénéfique aux deux espèces concernées (Bronstein, 1994; Virant-Doberlet *et al.*, 2023). Chez certaines espèces comme les larves de hannetons *Melolontha melolontha* et *M. hippocastani* (Coleoptera: Scarabaeidae) ou encore chez les larves de lucane cerf-volant *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae) qui stridulent, le rôle de la vibration demeure inconnu (Görres et Chesmore, 2019; Roberts et Wickings, 2022). Cependant, les signaux vibrationnels sont le plus souvent générés dans un contexte de reproduction (appels, parades nuptiales, postcopulation) (Virant-Doberlet *et al.*, 2023).

La vibration du substrat sert par exemple à l'attraction de partenaires chez la mouche *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), chez qui l'abdomen du mâle génère des vibrations dans le substrat par trémulation qui induisent une immobilité des femelles à proximité, facilitant l'accouplement (McKelvey *et al.*, 2021). Cette vibration du substrat est perçue uniquement par des organes chordotonaux situés dans les tibias et fémurs chez l'espèce, et non pas par les organes sous-génuels (Shanbhag *et al.*, 1992), tout comme pour l'ensemble des Diptères et des Coléoptères (Lakes-Harlan et Strauß, 2014). Chez la cicadelle *Aphrodes makarovi* (Hemiptera: Cicadellidae), la vibration du substrat sert également à l'appel de partenaires. Le mâle qui signale initie un duo vibrationnel avec une femelle réceptive, permettant au mâle de la localiser. On sait par exemple que des signaux vibrationnels de courtes durées par la femelle résultent en une durée de recherche de partenaire plus longue (Kuhelj *et al.*, 2016).

Le bourdon *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) génère des vibrations grâce à des mouvements rapides de ses ailes afin de dissuader l'entrée d'un prédateur dans son nid (Kirchner et Röschard, 1999). Les stridulations produites par la fourmi mangeuse de termites *Megaponera analis* (Formicidae: Ponerinae) qui possède un puissant dard pour se défendre serviraient également à l'aposématisme. En laboratoire, elles sont générées à des niveaux élevés de CO₂, suggérant une réponse d'avertissement face à l'arrivée de prédateurs dans le nid (Hölldobler *et al.*, 1994).

La fauille lignée *Drepana arcuata* (Lepidoptera: Drepanidae) est un papillon dont la chenille se trouve dans les abris de soie qu'elle confectionne dans les feuilles de bouleaux ou d'aulnes. À l'approche d'un conspécifique, la chenille occupant déjà l'abri perçoit la vibration accidentelle du visiteur sans avoir à être associée à d'autres signaux (ex. olfactifs ou visuels). Elle cesse de s'alimenter avant de générer en retour des signaux vibrationnels d'avertissement dans une interaction de compétition intraspécifique induisant le départ de l'intrus (Guedes *et al.*, 2012; Yack *et al.*, 2001).

La vibration du substrat peut aussi favoriser la coopération chez les insectes. C'est notamment le cas des soldats termites *Coptotermes acinaciformis* (Isoptera: Rhinotermitidae) qui frappent de leurs têtes le substrat, notamment lorsqu'une brèche mécanique se fait dans le nid, ce qui entraîne la dispersion et la fuite des individus de la colonie (Inta *et al.*, 2009).

La production et la détection de la vibration du substrat peuvent également servir à localiser une proie ou un ennemi naturel. Elle sert à détecter la présence de proies chez la punaise *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) qui, dans un test de choix en laboratoire, se dirige davantage vers des tiges vibrées reproduisant les vibrations de l'herbivorie des larves *Plathypena scabra* (Lepidoptera: Erebidae) dont elle se nourrit, que celles immobiles (Pfannenstiel *et al.*, 1995). La vibration du substrat peut servir tant chez le parasite que chez l'hôte. C'est le cas du parasitoïde *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera: Eulophidae) qui peut détecter la présence de son hôte, la mineuse des feuilles tachetées *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), par les vibrations du substrat qu'elle génère. Inversement, en présence d'enregistrements vibrationnels du parasitoïde en laboratoire, les larves mobiles de l'hôte s'immobilisent, ce qui les rend plus difficilement repérables par le parasitoïde (Cole, 1959; Djemai *et al.*, 2001).

La vibration du substrat contribue également à entretenir des relations mutualistes interspécifiques telles que chez la chenille du papillon *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riodininae) qui génère, via des papilles vibratoires, des appels attirant les fourmis qui la protègent des ennemis naturels en contrepartie des sécrétions qu'elle produit et dont les fourmis s'alimentent. Lorsque l'organe vibratoire était retiré en laboratoire, les fourmis gardaient significativement moins

fréquemment les chenilles. Cet organe, régénéré à la mue suivante, coïncidait avec le retour de garde des fourmis (DeVries, 1990). Un second exemple du rôle de la vibration du substrat dans une interaction mutualiste est celui de la fourmi *Crematogaster mimosae* (Hymenoptera: Formicidae), qui détecte les vibrations produites par l'herbivorie de mammifères et attaque ces derniers pour protéger sa plante hôte l'acacia *Acacia zanzibarica* (Fabales: Fabaceae) (Hager et Krausa, 2019).

Application en lutte intégrée

La vibration du substrat étant impliquée dans plusieurs comportements majeurs comme la recherche de partenaire, ceux d'agressions, de détection des proies et dans l'évitement des ennemis naturels, elle possède le potentiel de perturber les insectes qui en font usage et d'être ainsi exploitée comme méthode de lutte physique contre les insectes ravageurs (Morley *et al.*, 2014; Raboin et Elias, 2019).

Dans le cas de la vibration aérienne (sonore) qui est utilisée chez les insectes majoritairement pour la communication intraspécifique et la détection des appels d'écholocalisation produits par les chauves-souris, des études décrivent des effets répulsifs des ultrasons (fréquences spécifiques) sur les insectes (Goepfert et Henning, 2016). Forrest *et al.* (1995) ont démontré que le scarabée *Euetheola humilis* (Coleoptera: Scarabaeidae) répond par une phonotaxie négative (un éloignement), lorsqu'exposé aux ultrasons d'une chauve-souris d'une espèce qui la capture généralement grâce à l'écholocalisation. Divers auteurs ont également quantifié l'incidence de la musique (fréquences spécifiques artificielles) sur la physiologie, le comportement et le bien-être des animaux, révélant des impacts positifs comme négatifs variant selon l'espèce et le genre musical (Alworth et Buerkle, 2013). Barton *et al.* (2018) ont par exemple évalué les impacts de la musique dans un système tritrophique composé de coccinelles asiatiques *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), de pucerons du soja *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) et de plants de soja *Glycine max* (Fabales: Fabaceae). Leurs résultats révèlent que certains types de musique, comme le *rock and roll*, n'avaient pas d'effet sur les pucerons et la plante directement, mais engendraient une augmentation du nombre de pucerons, par une réduction de l'efficacité de la prédation par les coccinelles. Des études ont

également été conduites en utilisant un son composé de bruit blanc, soit un mélange de toutes les fréquences audibles à une même puissance (fréquences non spécifiques), pour évaluer sur les animaux exclusivement les effets du son attribuables à l'intensité sonore (Mancini, 2003). Il a notamment été observé que le conocéphale à ailes courtes *Conocephalus brevipennis* (Tettigoniidae: Conocephalinae) lors d'appels de conspécifiques, voyait sa phonotaxie affectée lorsque soumis à du bruit blanc d'une intensité couvrant de 2 décibels la communication intraspécifique (Bailey et Winston, 1986). On peut conclure de cette étude que le bruit ambiant, soit les fréquences non spécifiques, peut modifier le comportement et perturber les insectes.

Dans le cas de la vibration du substrat appliquée comme méthode de contrôle des insectes ravageurs, les études concernent pour la plupart des applications en biosurveillance (dépistage), son potentiel d'action pour attirer les insectes jusqu'à des pièges ou son effet perturbateur sur les comportements d'accouplement (Polajnar *et al.*, 2015).

En biosurveillance, la vibration du substrat générée par les insectes ravageurs peut se détecter de manière automatisée par des instruments spécialisés. C'est notamment le cas dans des grains entreposés, avec des taux de détection allant jusqu'à un à deux adultes par kilogramme de grains dans le cas de la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Chrysomellidae) (Mankin *et al.*, 2021). On peut aussi dépister le charançon du riz *Sitophilus oryzae* (Coleoptera: Curculionidae) par l'entremise des vibrations du substrat produites par l'alimentation et les déplacements de ses larves et adultes (500 à 1500 Hz) (Pittendrigh *et al.*, 1997). De même, les vibrations du substrat produites par les larves du charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* (Coleoptera: Curculionidae), entre 1 400 et 2 600 Hz, offrent aux producteurs une technique non invasive de détection des infestations (Vinatier et Vinatier, 2013).

Dans l'application de la vibration du substrat comme méthode de lutte contre les ravageurs attirant les insectes jusqu'à des pièges, on utilise par exemple des enregistrements d'appels vibrationnels (Fig. 2.1) de femelles de punaise marbrée *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae), un ravageur de cultures. Ces enregistrements induisent une attraction vers la source des signaux de 50% des mâles de cette espèce, qui s'y dirigent et y restent plusieurs minutes (Mazzoni *et al.*, 2017). Bien que ces résultats obtenus sur des plants de haricots en pot

n'ont pas encore été confirmés en champ, les auteurs soulignent l'intérêt de son application en champ. En laboratoire, la vibration du substrat par des fréquences spécifiques artificielles perturbait la reproduction de la punaise brune néotropicale *Euchistus heros* (Hemiptera: Pentatomidae), important insecte ravageur du soja, qui utilise des signaux chimiques et vibrationnels durant la recherche de partenaire. Les résultats obtenus par l'utilisation de vibrateurs fixés à la tige de plant de soja, générant des appels d'une amplitude similaire à celle de la punaise, indiquaient une réduction de la copulation de 94 à 100% (Laumann *et al.*, 2018).

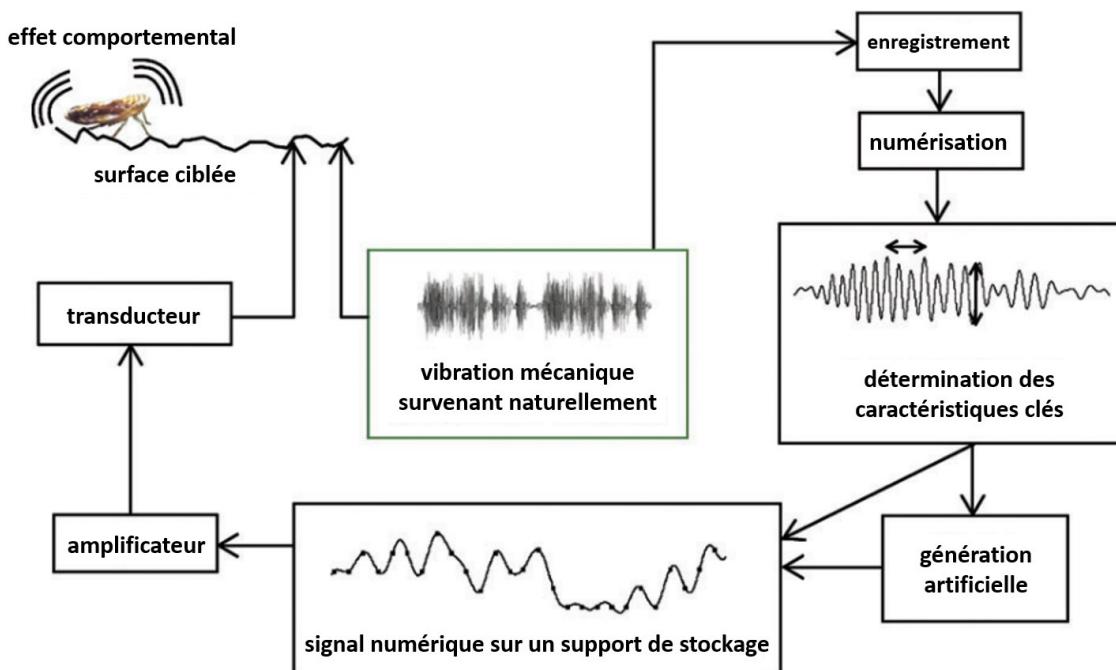


Figure 2.1 Approche générale de l'élaboration d'une méthode d'exploitation de l'effet comportemental des vibrations mécaniques. Ce processus commence par l'identification des effets naturels des stimuli vibratoires. Le stimulus est enregistré à l'aide d'un équipement acoustique approprié (des vibromètres laser ou des microphones de contact sont généralement utilisés) et analysé afin de déterminer ses principales caractéristiques (amplitude, fréquence, modulation, etc.). Des stimuli complexes peuvent être directement utilisés, ou des modèles de vibration plus simples présentant les caractéristiques nécessaires peuvent être générés artificiellement. La reproduction sur la surface cible se fait à l'aide de transducteurs électromécaniques (ex. vibrateurs) qui font vibrer la surface cible; cette vibration est ensuite

transmise aux organismes cibles, chez lesquels elle provoque un effet comportemental. Figure et légende (traduites) adaptées de Polajnar *et al.* (2015).

À plus large échelle sur des plants de tomates en serres, Yanagisawa *et al.* (2021) ont démontré l'efficacité de la vibration spécifique (100 Hz) du substrat pour diminuer les densités d'aleurodes des serres *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae), en utilisant des fréquences induisant des réponses de sursaut chez les insectes (Kishi et Takanashi, 2019; Tsubaki *et al.*, 2014). La vibration du substrat entraînait une réduction de 40% des juvéniles. Sekine *et al.* (2023) ont également démontré que la vibration du substrat à 300 Hz réduisait légèrement les nombres d'aleurodes, qui communiquent par signaux vibrationnels sexuels (250 et 375 Hz) (Kanmiya, 2006). Un exemple de perturbation de l'accouplement par la vibration du substrat appliqué en champ est celui de cicadelles *Scaphoideus titanus* (Hemiptera: Cicadellidae), ravageur dans la vigne (Mazzoni, 2019). Par des vibreurs disposés sur le système de tuteurage utilisant des enregistrements masquant ceux produits par les mâles, on observait une diminution de la copulation de 90% après 24 h (Mazzoni, 2019; Mazzoni *et al.*, 2009). Cette technologie vibrationnelle est depuis commercialisée (Agro electronics, s. d.).

Faire vibrer des plants pour en déloger les insectes ravageurs n'est pas une idée nouvelle. Dès 1870, des producteurs de fruits secouaient les arbres en frappant leur tronc à l'aide d'un *Curculio catcher*, une brouette munie d'un parapluie inversé, pour déloger et récolter les charançons américains du prunier *Conotrachelus nenuphar* (Coleoptera : Curculionidae) (Chapman, 1938). Les entomologistes utilisent également communément le battage et le secouage des plantes (vibrations non-spécifiques, manuelles) pour déloger les insectes des plantes et les échantillonner à des fins de détection et de collecte (Clement *et al.*, 2000). À notre connaissance seule l'étude de Parent *et al.* (2022) a investigué l'effet de la vibration du substrat composée de fréquences non spécifiques (bruit blanc) sur des insectes ravageurs; le bruit blanc étant utilisé contre des insectes qui ne communiquent pas à l'aide de vibrations du substrat. L'expérience de Parent *et al.* (2022) utilisait ce bruit afin de couvrir le plus de fréquences possible pour réduire les possibilités d'exclure une fréquence induisant une réponse (J.-P. Parent,

communication personnelle, 21 mars 2024) et portait sur trois espèces de pucerons : *Acyrthosiphon pisum*, *Aulacorthum solani* et *M. persicae* (Hemiptera: Aphididae). Une vibration non-spécifique et continue pendant 24 h d'un plant de poivron relié à un vibreur (transducteur vibrant avec du bruit blanc) délogeait jusqu'à 65% des pucerons adultes (Parent *et al.*, 2022). Des travaux en cours indiquent également que:

- 1) Cet effet répulsif augmente avec la durée du traitement (J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.).
- 2) La vibration du substrat combinée à une augmentation de la température (24 vs. 28°C) diminuent la fécondité des mères aptères de *M. persicae* et engendre également la production de juvéniles malformés (jusqu'à 33,3%) (Fig. 2.2) (Demers *et al.*, 2021).
- 3) Certains juvéniles de *M. persicae* soumis à un traitement de vibration de 7 jours décédaient lors de la mue (J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.).

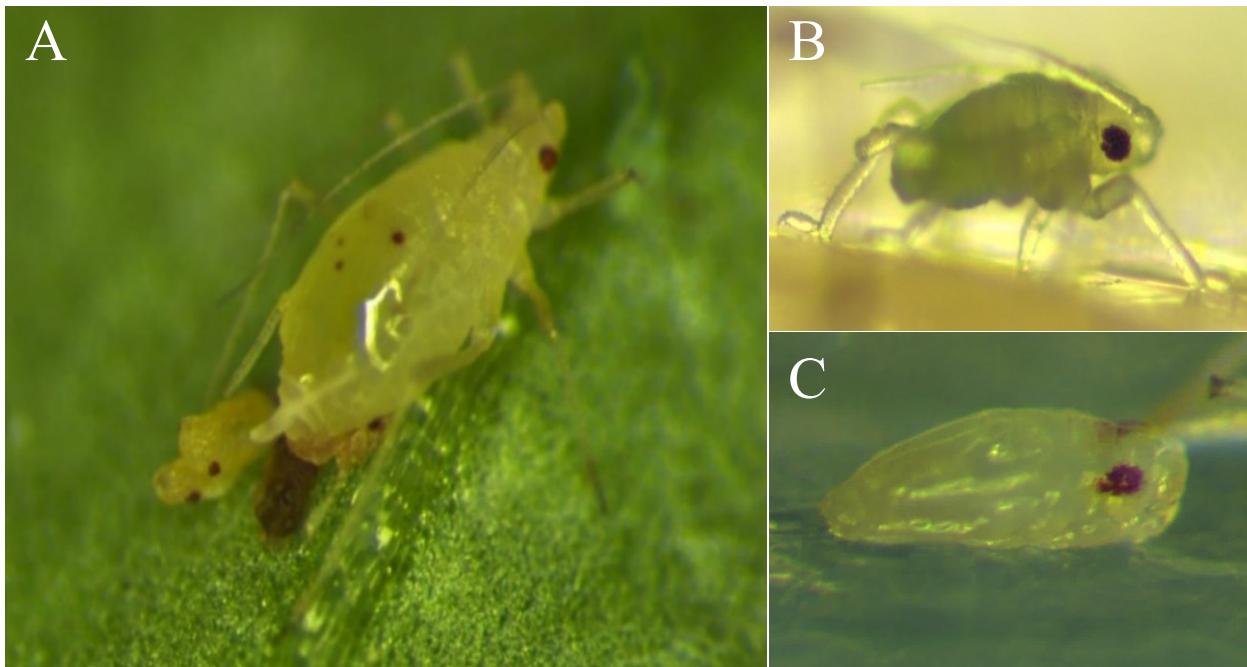


Figure 2.2 **A** Ponte de pucerons difformes *Myzus persicae*, **B** juvénile de stade un normalement formé et **C** juvénile de stade un difforme ne déployant pas ses appendices. Photos de Demers, N.

- 4) L'effet du temps d'installation sur le plant, c'est-à-dire le temps alloué au puceron sur le plant avant que celui-ci ne vibre, indique que l'effet répulsif de la vibration décroît avec l'augmentation de la durée d'installation préalable au traitement (J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.)

Cela suggère;

- 1) Qu'il y a un avantage à utiliser la vibration du substrat de manière préventive, avant même que les pucerons aient le temps de s'installer sur le plant.
- 2) Qu'il est possible que la mue, qui nécessite de retirer ses stylets et de les réintroduire dans les tissus de la plante par la suite, amplifie l'effet répulsif de la vibration.

Plusieurs questions restent en suspens au regard des données publiées et des données préliminaires obtenues jusqu'à présent. Notamment l'incidence de la vibration du substrat sur la colonisation de la plante hôte par les pucerons ailés, la fécondité des juvéniles de pucerons ailés de *M. persicae* ainsi que les effets de la vibration du substrat au moment de la mue sur les comportements de mobilité et d'alimentation des juvéniles, tous à ce jour jamais évalués.

Description et importance des modèles biologiques

Pucerons et *Myzus persicae*

Sur les 5 000 espèces de pucerons décrites à ce jour, 10% colonisent des plantes hôtes d'intérêt agricole, tel que le fait *M. persicae* (Blackman et Eastop, 2000). Les pucerons excrètent du miellat (liquide sucré et collant) sur les feuilles qui réduit la photosynthèse et sur lequel peut se développer un champignon noir, communément appelé fumagine (Hanafi, 2000). Le miellat peut aussi se retrouver sur les fruits et ainsi les rendre impropre à la vente (Koppert, s. d.). La salive des pucerons peut entraîner des déformations chez les fruits ainsi que des décolorations (Turpeau-Ait Ighil *et al.* 2011). Le contrôle des populations de pucerons se fait actuellement majoritairement par l'utilisation de pesticides de synthèse (Wu et Song, 2007). Leur surutilisation

a élevé *M. persicae* au rang des arthropodes ravageurs les plus résistants aux insecticides, classé 3^e dans le monde, en fonction notamment du nombre de molécules dont la résistance a été documentée chez l'espèce (Sparks *et al.*, 2021).

Cosmopolite (Blackman et Eastop, 2000), le puceron vert du pêcher *M. persicae* (Hemiptera: Aphididae) se retrouve plus abondamment en Amérique du Nord, en Europe et en Asie (van Emden *et al.*, 1969). Il s'attaque à une grande variété d'hôtes, incluant des fruits et légumes cultivés en serres et en champ, dont il réduit le rendement par l'alimentation et la transmission de maladies (Payton Miller et Rebek, 2018; van Lenteren et Woets, 1988). On le retrouve par exemple dans le navet, la carotte, le concombre, le radis, le chou-fleur, le pois, la pomme de terre, la tomate et le poivron (Blackman et Eastop, 2000). Ses dommages peuvent engendrer des pertes économiques considérables pour les producteurs. Dans la culture de tomates au Brésil, le virus du jaunissement de la pomme de terre (*potato yellowing virus*, PYV), transmis majoritairement par *M. persicae*, peut entraîner des pertes estimées à près de 85% de la production totale (Pinheiro *et al.*, 2013). Les virus transmis par *M. persicae* sont qualifiés de persistants, semi-persistants ou non-persistants. Les virus persistants et semi-persistants nécessitent un certain temps d'alimentation sur un hôte infecté pour que le vecteur puisse l'acquérir et le transmettre. Les virus non persistants (ex. le PYV) peuvent l'être très rapidement, certains en quelques secondes durant les coups de sondes dans la plante effectués par le puceron cherchant à la goûter pour s'en alimenter (Nault, 1997). Les maladies peuvent causer divers dommages tels que l'avortement et la nécrose des fruits, le flétrissement des feuilles ainsi que la défoliation (Ali *et al.*, 2023). La gravité des dommages dépend du cultivar, des conditions environnementales ainsi que du moment de l'infestation par *M. persicae* (Sidauruk et Sipayung, 2018).

Cycle de vie et reproduction

L'hôte primaire de *M. persicae* dans l'est de l'Amérique du Nord est le prunier noir *Prunus nigra* (Shands *et al.*, 1969). À l'automne dans les climats froids, la diminution de la photopériode et de la température stimule chez la femelle le développement de femelles gynopares ailées. Ces

femelles ailées retournent sur l'hôte primaire où elles donnent naissance à des femelles ovipares dont les phéromones attirent les mâles, donnant lieu à des reproductions sexuées (Capinera, 2001). La ponte des œufs (stade diapausant) se fait de quatre à 13 jours après la copulation et permet à l'espèce de survivre à l'hiver des climats froids (Capinera, 2001). Au printemps, les œufs de *M. persicae* éclosent sur l'hôte primaire et se développent en femelles fondatrices, ces dernières produisant une seconde génération sur le pêcher par parthénogénèse. Cette deuxième génération en produit une troisième, généralement en haute densité de congénères, constituée d'ailés qui se dispersent à la recherche d'hôtes secondaires.

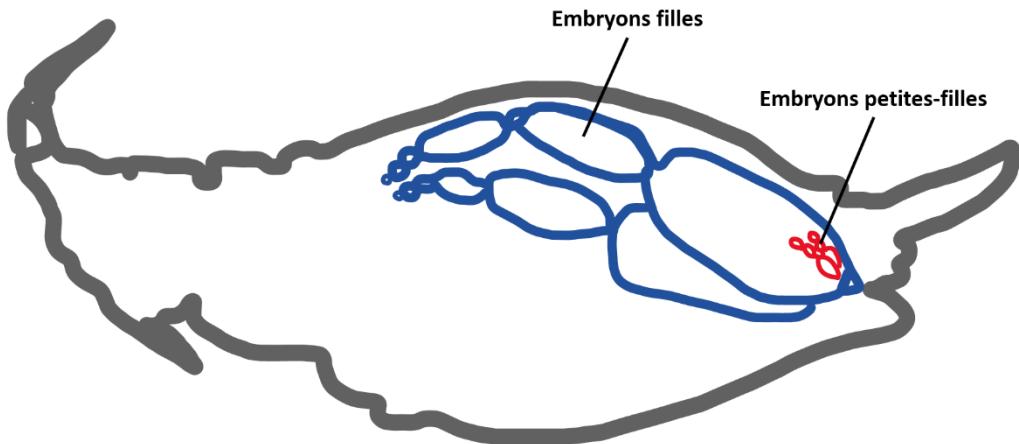


Figure 2.3 Coupe transversale d'une femelle parthénogénétique vivipare avec ses deux ovarioles en parallèle, chacun comportant des oocytes ou embryons à des stades développementaux embryonnaires différents. Adaptée de Ogawa et Miura (2014).

Excepté sur l'hôte primaire à l'automne, les femelles de *M. persicae* se reproduisent par parthénogénèse, produisant des clones. Les pucerons sont bien connus pour leur capacité à rapidement atteindre de hautes densités populationnelles grâce à la présence d'individus se reproduisant de manière asexuée (parthénogénèse), leur taux rapide de développement, ainsi que leur taux de fécondité élevé (Moran, 1992; van Emden *et al.*, 1969). Les générations sont télescopiques (Fig. 2.3), ce qui signifie qu'elles débutent leur développement dans l'abdomen de leur grand-mère (Kindlmann et Dixon, 1989). Des taux de populations élevés sont rapidement

atteints, un individu pouvant, théoriquement, produire près de 600 milliards de descendants à l'échelle d'une seule saison, en fonction des conditions (Marshall, 2006). Ces femelles parthénogénétiques vivipares mettent au monde des juvéniles déjà formés, c'est-à-dire similaires aux adultes excepté l'absence de cauda pointue au bout de l'abdomen, qui départage les juvéniles des adultes (Devi et Singh, 2007). Ces femelles possèdent deux ovarioles, chacun présentant six à sept embryons ou oocytes, dépendamment de la qualité de la diète, de la température et des dimensions du corps de la mère, se développant les uns à la suite des autres (Fig. 2.3) (Dixon, 1987; Miura *et al.*, 2003). Sur le poivron, le temps de développement des juvéniles de *M. persicae* varie de six à onze jours, selon le cultivar et leur taux de survie sur cette plante hôte est de 100% (La Rossa *et al.*, 2013).

Dans la littérature, on retrouve quelques articles faisant la mention de juvéniles malformés dès leur naissance et non viables, à l'aspect rappelant celui des limaces, tels qu'observés dans nos expériences préliminaires de 44 h de vibration continue à 28°C (Fig. 2.2). Plusieurs qualificatifs s'y réfèrent; *dwarf* (Mondor *et al.*, 2005), *spontaneously aborted eggs* ou *embryos* (Peña-Martínez *et al.*, 2018), *non viable larvae* ou *nymph* (Ganassi *et al.*, 2002; Nauen *et al.*, 2008), *aborted eggs* ou *embryos* (Crema, 1979; Ganassi *et al.*, 2002) et *deformed juveniles* (Jahan *et al.*, 2023). Ces observations ont été faites chez différentes espèces de puceron; *Schizaphis gramimum* (Ganassi *et al.*, 2002), *Megoura viciae* (Crema, 1979), *Melanaphis sacchari* (Peña-Martínez *et al.*, 2018), *A. pisum* (Jahan *et al.*, 2023) et *M. persicae* (Nauen *et al.*, 2008). Ces juvéniles ont notamment été observés à la suite d'exposition à l'insecticide spirotétramate (Nauen *et al.*, 2008) et, chez *A. pisum*, à une température de 27°C maintenue durant 14 jours (Jahan *et al.*, 2023). Leur petite taille (200-500 µm) et leur propension à tomber au sol rendent leur repérage difficile (Peña-Martínez *et al.*, 2018).

Polymorphisme alaire

La forme ailée est principalement impliquée dans les processus de migration automnale et printanière, de dispersion estivale et de sélection de l'hôte, alors que la forme aptère se spécialise dans la reproduction bien qu'elle puisse aussi reconnaître un hôte compatible (Blackman, 1990; Nikolakakis *et al.*, 2003). Le polymorphisme alaire s'exprime selon la photopériode et la température, lorsque les conditions environnementales se détériorent,

comme la qualité nutritive de l'hôte et l'augmentation de la densité d'individus de la colonie, afin de faciliter la colonisation de nouveaux habitats, voire l'exploitation de nouveaux hôtes (Müller *et al.*, 2001; Waloff *et al.*, 1983). Il se détermine à différents moments de la reproduction de la mère ou du développement des juvéniles selon l'espèce (Sutherland, 1969). Une forte densité de congénères avant et après la parturition entraînera la production d'individus ailés chez *M. persicae* par exemple (Brisson, 2010; Hu *et al.*, 2019). Les deux morphes diffèrent par leur fonction et comportement, les ailés étant plus mobiles et plus résistants aux situations de privation de nourriture (Xu *et al.*, 2012).

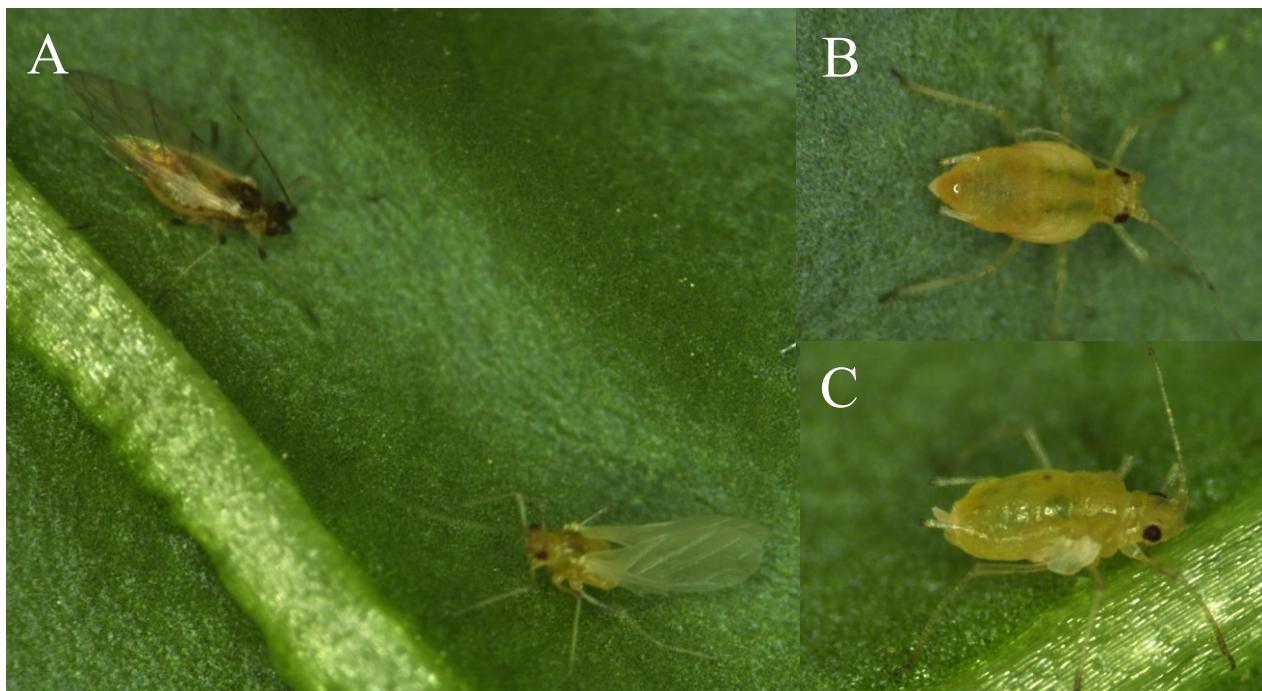


Figure 2.4 **A** Vieil (gauche) et jeune (droite) adultes ailés *Myzus persicae*, **B** juvénile de stade quatre (N4) alatoïde avec fourreaux alaires et **C** adulte hybride entre un aptère et un ailé. Photos de Demers, N.

Par ailleurs, les ailés, ayant davantage la capacité de retourner sur l'hôte quitté ou un nouvel hôte, sont aussi moindrement à risque de mourir par dessiccation que les aptères, en présence d'hôtes alternatifs (McAllister et Roitberg, 1987; Walters et Dixon, 1983; Xu *et al.*, 2012). Les pucerons ailés possèdent de plus grands yeux composés et des ocelles. Leur tête et abdomen sont aussi davantage sclérotisés. Les jeunes ailés sont facilement distinguables des plus vieux, étant beaucoup moins sclérotisés (Fig. 2.4). Ils possèdent également des antennes, une cauda

ainsi que des cornicules plus longues (Minks et Harrewijn, 1987). Le temps de développement varie aussi d'un morphe à l'autre, la majorité des ailés nécessitant un 24 h additionnel pour parvenir au stade adulte (Minks et Harrewijn, 1987; Shaw, 1970). Les pucerons ailés, pourvus de plus petites gonades, donnent naissance à moins de juvénile et de plus petite taille (Dixon, 1972; Dixon et Howard, 1986; Noda, 1959). Les juvéniles alatoïdes se distinguent aux stades trois et/ou quatre (précédant le stade adulte) par la présence de fourreaux alaires rappelant des épaulettes (Fig. 2.4B). Cependant, dans nos élevages à hautes densités d'individus (voir le chapitre 3, section Rearing of *Myzus persicae*), des juvéniles avec fourreaux alaires se développaient parfois en hybride ou intermorphes, c'est-à-dire un aptère avec vestiges de muscles alaires, phénomène peu documenté dans la littérature scientifique (Fig. 2.4C) (Blackman, 1975).

Dispersion

Volant maladroitement, la dispersion des ailés repose principalement sur les conditions météorologiques, telles que la direction et la vitesse des vents (Elton, 1925; Kring, 1972). Les ailes permettent d'initier le vol, puis la descente s'effectue en orientant le corps en direction du sol (Dixon et Mercer, 1983; Thomas *et al.*, 1977). La qualité de l'hôte et la privation de nourriture représentent les principaux facteurs initiant le vol (Hardie, 1996).

Deux types de vol s'observent, soit le vol directionnel de courte distance et le vol migratoire, plus passif (Johnson, 1954; Kring, 1972). Les déplacements sur de grandes distances (de quelques mètres à plusieurs milliers de kilomètres) s'effectuent majoritairement par les pucerons ailés migrants (alternants de plantes hôtes primaires à secondaires) à l'automne ou au printemps (Hardie, 1993). Ces vols migratoires peuvent durer de 2,5 h à 6,5 h, selon l'espèce et l'âge de l'individu (Loxdale *et al.*, 1993). Les ailés de *M. persicae* possèdent la capacité de se déplacer minimalement sur plusieurs mètres et potentiellement sur de bien plus grandes distances (90 m à >1 km) (Loxdale *et al.*, 1993; Pleydell *et al.*, 2018). Certains signaux visuels entraînent aussi une phototaxie positive chez les ailés, tels que la lumière (UV) au moment de l'envol (Kirchner *et al.*, 2005; Taylor, 1974), ainsi que certaines couleurs (orange, jaune, vert) plus que d'autres (rouge et bleue) (Döring, 2014; Kelber *et al.*, 2003). Lors des vols triviaux, vols de courtes distances, composés d'atterrissements et de coups de sondes répétés d'un plant à l'autre à la recherche d'un hôte convenable, la distance parcourue est généralement de 13 m (Nemecek,

1993). Lors de la dispersion, une faible proportion seulement des individus réussissent à localiser un hôte convenable, s'élevant par exemple à 0,6% dans le cas du puceron bicolore des céréales *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) (Dixon, 1971). À la suite de l'acceptation d'un hôte convenable, les muscles alaires se dégénèrent, rendant le vol impossible deux à trois jours plus tard, selon l'espèce (Broadbent, 1949; Johnson, 1957).

Mobilité

En général, la mobilité peut être augmentée par des perturbations biologiques ou physiques, telles qu'une forte densité de congénères, l'attaque d'un ennemi naturel, le vent ou les vibrations induites par la machinerie agricole (Hodgson, 1978; Hodgson, 1991). *Myzus persicae* peut également répondre aux perturbations par une dispersion, des coups de pied ou des secousses (Belluire *et al.*, 2011; Moiroux *et al.*, 2015). Un exemple de mobilité fréquemment observé est les individus qui s'éloignent de leurs exuvies après la mue, également la cible des attaques des parasitoïdes, s'en éloigner donne ainsi aux pucerons le temps de les éviter (Muratori *et al.*, 2008). Les pucerons aptères peuvent se déplacer sur de courtes distances par la marche ou en se laissant tomber. On sait par exemple qu'ils peuvent survivre environ 24 h hors d'une plante hôte et peuvent la repérer et la regagner à une certaine distance. Chez *M. persicae*, près de 12% des individus aptères relâchés à 180 cm de distance d'un plant hôte de pomme de terre avait la capacité de le trouver et de le coloniser (Alyokhin et Sewell, 2003). Les pucerons aptères (juvéniles et adultes aptères) se dispersent d'une feuille ou d'un plant à l'autre à une vitesse de « marche » de 5 à 20 cm par minute ou de « course » de 15 à 35 cm par minute, selon l'espèce (Hardie, 1994; Kennedy *et al.*, 1959; Robert, 1987). Les ailés comme les aptères sont cependant sédentaires la majorité de leur vie, s'alimentant en continu sur la plante hôte excepté notamment durant la mue chez les juvéniles ou lors de perturbations (ex. conditions météorologiques défavorables, présence d'ennemis naturels) (Belluire *et al.*, 2011). De surcroît, les pucerons ailés ont une période générale de 6 à 36 h avant de pouvoir utiliser leurs ailes (Johnson, 1954) et ne conservent la capacité de voler que pendant quelques jours (Haine, 1955; Liquido et Irwin, 1986).

Sélection de l'hôte

D'importantes pressions évolutives s'exercent sur le processus de sélection de l'hôte (Berlocher et Feder, 2002). Elle implique d'abord une reconnaissance des plantes convenables pour le développement et la reproduction. Des stimuli visuels et chimiques en phase de préatterrissage favorisent ainsi la sélection de surfaces de couleurs jaunes chez les pucerons ailés (Chapman *et al.*, 1981; Hardie, 1989; Hodgson et Elbakhiel, 1985; Kennedy *et al.*, 1961; Klingauf, 1987). Les pucerons localisent la plante hôte par détection des composés volatils en réagissant davantage à certains mélanges, dans le cas de *M. persicae* antérieurement à la phase d'alimentation (Bruce et Pickett, 2011; Margaritopoulos *et al.*, 2005; Pickett *et al.*, 1992). La discrimination de la plante hôte se fait ensuite en fonction de la surface végétale (caractéristiques chimiques ou physiques), tels que les trichomes ou les cires, puis selon la composition du phloème dont le puceron s'alimente (Dixon, 1998; Niemeyer, 1990; Powell *et al.*, 2006). Pour percevoir les caractéristiques chimiques et physiques, certaines espèces de pucerons possèdent des chimiorécepteurs situés sur les antennes, les pattes et le bout du rostre (Anderson et Bromley, 1987; Hashiba et Misawa, 1969).

La préférence d'un plant est exprimée par l'ensemble de comportements menant à l'accumulation d'une plus grande proportion d'insectes sur une plante comparativement à une autre (Singer, 2000). Les pucerons ailés quitteront moins fréquemment l'hôte préféré. La discrimination des hôtes s'effectue le plus souvent après l'insertion des stylets dans la feuille (Kennedy *et al.*, 1959; Kennedy et Booth, 1963; Powell et Hardie, 2000). À l'échelle de la plante, les pucerons préfèrent pour la plupart s'établir sous les jeunes feuilles (face abaxiale) (Kennedy, 1958; Kennedy et Booth, 1951; Webster, 2012).

Généralement, on considère qu'un hôte est accepté lorsqu'il y a ingestion accompagnée ou non de parturition dépendamment de l'espèce, la définition variant selon les auteurs (Schoonhoven *et al.*, 1998; Singer, 2000). Dans le cas du puceron, la parturition peut s'entamer avant même que l'ingestion du phloème se soit produite. Les coups de sondes précédant le contact avec le phloème stimulent la parturition. Ces insertions s'effectuent le plus souvent dès que le puceron entre en contact avec le plant (Margaritopoulos *et al.*, 2005). Ainsi, il arrive qu'en cas d'incompatibilité avec un hôte, des juvéniles naissent avant que la mère n'ait eu le temps de

procéder au rejet de l'hôte. Ces juvéniles, incapables d'ingérer le phloème à leur tour, risquent fortement de mourir (Powell *et al.*, 2006). Ainsi, l'hôte est accepté lorsqu'il y a une ingestion de phloème suivie d'une production de juvéniles viables, bien que ce deuxième indicateur peut ne pas s'avérer entièrement fiable pour juger de l'acceptabilité des pucerons.

Alimentation

L'alimentation du puceron est constituée d'une diète liquide qu'il ingère grâce à ses pièces buccales (stylets) de type piqueur-suceur (Auclair, 1963; Bradley, 1962). Généralement, il faut une minute à *M. persicae* pour parvenir à pénétrer les cellules épidermiques d'une plante hôte et jusqu'à cinq pour passer cette couche entière et parvenir au mésophylle (partie interne de la feuille) (Roberts, 1940; Sukhov, 1944). La durée nécessaire à *M. persicae* avant d'arriver au phloème varie selon la plante hôte, étant par exemple de cinq sur le tabac et de 15 min sur la betterave à sucre (Roberts, 1940). Les nutriments et l'eau alors consommés sont primordiaux pour les pucerons dans leur croissance, la mue ainsi que la reproduction (Auclair, 1959).

Plante hôte

Le poivron (*Capsicum annuum*) est une plante annuelle horticole appartenant à la famille des Solanaceae et originaire d'Amérique du Sud, ancestrale de Bolivie et du Pérou (MacNeish, 1964). On le cultive désormais dans presque tous les pays du monde (Gaye *et al.*, 1992; Turcotte, 2014). Au Canada, la valeur à la ferme de la production de poivrons en serres était estimée en 2020 à 512,4 millions de dollars (AAC, 2021). Le Québec produit l'équivalent de 1% de la superficie canadienne en production de poivrons en serres. Sa production totale en 2022 a rapporté à la province 7,1 millions de dollars en valeur à la ferme (Statistiques Canada, 2023). Les poivrons constituent une bonne source de vitamine C (acide ascorbique), E (α -tocopherol) et A (carotène) (FAO, 2024; Hervert-Hernández *et al.*, 2010). La Chine domine la production de piments en tant que légume et épice, avec 16 millions de tonnes produites en 2013 (FAO, 2024). Sa floraison débute un à deux mois après la transplantation, la récolte des fruits verts débute un mois plus tard, tandis que ceux jaunes/oranges/rouges sont récoltés deux semaines plus tard, pour une durée de trois mois (FAO, 2024). La couleur du poivron est généralement fonction du cultivar et

de la maturité du fruit, la chlorophylle étant dégradée et les caroténoïdes augmentant avec le temps, tous deux responsables des changements de coloration (Gómez-Ladrón de Guevara *et al.*, 1996; Turcotte, 2014). Ces fruits aux couleurs vives, davantage populaires chez les consommateurs, sont cultivés plus longtemps et par le fait même davantage à risque d'être endommagés, notamment par les maladies fongiques et les insectes ravageurs (Villaseñor-Aguilar *et al.*, 2020).

Au Canada, le puceron vert du pêcher *M. persicae*, un ravageur communément rencontré dans les cultures de poivrons, peut réduire le rendement et la qualité des fruits (AAC, 2021). *Myzus persicae* réduit aussi la photosynthèse des plants dont il s'alimente et favorise les maladies fongiques pouvant contaminer les fruits du poivron, en excrétant du miellat sur le plant par son anus, situé sous la cauda (Frantz *et al.*, 2004) (Fig. 2.5). Il exerce une forte pression sur les cultures de poivrons en serres, incluant au Québec (Maisonhaute *et al.*, 2019). Aucun cultivar résistant à *M. persicae* n'est disponible au Canada (Frantz *et al.*, 2004; AAC, 2021). On considère que le seuil économique d'intervention est atteint dès la présence de pucerons sur la tête des jeunes plants. Chez les plants plus vieux, ce seuil s'élève à cinq pucerons par feuilles dépistées (Réseau d'Avertissements Phytosanitaires, 2021; Surdek *et al.*, 2021).

La plupart des dommages causés le sont en raison de maladies transmises par *M. persicae*. En 2003, on estimait que 68 virus s'attaquaient à *C. annuum*, dont les principaux sont transmis par *M. persicae* (Kenyon *et al.*, 2014; Pernezny *et al.*, 2003). Leur nombre exact dans le poivron diffère selon l'étude, évalué notamment à 49 virus en 2010 par Hanssen *et al.* (2010), qui précisent que seuls 20 sont connus pour induire des dommages aux plants. Parmi les virus dans le poivron dont *M. persicae* est le vecteur au Canada, on retrouve le grand clade des virus Y de la patate (PVY), incluant le virus Y de la patate lui-même, présent partout où se cultive le poivron. Il cause le rabougrissement des plants, des déformations chez les fruits, ainsi que la nécrose des tiges et des fruits, selon la souche, le moment de l'infection, le cultivar et les conditions environnementales (Moury, 2010; Pernezny *et al.*, 2003). En Amérique du Nord dans le poivron, on peut également retrouver le *Pepper mottle virus* (PepMoV), le virus de la mosaïque alfalfa (*Alfamovirus, Bromoviridae*) (AMV) ainsi que le *Tobacco etch virus* (TEV) (Nelson et Wheeler, 1978).

Pour prévenir ou retarder la présence de virus provenant d'insectes vecteurs comme *M. persicae*, on applique notamment un insecticide sur les racines des semis, conserve les semis sous filets de petites mailles, retire tôt les plants infectés et ceux voisins, en plus d'utiliser des pièges collants pour dépister les ravageurs (Kenyon *et al.*, 2014; Loebenstein *et al.*, 1970). À ce titre, le recours à l'application d'insecticides dans le poivron est en augmentation, notamment pour combattre la présence de virus persistants, dont le temps d'inoculation et d'acquisition par l'insecte est plus long (Mariyono et Bhattacharai, 2009; Pandey *et al.*, 2010). Cependant, les insecticides sont pour la plupart inefficaces contre les virus non persistants, pouvant être inoculés par un puceron ailé visiteur avant même qu'il ne s'alimente du phloème, durant les coups de sondes dans les tissus de la plante (Pandey *et al.*, 2010). Pour contrôler les populations de *M. persicae* en serres, les producteurs ont communément recours aux agents de luttes biologiques (ennemis naturels) par exemple en introduisant des parasitoïdes, tel qu'*Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) (Fernandez et Nentwig, 1997; Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et des Affaires rurales de l'Ontario, 2006). Cette méthode de lutte est souvent appliquée de concert avec des insecticides lors la présence de foyers d'infestations (Réseau d'Avertissements Phytosanitaires, s. d.).

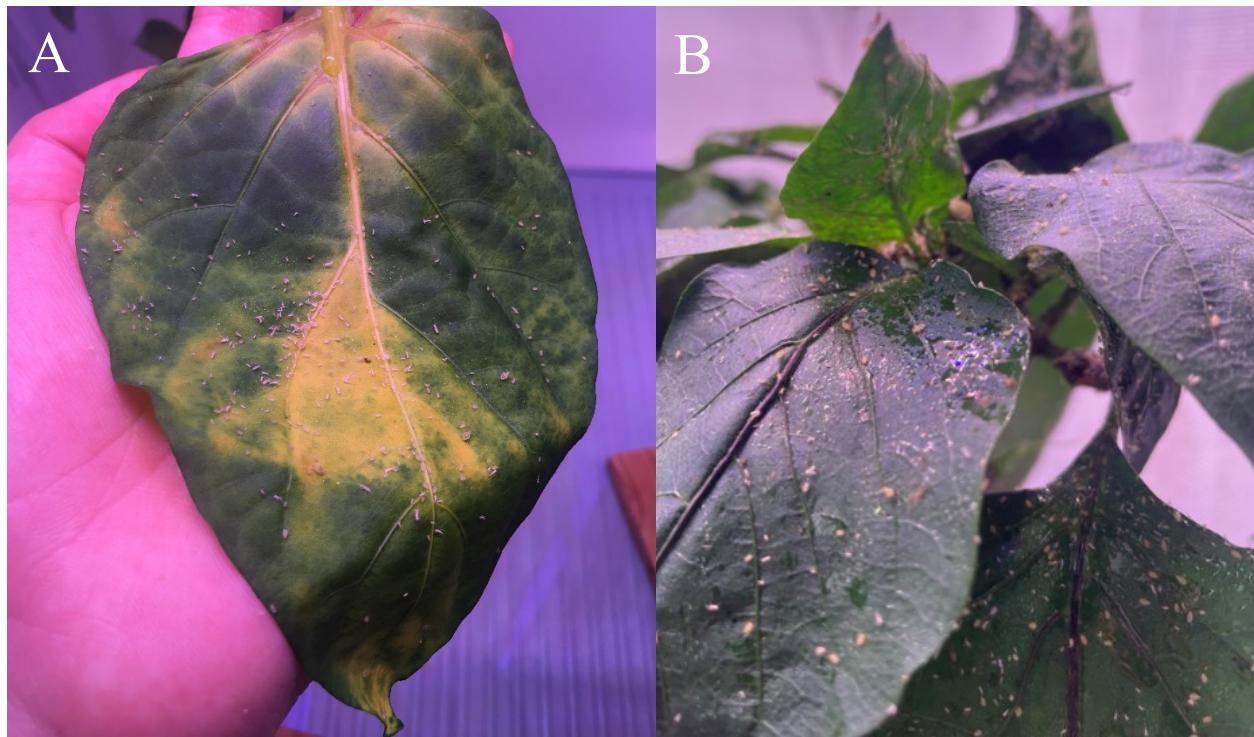


Figure 2.5 Exemples de dommages causés par *Myzus persicae* s'alimentant sur des plants de poivrons; **A** flétrissement des feuilles; **B** dépôts de déjections sur les feuilles pouvant réduire la photosynthèse. Photos de Demers, N.

Objectifs et hypothèses

Ce projet vise à explorer l'efficacité de l'utilisation de la vibration non spécifique (bruit blanc) du substrat (plant de poivron) comme méthode de lutte physique contre le puceron vert du pêcher *M. persicae*. La présente étude explore pour la première fois l'impact de la vibration du substrat sur l'acceptation de l'hôte des pucerons ailés, la fécondité et les comportements des juvéniles exposés à la vibration. Elle vise plus spécifiquement à quantifier:

- 1) les effets de la vibration non-spécifique (bruit blanc continu) du substrat et du temps d'exposition sur l'acceptation de la plante hôte lors du processus de sélection par les pucerons ailés de *M. persicae*, en test de choix (plant vibré ou statique);

- 2) l'effet de la vibration non-spécifique (bruit blanc continu) du substrat et du temps d'exposition sur la rétention des adultes aptères et ailés et de leurs juvéniles, en test de non-choix (un seul plant);
- 3) les effets pendant et après exposition de la vibration non-spécifique (bruit blanc continu) du substrat sur la fécondité des femelles ailées et aptères;
- 4) les effets de la vibration non-spécifique (bruit blanc continu) du substrat lors de la mue sur les comportements de mobilité et d'alimentation des juvéniles.

Sur la base des résultats antérieurs mettant en lumière l'effet répulsif de la vibration sur la rétention des pucerons aptères sur des plants de poivron vibrés ou non (Parent *et al.*, 2022; J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.);

Considérant que les ailés résistent davantage aux situations de stress, telle que la privation de nourriture, comparativement aux aptères (Walters et Dixon, 1983; Xu *et al.*, 2012);

Sachant que pour entamer la mue les juvéniles doivent extraire leurs stylets de la plante, puis s'y installer à nouveau, et que bénéficier d'un temps d'installation réduit l'efficacité du traitement vibrationnel (J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.), nous émettons les prédictions suivantes:

- 1) les pucerons ailés acceptent davantage une plante hôte (poivron) immobile à celle vibrée (vibration continue et non-spécifique composée de bruit blanc) ;
- 2) la période d'exposition à la vibration du substrat réduit l'acceptation d'une plante hôte vibrée par les pucerons ailés;
- 3) la rétention des adultes (ailés et aptères) et de leurs juvéniles sur un plant de poivron vibré durant 48 h est réduite, et ce davantage chez les adultes aptères que ceux ailés;
- 4) la fécondité des adultes exposés à la vibration durant 48 h est réduite, comparativement aux témoins statiques, et ce davantage chez les adultes aptères que ceux ailés;
- 5) l'effet réducteur de la vibration du substrat sur la fécondité des pucerons s'estompe graduellement en période post exposition au traitement vibrationnel;

- 6) les juvéniles exposés à la vibration durant 44 h sont plus mobiles (durée et/ou fréquence) et s'alimentent moins (durée et/ou fréquence) que les témoins.

Chapitre 3 – Effects of substrate-borne vibration on host acceptance and retention of alate and apterous aphids *Myzus persicae*

Targeted publication: Journal of Pest Science

Abstract

Substrate-borne vibrations are increasingly being studied to understand their production, detection, ecological consequences for animals, as well as a method of physical pest management. A previous experiment showed that non-specific substrate-borne vibrations applied to plants reduced aphid populations. In this study, we addressed the effects of these vibrations during 24 h and 48 h on host plant acceptance of alate aphids, the morph that is mainly responsible for transmitting viruses by seeking out and colonizing host plants, and retention of both alate and apterous morphs of the green peach aphid *Myzus persicae*. In a choice test, acceptance of vibrated host plants by alate adults and abundance of nymphs were reduced by 75% and 77%, respectively, compared to control (static) host plants after 24 h. In a non-choice test, apterous and alate adult retention were respectively 46% and 33% lower on vibrated plants than on static plants after 24 h. The repellent effects of substrate-borne vibration increased with the duration of exposure and were greater for nymphs of apterous mothers (-65%) than of alate mothers (-50%) after 48 h. Substrate-borne vibration reduced the nymph:adult ratios of both apterous and alate morphs at 48 h of exposure (-32% and -27%, respectively). We conclude that non-specific substrate-borne vibration could potentially be used as a preventive strategy to control the alate morph of *M. persicae* and as a curative strategy for both morphs.

Keywords : Biotremology, Behavioural manipulation, Physical pest control

Introduction

The use of substrate-borne vibrations as a physical control method against agriculturally important pests is not new (Chapman, 1938; Clement *et al.*, 2000). With the rise of the field of biotremology (Turchen *et al.*, 2022) and technological advances in vibration generation and detection, studies of substrate-borne vibration and its effects on animal behaviour are multiplying (Hill and Wessel, 2016). Applications may take the form of vibrational methods for detection or physical control of insect pests, which are beginning to be commercialized (Dosunmu *et al.*, 2014; Herrick and Mankin, 2012; Mazzoni *et al.*, 2019). Most of them exploit the ability of insects to communicate by substrate-borne vibrations (Mankin *et al.*, 2016; Mazzoni *et al.*, 2019; Strauß *et al.*, 2021). Parent *et al.* (2022) broadened the spectrum of vibrational pest control by targeting model pest species unknown to communicate by non-specific (white-noise) substrate-borne vibration. They evaluated the repellent effect of this type of vibration on the retention of three aphid species. They observed a reduction in the abundance of apterous adults on the host plant (42 to 65%) after 24 h of exposure to substrate-borne vibration.

The green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) was shown to be affected by substrate-borne vibration by Parent *et al.* (2022). It is a crop pest of over 400 plant species from 40 families (Bernays and Chapman, 1994; van Emden *et al.*, 1969) and an important vector of plant pathogens (Wróbel, 2009). Adults display wing dimorphism depending on environmental conditions, including colony density (Blackman, 1984; van Emden *et al.*, 1969). Besides differences in morphology (Capinera, 2001; Dahlin *et al.*, 2015; Leather and Wellings, 1981), alate aphids have longer developmental time, reduced fecundity (Castañeda *et al.*, 2010; Islamoglu and Alkan, 2019), greater dispersal capacity (Dixon and Howard, 1986; Walters and Dixon, 1983), and better resistance to food deprivation than apterous conspecifics (Xu *et al.*, 2012). The asexual alate form is mainly responsible for migration to secondary hosts in spring and dispersal to new plants throughout the summer (Blackman, 1990; Capinera, 2001; Klingauf, 1987). Apterous *M. persicae* are less mobile but do have the capacity to walk on the soil and colonize

new host plants (Ferrar, 1969). Apterous and alate morphs could therefore respond differently to substrate-borne vibration during host plant selection and settling phases.

In this study, under laboratory conditions, we evaluated the effects of non-specific plant-borne vibration on the acceptance rate (Singer, 2000) by alate aphids of a suitable host plant (bell pepper) and the retention (propensity to remain on the plant over time) of apterous and alate adults and nymphs of *M. persicae*. The following predictions were tested: (i) alate aphids accept and colonize static host plants more frequently than vibrated host plants in a choice context; (ii) substrate-borne vibration reduce the retention period of adults aphids and reduce the number of nymphs produced and remaining on the plants; and (iii) the disruptive effects of substrate-borne vibration increase with exposure time in all morphs and developmental stages tested.

Materials and methods

Rearing of *Myzus persicae*

To produce cohorts of aphids required for the experiments, we used parthenogenetic viviparous *M. persicae* females originating from Summerland (BC, Canada) and reared on bell pepper plants *Capsicum annuum* (Solanaceae) (California Wonder, by Stokes) since 2019 at $24 \pm 1^\circ\text{C}$, $60 \pm 5\%$ RH, and 16L:8D light cycle, at the Saint-Jean-sur-Richelieu Research and Development Centre of Agriculture and Agri-Food Canada (QC, Canada).

Since the production of alate or apterous aphids is density-dependent, rearing conditions differed according to the morphs. To produce apterous females, 25 apterous females aged 7 days (± 12 h) were transferred to a leaf excised from a bell pepper plant, with a surface area of approximately 130 cm^2 , in a small plastic container (Solo Cup Company, Toronto, Canada). The container was perforated at the base to allow the leaf petiole to pass through and rest in a second container partially filled with water. After 24 h, the adults were removed and the nymphs were reared to the adult stage ($8 \text{ days} \pm 12$ h) prior to being used in the experiments.

To produce alate females, the same procedure was repeated with 50 adult apterous females on a leaf with a surface area of ~70 cm², an initial density four times higher than that of the apterous aphids. The nymphs were kept under these conditions for two weeks, a period that maximized the production of alate adults, and their leaves were renewed after one week. Twenty-four hours prior to the experiment, alate aphids were removed, so that only newly adults (24 h old) could be collected the following day, to avoid selecting aphids with degenerating wing muscles (Broadbent 1949; Johnson, 1957). Experimental conditions were identical as those described above for the aphid colony.

Experimental setup

Each bell pepper plant used in our tests had a simplified four-leaf structure, with two leaves remaining at the top and two at the bottom after removing extra leaves. The plants were 25 cm high and had a shaker (audioexciter AR-50, Monacor International, Bremen, Germany) attached halfway up the stem, as described in Parent *et al.* (2022). The white noise substrate-borne vibration velocity generated by the shakers was 0.045 ± 0.005 m/s, that had previously proved effective at reducing the number of apterous *M. persicae* adults on similar plants (Parent *et al.*, 2022). This velocity was established by calculating the root mean square (RMS) of the velocity values using a laser vibrometer (PDV 100, Polytec, Waldbrann, Germany) directed at the vibrated surface (bell pepper plant stem right above the point of attach).

Experiment 1: Effect of substrate-borne vibration on host acceptance by alate aphids

To test if alate aphids accept static host plants more frequently than vibrated host plants, a choice test was conducted in cages (L 93.0 x W 47.5 x H 47.5 cm). Sand covered the bottom of the cages. Two bell pepper plants, one static (control) and the other vibrating continuously for 24 h, were placed in each cage, the experimental unit, approximately 55 cm apart. Ten alate aphids were introduced in the middle of the two plants in a Petri dish (10.0 cm diameter) with a stick

(12.0 cm long) held in place with adhesive gum, placed in a larger Petri dish (14.0 cm diameter) containing water, to stimulate flight and eliminate the possibility of adults reaching the host by walking. Host acceptance being define as a greater proportion of aphid on one plant than on another (Singer, 2000), the numbers of adults on each plant were recorded for 30 min (only for the last 3 temporal replicates, see below) and 24 h after the onset of the experiment to assess the effect over time. On average, 2.75 adults of the 10 alate adults introduced into the cage were found alive elsewhere in the cage or dead in the water surrounding the release Petri. The numbers of nymphs were recorded only at the end of treatment (24 h), as no nymphs were laid in the first 30 min (only for the last 3 temporal replicates, see below). The experiment was repeated 32 times: 8 spatial and 4 temporal replicates.

Experiment 2: Effect of substrate-borne vibration on aphid retention

To test the impact of substrate-borne vibration on aphid retention, we measured the abundance of both adult morphs and nymphs on control vs. vibrated plants after 24 h and 48 h. Similar to Parent *et al.* 2022, twenty adult aphids, either exclusively alate or apterous, were introduced into a cage (L 59.0 x W 59.0 x H 59.0 cm) containing a single bell pepper plant. Sand covered the bottom of the cages. Aphids were arranged in groups of 5 individuals on each of the plant's 4 leaves. The plants were static (control) or vibrated for 48 h. At 24 h and 48 h, the numbers of adults and nymphs on the plant were recorded, and the nymph:adult ratios were next calculated. This enables us to explore changes in nymphs numbers in relation to differences in female abundance and fecundity between the two treatments. This experiment was conducted 16 times (cages) for each group-treatment combination tested; 4 spatial and 4 temporal replicates.

Data analysis

For both experiments, response variables were analysed with generalized linear mixed models (GLMMs) using JMP Software (version 17.2, SAS Institute). For experiment 1, we ran a

separate GLMM for each of three response variables: the number of alate aphids remaining on plants after 30 min and 24 h, and the number of nymphs remaining on plants after 24 h. Each model included treatment (control vs. vibrated) as a fixed factor, and blocks (spatial and temporal) as a random factor.

For experiment 2, we ran separated GLMMs for each of six responses variables: the number of adults remaining on the plants after 24 h and 48 h, the number of nymphs remaining on the plants after 24 h and 48 h, the nymph:adult ratios on the plants at 24 h and 48 h. Each model included treatment (control vs. vibrated) and morph (alate vs. apterous) as fixed factors, and block (spatial and temporal) as random factor.

Linear transformations ($\log x+1$) were applied when the assumption of homogeneity of variance was not met. All analyses were conducted using a Gaussian distribution. Repeated-measures analyses were conducted to test the interaction of response variables, when applicable, and time for each experiment.

Results

Experiment 1: Effect of substrate-borne vibration on host acceptance by alate aphids

Following the introduction of alate aphids into the cages, we found a total of 38 (30 min) and 185 (24 h) alate on control plants, an average per plant of 1.58 (30 min) and 5.78 (24 h) alate. In contrast, on vibrated plants we found a total of 16 (30 min) and 47 alate (24 h), an average per plant of 0.67 (30 min) and 1.47 (24 h) alate. We found a total of 187 (24 h) nymphs on control plants, an average per plant of 7.79 (24 h) nymphs. On vibrated plants, we found a total of 43 (24 h) nymphs, an average per plant of 1.79 (24 h) nymphs.

The abundance of adults on vibrated plants was 58% and 75% lower, respectively, than on control plants (30 min, $F_{1,23}=10.18$, $p=0.0041$; 24 h, $F_{1,31}=71.82$, $p<0.0001$) (Fig. 3.1A). The difference between treatments increased after 24 h (treatment*time, $F_{1,44}=29.86$, $p<0.0001$). The

abundance of nymphs on the plant after 24 h was 77% lower on vibrated plants than on control plants ($F_{1,23}=63.90$, $p<0.0001$) (Fig. 3.1B).

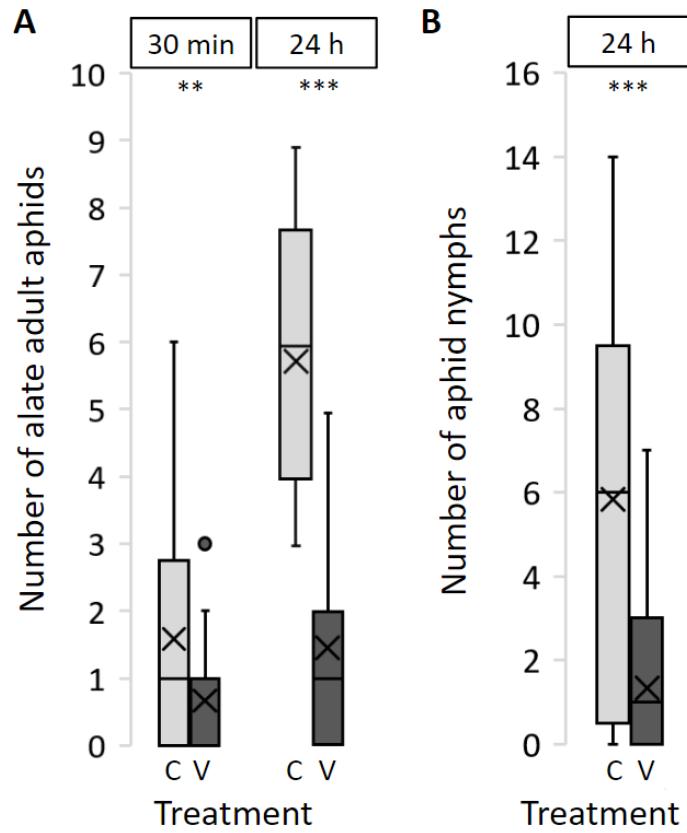


Figure 3.1 Boxplots showing the number of *Myzus persicae* aphids **A** alate adults and **B** nymphs, on control (C) or vibrated (V) plants, 30 min (adults) and 24 h (adults and nymphs) after the introduction of alate adults into a test cage with two plants. The dot is an outlier, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs).

Experiment 2: Effect of substrate-borne vibration on aphid retention

After 24 h, we found on control plants a total of 268 apterous adults, an average per plant of 19.14. In contrast, we found on vibrated plants a total of 215 apterous adults, an average per plant of 15.36. After 48 h, we found on control plants a total of 261 apterous adults, an average per plant of 18.64. On vibrated plants, a total of 140 apterous adults were found, an average per plant of 10. Regarding alate adults, after 24 h we found a total of 267 alate on control plants, an average of 19.07 per plant. On vibrated plants, a total of 211 alate were found, an average of 15.07. After 48 h, a total of 255 alate were found on control plants, an average per plant of 18.21. In contrast, on vibrated plants, a total of 172 alate were found, an average of 12.29 per plant. After 24 h, we found on control plants a total of 1 308 nymphs from apterous adults, an average per plant of 93.43 nymphs. In contrast, we found on vibrated plants a total of 700 nymphs from apterous adults, an average per plant of 50.00 nymphs. After 48 h, we found on control plants a total of 2 457 nymphs from apterous adults, an average per plant of 175.50 nymphs. On vibrated plants, a total of 865 nymphs from apterous adults were found, an average per plant of 61.79 nymphs. After 24 h, we found a total of 368 nymphs from alate adults on control plants, an average per plant of 26.29 nymphs. In contrast, we found on vibrated plants a total of 220 nymphs, an average per plant of 15.71 nymphs. After 48 h, we found on control plants a total of 669 nymphs from alate adults, an average per plant of 47.79 nymphs. On vibrated plants, a total of 337 nymphs from alate adults were found, an average per plant of 24.07 nymphs.

The number of both apterous and alate adults observed on plants treated with substrate-borne vibration was lower than on control plants after 24 h and 48 h (apterous morph, 24 h, $F_{1,13}=17.35, p=0.0011$, 48 h, $F_{1,13}=50.13, p<0.0001$; alate morph, 24 h, $F_{1,13}=18.43, p=0.0009$, 48 h, $F_{1,13}=36.16, p<0.0001$) (Fig. 3.2A). Aphid morphs responded similarly to the vibrational treatments at 24 h, but differently at 48 h with lower retention of the apterous morph (treatment*morph, 24 h, $F_{1,13}=0.04, p=0.84$; 48 h, $F_{1,13}=4.71, p=0.049$). Substrate-borne vibrational treatments caused greater reduction in adult abundance on the plants after 48 h than 24 h (treatment*time, $F_{1,13}=36.29, p<0.0001$). On average, the number of apterous adults were 20% fewer on vibrated plants after 24 h, and of 46% fewer after 48 h, while a similar pattern was observed for alate aphids after 24 h (21%) and 48 h (33%).

For alate females, vibration reduced the number of nymphs on the plant after 24 h and 48 h of exposure (24 h, $F_{1,13}=13$, $p=0.0042$; 48 h, $F_{1,13}=13$, $p=0.0003$) (Fig. 3.2B). The effect was greater for apterous females (24 h, $F_{1,13}=13$, $p<0.0001$; 48 h, $F_{1,13}=138.95$, $p<0.0001$; morph*treatment, 24 h, $F_{1,13}=23.48$, $p=0.0003$; 48 h, $F_{1,13}=77.69$, $p<0.0001$). Time spent on vibrated host plants reduced the number of nymphs (treatment*time, $F_{1,13}=109.40$, $p<0.0001$) for both apterous, from 47% to 65% at 24 h and 48 h, respectively, and alate aphids, from 40% to 50% at 24 h and 48 h, respectively. Reduction in nymph abundance on the plant vibrated was greater for apterous females than alate females over time (morph*treatment*time, $F_{1,13}=51.32$, $p<0.0001$).

Vibration reduced the nymph:adult ratios for apterous adults at 24 h (35%) and 48 h (32%) (24 h, $F_{1,13}=26.44$, $p=0.0002$; 48 h, $F_{1,13}=28.78$, $p<0.0001$) (Fig. 3.3). However, for alate females the nymph:adult ratio was reduced only at 48 h (27%) (24 h, $F_{1,13}=0.19$, $p=0.67$; 48 h, $F_{1,13}=5.77$, $p=0.03$). Accordingly, the ratio was more reduced in apterous females than in alate females (morph*treatment, 24 h, $F_{1,13}=6.35$, $p=0.03$; 48 h, $F_{1,13}=10.17$, $p=0.01$). Time of exposure to vibration reduced nymph: adult ratios for both morphs (treatment*time, $F_{1,13}=7.40$, $p=0.02$), the effect being greater for apterous aphids (morph*time, $F_{1,13}=53.07$, $p<0.0001$).

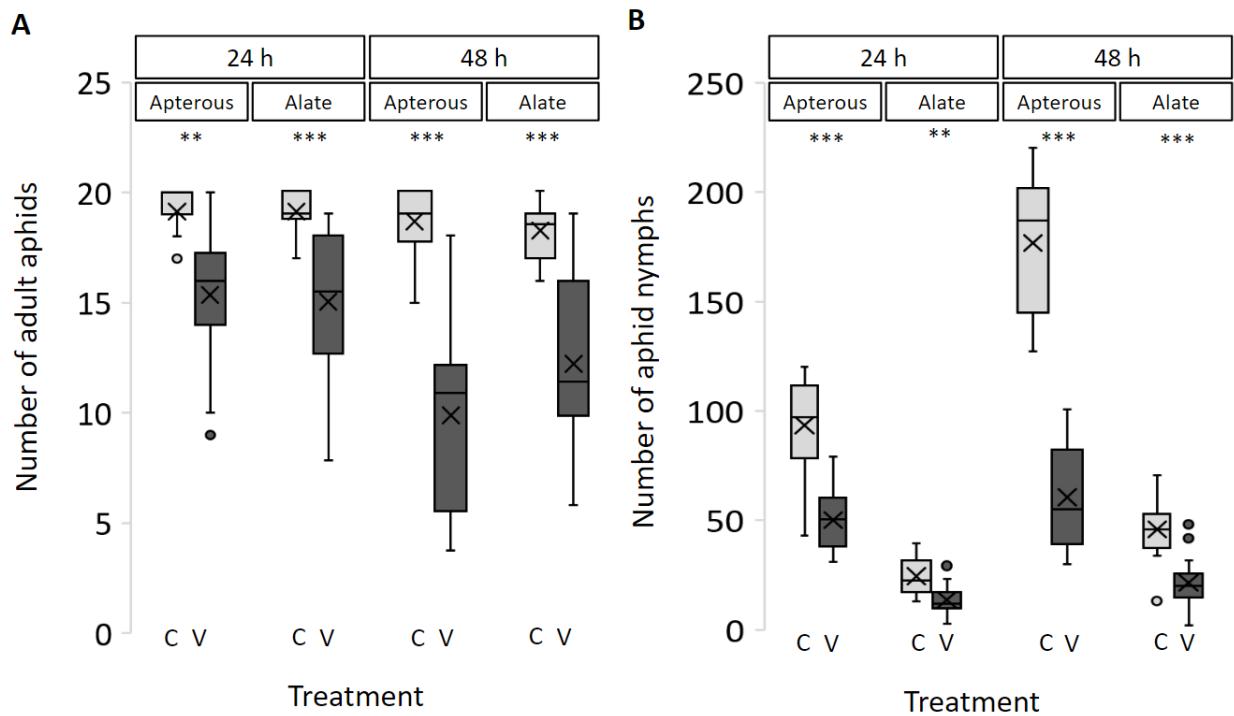


Figure 3.2 Boxplots showing the number of *Myzus persicae* aphids **A** adults (apterous or alate) and **B** nymphs (from apterous or alate mothers), on control (C) and vibrated (V) plants, 24 h and 48 h after the placement of adults on the plant. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs).

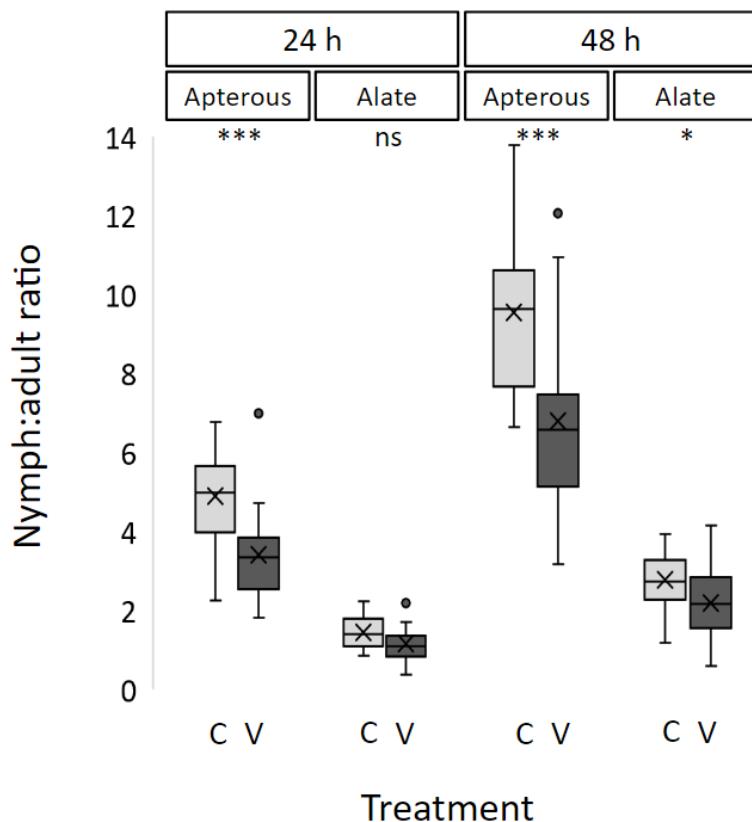


Figure 3.3 Boxplots showing the nymph:adult ratio (from apterous or alate mothers), on control (C) or vibrated (V) plants, 24 h and 48 h after the placement of adults on the plant. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, * $p<0.05$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs).

Discussion

The use of white noise substrate-borne vibration reduced host plant acceptance by alate adults *M. persicae* and the subsequent production of nymphs on the plant. It also caused alate aphids to leave vibrating plants at a rate similar to their apterous counterparts. These results demonstrate for the first time that substrate-borne vibration could reduce the colonization of host plants by alate aphids.

As predicted, alate aphids accepted static pepper plants more frequently than vibrated ones in a choice context. We observed a much smaller proportion of alate adults present on vibrated plants than on control plants. Abundance of nymphs were smaller on vibrated plants, most likely due to the equivalent smaller proportion of adults on the plant. Mechanisms behind the repulsive effect of substrate-borne vibration remain to be explored, as host acceptance or rejection by alate aphids can occur at various stages. Various visual and chemical stimuli are detected by aphids in the pre-landing phase (Chapman *et al.*, 1981; Hardie, 1989; Hodgson and Elbakheit, 1985; Kennedy *et al.*, 1961; Klingauf, 1987). Aphids locate the host plant by sensing volatile compounds, reacting more strongly to certain mixtures, in the case of *M. persicae* prior to the feeding phase (Bruce and Pickett, 2011; Margaritopoulos *et al.*, 2005; Pickett *et al.*, 1992). Discrimination of the host plant is then based on the plant surface (chemical or physical characteristics), such as trichomes or waxes, and then on the composition of the phloem on which the aphid feeds (Dixon, 1998; Niemeyer, 1990; Powell *et al.*, 2006). In this study, possible sources inducing rejection of the vibrated plants may include volatile compounds (Bruce and Pickett, 2011; Margaritopoulos *et al.*, 2005; Pickett *et al.*, 1992) emitted by the vibrated plant in larger quantities or different ratios, as well as the plant movement potentially interfering with landing, perception of the plant's physical and chemical characteristics by the aphid's chemoreceptors (Anderson and Bromley, 1987), and/or probing (Niemeyer, 1990; Powell *et al.*, 2006). Vibration could also have similar effects on host acceptance as plant defences reducing probing and settling of aphids (e.g. trichomes making punctures in plant tissues more difficult) (Neal *et al.*, 1990).

Substrate-borne vibration reduced the retention period of adults and nymphs. These results match those of Parent *et al.* (2022), who observed a reduction in the number of apterous

adults and nymphs on vibrated plants after 24 h (Parent *et al.*, 2022, unpublished data). Substrate-bone vibration appear to cause a response in aphids potentially comparable to a reduction in the host plant quality, as induced by other types of disturbance (presence of natural enemies, deterioration of the host or overpopulation), leading to the leaving of aphids (Hodge *et al.*, 2011; Müller *et al.*, 2001; Roitberg and Myers, 1978; van Emden and Harrington, 2017). We also observed that the nymph:adult ratio was reduced for apterous mothers at both 24 h and 48 h, not matching the results obtained at 24 h by Parent *et al.* (2022) who saw no modification. Reasons for the nymph:apterous adult ratio discrepancy between Parent *et al.* (2022) and our study is unknown, given that the same setup was used with two differences being the number of apterous tested and their age, being slightly lower in the Parent *et al.* (2022) study (N, 12 vs. 16 ; age, 7 days vs. 8 days). This would indicate a disturbance in embryo development, beyond the avoidance of vibrated plants by nymphs. Another cause behind the reduction in the nymph:adult ratio would be a greater repulsive effect of vibration on nymphs, inducing on the vibrated plant more nymphs departures than adults. For alate aphids, the ratio was only impacted after 48 h of exposure (Fig. 3.3), potentially because of their greater resistance to stress such as food deprivation (Xu *et al.*, 2012). This suggests that the reduction in the abundance of nymphs observed after 24 h on the vibrated plant is partly explained by the reduction in alate adult numbers rather than due to a reduction in their fecundity (Dixon, 1987; Xu *et al.*, 2019).

Finally, as predicted, we found that the disruptive effects of the vibrational treatments increased with exposure time, both on host acceptance (experiment 1) of alate adults and retention of adults (alate and apterous) and their nymphs (experiment 2). It is possible that after 30 min, alate aphids had just landed on the vibrated plant, initiating the host selection phase, explaining why we observed a smaller proportion of adults later on at 24 h. The impact on fecundity and nymph-specific susceptibility to vibrational treatments will be explored in an upcoming study.

Our results enable us to better define the implementation of this potential pest control method for a further design at a larger scale. Although a vibrational application to all plants in greenhouses would potentially be the most effective option, alternating between vibrated and static plants could also facilitate the control of *M. persicae*. Trap crop systems in greenhouses

could direct alate aphids to static plants, allowing for localized application of other control methods if necessary. Studies are currently being carried out to assess the incidence of longer exposure time of substrate-borne vibration on the retention of aphids. Current tests explore the effects of vibration on a different spatial scale, with productive pepper plants vibrated in greenhouses, vibrational intensities, as well as playbacks with various duration of vibration and silence intervals. The impact of substrate-borne vibration on virus transmission by *M. persicae* should also be assessed in the future, as evaluated for disturbances induce by natural enemies, promoting (Hodge *et al.*, 2011; Roitberg and Myers, 1978; Smyrnoudis *et al.*, 2001) and reducing transmission (Landis and van der Werf, 1997). As host acceptance is reduced early with vibrational treatment (30 min), this approach has the potential to reduce the risk of inoculation of persistent and semi-persistent viruses, which take longer to acquire and inoculate (Mariyono and Bhattacharai, 2009; Pandey *et al.*, 2010). Larger-scale studies, particularly in greenhouses, are needed to assess the applicability of the method as well as the impacts of vibration on the host plant.

Acknowledgments

The authors would like to thank Angélie Laplante, Laurence Bélanger Lafaille, Marianne Larose, for their help in carrying out the experiments; Benoit Lacasse for his help in designing the experimental set-up; and Karine Fréchette, Bertrand Riendeau and Charles Rondeau for producing the bell pepper plants needed for the rearing and testing. This project was funded by Agriculture and Agri-Food Canada (J-002626).

Chapitre 4 – No bad vibes: Effects of substrate-borne vibration

on the behaviour and fecundity of the green peach aphid

Myzus persicae

Targeted publication: Entomologia Experimentalis et Applicata

Abstract

Vibrations can adversely affect animals and alter their behaviour, including insects. A previous study demonstrated that substrate-borne vibration transmitted through bell pepper plants reduced the number of nymphs by apterous aphids (*Myzus persicae*). In light of these results, we assessed whether this effect on *M. persicae* could be explained by the departure of nymphs from the plant, a reduction in the fecundity of their treated mothers, or both. To better understand the effects of non-specific (white noise) substrate-borne vibration on nymphs, we monitored their feeding and mobility behaviours in vibrated or static Petri dishes 3 h prior to and after molting. We also measured the effects of those same vibration on the number of nymphs produced by mothers of different morphs (alate/apterous) exposed at different developmental stages (fourth instar/adult), assessed during and after vibrational treatment. We found that vibration increased the pre-molt mobility time (time spent walking or off the leaves) of nymphs (13 min longer) and reduced pre and post-molt feeding time (11 and 51 min shorter, respectively). Exposure to substrate-borne vibration appears to reduce aphid populations by encouraging nymphs to leave the plant during treatments, since it reduced the fecundity of vibrated apterous mothers (producing 39% fewer nymphs) only after exposition to the vibrational treatment. Thus, vibration altered nymph feeding and mobility behaviours, and had a delayed disruptive effect on the fecundity of apterous but not alate adult aphids. These results help us better understand the mechanisms by which substrate-borne vibration may reduce populations of *M. persicae* on their host plants.

Keywords : Biotremology, Noise pollution, Reproductive success, Molting, Physical pest control

Introduction

The effects of noise as a pollutant are well known to have consequences on all animal communities exposed and sensitive to vibrations. Noise has the potential to disrupt animal communities as evidenced by associations between increased ambient noise intensity and reduced insect abundance (Bunkley *et al.*, 2017). Noise can also have an impact on the life history traits of individuals, as observed in the increased generation time of Pacific crickets exposed to traffic noise (Gurule-Small and Tinghitella, 2019). Many studies have investigated the impact on insects of noise generated by airborne vibrations (Barton *et al.*, 2018; Bowen *et al.*, 2020; Römer, 2013). However, regarding substrate-borne vibrations, only one study looked the impact of non-specific frequencies (white noise), rather than specific vibrational signals (e.g. vibration-based mating disruption) on a species not known to communicate via substrate-borne vibrations (Parent *et al.*, 2022). The authors observed a reduction in the number of apterous adults of *M. persicae* present on vibrated plants (continuous white noise) after 24 h, a decrease in the abundance of nymphs remaining on the plant (Parent *et al.*, 2022, unpublished data), but without observing any effect on the nymph:apterous adult ratio.

Substrate-borne vibration could impact more than just the aphid population: it could disrupt several behaviours. Aphids feed by pressure pushing the phloem into their stylets, which are piercing and sucking mouthparts (Brozek *et al.*, 2015; Wrobel, 2009). Disturbances can disrupt feeding by inducing mobility. Wind-induced physical disturbances, for example, lead to more mobility in late-stage nymphs, compared with younger stages (Hodgson, 1978; Zhang, 2002). We know that on a plant scale, nymphs are more mobile near molting, with a greater mobility for late-stage nymphs (Ferar, 1969). This increased mobility may reduce stress on the host plant, as well as the attraction of predators and parasitoids, what potentially benefits the offspring of more mobile aphids (Ferar, 1969). When a host plant is of inferior quality, movement is also more frequent compared with host plants of better quality (Dixon, 1977). By encouraging movement, factors reducing host plant quality as well as disturbances can reduce feeding time and therefore direct economic losses to crops, but, on the other hand, can promote local disease transmission,

as aphids are known vectors of viruses (Bailey *et al.*, 1995; Dixon, 1977; Hooks and Fereres, 2006). Impacts of substrate-borne vibration as a factor reducing host quality or a disturbance impacting the behaviours of nymphs of the aphid pest *M. persicae* remains to be investigated.

Myzus persicae reproduces by continuous parthenogenesis under favourable conditions (e.g. greenhouses). On bell pepper plant, it has an average of 6.33 nymphs per day, at its peak fecundity (Alizamani *et al.*, 2020; Guillemaud *et al.*, 2003). When the conditions on the host plant suddenly change (e.g. a drop in quality), some aphids produce fewer offspring, with high reproductive investment (parental expenditure benefiting the offspring at the cost of the parent's fitness), improving their chance of survival (Dixon, 1987). We know that impacts of habitat degradation can take time before being reflected on the production of nymphs of *M. persicae*, long scotophases inducing the production of the wing morph only after 48h of exposition (Mittler and Matsuka, 1985). The feeding intake of adults mainly serves the development of embryos, adults having completed theirs (Randolph *et al.*, 1975). Reduction of host plant quality can also lead to *M. persicae* displaying wing polymorphism at the adult developmental stage, notably when exposed to high-density conditions before and after parturition (Brisson, 2010; Hu *et al.*, 2019). As a trade-off for their high mobility, alate aphids, especially migrants, have smaller gonads and reduced fertility (Dixon and Wrattten, 1971; Muller *et al.*, 2001), but are more resistant to feeding privation (Walters and Dixon, 1983; Xu *et al.*, 2012). The impact of substrate-borne vibration on the feeding, mobility and fecundity, especially on both morphs is unknown, although it may help us better understand how vibration reduces *M. persicae* abundance on vibrated plants.

In this study, we investigated for the first time the effects of substrate-borne vibration composed of non-specific frequencies (white noise) on aspects of the behaviour and reproduction of *M. persicae* that could explain previously observed negative. First, we explored the effects of substrate-borne vibration on the mobility and feeding behaviours of nymphs, in relation to the molting period. We followed each developmental stage separately due to their interstage mobility differences, as described above. Second, we characterized the fecundity of the alate and apterous *M. persicae* females during and after vibrational exposure. We predicted (i) less (shorter and less frequent) feeding and greater mobility in nymphs exposed to substrate-borne vibration,

particularly after molting; (ii) a reduction in fecundity during and after exposure to substrate-borne vibration, with this effect diminishing over time and; (iii) a morph-specific effect, with alate adult aphids being less affected by substrate-borne vibration than apterous adults.

Materials and methods

Rearing of *Myzus persicae*

Parthenogenetic viviparous *M. persicae* females from colonies originating from Summerland (BC, Canada) and maintained in Saint-Jean-sur-Richelieu (QC, Canada) since 2019 were used to produce the individuals required for the experiments. Bell pepper plants (California Wonder, by Stokes) 6-7 weeks old and 25-30 cm tall were used for the experiments. Aphids cohorts were kept at $24 \pm 1^\circ\text{C}$, $60 \pm 5\%$ RH, and 16L:8D light cycle in a controlled-atmosphere chamber. Rearing conditions for aphids varied according to their morph.

For apterous females, 25 apterous adult females aged 7 days (± 12 h) were transferred to a bell pepper leaf (approx. 130 cm^2), placed in a container with the petiole in water and allowed to reproduce. After 24 h on the leaf, adults were removed, leaving only their nymph progeny for the experiments.

In the case of alate females, the same procedure was repeated with 50 adult females on a smaller leaf (approx. 70 cm^2) at a density ~four times higher than the apterous females. Individuals from the alate rearing were kept under these conditions for two weeks, with a new leaf added after one week. Twenty-four hours prior to the experiment, all adults were removed and discarded, so as to test only alate adults obtained between 0-24 h at the time the treatment was started.

Experimental setup

A shaker was used in the vibratory treatments, following the same set-up as described by Parent *et al.* (2022). Shaker speed was determined using a laser vibrometer (PDV 100, Polytec, Waldbrann, Germany) directed at the vibrated surface (Petri dish or bell pepper plant stem). The

substrate-borne vibration speed was 0.045 ± 0.005 m/s on the plants and 0.042 ± 0.007 m/s (Root Mean Square, RMS) in the Petri dish, corresponding to the maximum intensity supported by the two types of shakers, according to preliminary tests.

Experiment 1: Effects of substrate-borne vibration on feeding and mobility behaviours of nymphs

To assess the combined effects of substrate-borne vibration on the feeding and mobility of aphid nymphs, a series of events and states (Table 4.1) were quantified by video recordings before and after molting. Each nymph developmental stage (developmental stages 1, 2, 3 and 4, individuals of each stage aged within 2 h of each other) was tested in groups of five individuals of the same stage isolated in Petri dishes. Twenty-eight experimental units (Petri dishes/blocks) were vibrated continuously or not vibrated (static) for 44 h for each group tested. Petri dishes were placed on shakers (PUI Audio, BST Billion sound technology, ASX05408-HD-R, 80ohm and Monacor International, AR-50, Best-Nr. 2800, IP68) with adhesive gum, to be static or continuously vibrated (Fig. 4.1). The model of shaker differed from Parent *et al.* (2022), to allow Petri dishes to be placed on it. Prior to the experiment, all nymphs were marked with enamel paint (red or black, Testors ©) to identify each individual and its developmental stage. First, second and third instars were marked on the legs, while fourth instars, being larger, were marked on the dorsal side of their abdomen, being larger (Fig. 4.2). This technique also made it possible to determine whether molting had taken place outside the camera's field of view, since the marking was only present on the exuviae and therefore disappeared after molting. Each Petri dish consisted of a scalpel-cut rectangle of bell pepper leaf, the dimensions of which varied according to the stage of the nymphs tested (stages 1 and 2: L 1.1 x W 0.9 cm ; stages 3 and 4: L 2.5 x W 1.9 cm), dorsal side up, placed on an agar-agar rectangle (stages 1 and 2: L 3.1 x W 2.9 cm ; stages 3 and 4: L 4.5 x W 3.9 cm), with the ends covered by an agar-agar strip (L 0.2 cm) (Fig. 4.1B). The dimensions of the leaf rectangles were fitted to the camera's field of view (Dino-lite, Edge Digital Microscope) and the screen framing (RoHS 2025 and AHD DVR Monitor RoHS) to clearly distinguish the markings. For each nymph filmed, the time of molt as well as events and states

associated with mobility and feeding (Table 4.1) 3 h prior and after the onset of molt (total of 6 h) were recorded to assess frequency and duration, with the exception of mortality, which was only recorded after molt, and molting, for which only duration was recorded. Individuals dying before molting or molting outside the camera's field of view, and who could no longer be identified at the individual level, were discarded from the analyses.

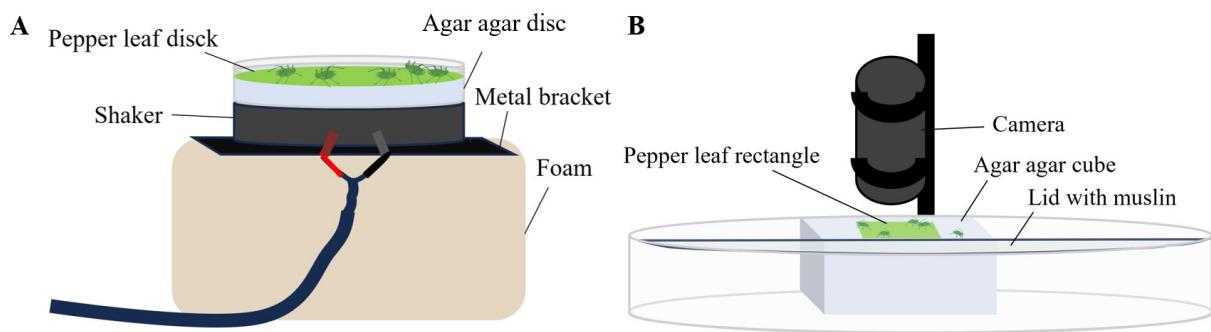


Figure 4.1 Experimental set-up for Petri dish substrate-borne vibrational treatments **A** to measure the impact on the fecundity of alate and apterous mothers (4th instar/adults), during and post exposition, **B** modified to assess the impact on the behaviours of *Myzus persicae* nymphs.

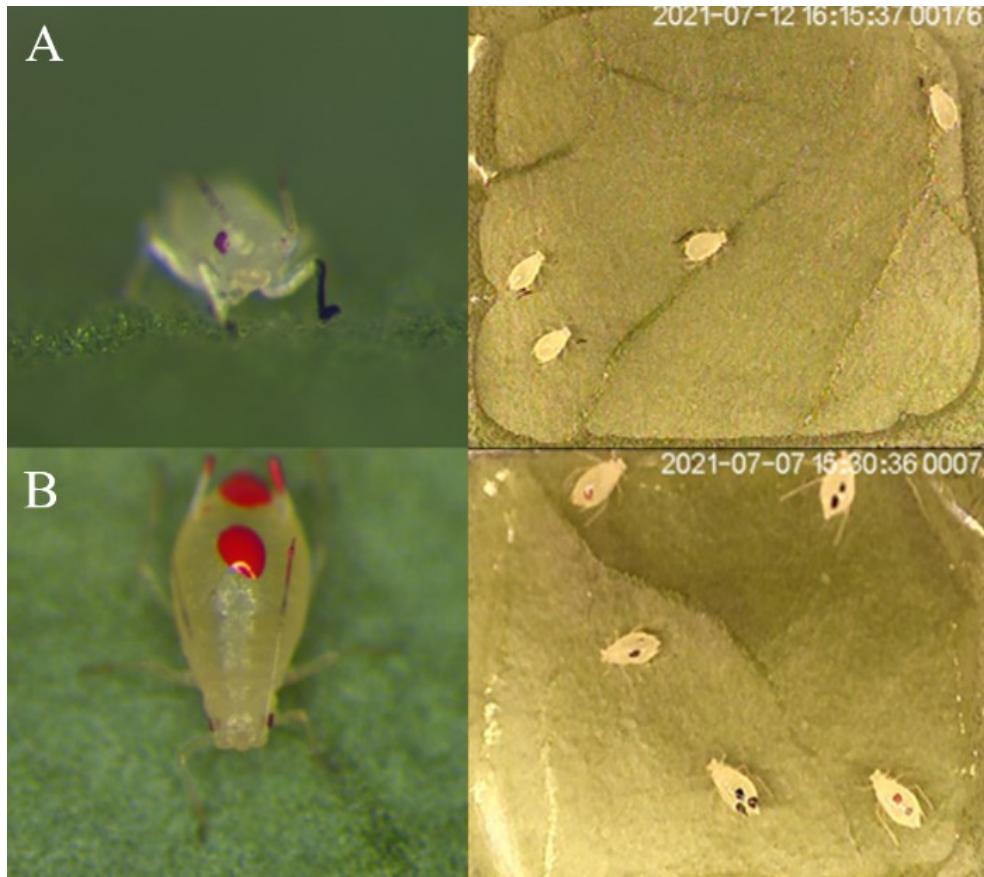


Figure 4.2 Markings on nymphs of *Myzus persicae* **A** first, second and third instars on the legs and **B** fourth instars on the abdomen for individual behaviour monitoring.

Table 4.1 *Myzus persicae* feeding and mobility events and states recorded.

Events/States	Descriptions
Feeding	Feeding bout lasting at least 5 minutes, with negligible movement (e.g. kicking), not exceeding the width of the individual's body, except for rotations around the axis of the head.
Mobility	Movement with a minimum distance corresponding to the width of the abdomen.
Projection	The individual is thrown into the air.
Molting	The beginning is characterized by the elevation of the aphid's moulting body, and the end by the contact of its front legs with the leaf.
Probing	Short feeding period; the aphid is static for less than 5 consecutive minutes.
Mortality	The aphid is static and has a brownish coloration or appears dried out until the end of the treatment.

Experiment 2: Effects of substrate-borne vibration on fecundity in Petri dishes

To assess the impact of substrate-borne vibration on *M. persicae* fecundity, alate and apterous females isolated in Petri dishes and treated at different stages of development were evaluated. Sixteen groups (blocks) of five females from the cohorts of the same morph (exclusively alate or apterous) and stage (exclusively 4th instar or adult) were isolated in Petri dishes for each combination tested (eight combinations; each having four spatial repetitions in four temporal repetitions). Fourth instars (6-7 days old) or adults (7-8 days old) were placed with a paintbrush on the abaxial surface of a bell pepper leaf disc covering the entire base of the Petri dish (8.6 cm diameter) and resting on agar-agar (0.6 cm thick) (Fig. 4.1A). The lids of these Petri dishes (9.2 cm diameter) were covered with mesh fabric to 2/3 of their surface, thus preventing condensation under the lid.

Prior to treatment, females were given 2 h to settle on the leaf and initiate feeding. Petri dishes were then placed on shakers. The vibratory system was identical to that used in the previous Petri dish test, with the shakers also placed under the Petri dishes (see above). The vibrational signal originated from a radio (SONY, CD radio-cassette corder, model no. CFD-606, Korea) emitting white noise through amplifiers (Nobsound, Douk Audio, NS-10G, 2,0 Kanal drahtloser, Bluetooth Digital-Leistungsvertarker). The number of live adults and nymphs was recorded with a magnifying glass mid-treatment (24 h), so as not to disrupt the treatment, and with stereomicroscopes once the treatment was complete (48 h). After the 48 h of treatment, adult females still alive were individually isolated in a second Petri dish, to assess the post-exposure effect of substrate-borne vibration on their fecundity. Each Petri dish (4 cm in diameter) contained a bell pepper leaf disc (3 cm in diameter) resting on white filter paper moistened with three drops of water, renewed after 24 h. The number of neonates was assessed under stereomicroscopes 24 h and 48 h later. Blocks containing a dysfunctional shaker or individual of the wrong morph (e. g. alatiform nymph developing into apterous at the adult stage) were discarded from the analyses.

Experiment 3: Residual effects of plant-borne vibration on adult aphids

The residual effect of substrate-borne vibration on the fecundity of alate and apterous females was monitored after the vibrational treatment took place on a bell pepper plant in a more realistic setting. Sixteen groups (blocks) of twenty adult females (exclusively alate or apterous, 7–8 days old) of each combination were tested into a cage containing a bell pepper (four combinations; each having four spatial repetitions in four temporal repetitions). The plants were attached at half-height to a shaker following the setup of Parent *et al.* (2022). After 48 h, adult females still on the plant were individually isolated in 4 cm diameter Petri dishes with a 3 cm diameter bell pepper leaf disk on white filter paper moistened with 3 drops of water, renewed 24 h later. Neonates were counted daily over 48 h. Blocks containing a dysfunctional or broken shaker were discarded from the analyses.

Data analysis

For all the tests measuring the effect on the mobility and feeding of nymphs and the effect on the fecundity (during and post treatment), response variables were analysed with generalized linear mixed models (GLMMs) using JMP Software (version 17.2, SAS Institute). For the experiment 1 on the mobility and feeding behaviours of nymphs in Petri dishes (3h prior and after molting), we ran 19 separate GLMMs representing combinations of duration (how long they lasted in total) and the frequency (how many times they occurred) of different behaviours (feeding duration, feeding frequency, probing duration, probing frequency, mobility duration, mobility frequency, projection duration, projection frequency, time of mortality, mortality frequency, molting duration) and when they occurred (in the 3h before or after the molt) (Table 4.1). Each model included treatment of the Petri dish (control -static- or vibrated, except for projections, only occurring with the vibrational treatment), and developmental stage used (instar 1/2/3/4) as fixed factors, and block (combining spatial and temporal blocks) as a random factor.

For experiment 2 on the fecundity during and post treatment, we ran a separate GLMM for each of four response variables: the nymph:adult ratio (number of nymphs divided by the number of adults) after 24 h during the treatment, the nymph:adult ratio after 48 h during the

treatment, the number of nymphs per adult (number of nymphs produced directly by each adult) 24 h post exposition to vibration, and the number of nymph per mother 48 h post exposition to vibration. Each model included treatment of the Petri dish (control -static- or vibrated), morph of the mother (apterous/alaate), developmental stage used (4th instar/adult) as fixed factors, and block (spatial and temporal) as a random factor.

For the experiment 3 on the fecundity following vibration exposition on the bell pepper plant, we ran a separate GLMM for each of two response variables: the number of nymphs per adult (number of nymphs produced directly by each adult) after 24 h post exposition, and the number of nymphs per adult after 48 h post exposition. Each model included treatment of the pepper plant (control -static- or vibrated), morph (apterous or alate) as fixed factors, and block (spatial and temporal) as a random factor.

Linear transformations ($\log x+1$) were applied in situations where the assumption of homogeneity of variance was not met. The analysis of the nymph:adult ratio after 24 h (experiment 2) as well as feeding duration (after the molting) were done through Poisson model error distribution with a log-link function; other models used a Gaussian distribution, with the exception of mortality frequency, conduct with a binomial distribution with a log-link function. For tests on the fecundity (experiments 2 and 3), repeated-measures analyses were conducted to test the interaction of response variables and time.

Results

Experiment 1: Effects of substrate-borne vibration on feeding and mobility behaviours of nymphs

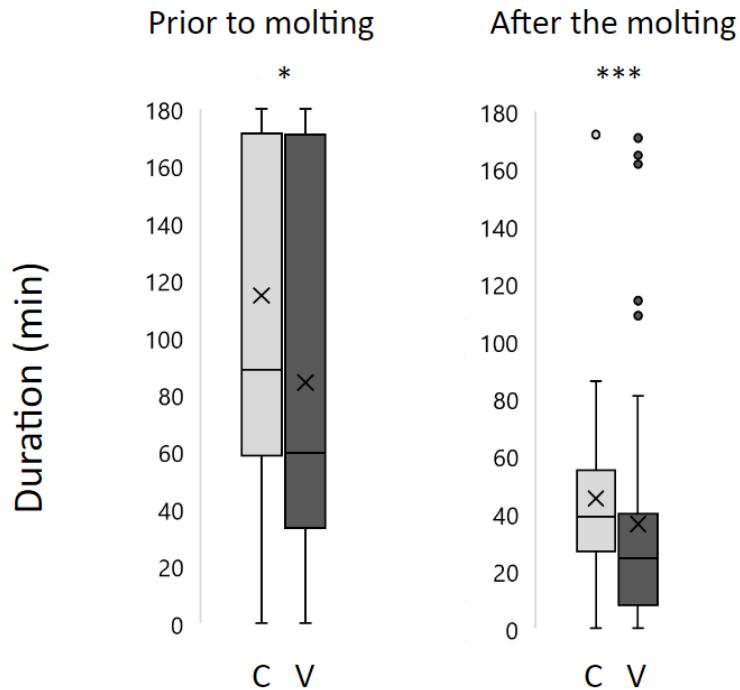
On average, a juvenile in a vibrated Petri dish spent less time feeding on the leaf section before its molt, by 11 min less. Juveniles in vibrated Petri dishes spent less time feeding as well after the onset of the molt, being on average 51 min shorter. The vibrational treatment had an effect on feeding, reducing its total average duration (duration 3 h prior, $F_{1,11}=8.75$, $p=0.01$; duration 3 h after, $\chi^2_1=944.77$, $p<0.0001$) (Fig. 4.3A). The substrate-borne vibrational treatment increased the frequency of the feeding (occurring on average 1 time more) before molting in the

vibrated group, while having no impact after it (frequency 3 h prior, $F_{1,4}=8.59$, $p=0.04$; frequency 3 h after, $F_{1,3}=1.16$, $p=0.36$). Substrate-borne vibration had no impact on the probing behaviour at anytime during the test (3 h prior, duration, $F_{1,1}=14.48$, $p=0.16$, frequency, $F_{1,4}=3.15$, $p=0.16$; 3h after, duration, $F_{1,3}=0.37$, $p=0.58$, frequency, $F_{1,6}=0.06$, $p=0.81$) (Fig. 4.3B).

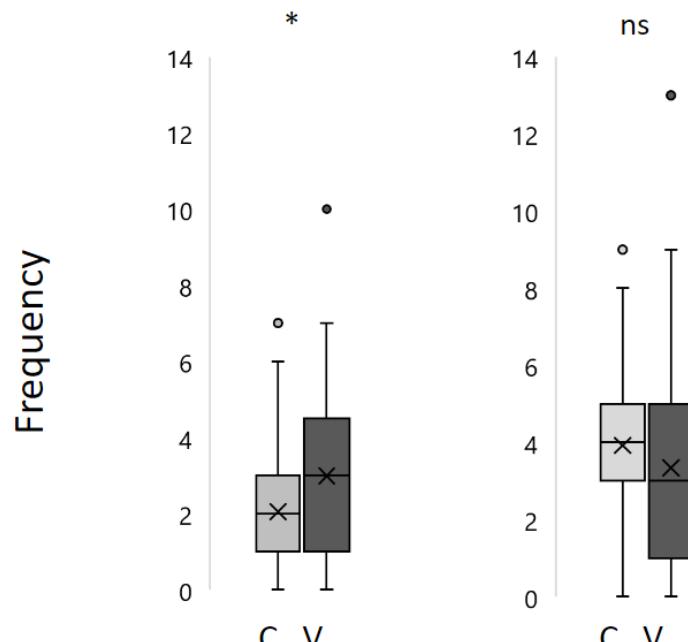
On average, a juvenile in a vibrated Petri dish spent more time being mobile in the 3 h prior to molting, by 12 min 55 sec less. Substrate-borne vibration increased the duration of nymph mobility before the molt, but had no effect after the molting or on its frequency (3 h prior, duration $F_{1,251}=17.72$, $p<0.0001$, frequency, $F_{1,251}=0.0001$, $p=0.99$; 3 h after, duration, $F_{1,3}=4.18$, $p=0.15$, frequency, $F_{1,75}=0.0006$, $p=0.98$) (Fig. 4.3C). Stage alone (all treatments combined) had an effect on the frequency of mobility prior to molting, increasing with the developmental stage ($F_{3,251}=2.95$, $p=0.03$) (Supplementary Material, Fig. 4.6). Molt duration was 1 min 27 sec shorter in vibrated nymphs than in static controls (duration; $F_{1,2}=94.77$, $p=0.02$) (Fig. 4.3D). Vibrated nymphs were also projected, occurring at least once during the test for 13 of the 57 nymphs followed on vibrated Petri dishes, while controls were obviously never projected. Projections lasted on average 12 sec when occurring prior to the molting, and 16 min 4 sec after it.

Finally, with the mortality of aphids only recorded if observed within 3 h after molting, there was no difference with the substrate-borne vibration treatment on the frequency or the duration of it (duration, $F_{1,1}=2.09$, $p=0.39$; frequency, $\chi^2<0.001$, $p=0.99$). Three of the 57 nymphs in vibrated Petri dishes died during the test, while one of the 202 nymphs in static Petri dishes died. It's important to point out that fewer nymphs were tracked in vibrated Petri dishes than controls, as vibration often induced more mobility and didn't allow the molt to be captured in the camera's field of view (the vibrated leaf).

A Feeding



Treatment

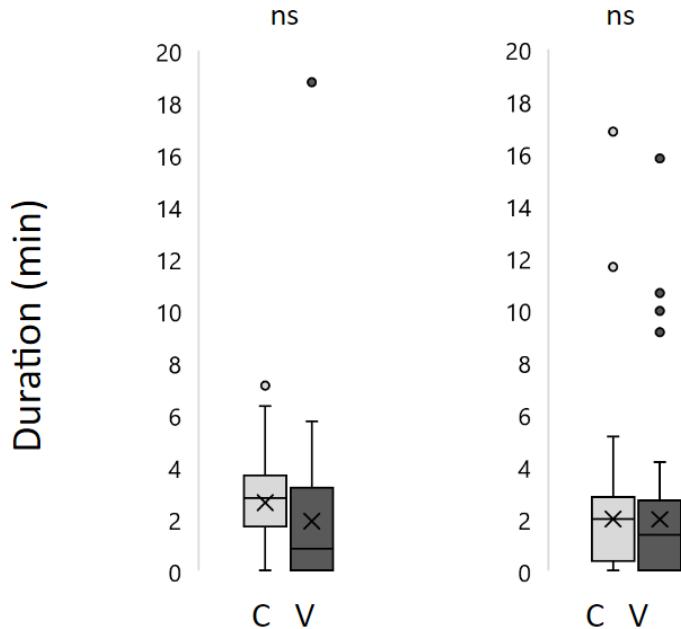


Treatment

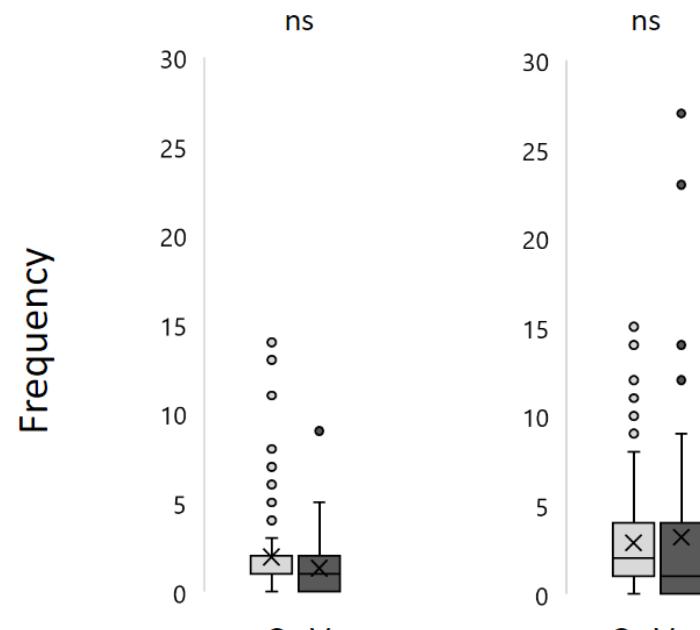
B

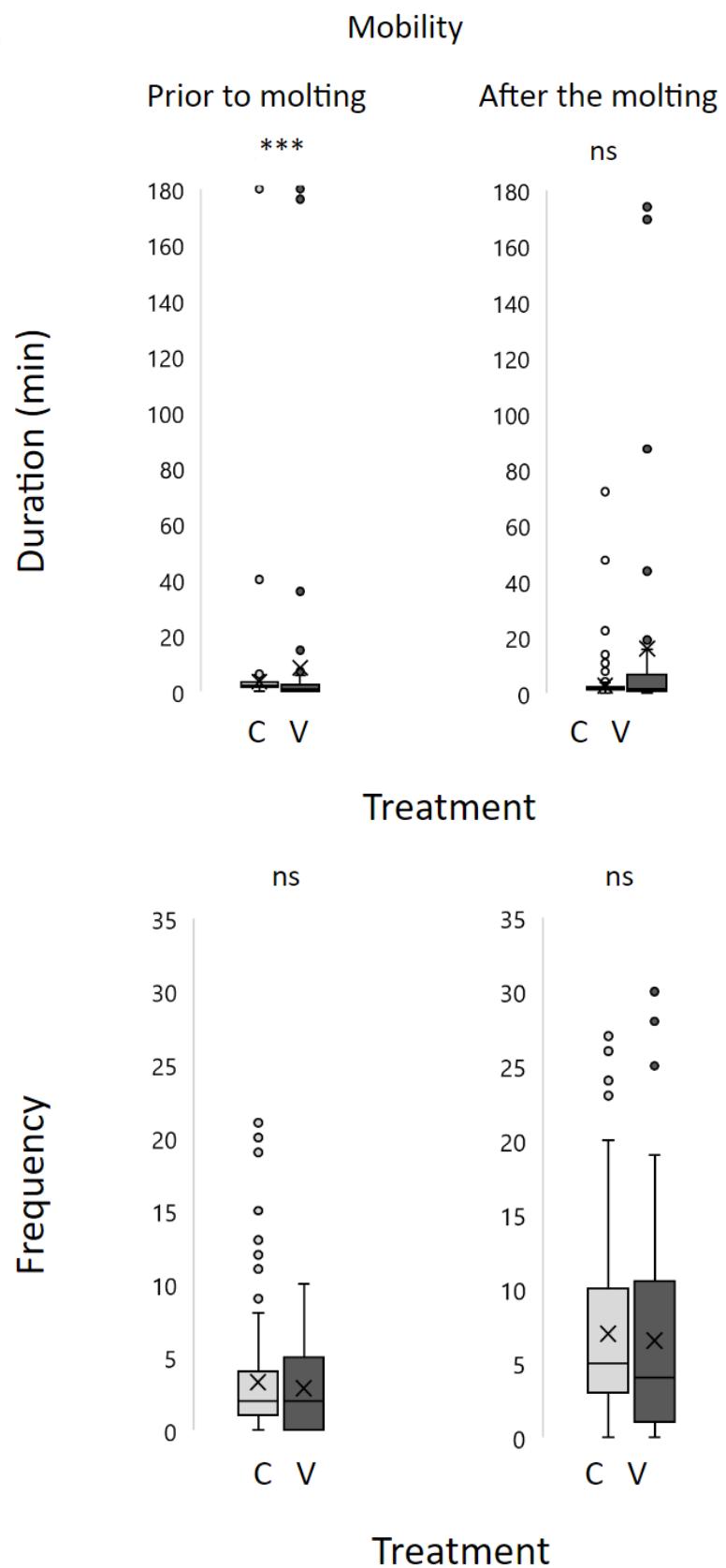
Probing

Prior to molting After the molting



Treatment



C

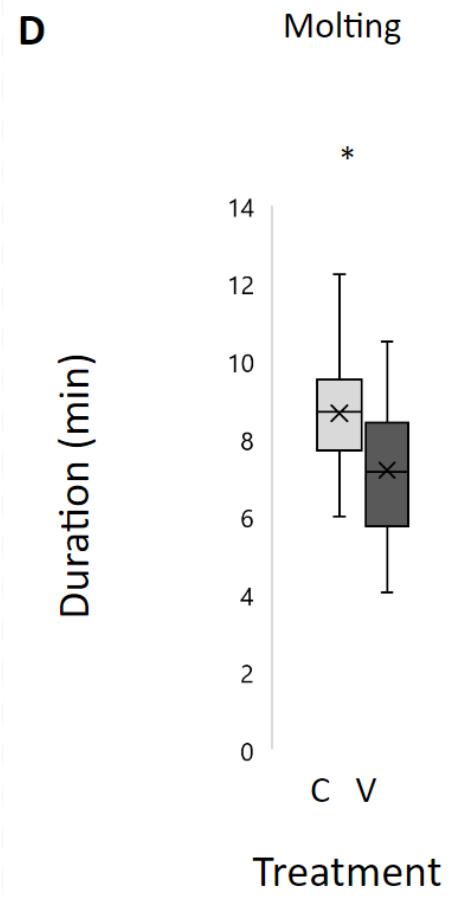


Figure 4.3 Boxplots showing the number of duration (min) and frequency of the **A** feeding, **B** probing and **C** mobility recorded 3 h prior and 3 h after the **D** molting of nymphs of *Myzus persicae* in control (C) and vibrated (V) Petri dishes. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, * $p<0.05$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs).

Experiment 2: Effects of substrate-borne vibration on fecundity in Petri dishes

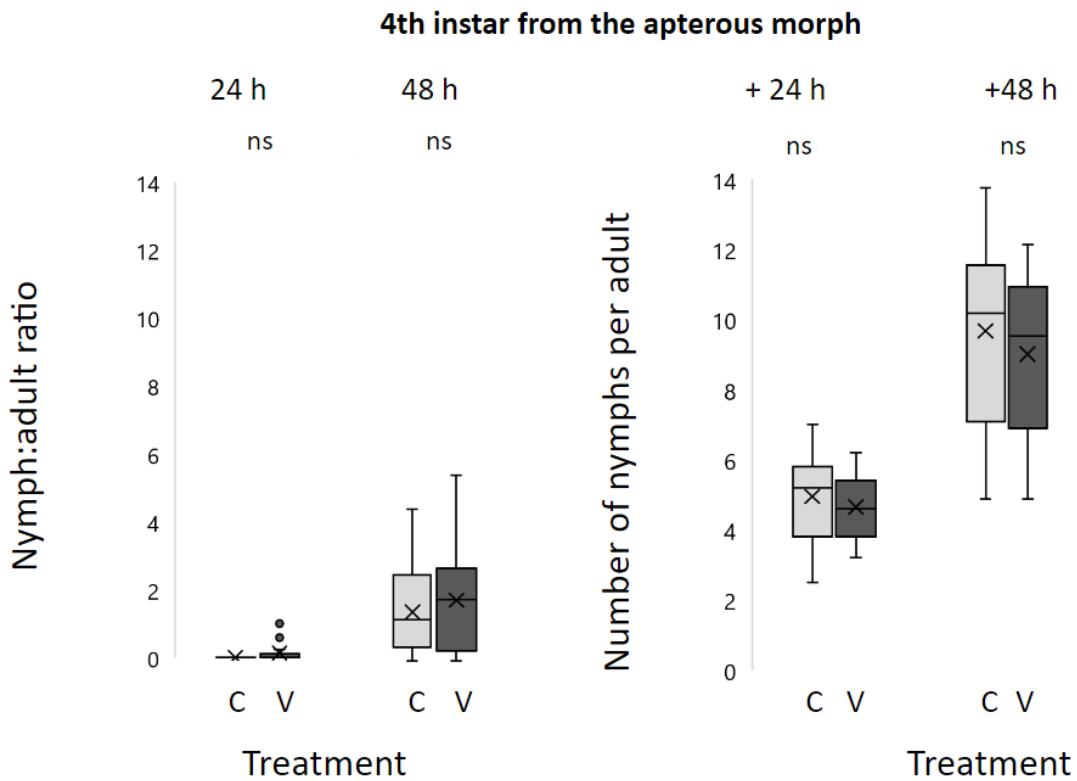
Regarding the 4th instar from the apterous morph, we found in static Petri dishes a total of 0 (24 h), 108 (48 h), 304 (24 h post-exposure) and 606 (48 h post-exposure) nymphs. On average we found 0 (24 h), 1.42 (48 h), 4.95 (24 h post-exposure) and 9.75 (48 h post-exposure) nymphs per adult. In vibrated Petri dishes, we found a total of 5 (24 h), 137 (48 h), 279 (24 h post-exposure) and 536 (48 h post-exposure) nymphs, an average of 0.14 (24 h), 1.77 (48 h), 4.64 (24 h post-exposure) and 9.10 (48 h post-exposure) nymphs per adult. From the 4th instar from the alate morph, we found in static Petri dishes a total of 17 (24 h), 57 (48 h), 105 (24 h post-exposure) and 196 (48 h post-exposure) nymphs. On average, we found 0.49 (24 h), 1.11 (48 h), 1.82 (24 h post-exposure) and 3.46 (48 h post-exposure) nymphs per adult. In vibrated Petri dishes, we found a total of 14 (24 h), 72 (48 h), 77 (24 h post-exposure) and 169 (48 h post-exposure) nymphs, an average of 0.22 (24 h), 0.96 (48 h), 1.56 (24 h post-exposure) and 3.31 (48 h post-exposure) nymphs per adult. From adults of the apterous morph, we found in static Petri dishes a total of 304 (24 h), 639 (48 h), 264 (24 h post-exposure) and 527 (48 h post-exposure) nymphs. On average, we found 3.49 (24 h), 7.48 (48 h), 4.30 (24 h post-exposure) and 8.78 (48 h post-exposure) nymphs per adult. In vibrated Petri dishes, we found a total of 306 (24 h), 617 (48 h), 225 (24 h post-exposure) and 425 (48 h post-exposure) nymphs, an average of 3.56 (24 h), 7.59 (48 h), 3.67 (24 h post-exposure) and 7.63 (48 h post-exposure) nymphs per adult. From adults of the alate morph, we found in static Petri dishes a total of 98 (24 h), 185 (48 h), 85 (24 h post-exposure) and 159 (48 h post-exposure) nymphs. On average, we found 1.02 (24 h), 2.14 (48 h), 1.35 (24 h post-exposure) and 2.62 (48 h post-exposure) nymphs per adult. In vibrated Petri dishes we found a total of 96 (24 h), 194 (48 h), 85 (24 h post-exposure) and 161 (48 h post-exposure) nymphs, an average 1.14 (24 h), 3.08 (48 h), 1.25 (24 h post-exposure) and 2.61 (48 h post-exposure) nymphs per adult.

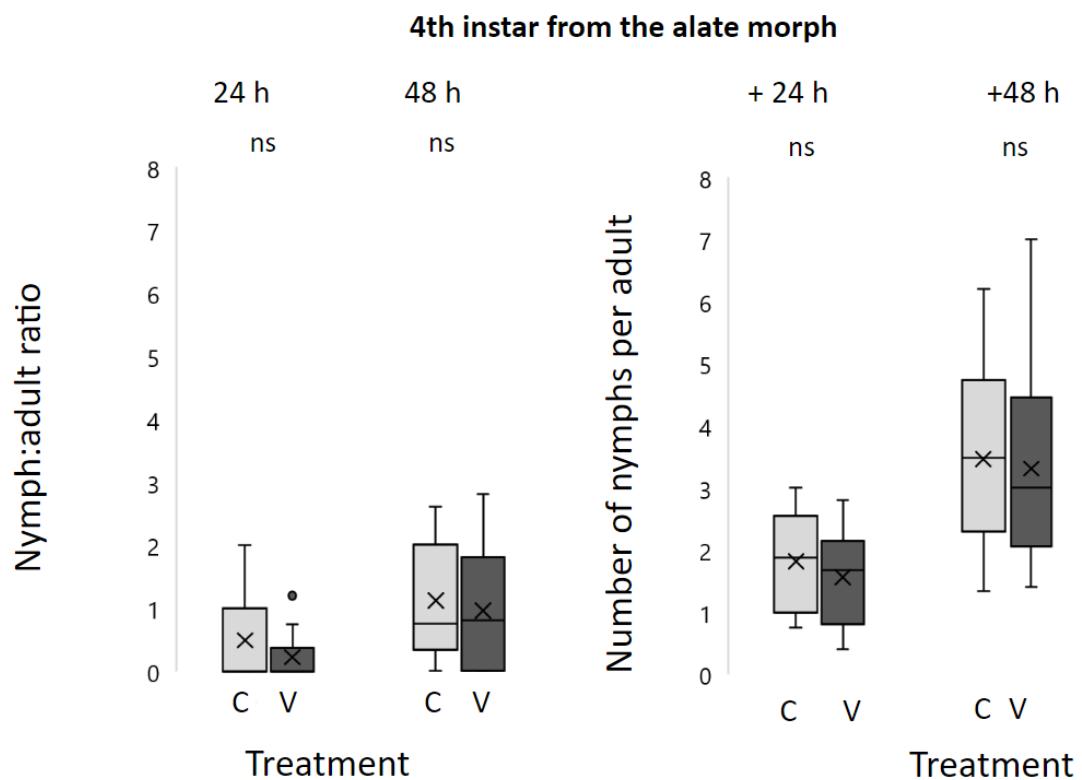
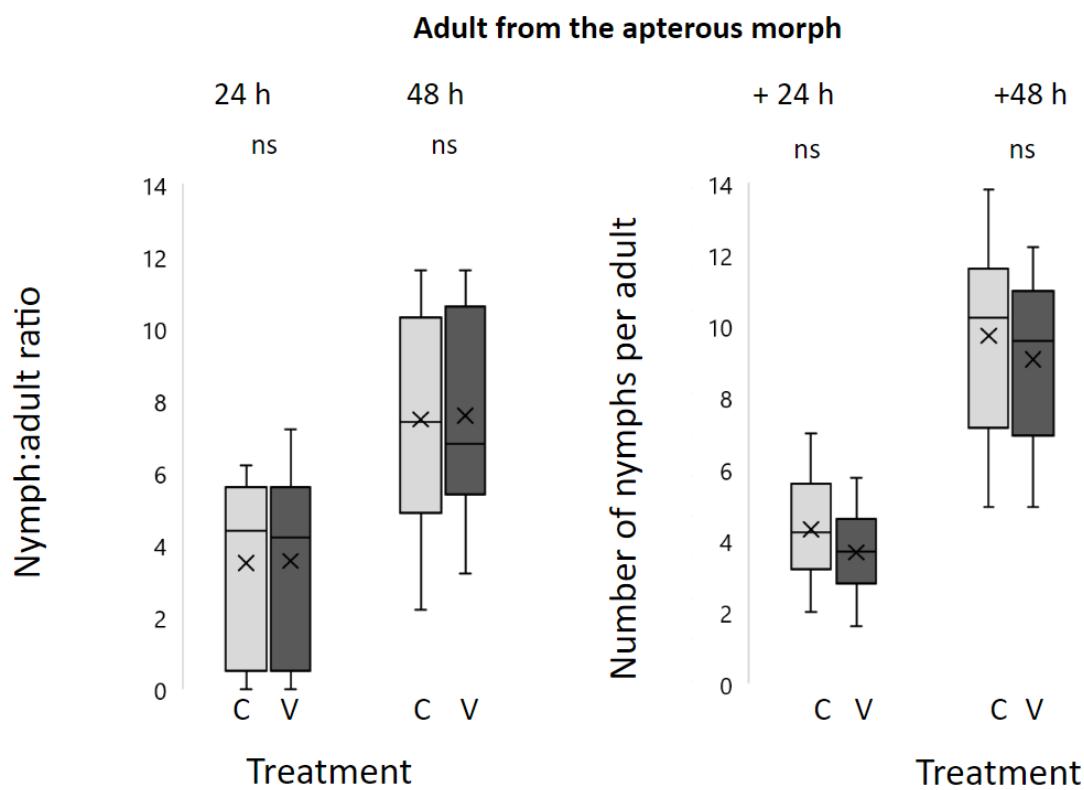
During the 48 h treatment in a Petri dish, substrate-borne vibration had no effect on maternal fecundity of each developmental stage and morph (apterous and alate) tested, the nymph:adult ratio being unaffected by treatments (24 h, treatment*stage used, $\chi^2_1=0.17$, $p=0.68$,

treatment*morph, $\chi^2_1=0.05$, $p=0.82$; 48 h, treatment*stage used, $F_{1,12}=0.95$, $p=0.35$, treatment*morph, $F_{1,12}=0.19$, $p=0.67$) (Fig. 4.4, left column).

After the end of the treatment (24 h and 48 h later), treatments had a similar effect on the number of nymphs per adult between controls (static Petri dishes) and vibrated females of each developmental stage and morph (24 h post-exposure, treatment*stage used, $F_{1,15}=0.03$, $p=0.86$; treatment*morph, $F_{1,15}=0.03$, $p=0.87$; 48 h post-exposure, treatment*stage used $F_{1,15}=0.10$, $p=0.76$; treatment*morph, $F_{1,15}=1.23$, $p=0.28$) (Fig. 4.4, right column).

A



B**C**

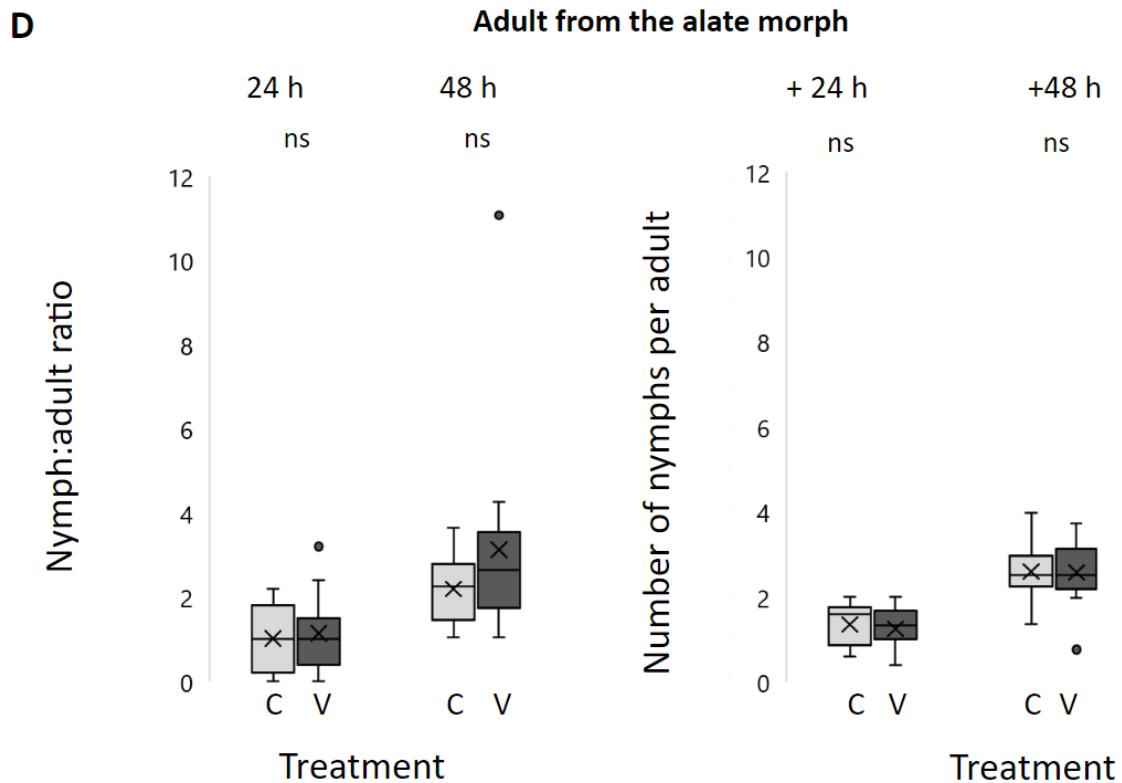


Figure 4.4 Boxplots showing the nymph:adult ratio (during the treatment) and the number of nymphs per adult (post exposition) of *Myzus persicae*, from adult exposed since the 4th instar (**A** and **B**) or the adult stage (**C** and **D**) and from apterous (**A** and **C**) or alate morph (**B** and **D**), on control (C) or vibrated (V) Petri dishes, 24 h and 48 h during the test, on the right column, and 24 h (+24 h) and 48 h (+48 h) post exposition, on the left column. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, regarding the treatment factor (GLMMs).

Experiment 3: Residual effects of plant-borne vibration on adult aphids

Regarding the adults from the apterous morph on static pepper plants, we found in Petri dishes a total of 1055 (24 h post-exposure) and 2142 (48 h post-exposure) nymphs. On average, we found 4.14 (24 h post-exposure) and 8.40 (48 h post-exposure) nymphs per adult. In contrast, from the apterous adults on vibrated pepper plants, we found in Petri dishes a total of 286 (24 h post-exposure) and 514 (48 h post-exposure) nymphs. On average, we found 2.70 (24 h post-exposure) and 4.85 (48 h post-exposure) nymphs per adult. Regarding the adults from the alate morph on static pepper plants, we found in Petri dishes a total of 268 (24 h post-exposure) and 576 (48 h post-exposure) nymphs, an average of 1.08 (24 h post-exposure) and 2.31 (48 h post-exposure) nymphs per adult. In contrast, from the alate adults on vibrated pepper plants, we found in Petri dishes a total of 154 (24 h post-exposure) and 337 (48 h post-exposure) nymphs, an average of 0.97 (24 h post-exposure) and 2.11 (48 h post-exposure) nymphs per adult.

Substrate-borne vibration reduced the fecundity of apterous adults 24 h and 48 h after exposure on bell pepper plants, while the fecundity of the alate adults was not affected (apterous morph, 24 h, $F_{1,23}=41.48, p<0.0001$; 48 h, $F_{1,26}=66.00, p<0.0001$; alate morph, $F_{1,17}=1.41, p=0.25$; 48 h, $F_{1,20}=1.89, p=0.19$) (Fig. 4.5). Fecundity continued to decrease in vibrated apterous mothers at 48 h, with no effect on the alate mothers (treatment*time, $F_{1,753}=91.83, p<0.0001$; apterous morph, 24 h, 32% reduction, 48 h, 39% reduction).

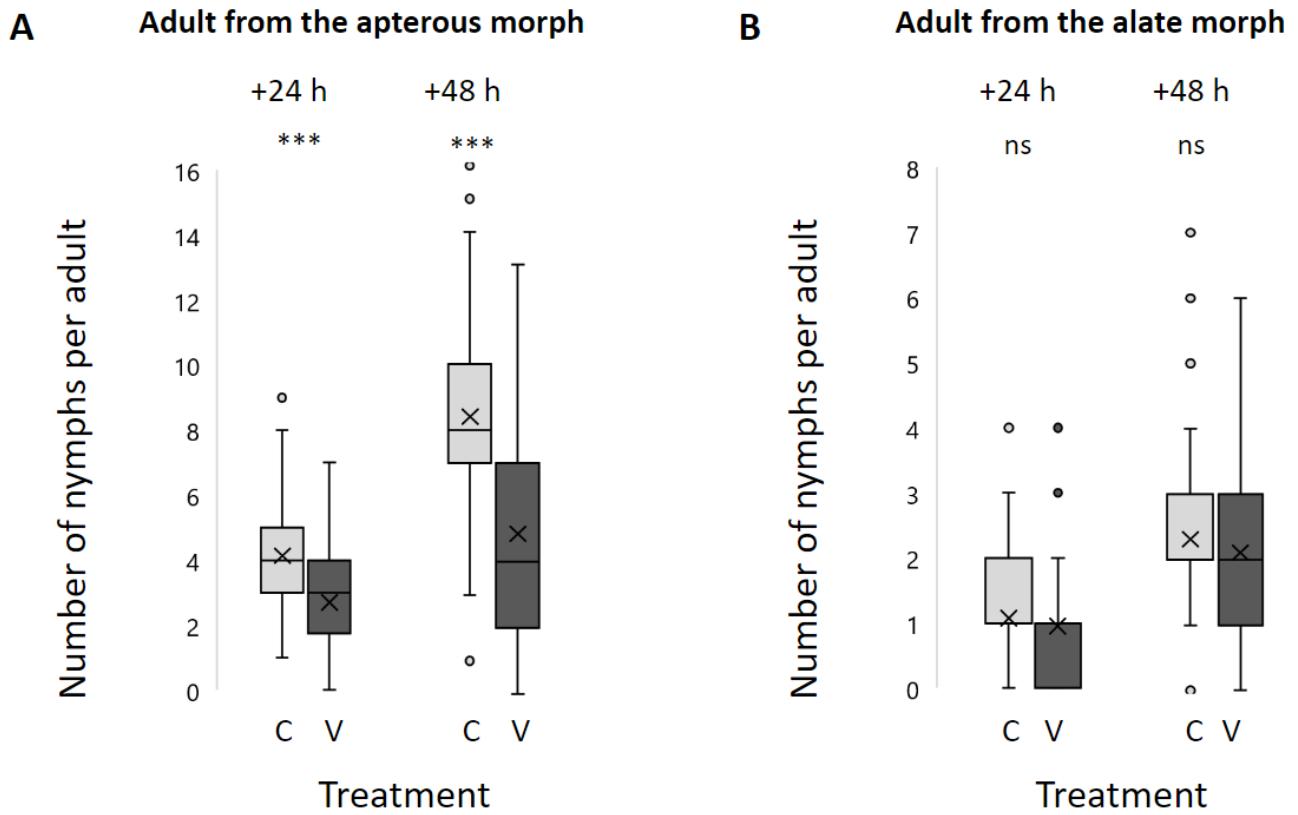


Figure 4.5 Boxplots showing the number of nymphs per mother of *Myzus persicae*, being from **A** the apterous or **B** alate morph, on control (C) and vibrated (V) pepper plant during 48 h, monitored 24 h (+ 24 h) and 48 h (+ 48 h) post exposition in Petri dishes. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, ns indicates $p>0.05$, *** $p<0.001$, regarding the treatment factor (GLMMs).

Discussion

Substrate-borne vibration appear to have multiple disruptive effects on *Myzus persicae* - it not only alters the feeding and movement behaviours of nymphs near the molting period, but also affect their reproduction as adults.

Feeding was altered with vibration both in duration (reduced prior and after the molt) and frequency (increased prior to molting). As feeding duration was reduced and probing remained

unaffected, it suggests that vibration may reduce the transmission of viruses requiring longer optimal acquisition period (Davis and Radcliffe, 2008; Dixon, 1977; Hooks and Fereres, 2006). When observing behavioural responses of nymphs to substrate-borne vibration, we expected less feeding and more mobility, particularly after molting (stopping feeding), since having to probe back into a vibrating leaf could be difficult and because late-stage nymphs are known to be more mobile (Hodgson, 1978; Zhang, 2002). Mobility duration did indeed increase with vibration, but only before molting. Substrate-borne vibration was also able to project nymphs, including during the molt, reflected in their shorter molt duration. Projections also occurred after stylet withdrawal, with backward projections as an extension of the movement. Given that vibrating molting nymphs were projected violently, it is possible that the shock of the disturbance undergone had repercussions on the aphid's subsequent behaviours. Non-specific substrate-borne vibration (white noise) seems to encourage mobility and decrease feeding of nymphs, as observed on feeding related behaviours in response to species-specific substrate-borne vibration in *Myzus persicae* (Zippari *et al.*, 2024) and other insect vectors (Avosani *et al.*, 2021).

We expected that vibration would reduce fecundity for both adult morphs post exposure, with this effect diminishing over time. We observed no vibrational effect on the fecundity of females in Petri dishes. However, tests on bell pepper plants with adults remaining on them, in more natural conditions, showed a reduction effect on fecundity still present, even increasing, 48 h post-exposure. This is surprising given that the leaves of a vibrated plant generally vibrate less strongly than in a vibrated Petri dish. It indicates that reductions in nymph abundance on the plants observed during previous experiments on apterous aphids and lasting 24-48 h, reflect more a disruptive effect on nymphs, rather than on the fecundity of adults, as implied in Parent *et al.*, 2022. The reasons for the different results obtained by the two tests may lie in the fact that the Petri dish test allowed a pre-treatment settling time of 2 h, to allow aphids to settle on the leaf section. This period could potentially facilitate the introduction of the stylets into the plant tissues, and hence feeding, since it preceded the start of the vibrational treatment. It is possible that vibration, moving the plant, make the feeding of adults remaining on the plant more difficult, leading to nutrient stress on the aphid partly explaining the reduced fecundity observed in apterous mothers (Grüber and Dixon, 1988). Food deprivation is known to reduce reproductive

performance (Leather *et al.*, 1983; van Emden, 1977; Ward and Dixon, 1982) and nutrient stress can lead adults to resorb smaller embryos, allocating more nutrient to the largest ones (Dixon, 1987; Xu *et al.*, 2019). Reduced fecundity, only observed post exposition, could potentially be explained by the fact that some embryos are already so far advanced in their development that some only need to be laid by the mother, independently of the conditions it experiences during 48 h (Mittler and Matsuka, 1985). Our results constitute the first demonstration of an additional mechanism relevant to the use of non-specific substrate-borne vibration against insect pests such as aphids.

We observed a morph-specific effect on reproductive success with our experiments, indicating that the fecundity of the alate morph, unlike the apterous morph, is not reduced by substrate-borne vibration at any time during or after exposure to the treatment, unlike apterous mothers. A morph-specific effect was also expected, as vibration could not only disrupt feeding near molting, but potentially also during the adult stage. This possible disruption of the feeding behaviour of alate aphids by substrate-borne vibration could not negatively impact their production of nymphs, unlike apterous adults, due to their better resistance to food deprivation (Xu *et al.*, 2012). In this respect, it cannot be ruled out that durations longer than 48 h may influence alate aphid fecundity, which would be worth investigating. This experiment reveals a different response of the same species to substrate-borne vibration, depending on the morph. From a pest management perspective, it is encouraging to note that the morph whose fecundity was reduced by the vibrational treatment is the one specialized in reproduction, apterous females producing more nymphs than the alate ones (Fig. 4.4 and 4.5).

The results of the present study highlight the different modes of action of substrate-borne vibrational treatments, as a noise pollutant, reducing not only retention (Parent *et al.*, 2022) but also the fecundity of apterous mothers remaining on the plant (potentially by altering adult's feeding), and by altering the feeding and mobility behaviours of nymphs. The non-specific (white noise) substrate-borne vibrational method could also impact insects with a piercing-sucking feeding mode and known to be particularly sedentary on their host plant, such as *M. persicae*. Additional tests using shakers at a more powerful intensity and different duration of exposure time than those carried out to date could be relevant in seeking to further disrupt *M. persicae*.

behaviours and fecundity, seeking to maximize these effects while taking into account the effects on the vibrated host plant.

Acknowledgments

The authors thank Angélie Laplante, Frédérique Lefebvre, Julien Robert, Josiane Vaillancourt, Justin Gagnon, Marianne Larose, Sabrina Tardif, Setareh Eftekhari and Xavier Quintal for their help in carrying out the experiments. We also thank Benoit Lacasse for creating the prototype, and Karine Fréchette, Bertrand Riendeau and Charles Rondeau for producing the bell pepper plants. This project was funded by Agriculture and Agri-Food Canada (J-002626).

Supplementary Material

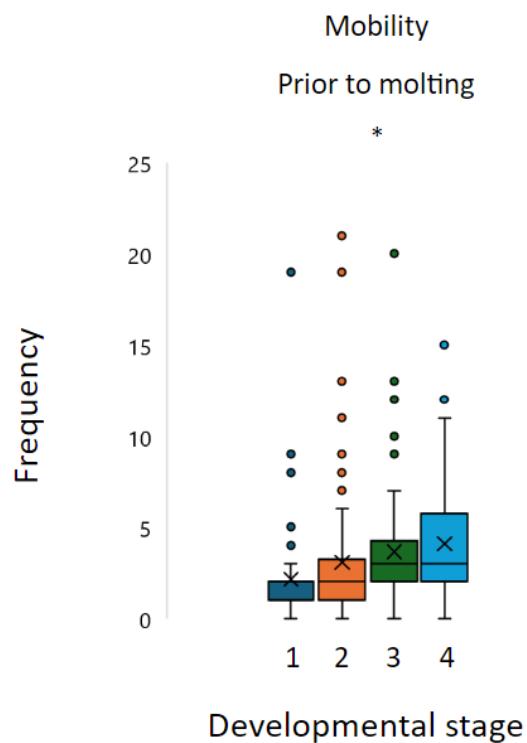


Figure 4.6 Boxplots showing the frequency of mobility recorded 3 h prior the molting of nymphs of *Myzus persicae* in control and vibrated Petri dishes. Dots are outliers, located 1.5 times beyond the interquartile range, X indicates mean, * $p<0.05$, regarding the developmental stage factor (GLMMs).

Chapitre 5 – Discussion générale

Retour sur les objectifs et les résultats

L'objectif principal de cette étude était d'évaluer l'incidence de la vibration non-spécifique (bruit blanc) du substrat végétal sur la colonisation et le succès reproducteur des deux morphes (ailé et aptère) de *M. persicae*. Par l'entremise de tests de choix et de non-choix en laboratoire, nous avons examiné l'incidence de la vibration du substrat sur l'acceptation de l'hôte, le poivron, par les pucerons ailés et la rétention des deux morphes et de leurs juvéniles, à divers intervalles. Nous avons également évalué l'incidence de la vibration du substrat sur la fécondité des femelles des deux morphes, pendant et après l'exposition, et examiné son incidence sur les comportements (mobilité/alimentation) des juvéniles en période de mue.

Nos résultats ont démontré que la vibration du substrat interfère dans le processus de colonisation de la plante hôte, en réduisant l'acceptabilité des plants durant la sélection de l'hôte par les ailés et en diminuant la rétention des adultes (aptères et ailés) et de leurs juvéniles. Nous avons également observé un effet cumulatif dans le temps, les conséquences négatives de la vibration du substrat augmentant avec le temps d'exposition. La réduction progressive du nombre d'individus sur les plants vibrés a particulièrement été observée chez les juvéniles. Contrairement à nos prédictions, l'impact de la vibration du substrat sur la rétention des adultes a eu des effets similaires chez les deux morphes. Ceci suggère que cette méthode de lutte pourrait s'avérer efficace contre les pucerons aptères et ailés, potentiellement en induisant un rejet de l'hôte notamment par la difficulté à s'en alimenter.

Nos résultats ont également démontré que la vibration du substrat diminuait le succès reproducteur des femelles en réduisant leur fécondité (ailées et aptères) en période de post exposition au traitement. Le traitement vibrationnel s'est aussi révélé altérer les comportements d'alimentation et de mobilité des juvéniles exposés à la vibration en période de mue.

Nous n'avons relevé aucune réduction de la production de juvéniles (ratio juvéniles: femelle) pendant le traitement vibrationnel (0-48 h), toutefois une réduction s'observait en post

exposition (après 24 h) chez les aptères. Ces résultats suggèrent que des embryons déjà bien formés ont été pondus par la mère, indépendamment du traitement. Toutefois, la vibration du substrat perturberait le développement des juvéniles nés plus tard, possiblement lors du développement dans l'abdomen de la mère au moment du traitement vibrationnel. Cette hypothèse concorde avec les résultats de Mittler et Matsuka (1985) qui ont démontré que seules les femelles exposées à des périodes d'obscurité de deux jours produisent de grands nombres de pucerons ailés, suggérant une sensibilité des embryons à des traitements d'une durée minimale de 48 h avant la parturition. De plus, les conséquences de la vibration du substrat sur la fécondité de *M. persicae* survenaient uniquement chez les femelles aptères, tel qu'anticipé, les ailés étant davantage résistants aux situations de stress (Walters et Dixon, 1983; Xu *et al.*, 2012). D'autre part, la vibration du substrat modifiait significativement les comportements d'alimentation et de mobilité des juvéniles. Plus spécifiquement, la vibration du substrat réduisait les durées totales d'alimentation (avant et après la mue) et de mobilité (avant la mue). Contrairement à nos hypothèses, la mobilité n'augmentait pas après la mue. Finalement, la vibration du substrat projetait les juvéniles hors des feuilles, en particulier lors de la mue.

Notre étude met de l'avant le potentiel d'utilisation de la vibration non-spécifique du substrat comme méthode de lutte mécanique de *M. persicae* par divers mécanismes: diminution de l'acceptabilité des plantes hôtes et de la rétention des individus, réduction de la fécondité, perturbation de l'alimentation et éjection des juvéniles hors des feuilles. Elle met aussi en lumière l'effet réducteur cumulatif de la vibration du substrat sur la sélection de l'hôte et la rétention des pucerons.

Limites expérimentales et direction futures

Notre étude a été menée à petite échelle spatiale, soit en boîte de Pétri sur feuille excisée de poivron ou sur de jeunes plants à la structure simplifiée, les résultats variant selon l'échelle quant à l'incidence de la vibration sur la fécondité. De ce fait, il serait pertinent d'évaluer l'incidence de la vibration du substrat à plus large échelle, en serres et sur des plants de différents stades phénologiques. Une telle mise à l'échelle nécessite l'utilisation d'un type différent de

système vibrationnel et la collaboration de professionnels ayant des expertises complémentaires, notamment des ingénieurs et des physiciens. L'utilisation de la vibration du substrat en serres a par ailleurs le potentiel de bénéficier de structures déjà présentes dont celles servant au tuteurage des plants. L'installation de vibreurs sur une ligne de tuteurage, tel qu'exécuté par Kishi et Takanashi (2019) et Sekine *et al.* (2023) en serres de tomates, pourrait s'avérer efficace et faciliter l'adhésion des producteurs pour cette méthode.

Davantage d'études méritent d'être menées pour investiguer le seuil d'intensité optimale pouvant être utilisée sur les plants vibrés avant d'en réduire la croissance ou la productivité, la vibration pouvant potentiellement interférer avec leur développement. Des tests préliminaires sur les effets de longues durées d'exposition vibrationnelles (2 semaines en continu) sur de jeunes plants de poivrons (~20 cm de hauteur) engendrent des déformations foliaires (J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.). Des expériences en cours permettront de mieux comprendre ce phénomène et ses répercussions sur le plant poivron. Examiner aussi l'incidence de la vibration du substrat non spécifique (bruit blanc) sur la pollinisation s'avérerait pertinent, sachant que la pollinisation vibratile (par *buzz*, autour de 300 Hz d'insectes pollinisateurs) pour enlever le pollen des anthères peut artificiellement améliorer la pollinisation des plants par l'entremise de vibreurs (De Luca et Vallejo-Marín, 2013; Tayal *et al.*, 2020).

Des études actuellement menées par notre laboratoire explorent l'utilisation de la vibration du substrat pour évaluer sa compatibilité avec des agents de lutte biologique, comme les guêpes parasitoïdes et les coccinelles prédatrices utilisées dans le contrôle de *M. persicae*. Les résultats préliminaires révèlent une compatibilité entre les deux méthodes (vibration et parasitoïdes), voire un effet additif (J.-P. Parent et P. K. Abram, en prép.).

L'utilisation de la vibration du substrat non spécifique (bruit blanc), n'exploitant pas des signaux communicationnels spécifiques à un insecte ravageur, pourrait s'étendre à davantage d'insectes, particulièrement ceux sédentaires à leur plante hôte. La vibration du substrat s'est révélée réduire la durée d'alimentation des juvéniles de *M. persicae*. De ce fait, des tests axés sur des ravageurs partageant le même mode d'alimentation (piqueur-suceur) devraient constituer

les premiers pas vers l’élargissement du spectre d’application de la méthode à d’autres modèles biologiques.

La demande en énergie nécessaire au bon fonctionnement de la méthode vibratoire pourrait constituer un désavantage. L’énergie requise au système vibrationnel (générateur de son, amplificateur et vibreur) devra être quantifiée afin d’estimer les coûts d’utilisation et évaluer l’empreinte énergétique. La durée de « vie » des vibreurs et leur efficacité méritent également d’être évaluées. Cette usure pourrait potentiellement être mitigée par l’adoption d’une méthode vibrationnelle fonctionnant par intervalles plutôt qu’en continu. Les vibreurs en phase d’utilisation produisent de la pollution sonore, toutefois elle est grandement réduite par des caissons insonorisés développés par notre laboratoire. D’autre part, l’implantation d’un système vibrationnel représente un investissement financier important (achat initial et maintien) pour les producteurs. La viabilité économique de la méthode vibrationnelle, une fois optimisée au regard des études additionnelles, devra être évaluée en comparaisons aux méthodes de contrôle plus traditionnelles (biologiques, chimiques, etc.).

Nous pensons que cette méthode de lutte a le potentiel d’être incluse dans une approche de lutte intégrée de *M. persicae* dans les serres de poivron au regard des résultats actuels et par le fait qu’elle constitue une alternative respectueuse de l’environnement. Elle contribuerait à l’atteinte des objectifs gouvernementaux en matière de réduction des pesticides tout en adressant les priorités des consommateurs en matière de pratiques agricoles durables (Lévesque *et al.*, 2021; MAPAQ, 2023; Programme des Nations Unies pour l’Environnement, 2022).

Références bibliographiques

- Agriculture et Agroalimentaire Canada (AAC). (2021). *Profil de la culture du poivron de serre au Canada, 2020*. https://publications.gc.ca/collections/collection_2021/aac-aafc/A118-10-21-2020-fra.pdf
- Agro electronics. (s. d.). *Vibrational mating disruption for grape leafhoppers control*.
Development: vibration trap. DEVELOPMENTS (agroelectronics.it)
- Ali, J., Bayram, A., Mukarram, M., Zhou, F., Karim, M. F., Hafez, M. M. A., Mahamood, M., Yusuf, A. A., Hung King, P. J., Adil, M., F., Ma, Z. et Shamsi, I. H. (2023). Peach-potato aphid *Myzus persicae*: current management strategies, challenges, and proposed solutions. *Sustainability*, 15, article 11150. <https://doi.org/10.3390/su151411150>
- Alizamani, T., Shakarami, J., Mardani-Talaee, M., Zibaee, A. et Serrão, J. E. (2020). Direct interaction between micronutrients and bell pepper (*Capsicum annum L.*), to affect fitness of *Myzus persicae* (Sulzer). *Journal of Plant Protection Research*, 60, 253-262.
- Alworth, L. C. et Buerkle, S. C. (2013). The effects of music on animal physiology, behavior and welfare. *Lab animal*, 42, 54-61. <https://doi.org/10.1038/laban.162>
- Alyokhin, A., et Sewell, G. (2003). On-soil movement and plant colonization by walking wingless morphs of three aphid species (Homoptera: Aphididae) in greenhouse arenas. *Environmental Entomology*, 32, 1393-1398. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.6.1393>
- Anderson, M. et Bromley, A.K. (1987). Sensory system. Dans Minks, A. K. et Harrewijn, P. (dir.), *Aphids: their biology, natural enemies and control* (vol. 2A). Elsevier, 153–162.
- Anthon, E. W. (1955). Evidence for green peach aphid resistance to organo-phosphorous insecticides. *Journal of Economic Entomology*, 48, 56-57.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19560500072>
- Attenborough, K. et van Renterghem, T. (2021). *Predicting outdoor sound* (2e éd.). CRC Press.
<https://doi.org/10.1201/9780429470806>

- Auclair, J. L. (1959). Feeding and excretion by the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (Harr.), reared on different varieties of peas. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2, 279-286.
https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1570-7458.1959.tb00441.x?casa_token=sq9L3acvL6AAAAAA:npYQF0QCYji9ViJ3-4W7kgS4Ss6goDla27frs33EdPOcCSQVP4Bdvq1CUT0gs0bltq1pjAZbCnB
- Auclair, J. L. (1963). Aphid feeding and nutrition. *Annual review of entomology*, 8, 439-490.
<https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.en.08.010163.002255>
- Avosani, S., Berardo, A., Pugno, N. M., Verrastro, V., Mazzoni, V. et Cornara, D. (2021). Vibrational disruption of feeding behaviors of a vector of plant pathogen. *Entomologia Generalis*, 41, 481-495. <https://dx.doi.org/10.1127/entomologia/2021/1327>
- Bailey, W. J. et Morris, G. K. (1986). Confusion of phonotaxis by masking sounds in the bushcricket *Conocephalus brevipennis* (Tettigoniidae: Conocephalinae). *Ethology*, 73, 19-28.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1986.tb00996.x>
- Barton, B. T., Hodge, M. E., Speights, C. J., Autrey, A. M., Lashley, M. A. et Klink, V. P. (2018). Testing the AC/DC hypothesis: rock and roll is noise pollution and weakens a trophic cascade. *Ecology and Evolution*, 8, 7649-7656.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.4273>
- Bass, C., Puinean, A. M., Zimmer, C. T., Denholm, I., Field, L. M., Foster, S. P., Gutbrod, O., Nauen, R., Slater, R. et Williamson, M. S. (2014). The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. *Insect biochemistry and molecular biology*, 51, 41-51.
<https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2014.05.003>
- Belliure, B., Amorós-Jiménez, R., Fereres, A. et Marcos-García, M. Á. (2011). Antipredator behaviour of *Myzus persicae* affects transmission efficiency of Broad bean wilt virus 1. *Virus Research*, 159, 206-214.
https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168170211001559?casa_token=60MhcVcWBzAAAAAA:prDITXfGNkHAuplV9PLRE9RveRdu21ZBZIslw_Cga2-RgzBolTvtwLUrZivjr30bU7INZQFq

Bennet-Clark, H. C. (1970). The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets. *Journal of Experimental Biology*, 52, 619-652.

<https://journals.biologists.com/jeb/article/52/3/619/21554/The-Mechanism-and-Efficiency-of-Sound-Production>

Berlocher, S. H. et Feder, J. L. (2002). Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annual review of entomology*, 47, 773-815.

<https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>

Bernays, E. A. et Chapman, R.F. (1994). *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall.

https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=Nj8NCnGcymcC&oi=fnd&pg=PR1&dq=Host-plant+selection+by+phytophagous+insects&ots=D5D58oJAlq&sig=zn32H4qtt2spz0BgMFu1tLc3Qb0&redir_esc=y#v=onepage&q=Host-plant%20selection%20by%20phytophagous%20insects&f=false

Blackman, R. L. (1972). The inheritance of life-cycle differences in *Myzus persicae* (Sulz.)(Hem., Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 281-294.

<https://doi.org/10.1017/S0007485300047726>

Blackman, R. L. (1975). Photoperiodic determination of the male and female sexual morphs of *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*, 21, 435-453.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0022191075900360>

Blackman, R. L. (1990). Specificity in aphid/plant genetic interaction, with particular attention to the role of the alate colonizer. Dans Campbell, R.K. et Eikenbary, R.D. (dir.), *Aphid-plant genotype interactions* (p. 251-274). Elsevier, Amsterdam.

https://www.researchgate.net/publication/266740063_Specificity_in_aphidplant_genetic_interactions_with_particular_attention_to_the_role_of_the_alate_colonizer

Blackman, R. L. et Eastop, V. F. (1984). *Aphids on the world's crops: an identification and information guide* (1re éd.). Wiley.

Blackman, R. L. et Eastop, V. F. (2000). *Aphids on the world's crops: an identification and information guide* (2e éd.). Wiley.

Blackman, R. L. et Eastop, V. F. (2017). Taxonomic issues. Dans van Emden, H. F. et Harrington, R. (dir.), *Aphids as crop pests* (2e éd., p. 1-36). Wallingford UK: CABI.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20073203984>

Blieck, A. (s. d.). Paléozoïque ou ère primaire. Dans *Encyclopædia Universalis*.
[https://www.universalis.fr/encyclopedie/paleozoique-ere-primaire/#:~:text=Le%20Pal%C3%A9ozo%C3%A9que%20\(terme%20invent%C3%A9%20par,lo](https://www.universalis.fr/encyclopedie/paleozoique-ere-primaire/#:~:text=Le%20Pal%C3%A9ozo%C3%A9que%20(terme%20invent%C3%A9%20par,longue%2C%20ayant%20dur%C3%A9e%20de%2091%20Ma.)
ngue%2C%20ayant%20dur%C3%A9e%20de%2091%20Ma.

Bowen, A. E., Gurule-Small, G. A. et Tinghitella, R. M. (2020). Anthropogenic noise reduces male reproductive investment in an acoustically signaling insect. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02868-3>

Bradley, R. H. E. (1962). Response of the aphid *Myzus persicae* (Sulz.) to some fluids applied to the mouthparts. *Canadian Entomologist*, 94, 707-722.
<https://www.cambridge.org/core/journals/canadian-entomologist/article/abs/response-of-the-aphid-myzus-persicae-sulz-to-some-fluids-applied-to-the-mouthparts1/609E7DF099A9D1CCE122A4E6DB585426>.

Brisson, J. A. (2010). Aphid wing dimorphisms: linking environmental and genetic control of trait variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 605-616.
https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2009.0255?casa_token=AwDtCnpbGHYAAAAA%3ARMysdutTzpP5w-3PzdZ_PFaloTHnielJIKgBXaALIIZZPuHWU0BXpTJkrqsLfQDBQOo1a4ymc74p

Broadbent, L. (1949). Factors affecting the activity of alatae of the aphids *Myzus persicae* (Sulzer) and *Brevicoryne brassicae* (L.). *Annals of Applied Biology*, 36, 40-62.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744->

7348.1949.tb06399.x?casa_token=0pgM6DAYD1QAAAAA:TONfif1VWAuupF-nwAaxkOs6tiR6JBHKtSQ7YvZX-i5sc8fSit8V2O1T_fCihXtf85uD_xGsTbrg

Bronstein, J. L. (1994). Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69, 31-51. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/418432>

Bruce, T. J., et Pickett, J. A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects-finding the right mix. *Phytochemistry*, 72, 1605-1611.
<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/418432>

Bunkley, J. P., McClure, C. J., Kawahara, A. Y., Francis, C. D. et Barber, J. R. (2017). Anthropogenic noise changes arthropod abundances. *Ecology and Evolution*, 7, 2977-2985.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2698>

CABI. (2013). *Datasheet report for Myzus persicae (green peach aphid)*. Invasive Species Compendium. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/35642>.

Calabrese, E. J. et Edwards, L. J. (1976). Light and gravity in leaf-side selection by the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Annals of the Entomological Society of America*, 69, 1145-1146.
<https://doi.org/10.1093/aesa/69.6.1145>

Cameron, D. (2023, 24 mai). Ventes records de pesticide au Québec. *La Presse*.
<https://www.lapresse.ca/actualites/environnement/2023-05-24/ventes-records-de-pesticides-au-quebec.php>

Capinera, J. L. (2001). *Green peach aphid, Myzus persicae* (Sulzer) (Insecta: Hemiptera: Aphididae). University of Florida Cooperative Extension Service.
<https://edis.ifas.ufl.edu/publication/IN379>

Carvalho, F. P. (2006). Agriculture, pesticides, food security and food safety. *Environmental Science and Policy*, 9, 685-692. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2006.08.002>

Castañeda, L. E., Figueroa, C. C., Fuentes-Contreras, E., Niemeyer, H. M. et Nespolo, R. F. (2010). Physiological approach to explain the ecological success of 'superclones' in aphids: interplay

between detoxification enzymes, metabolism and fitness. *Journal of Insect Physiology*, 56, 1058-1064. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.02.019>

Chapman, P. J. (1938). *The plum curculio as an apple pest*. Bulletin of the New York State Agricultural Experiment Station, 684, 1-75.

Chapman, R. F., Bernays, E. A. et Simpson, S. J. (1981). Attraction and repulsion of the aphid, *Cavariella aegopodi*, by plant odours. *Journal of Chemical Ecology*, 7, 881-888. <https://doi.org/10.1007/BF00992385>

Clement, S. L., Wightman, J. A., Hardie, D. C., Bailey, P., Baker, G. et McDonald, G. (2000). Opportunities for integrated management of insect pests of grain legumes. Dans Knight, R (dir.), *Linking Research and Marketing Opportunities for Pulses in the 21st Century* (vol. 34, p. 467-480). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4385-1_43

Cocroft R. B., Rodríguez R. L. (2005). The behavioral ecology of insect vibrational communication. *BioScience*, 55, 323-334. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0323:TBEIV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0323:TBEIV]2.0.CO;2)

Cole, L. R. (1959). On defences of lepidopterous pupae in relation to the oviposition behaviour of certain ichneumonidae. *Journal of the Lepidopterist Society*, 13, 1-10. [https://images.peabody.yale.edu/lepsoc/jls/1950s/1959/1959-13\(1\)1-Cole.pdf](https://images.peabody.yale.edu/lepsoc/jls/1950s/1959/1959-13(1)1-Cole.pdf)

Crema, R. (1979). Egg viability and sex determination in *Megoura viciae* (Homoptera: Aphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 26, 152-156. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1979.tb02910.x>

Dahlin, R., Vucetic, A et Ninkovic, V. (2015). Changed host plant volatile emissions induced by chemical interaction between unattacked plants reduce aphid plant acceptance with intermorph variation. *Journal of Pest Science*, 88, 249-257.

Davis, J. A. et Radcliffe, E. B. (2008). Reproduction and feeding behavior of *Myzus persicae* on four cereals. *Journal of Economic Entomology*, 101, 9-16. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0625-z>

De Luca, P. A. et Vallejo-Marín, M. (2013). What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current opinion in plant biology*, 16, 429-435. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.05.002>

Devonshire, A. L., Field, L. M., Foster, S. P., Moores, G. D., Williamson, M. S., et Blackman, R. L. (1998). The evolution of insecticide resistance in the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353, 1677-1684. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2014.05.003>

Dixon, A. F. G. (1971). The life-cycle and host preferences of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annals of Applied Biology*, 68, 135-147. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1971.tb06450.x>

Dixon, A. F. G. (1972). Fecundity of brachypterous and macropterous alatae in *Drepanosiphum dixoni* (Callaphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 15, 335-340. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1972.tb00218.x>

Dixon, A. F. G. (1977). Aphid ecology: life cycles, polymorphism, and population regulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 329-353. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.001553>

Dixon, A. F. G. (1987). Parthenogenetic reproduction and rate of increase in aphids. Dans Minks, A. K. et Harrewijn P. (dir.), *Aphids, their biology, natural enemies and control* (2e éd., vol. A). Elsevier, 269-287.

Dixon, A. F. G. (1998). *Aphid Ecology* (vol. 2). Chapman & Hall.

Dixon, A. F. G. et Howard, M. T. (1986). *Dispersal in aphids, a problem in resource allocation*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-71155-8_10

Dixon, A. F. G. et Mercer, D. R. (1983). Flight behaviour in the sycamore aphid: factors affecting take-off. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33, 43-49. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1983.tb03231.x>

Dixon, A. F. G. et Wratten, S. D. (1971). Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bulletin of Entomological Research*, 61, 97-111. <https://doi.org/10.1017/S0007485300057485>

Demers, N., Abram, P. K. et Parent, J. P. (2021). *Slug-like aphids, the disruptive effect of vibrations on offspring of the green peach aphid Myzus persicae*. Affiche présentée au congrès annuel 2021 de la Société Entomologique du Canada. 10.13140/RG.2.2.18631.01448

Demers, N., Brodeur, J., Abram, P. K. et Parent, J.-P. (en prép.). No bad vibes: effects of substrate-borne vibrations on the behaviour and fecundity of the green peach aphid *Myzus persicae*.

Devi, P. B. et Singh, T. K. (2007). Studies on the morphometry of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Entomological Research*, 37, 81-85. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2007.00055.x>

DeVries, P. J. (1990). Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science*, 248, 1104-1106. 10.1126/science.248.4959.1104

Djemai, I., Casas, J. et Magal, C. (2001). Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268, 2403-2408. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1811>

Dosunmu, O.G., Herrick, N.J., Haseeb, M., Hix, R.L. et Mankin R. (2014). Acoustic detectability of *Rhynchophorus cruentatus* (Coleoptera: Dryophthoridae). *Florida Entomologist*, 97, 431-438. <https://doi.org/10.1653/024.097.0213>

Döring, T. F. (2014). How aphids find their host plants, and how they don't. *Annals of Applied Biology*, 165, 3-26. <https://doi.org/10.1111/aab.12142>

Elias, D. O. et Mason, A. C. (2014). The role of wave and substrate heterogeneity in vibratory communication: practical issues in studying the effect of vibratory environments in communication. Dans Cocroft, R., Gogala, M., Hill, P. et Wessel, A. (dir.), *Studying vibrational communication: Animal signals and communication* (vol. 3, p. 215-247). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3_12

Dent, D. R., Elliott, N. C., Farrell, J. A., Gutierrez, A. P., van Lenteren, J. C., Walton, M. P. et Wratten, S. D. (1995). *Integrated Pest Management*. Chapman & Hall.
https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=BNVLxXDBVr8C&oi=fnd&pg=PP15&dq=Integrated+pest+management&ots=ly164kZAqU&sig=aMcB8M9Oxu64pg6LQn-OR_GFoyc&redir_esc=y#v=onepage&q=Integrated%20pest%20management&f=false

Elton, C. S. (1925). The dispersal of insects to Spitsbergen. *Entomological Society of London*, 73, 289-299. <https://people.wku.edu/charles.smith/biogeog/ELTO1925.htm>

Fernandez, C. et W. Nentwig. (1997). Quality control of the parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) used for biological control in greenhouses. *Journal of Applied Entomology*, 121, 447-456. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1997.tb01433.x>

Ferrar, P. (1969). Interplant movement of apterous aphids with special reference to *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 58, 653-660. <https://doi.org/10.1017/S0007485300057370>

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2024). *Pepper. Land and water. Crop Information*. <https://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/pepper/fr/>

Forrest, T. G., Farris, H. E. et Hoy, R. R. (1995). Ultrasound acoustic startle response in scarab beetles. *Journal of Experimental Biology*, 198, 2593-2598. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.12.2593>

- Frantz, J. D., Gardner, J., Hoffmann, M. P. et Jahn, M. M. (2004). Greenhouse screening of *Capsicum* accessions for resistance to green peach aphid (*Myzus persicae*). *American Society of Horticultural Science*, 39, 1332-1335. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.6.1332>
- Fray, L. M., Leather, S. R., Powell, G., Slater, R., McIndoe, E. et Lind, R. J. (2014). Behavioural avoidance and enhanced dispersal in neonicotinoid-resistant *Myzus persicae* (Sulzer). *Pest Management Science*, 70, 88-96. <https://doi.org/10.1002/ps.3530>
- Ganassi, S., Moretti, A., Pagliai, A. M. B., Logrieco, A. et Sabatini, M. A. (2002). Effects of beauvericin on *Schizaphis graminum* (Aphididae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 80, 90-96. [https://doi.org/10.1016/S0022-2011\(02\)00125-8](https://doi.org/10.1016/S0022-2011(02)00125-8)
- Gaye, M. M., Jolliffe, P. A. et Maurer, A. R. (1992). Row cover and population density effects on yield of bell peppers in south coastal British Columbia. *Canadian Journal of Plant Science*, 72, 901-909. <https://doi.org/10.4141/cjps92-113>
- Goepfert, M. C. et Hennig, R. M. (2016). Hearing in insects. *Annual Review of Entomology*, 61, 257-276. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023631>.
- Gómez-Ladrón de Guevara, R., Pardo-González, J. E., Varón-Castellanos, R. et Navarro-Albaladejo, F. (1996). Evolution of color during the ripening of selected varieties of paprika pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 44, 2049-2052. <https://doi.org/10.1021/jf950465m>
- Görres, C. M. et Chesmore, D. (2019). Active sound production of scarab beetle larvae opens up new possibilities for species-specific pest monitoring in soils. *Scientific Reports*, 9, article 10115. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46121-y>
- Grimaldi, D. et Engel, M. S. (2005). *Evolution of the insects*. Cambridge University Press. https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=QI6Jl6wKb88C&oi=fnd&pg=PR11&dq=Evolution+of+the+insects&ots=qdwwD_AsFv&sig=6P3gov4ll_7UeVMnPjP4_JIZ-ig&redir_esc=y#v=onepage&q=Evolution%20of%20the%20insects&f=false

Grüber, K. et Dixon, A. F. G. (1988). The effect of nutrient stress on development and reproduction in an aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47, 23-30.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb02277.x>

Guedes, R. N. C., Matheson, S. M., Frei, B., Smith, M. L. et Yack, J. E. (2012). Vibration detection and discrimination in the masked birch caterpillar (*Drepana arcuata*). *Journal of Comparative Physiology A*, 198, 325-335. <https://doi.org/10.1007/s00359-012-0711-8>

Guillemaud, T., Mieuzet, L. et Simon, J. C. (2003). Spatial and temporal genetic variability in French populations of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Heredity*, 91, 143-152.

Gurule-Small, G. A. et Tinghitella, R. M. (2019). Life history consequences of developing in anthropogenic noise. *Global Change Biology*, 25, 1957-1966.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14610>

Hager, F. A. et Krausa, K. (2019). Acacia ants respond to plant-borne vibrations caused by mammalian browsers. *Current Biology*, 29, 717-725.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.01.007>

Haine, E. (1955). Aphid take-off in controlled wind speeds. *Nature*, 175, 474-475.
<https://doi.org/10.1038/175474a0>

Hanafi, A. (2000). The threat of insect-transmitted viruses to vegetable production in Morocco. *Mediterranean Climate*, 23, 89-94.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20013072046>

Hanssen, I. M., Lapidot, M. et Thomma, B. P. (2010). Emerging viral diseases of tomato crops. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23, 539-548. <https://doi.org/10.1094/MPMI-23-5-0539>

Hardie, J. (1989). Spectral specificity for targeted flight in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Journal of Insect Physiology*, 35, 619-626. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(89\)90124-8](https://doi.org/10.1016/0022-1910(89)90124-8)

Hardie, J. (1993). Flight behavior in migrating insects. *Journal of Agricultural Entomology*, 10, 239-245. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19941101386>

Hardie, J. (1994). Variation in behavioural migration in aphids. *European Journal of Entomology*, 91, 115-120. <https://www.eje.cz/artkey/eje-199401-0016.php>

Hardie, J., Schlumberger, A. (1996). The early appearance of foraging flight associated with starvation in an aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80, 73-75. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1720-0_16

Hashiba, T. et Misawa, T. (1969). Studies on the mechanism of aphid transmission of stylet-borne virus. (III) On the adherence of the virus to the stylet. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, 20, 159-171.

Herrick, N.J. et Mankin, R.W. (2012). Acoustical detection of early instar *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae) in Canary Island date palm, *Phoenix canariensis* (Arecales: Arecaceae). *Florida Entomologist*, 95, 983-990. <https://doi.org/10.1653/024.095.0425>

Hervert-Hernández, D., Sáyago-Ayerdi, S. G., Goñi, I. (2010). Bioactive compounds of four hot pepper varieties (*Capsicum annuum* L.), antioxidant capacity, and intestinal bioaccessibility. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58, 3399-3406. <https://doi.org/10.1021/jf904220w>

Hill, P. S. et Wessel, A. (2016). Biotremology. *Current Biology*, 26, 187-191. [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(16\)30001-X.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(16)30001-X.pdf)

Hodge, S., Hardie, J. et Powell, G. (2011). Parasitoids aid dispersal of a nonpersistently transmitted plant virus by disturbing the aphid vector. *Agricultural and Forest Entomology*, 13, 83-88. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00493.x>

Hodgson, C. (1991). Dispersal of apterous aphids (Homoptera: Aphididae) from their host plant and its significance. *Bulletin of Entomological Research*, 81, 417-427.
<https://doi.org/10.1017/S0007485300031989>

Hodgson, C. J. (1978). The distribution and movement of apterous *Myzus persicae* on rapidly growing turnip plants. *Ecological Entomology*, 3, 289-298. 10.1111/j.1365-2311.1978.tb00929.x

Hodgson, C. J. et Elbakhet, I. B. (1985). Effect of colour and shape of 'target' hosts on the orientation of emigrating adult apterous *Myzus persicae* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38, 267-272. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03529.x>

Hölldobler, B., Braun, U., Gronenberg, W., Kirchner, W. H. et Peeters, C. (1994). Trail communication in the ant *Megaponera foetens* (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae). *Journal of Insect Physiology*, 40, 585-593. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(94\)90145-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90145-7)

Hooks, C. R. R. et Fereres, A. (2006). Protecting crops from non-persistently aphid-transmitted viruses: a review on the use of barrier plants as a management tool. *Virus Research*, 120, 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2006.02.006>

Hoy, R., Nolen, T. et Brodfuehrer, P. (1989). The neuroethology of acoustic startle and escape in flying insects. *The Journal of Experimental Biology*, 146, 287-306.
<https://doi.org/10.1242/jeb.146.1.287>

Hu, L., Gui, W., Chen, B. et Chen, L. (2019). Transcriptome profiling of maternal stress-induced wing dimorphism in pea aphids. *Ecology and Evolution*, 9, 11848-11862.
<https://doi.org/10.1002/ece3.5692>

Inta, R., Evans, T. A. et Lai, J. C. S. (2009). Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Economic Entomology*, 102, 121-126. <https://doi.org/10.1603/029.102.0117>

Islamoglu, M. et Alkan, C. (2019). Food preference of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) winged and wingless forms of *Aphis fabae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Biological Control*, 33, 321-325.
<https://doi.org/10.18311/jbc/2019/23197>

Jahan, H., Khudr, M. S., Arafah, A. et Hager, R. (2023). Exposure to heat stress leads to striking clone-specific nymph deformity in pea aphid. *PLoS ONE*, 18.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0282449>

Jeram, S. et Čokl, A. (1996). Mechanoreceptors in insects: Johnston's organ in *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae, Heteroptera). *European Journal of Physiology*, 431, 281-282.
<https://doi.org/10.1007/BF02346378>

Johnson, B. (1957). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. *Journal of Insect Physiology*, 1, 248-256. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(57\)90040-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(57)90040-9)

Johnson, C. G. (1954). Aphid migration in relation to weather. *Biological Reviews*, 29, 87-118.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1954.tb01398.x>

Kanmiya, K. (2006). Mating behaviour and vibratory signals in whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). Dans Drosopoulos, S. et Claridge, M. F. (dir.), *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution* (1re éd., p. 365-379). Taylor and Francis. https://www.researchgate.net/profile/Kanmiya-Kenkichi-2/publication/299637958_Mating_Behaviour_and_Vibratory_Signals_in_Whiteflies_Hemiptera/links/5bd67787299bf1124faa4e66/Mating-Behaviour-and-Vibratory-Signals-in-Whiteflies-Hemiptera.pdf

Kavčič, A., Čokl, A., Laumann, R. A., Blassioli-Moraes, M. C. et Borges, M. (2013). Tremulatory and abdomen vibration signals enable communication through air in the stink bug *Euschistus heros*. *PLoS One*, 8, article e56503. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056503>

Kelber, A., Vorobyev, M., Osorio, D. (2003). Animal colour vision - behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 78, 81-118. <https://doi.org/10.1017/S1464793102005985>

Kennedy, J. S. (1958). Physiological condition of the host plant and susceptibility to aphid attack. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1, 50-65. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1958.tb00009.x>

Kennedy, J. S. et Booth, C. O. (1951). Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. *Annals of Applied Biology*, 38, 25-64. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1951.tb07788.x>

Kennedy, J. S. et Booth, C. O. (1963). Coordination of successive activities in an aphid : the effect of flight on settling responses. *Journal of Experimental Biology*, 40, 351-369. <https://doi.org/10.1242/jeb.40.2.351>

Kennedy, J. S., Booth, C. O. et Kershaw, W. J. S. (1959). Host finding by aphids in the field: *Aphis fabae* scop. (gynoparae) and *brevicoryne brassicae* l.; with a re-appraisal of the role of host-finding behaviour in virus spread. *Annals of Applied Biology*, 47, 424-444. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1959.tb07277.x>

Kennedy, J. S., Booth, C. O. et Kershaw, W. J. S. (1961). Host finding by aphids in the field. III. Visual attraction. *Annals of Applied Biology*, 49, 1-21. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1961.tb03587.x>

Kenyon, L., Kumar, S., Tsai, W. S. et Hughes, J. D. A. (2014). Virus diseases of peppers (*Capsicum spp.*) and their control. *Advances in Virus Research*, 90, 297-354. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801246-8.00006-8>

Kindlmann, P. et Dixon, A. F. G. (1989). Developmental constraints in the evolution of reproductive strategies - telescoping of generations in parthenogenetic aphids. *Functional Ecology*, 531-537. <https://doi.org/10.2307/2389567>

Kirchner, S. M., Doring, T. F., Saucke, H. (2005). Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 51, 1255-1260. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.07.002>

Kirchner, W. H. et Röschard, J. (1999). Hissing in bumblebees: an interspecific defence signal. *Insectes sociaux*, 46, 239-243. <https://doi.org/10.1007/s000400050140>

Kishi, M. et Takanashi, T. (2019). Tonic immobility and startle responses induced by substrate-borne vibrations in the sap beetle, *Phenolia* (Lasiodites) *picta* (Coleoptera: Nitidulidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 63, 13-16. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20193224622>

Klingauf, F. A. (1987). Host plant finding and acceptance. Dans Minks, A. K. et Harrewijn P. (dir.), *Aphids, their biology, natural enemies and control* (2e éd., vol. A). Elsevier, 209-224.

Koppert. (s. d.). *Protections des cultures: puceron vert du pêcher*. <https://www.koppert.ca/fr/ravageurs-des-plantes/pucerons/puceron-vert-du-pecher/>.

Kuhelj, A., de Groot, M., Blejec, A. et Virant-Doberlet, M. (2016). Sender-receiver dynamics in leafhopper vibrational duetting. *Animal Behaviour*, 114, 139-146. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.001>

Kring, B., J. (1972). Flight behavior of aphids. *Annual Review of Entomology*, 17, 61-492. <https://www.annualreviews.org/docserver/fulltext/ento/17/1/annurev.en.17.010172.002333.pdf?Expires=1710876400&id=id&accname=ar-188674&checksum=E1DBF216D109186057A14BFCCCBA6828>

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. *BioControl*, 42, 499-516. <https://doi.org/10.1007/BF02769810>

Lakes-Harlan, R. et Strauß, J. (2014). Functional morphology and evolutionary diversity of vibration receptors in insects. Dans Coccoft, R. B., Gogala, M., Hill, P. S. et Wessel, A. (dir.), *Studying vibrational communication* (vol. 3, p. 277-302). Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3_14

La Rossa, F. R., Vasicek, A., and López, M. C. (2013). Effects of pepper (*Capsicum annuum*) cultivars on the biology and life table parameters of *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Neotropical Entomology*, 42, 634-641. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0166-9>

Laumann, R. A., Maccagnan, D. H. B., Čokl, A., Blassioli-Moraes, M. C. et Borges, M. (2018). Substrate-borne vibrations disrupt the mating behaviors of the neotropical brown stink bug, *Euschistus heros*: implications for pest management. *Journal of Pest Science*, 91, 995-1004.
<https://doi.org/10.1007/s10340-018-0961-5>

Leather, S. R., Ward, S. A. et Dixon, A. F. G. (1983). The effect of nutrient stress on life history parameters of the black bean aphid *Aphis fabae* Scop. *Oecologia*, 57, 156-157.
<https://doi.org/10.1007/BF00379574>

Leather, S. R. et Wellings, P. W. (1981). Ovariole number and fecundity in aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 30, 128-133. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1981.tb03086.x>

Lévesque, A., Kermagoret, C., Poder, T. G., L'Ecuyer-Sauvageau, C., He, J., Sauvé, S. et Dupras, J. (2021). Financing on-farm ecosystem services in southern Quebec, Canada: a public call for pesticides reduction. *Ecological Economics*, 184, article 106997.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2021.106997>

Liquido, N. J. et Irwin, M. E. (1986). Longevity, fecundity, change in degree of gravidity and lipid content with adult age, and lipid utilisation during tethered flight of alates of the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Annals of Applied Biology*, 108, 449-459.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1986.tb01984.x>

- Loebenstein, G., Alper, M. et Levy, S. (1970). Field tests with oil sprays for the prevention of aphid-spread viruses in peppers. *Phytopathology*, 60, 212-215.
https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1970Articles/Phyto60n02_212.pdf
- Loxdale, H. D., Hardie, J. I. M., Halbert, S., Foottit 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, 291-311. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1993.tb00998.x>
- MacNeish, R. S. (1964). The food-gathering and incipient agriculture stage of prehistoric Middle America. *University of Texas Press*, 1, 413-426. <https://doi.org/10.7560/732599-012>
- Maisonhaute, J. E., Labrie, G. et Provost, C. (2019). *Charte de décision pour l'application des agents de lutte biologiques dans les légumes de serre*. Centre de recherche agroalimentaire de Mirabel (CRAM). https://www.cram-mirabel.com/wp-content/uploads/2021/09/Rapport-final_SPQA_CRAM-1-17-1840-CP.pdf
- Mancini, R. (2003). *Op amps for everyone* (2e éd.). Texas Instrument. https://pearl-hifi.com/06_Lit_Archive/15_Mfrs_Publications/Texas_Instruments/Op_Amps_for_Everyone_TI.pdf
- Mankin, R., Hagstrum, D., Guo, M., Eliopoulos, P., Njoroge, A. (2021). Automated applications of acoustics for stored product insect detection, monitoring, and management. *Insects*, 12, 259-282. <https://doi.org/10.3390/insects12030259>
- Mankin, R.W., Rohde, B. et McNeill, S. (2016). Vibrational duetting mimics to trap and disrupt mating of the devastating Asian citrus psyllid insect pest. *Proceedings of Meetings on Acoustics*, 25, article 010006. <https://doi.org/10.1121/2.0000185>
- Margaritopoulos, J. T., Tsourapas, C., Tzortzi, M., Kanavaki, O. M. et Tsitsipis, J. A. (2005). Host selection by winged colonisers within the *Myzus persicae* group: a contribution towards understanding host specialization. *Ecological Entomology*, 30, 406-418.
<https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00700.x>

- Mariyono, J. et Bhattacharai, M. (2009). *Chili production practices in Central Java, Indonesia: a baseline report*. The World Vegetable Center (AVRDC).
<https://worldveg.tind.io/record/36930?v=pdf>
- Marshall, S. A. (2006). *Insects: their natural history and diversity: with a photographic guide to insects of eastern North America*. Firefly Books.
- Mazzoni, V. (2019). Mating disruption by vibrational signals: state of the field and perspectives. Dans Nieri, R., Eriksson, A., Virant-Doberlet, M., Polajnar, J., Anfora, G. et Lucchi (dir.), *Biotremology: studying vibrational behavior* (vol. 6, p. 331-354). Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_17
- Mazzoni, V., Lucchi, A., Čokl, A., Prešern, J. et Virant-Doberlet, M. (2009). Disruption of the reproductive behaviour of *Scaphoideus titanus* by playback of vibrational signals. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 133, 174-185.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00911.x>
- Mazzoni, V., Polajnar, J., Baldini, M., Rossi Stacconi, M. V., Anfora, G., Guidetti, R. et Maistrello, L. (2017). Use of substrate-borne vibrational signals to attract the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*. *Journal of Pest Science*, 90, 1219-1229.
<https://doi.org/10.1007/s10340-017-0862-z>
- McAllister, M. et Roitberg, B. (1987). Adaptive suicidal behaviour in pea aphids. *Nature*, 328, 797-799. <https://doi.org/10.1038/328797b0>
- McKelvey, E. G. Z., Gyles, J. P., Michie, K., Pancorbo, V. B., Sober, L., Kruszewski, L. E., Chan, A. et Fabre, C. C. (2021). Drosophila females receive male substrate-borne signals through specific leg neurons during courtship. *Current Biology*, 31, 3894-3904.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.002>
- Michelsen, A., Fink, F., Gogala, M. et Traue, D. (1982). Plants as transmission channels for insect vibrational songs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 269-281.
<https://doi.org/10.1007/BF00299304>

Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et des Affaires rurales de l'Ontario. (2006). *Les pucerons en serriculture*. <https://www.ontario.ca/fr/page/les-pucerons-en-serriculture>.

Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. (2011). *Stratégie phytosanitaire québécoise en agriculture 2011-2021*.

https://www.agrireseau.net/agroenvironnement/documents/Strategie_phytosanitaire.pdf

Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. (2023). *Agir, pour une agriculture durable plan 2020-2030*. https://cdn-contenu.quebec.ca/cdn-contenu/adm/min/agriculture-pecheries-alimentation/publications-adm/dossier/plan_agriculture_durable/PL_agriculture_durable_MAPAQ.pdf

Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. (2024). *Programme Prime-Vert*.

<https://www.mapaq.gouv.qc.ca/SiteCollectionDocuments/Formulaires/Programme-Prime-Vert-2023-2026.pdf>

Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs (MDDELCC). (2023). *Bilan des ventes de pesticides au Québec: année 2021*. <https://cdn-contenu.quebec.ca/cdn-contenu/adm/min/environnement/pesticides/bilan-ventes-pesticides-quebec.pdf>

Minks, A. K. et Harrewijn, P. (1987). *Aphids, their biology, natural enemies and control* (2e éd., vol. A). Elsevier.

Mittler, T. E. et Matsuka, M. (1985). The production of different morphs by alate viviparae of the aphid *Myzus persicae* temporarily exposed to long scotophases. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 37, 175-182. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03470.x>

Miura, T., Braendle, C., Shingleton, A., Sisk, G., Kambhampati, S. et Stern, D. L. (2003). A comparison of parthenogenetic and sexual embryogenesis of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* (Hemiptera: Aphidoidea). *Journal of Experimental Zoology, Molecular and Developmental Evolution*, 295, 59-81. <https://doi.org/10.1002/jez.b.3>

Moiroux, J., Boivin, G. et Brodeur, J. (2015). Temperature influences host instar selection in an aphid parasitoid: support for the relative fitness rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115, 792-801. <https://doi.org/10.1111/bij.12545>

- Mondor, E. B., Rosenheim, J. A. et Addicott, J. F. (2005). Predator-induced transgenerational phenotypic plasticity in the cotton aphid. *Oecologia*, 142, 104-108.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1710-4>
- Moran, N. A. (1992). The evolution of aphid life cycles. *Annual Review of Entomology*, 37, 321-348.
<https://www.annualreviews.org/docserver/fulltext/ento/37/1/annurev.en.37.010192.001541.pdf?Expires=1710877566&id=id&accname=ar-188674&checksum=0526F97873564A7A9E368F3EFE0A62AE>
- Morley, E. L., Jones, G. et Radford, A. N. (2014). The importance of invertebrates when considering the impacts of anthropogenic noise. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, article 20132683. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2683>
- Mota-Sanchez, R. M. et Wise, J. C. (2019). *Arthropod Pesticide Resistance Database (APRD)*.
<http://www.pesticideresistance.org>.
- Moury, B. (2010). A new lineage sheds light on the evolutionary history of Potato virus Y. *Molecular plant pathology*, 11, 161-168. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2009.00573.x>
- Müller, C. B., Williams, I. S. et Hardie, J. (2001). The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26, 330-340.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00321.x>
- Muratori, F. B., Damiens, D., Hance, T. et Boivin, G. (2008). Bad housekeeping: why do aphids leave their exuviae inside the colony? *BMC Evolutionary Biology*, 8, 1-7.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.04.007>
- Nauen, R., Reckmann, U., Thomzik, J. et Thielert, W. (2008). Biological profile of spirotetramat (Movento®) - a new two-way systemic (ambimobile) insecticide against sucking pest species. *Bayer CropScience Journal*, 61, 245-278. https://www.researchgate.net/profile/Ralf-Nauen/publication/267198550_Biological_profile_of_spirotetramat_Movento-a_new_two_way_systemic_amimobile_insecticide_against_sucking_pests/links/54e5d9850c

f277664ff1ae30/Biological-profile-of-spirotetramat-Movento-a-new-two-way-systemic-amimobile-insecticide-against-sucking-pests.pdf

Nault, L. R. (1997). Arthropod transmission of plant viruses: a new synthesis. *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 521-541. <https://doi.org/10.1093/aesa/90.5.521>

Neal, J. J., Tingey, W. M. et Steffens, J. C. (1990). Sucrose esters of carboxylic acids in glandular trichomes of *Solanum berthaultii* deter settling and probing by green peach aphid. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 487-497. <https://doi.org/10.1007/BF01021780>

Nelson, M. R. et Wheeler, R. E. (1978). Biological and serological characterization and separation of potyviruses that infect peppers. *Phytopathology*, 68, 979-984.
https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1978Articles/Phyto68n07_979.PDF

Nemecek, T. (1993). *The role of aphid behaviour in the epidemiology of potato virus Y : a simulation study* [Thèse de doctorat, Swiss Federal Institute of Technology Zürich]. ETH Zürich. <https://doi.org/10.3929/ethz-a-000909462>

Niemeyer, H. M. (1990). The role of secondary plant compounds in aphid-host interactions. *Elsevier*, 187-205.

Nikolakakis, N. N., Margaritopoulos, J. T. et Tsitsipis, J. A. (2003). Performance of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) clones on different host-plants and their host preference. *Bulletin of Entomological Research*, 93, 235-242. <https://doi.org/10.1079/BER2003230>

Noda, I. (1959). The emergence of winged viviparous female in aphid. VII. On the rareness of the production of the winged offsprings from the mothers of the same form. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 3, 272-280. https://doi.org/10.18960/seitai.10.2_64

Ogawa, K. et Miura, T. (2014). Aphid polyphenisms: trans-generational developmental regulation through viviparity. *Frontiers in Physiology*, 5, 1.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2014.00001>

Pandey, S. K., Mathur, A. C. et Manisha, S. (2010). Management of leaf curl disease of chilli (*Capsicum annuum L.*). *International Journal of Virology*, 6, 246-250.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20123220760>

Parent, J. P., Laidlaw, R., et Abram, P. K. (2022). Disruptive effects of non-specific airborne and substrate-borne vibrations on aphids. *Journal of Pest Science*, 95, 949-958.
<https://doi.org/10.1007/s10340-021-01425-9>

Payton Miller, T. L. et Rebek, E. J. (2018). Banker plants for aphid biological control in greenhouses. *Journal of Integrated Pest Management*, 9, 1-8.
<https://doi.org/10.1093/jipm/pmy002>

Peña-Martínez, R., Muñoz-Viveros, A. L., Marín-Jarillo, A., Bujanos-Muñiz, R., Luévano-Borroel, J., Sánchez-Segura, L. et Ibarra, J. E. (2018). Spontaneously aborted embryos in the sugarcane aphid (Hemiptera: Aphididae). *Annals of the Entomological Society of America*, 111, 312-318.
<https://doi.org/10.1093/aesa/say020>

Pernezny, K., Roberts, P. D., Murphy, J. F. et Goldberg, N. P. (2003). *Compendium of pepper diseases*. The American Phytopathological Society.
https://www.researchgate.net/profile/Fernando-Ponz/publication/250927426_Potato_Virus_Y/links/00b7d51f9f2b5707a6000000/Potato-Virus-Y.pdf

Pfannenstiel, R. S., Hunt, R. E. et Yeargan, K. V. (1995). Orientation of a hemipteran predator to vibrations produced by feeding caterpillars. *Journal of Insect Behavior*, 8, 1-9.
<https://doi.org/10.1007/BF01990965>

Pickett, J. A., Wadhams, L. J., Woodcock, C. M. et Hardie, J. (1992). The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*, 37, 67-90.

<https://www.annualreviews.org/docserver/fulltext/ento/37/1/annurev.en.37.010192.000435.pdf?Expires=1710878670&id=id&accname=ar-188674&checksum=3D295309BBAF3F07ECC50D79F7F7E51A>

Pittendrigh, B. R., Huesing, J. E., Shade, R. E. et Murdock, L. L. (1997). Monitoring of rice weevil, *Sitophilus oryzae*, feeding behavior in maize seeds and the occurrence of supernumerary molts in low humidity conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83, 225-231.
<https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00176.x>

Pinheiro, P. F., Queiroz, V. T. D., Rondelli, V. M., Costa, A. V., Marcelino, T. D. P. et Pratissoli, D. (2013). Insecticidal activity of citronella grass essential oil on *Frankliniella schultzei* and *Myzus persicae*. *Ciência e Agrotecnologia*, 37, 138-144. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542013000200004>

Pleydell, D. R. J., Soubeyrand, S., Dallot, S., Labonne, G., Chadœuf, J., Jacquot, E. et Thébaud, G. (2018). Estimation of the dispersal distances of an aphid-borne virus in a patchy landscape. *PLoS Computational Biology*, 14, article e1006085.
<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009315>

Polajnar, J., Eriksson, A., Lucchi, A., Anfora, G., Virant-Doberlet, M. et Mazzoni, V. (2015). Manipulating behaviour with substrate-borne vibrations - potential for insect pest control. *Pest Management Science*, 71, 15-23. <https://doi.org/10.1002/ps.3848>

Powell, G. et Hardie, J. (2000). Host-selection behaviour by genetically identical aphids with different plant preferences. *Physiological Entomology*, 25, 54-62.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00164.x>

Powell, G., Tosh, C. R. et Hardie, J. (2006). Host plant selection by aphids: behavioral, evolutionary, and applied perspectives. *Annual Review of Entomology*, 51, 309-330.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151107>

Programme des Nations Unies pour l'environnement. (2022). *Convention on biological diversity*.
<https://prod.drupal.www.infra.cbd.int/sites/default/files/2022-12/221222-CBD->

PressRelease-COP15-

Final.pdf?_gl=1*1x7xdbr*_ga*NzUxODM1MTA0LjE3MTI0NTI4Mzl.*_ga_7S1TPRE7F5*MTcxMjQ1MjgzMi4xLjEuMTcxMjQ1Mjk0My40Mi4wLjA.

Réseau d'Avertissements Phytosanitaires (RAP). (s. d.) *Cultures ornementales en serre: fiche technique: pucerons*. https://www.agrireseau.net/documents/Document_97450.pdf.

Réseau d'Avertissements Phytosanitaires (RAP). (2021, juin). *Solanacées, avertissement. No3, 10 juin 2021*. Agriréseau. <https://www.agrireseau.net/documents/106772/solanacees-avertissement-no-3-10-juin-2021>

Raboin, M. et Elias, D. O. (2019). Anthropogenic noise and the bioacoustics of terrestrial invertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 222, article 178749.
<https://doi.org/10.1242/jeb.178749>

Randolph, P. A. Randolph, J. C. et Barlow, C. A. (1975). Age-specific energetics of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecology*, 56, 359-369. <https://doi.org/10.2307/1934966>

Rice, A. D., Gibson, R. W. et Stribley, M. F. (1983). Effects of deltamethrin on walking, flight and potato virus Y-transmission by pyrethroid-resistant *Myzus persicae*. *Annals of Applied Biology*, 102, 229-236. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1983.tb02688.x>

Roberts, F. M. (1940). Studies on the feeding methods and penetration rates of *Myzus persicae* Sulz., *Myzus circumflexus* Buckt., and *Maerosiphum gei* Koch. *Annals of Applied Biology*, 27, 348-358. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19401101582>

Roberts, L. et Wickings, K. (2022). Biotremology: tapping into the world of substrate-borne waves. *Acoustics Today*, 18, 49-57. <https://acousticstoday.org/wp-content/uploads/2022/08/Biotremology-Tapping-into-the-World-of-Substrate-Borne-Waves-Louise-Roberts-and-Kyle-Wickings-1.pdf>

Robert, Y. (1987). Aphids and their environment : Aphids. Dans Minks, A. K. et Harrewijn, P. (dir.), *Aphids: their biology, natural enemies and control* (2e éd., vol. A). Elsevier, 299-313.

Roitberg, B. D. et Myers, J. H. (1978). Effect of adult Coccinellidae on the spread of a plant virus by an aphid. *Journal of Applied Ecology*, 775-779. <https://doi.org/10.2307/2402774>

Römer, H. (2013). Masking by noise in acoustic insects: problems and solutions. Dans Brumm, H. (dir.), *Animal communication and noise* (p. 33-63). Springer. https://static.uni-graz.at/fileadmin/_Persoenliche_Webseite/roemer_heinrich/8.pdf

Römer, H. et Tautz, J. (1992). Invertebrate auditory receptors. Dans Ito, F. (dir.), *Comparative Aspects of Mechanoreceptor Systems* (vol. 10, p. 185-212). Springer, 10. https://doi.org/10.1007/978-3-642-76690-9_9

Schoonhoven, L., M., Jermy, T. et van Loon, J., J., A. (1998). *Insect-plant biology: from physiology to evolution*. Chapman & Hall.

Sekine, T., Takanashi, T., Onodera, R., Oe, T., Komagata, Y., Abe, S. et Koike, T. (2023). Potential of substrate-borne vibration to control greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and increase pollination efficiencies in tomato *Solanum lycopersicum*. *Journal of Pest Science*, 96, 599-610. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01564-7>

Shanbhag, S. R., Singh, K. et Naresh Singh, R. (1992). Ultrastructure of the femoral chordotonal organs and their novel synaptic organization in the legs of *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera : Drosophilidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 21, 311-322. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(92\)90026-J](https://doi.org/10.1016/0020-7322(92)90026-J)

Shands, W. A., Simpson, G. W. et Wave, H.E. (1969). *Canada plum, prunus nigra aiton, as a primary host of the green peach aphid, Myzus persicae (Sulzer), in North-eastern Maine*. Technical Bulletin of University of Maine. https://digitalcommons.library.umaine.edu/aes_techbulletin/156/

Shaw, M. J. P. (1970). Effects of population density on alienicolae of *Aphis fabae* Scop. II: the effect of crowding on the expression of migratory urge among alatae in the laboratory. *Annals of Applied Biology*, 65, 191-212. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1970.tb04579.x>

Sidauruk, L. et Sipayung, P. (2018). Population of *Myzus persicae* (Sulzer) and insect diversity on intercropping potatoes with other plants which planting at different time. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 205, article 012018. 10.1088/1755-1315/205/1/012018

Singer, M. C. (2000). Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: "preference", "acceptability" and "electivity". *Ecology Letters*, 3, 159-162.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20001111040>

Smyrnioudis, I. N., Harrington, R., Clark, S. J. et Katis, N. (2001). The effect of natural enemies on the spread of barley yellow dwarf virus (BYDV) by *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 91, 301-306.
<https://doi.org/10.1079/BER2001110>

Sparks, T. C., Storer, N., Porter, A., Slater, R. et Nauen, R. (2021). Insecticide resistance management and industry: the origins and evolution of the Insecticide Resistance Action Committee (IRAC) and the mode of action classification scheme. *Pest Management Science*, 77, 2609-2619. <https://doi.org/10.1002/ps.6254>

Statistiques Canada. (2023). *Production and value of greenhouse fruits and vegetables*. Production and value of greenhouse fruits and vegetables (statcan.gc.ca)

Stern, V. M. R. F., Smith, R., van den Bosch, R., et Hagen, K. (1959). The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid: the integrated control concept. *Hilgardia*, 29, 81-101. 10.3733/hilg.v29n02p081

Strauß, J., Stritih-Peljhan, N., Nieri, R., Virant-Doberlet, M. et Mazzoni, V. (2021). Communication by substrate-borne mechanical waves in insects: from basic to applied

biotremology. Dans *Advances in Insect Physiology: Sound Communication in Insects* (vol. 61, p. 189-307). Cambridge, MA Academic. <https://doi.org/10.1016/bs.aiip.2021.08.002>

Sukhov, K. S. (1944). Salivary secret of the aphid *Myzus persicae* Sulz. and its ability to form a filtering apparatus. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 42, 226-228.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19451100436>

Surdek, N., Lacoursière, É., Gendron, M., Lapointe, A. (2021, octobre). *Recueil des seuils d'intervention contre les insectes et maladies en culture maraîchères*. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ) et Groupe Pleineterre inc.
https://www.agrireseau.net/documents/108529/recueil-des-seuils-d_intervention-contre-les-insectes-et-maladies-en-cultures-maraicheres-edition-2021

Sutherland, O. R. W. (1969). An intrinsic factor influencing alate production by two strains of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 16, 1349-1354.
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(70\)90134-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(70)90134-4)

Tayal, M., Chavana, J. et Kariyat, R. R. (2020). Efficiency of using electric toothbrush as an alternative to a tuning fork for artificial buzz pollination is independent of instrument buzzing frequency. *BMC Ecology*, 20, 1-7. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00278-7>

Taylor, L. R. (1974). Insect migration, flight periodicity and the boundary layer. *Journal of Animal Ecology*, 43, 225-238. <https://doi.org/10.2307/3169>

Thomas, A. A. G., Ludlow, A. R. et Kennedy, J. S. (1977). Sinking speeds of falling and flying *Aphis fabae* Scopoli. *Ecological Entomology*, 2, 315-326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1977.tb00896.x>

Tsubaki, R., Hosoda, N., Kitajima, H. et Takanashi, T. (2014). Substrate-borne vibrations induce behavioral responses in the leaf-dwelling cerambycid, *Paraglenea fortunei*. *Zoological Science*, 31, 789-794. <https://doi.org/10.2108/zs140029>

Turchen, L. M., Cosme-Jr, L., Yack, J. E. et Guedes, R. N. C. (2022). Bug talk trends and biases: literature survey and meta-analyses of vibratory sensing and communication in insects. *Entomologia Generalis*, 42, 335-348. https://www.researchgate.net/profile/Leonardo-Turchen/publication/358380913_Bug_talk_trends_biases_literature_survey_and_meta-analyses_of_vibratory_sensing_and_communication_in_insects/links/628ce6626daa0406c60f294d/Bug-talk-trends-biases-literature-survey-and-meta-analyses-of-vibratory-sensing-and-communication-in-insects.pdf?origin=journalDetail&_tp=eyJwYWdljoiam91cm5hbERldGFpbCJ9

Turcotte, G. (2014). *La culture en serre du poivron*. Centre de référence en agriculture et agroalimentaire au Québec (CRAAQ). <https://www.craaq.qc.ca/Publications-du-CRAAQ/la-culture-en-serre-du-poivron/p/PCUA0035>

Turpeau-Ait Ighil, E., Dedryver, C. A., Chaubet, B. et Hullé, M. (2011). *Les pucerons des grandes cultures: cycles biologiques et activités de vol*. Quae.
https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=Uuioo7U9v_MC&oi=fnd&pg=PA7&dq=Les+pucerons+des+grandes+cultures:+cycles+biologiques+et+activit%C3%A9s+de+vol&ots=ia5Xg6lelJ&sig=sB6y9bqagjYbFQThhzMZTjFU3yw&redir_esc=y#v=onepage&q=Les%20pucerons%20des%20grandes%20cultures%3A%20cycles%20biologiques%20et%20activit%C3%A9s%20de%20vol&f=false

van Emden, H. F. (1977). Failure of the aphid *Myzus persicae*, to compensate for poor diet during early growth. *Physiological Entomology*, 2, 53-58. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1977.tb00078.x>

van Emden, H. F., Eastop, V. F., Hughes, R. D. et Way, M. J. (1969). The ecology of *Myzus persicae*. *Annual Review of Entomology*, 14, 197-270.
<https://www.annualreviews.org/docserver/fulltext/ento/14/1/annurev.en.14.010169.001213.pdf?Expires=1710880325&id=id&accname=ar-188674&checksum=CB654D681C829EA70B31058FB0E9C044>

- van Emden, H. F. et Harrington, R. (Éds.). (2017). *Aphids as crop pests*. CABI.
https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=tH46DwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR3&dq=Aphids+as+crop+pests&ots=QBS1qPEIAv&sig=z_QGEz4SXx-XSvLNh6lyOZeeTQ&redir_esc=y#v=onepage&q=Aphids%20as%20crop%20pests&f=false
- van Lenteren, J. E. et Woets, J. V. (1988). Biological and integrated pest control in greenhouses. *Annual Review of Entomology*, 33, 239-269.
<https://www.annualreviews.org/docserver/fulltext/ento/33/1/annurev.en.33.010188.001323.pdf?Expires=1710880341&id=id&accname=ar-188674&checksum=CEB7B2947EE3372A2D907E90CB3FBD4E>
- Villaseñor-Aguilar, M. J., Bravo-Sánchez, M. G., Padilla-Medina, J. A., Vázquez-Vera, J. L., Guevara-González, R. G., García-Rodríguez, F. J. et Barranco-Gutiérrez, A. I. (2020). A maturity estimation of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) by artificial vision system for quality control. *Applied Sciences*, 10, article 5097. <https://doi.org/10.3390/app10155097>
- Vinatier, F. Vinatier, D. (2013). Acoustic recording as a non-invasive method to detect larval infestation of *Cosmopolites sordidus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 149, 22-26.
<https://doi.org/10.1111/eea.12102>
- Virant-Doberlet, M., Stritih-Peljhan, N., Žunič-Kosi, A. et Polajnar, J. (2023). Functional diversity of vibrational signaling systems in insects. *Annual Review of Entomology*, 68, 191-210.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-095459>
- Waloff, N. (1983). Absence of wing polymorphism in the arboreal, phytophagous species of some taxa of temperate Hemiptera: an hypothesis. *Ecological Entomology*, 8, 229-232.
10.1111/j.1365-2311.1983.tb00502.x
- Walters, K. E. A. et Dixon, A. F. G. (1983). Migratory urge and reproductive investment in aphids: variation within clones. *Oecologia*, 58, 70-75. <https://doi.org/10.1007/BF00384544>
- Ward, S. A. et Dixon, A. F. G. (1982). Selective resorption of aphid embryos and habitat changes relative to life-span. *Journal of Animal Ecology*, 51, 859-864. <https://doi.org/10.2307/4010>

Webster, B. (2012). The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology*, 37, 10-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2011.00791.x>

Wróbel, S. (2009). The retention of PVY in the stylet of *Myzus persicae* Sulz. after the application of mineral oil on potato plants. *Plant Breeding and Seed Science*, 60, 3-12. <http://archive.sciendo.com/PLASS/plass.2009.60.issue--1/v10129-010-0001-y/v10129-010-0001-y.pdf>

Wu, X. F. et Song, C. M. (2007). The resistance of *Myzus persicae* (Sulzer) against Omethoate in Tobacco fields of Yunnan. *Journal of Gansu Agricultural University*, 6, 102-105.

Xu, X., He, S. et Wu, J. (2012). The effect of starvation and subsequent feeding on the reproductive potential of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 144, 294-300. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01287.x>

Xu, X., Lv, N., Shi, Q., Hu, X. et Wu, J. (2019). Reproductive adaptation in alate adult morphs of the English grain aphid *Sitobion avenae* under starvation stress. *Scientific Reports*, 9, article 2023. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38589-5>

Yack, J. E., Smith, M. L. et Weatherhead, P. J. (2001). Caterpillar talk: acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 11371-11375. <https://doi.org/10.1073/pnas.191378898>

Yanagisawa, R., Suwa, R., Takanashi, T. et Tatsuta, H. (2021). Substrate-borne vibrations reduced the density of tobacco whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) infestations on tomato, *Solanum lycopersicum*: an experimental assessment. *Applied Entomology and Zoology*, 56, 157-163. <https://doi.org/10.1007/s13355-020-00711-9>

Zhang, H. (2002). *Induced walking behavior of Rhopalosiphum padi L. (Homoptera: Aphididae)*. [Thèse de doctorat, University of Illinois at Urbana-Champaign]. ProQuest. <https://www.proquest.com/openview/2434ffa5322e261d6b3e3a99d1d081ff/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>

Zippari, C., Nieri, R., Hamouche, Z., Boucherf, A., Tamburini, G., Anfora, G., Verrastro, V., Mazzoni, V. et Cornara, D. (2024). Substrate-borne vibrations produced during the interaction with natural enemies alter aphids probing behavior. *Journal of Pest Science*, 1-16.
<https://doi.org/10.1007/s10340-024-01761-6>