

Université de Montréal

**Estimation de l'impact des parasitoïdes sur les populations
de pucerons en champ**

Par

Alexandre Leblanc

Institut de recherche en biologie végétale

Département de sciences biologiques

Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences

en vue de l'obtention du grade de maître ès (M.Sc.)

en sciences biologiques

Mai 2016

© Alexandre Leblanc, 2016

RÉSUMÉ

À partir d'un modèle existant de dynamique de populations de pucerons, nous avons développé une méthode permettant de quantifier la contribution de parasitoïdes à la réduction du maximum de densité de pucerons. La méthode a été validée, sur deux ans en champ de soya, en utilisant le modèle biologique composé du puceron du soya (*Aphis glycines* Matsumura) et de *Aphelinus certus* Jasnosh, son parasitoïde le plus abondant au nord-est de l'Amérique du Nord. La méthode a estimé que les densités naturelles de *A. certus* n'avait réduit les pics de densités de pucerons que de 1-6%. La cause de cette faible régulation est associée à un établissement tardif des populations de *A. certus* en champ de soya, mais les mécanismes sous-jacents restent inconnus. À cet effet, les proportions d'hyperparasitisme sur *A. certus*, avant le pic de densité de pucerons, étaient trop faible pour que l'hyperparasitisme puisse en être tenu responsable.

Concernant la dynamique des populations de pucerons, nous avons proposé une re-paramétrisation du modèle mentionné précédemment afin de faciliter l'interprétation de ses paramètres lorsque la colonisation des champs par les pucerons n'était pas simultanée. Cette stratégie nous a permis d'établir que l'occurrence du pic de densité de puceron du soya est facilement prédictible de sa date de colonisation en champ. Nous recommandons l'utilisation de modèles afin de prédire les pics de densité de pucerons et d'utiliser la méthode d'estimation de l'impact afin d'incorporer des stratégies de relâchers augmentatifs de parasitoïdes aux programmes de lutte existants contre les pucerons.

Mots clés: lutte biologique, modèle, dynamique des populations, soya, *Aphis glycines*, *Aphelinus certus*, hyperparasitoïde.

ABSTRACT

Building upon an existing aphid population dynamics model, we develop a method to quantify the contribution of parasitoids in reducing the maximum aphid density. We validated the method, over a two years study in soybean fields, using the biological model made of the soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura) and *Aphelinus certus* Jasnosh, its most abundant parasitoid in north-eastern North America. The method estimated that natural populations of *A. certus* reduced peak soybean aphid densities by only 1-6%. The cause of this low regulation is associated to the late establishment of *A. certus* population in soybean field, although the underlying mechanisms remains unknown. Proportion hyperparasitism on *A. certus*, before peak soybean aphid densities, were too low for hyperparasitism to be accounted for the poor efficacy of *A. certus* in regulating the soybean aphid.

Regarding aphid population dynamics, we proposed a re-parameterisation of the aforementioned model to facilitate the interpretation of its parameters when field colonization by aphids is not simultaneous. This allowed us to identify a high predictability in peak aphid densities from colonization time for the soybean aphid. We recommend using models to forecast peak aphid densities and to use the impact assessment method to incorporate augmentative parasitoid release strategies into aphid management programmes.

Keywords: biological control, model, population dynamics, soybean, *Aphis glycines*, *Aphelinus certus*, hyperparasitoid

TABLE DES MATIÈRES

Résumé	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures	vi
Liste des sigles, abréviations et symboles	vii
Remerciements.....	viii
Chapitre 1 Revue de littérature	1
1.1 Pucerons en milieu agricole.....	1
1.1.1 Importance économique des pucerons	1
1.2.1 Dynamique de populations de pucerons	2
1.3.2 Effet de la température sur la dynamique de population de pucerons	3
1.2 Parasitoïdes de pucerons.....	4
1.2.1 Biologie.....	5
1.2.2 Impact des parasitoïdes sur les populations de pucerons.....	7
1.3 Hyperparasitoïdes de pucerons.....	8
1.3.1 Biologie.....	8
1.3.2 Impact des hyperparasitoïdes sur la lutte biologique.....	9
1.4 Modèle biologique	9
1.4.1 L'hôte: le puceron du soya	10
1.4.2 Le parasitoïde: <i>Aphelinus certus</i>	11
1.4.3 Hyperparasitisme	12
1.5 Objectifs.....	12
1.6 Contribution des auteurs	13

1.7	Références	13
Chapitre 2 Estimating parasitoid suppression of aphid populations in the field.....		21
2.1	Abstract.....	21
2.2	Introduction	21
2.3	The method.....	23
2.3.1	Population dynamics models	23
2.3.2	Statistical model.....	26
2.4	Case study	27
2.4.1	The biological model	27
2.4.2	Material and methods.....	28
2.4.3	Statistical analyses	30
2.4.4	Results	31
2.5	Discussion.....	35
2.5.1	The method.....	35
2.5.2	The case study.....	37
2.6	Conclusion.....	38
2.7	Acknowledgments.....	39
2.8	References	39
Chapitre 3 Aphid hyperparasitism in soybean fields		44
3.1	Abstract.....	44
3.2	Introduction	44
3.3	Material and methods	46
3.3.1	Field survey and rearing.....	46
3.3.2	Statistical analyses	47
3.4	Results.....	48
3.5	Discussion.....	50

3.6	Acknowledgments.....	51
3.7	References	51
Chapitre 4 Conclusion générale		55
4.1	Contributions	55
4.2	Perspectives	56
4.3	Références	57

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Modèles de dynamique de populations de pucerons.....	1
Tableau II. Soybean aphid populations dynamics.....	33
Tableau III. Predictive value of the model by Costamagna et al. (2007) at the field level	33
Tableau IV. Impact of <i>Aphelinus certus</i> on the peak soybean aphid densities.....	34
Tableau V. Parameters of GLMs describing proportion of hyperparasitized <i>Aphelinus</i> mummies.....	48
Tableau VI. Proportion of hyperparasitized mummies at peak soybean aphid densities.	49

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Soybean aphid populations.....	34
Figure 2. <i>Aphelinus certus</i> mummification rates in soybean fields.	35
Figure 3. Prediction of peak soybean aphid densities..	36
Figure 4. Proportion of hyperparasitized <i>Aphelinus</i> mummies from soybean fields.	49

LISTE DES SIGLES, ABBRÉVIATIONS ET SYMBOLES

RAP	Réseau d'avertissements phytosanitaires
CÉROM	Centre de recherche sur les grains
ET	Seuil d'alerte (« economic threshold »)
EIL	Seuil de perte économique (« economic injury level »)
GLM	Modèle linéaire généralisé (« generalized linear model »)
SD	Écart-type (« standard deviation »)
SE	Erreur standard (« standard error »)
α	Seuil de signifiante
p	Probabilité
N	Densité de pucerons
m	Taux de momification
γ	Impact du parasitoïde sur le maximum de pucerons
H	Proportion d'hyperparasitisme
*	Au maximum de densité de pucerons
P	En présence du parasitoïde

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce à une bourse des Fonds de Recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT). Les expériences n'auraient pu être réalisées sans l'accès aux champs des agriculteurs et du partage des données météorologiques par le CÉROM.

Je tiens à remercier mes directeurs de maîtrise Jacques Brodeur et Colin Favret pour leurs précieux conseils de même que pour la confiance et la liberté qu'ils m'ont accordés tout au cour de ce projet. J'apprécie également la disponibilité du professeur Jacques Bélair du département de mathématiques et de statistiques avec qui j'ai pu échanger sur les équations différentielles. Je tiens à souligner l'aide technique indispensable, et parfois bénévole, de Mathieu Bélanger-Morin, Gabrielle Crevier, Mahsa Naghavi, Josée Doyon, Fanny Maure, Chloé Vasseur, Julie Faucher-Delisle, Ronald Leblanc, Muriel Leblanc, Jonathan Leblanc et Elyse Massé.

Je suis reconnaissant envers l'ensemble des étudiants et professionnels des laboratoires Brodeur et Boivin pour les nombreuses discussions et surtout pour le formidable tissu social qu'ils génèrent. Je tiens à remercier spécialement Paul Abram avec qui j'ai eu la chance de co-évoluer depuis trois ans. Enfin, j'aimerais remercier ma famille et mes amis pour leur soutien et, particulièrement, je salue ma muse Elyse qui a su se montrer patiente et qui m'a inspiré tout au long de ma maîtrise.

CHAPITRE 1

Revue de littérature

1.1 PUCERONS EN MILIEU AGRICOLE

1.1.1 Importance économique des pucerons

Plus d'une centaine d'espèces de pucerons dans le monde causent des dommages d'importance économique aux cultures (Dedryver et al. 2010). Les pucerons peuvent induire des dommages directs à la plante, nuire à sa croissance en détournant l'allocation des nutriments, transmettre des virus et contribuer à la prolifération de la fumagine par la production de miellat (Dedryver et al. 2010). La grande variabilité du développement des populations de pucerons, de pair avec l'avènement de la lutte intégrée, ont mené à l'établissement de seuils d'interventions afin d'encadrer la décision des agriculteurs quant à l'application de mesures phytosanitaires (Zadoks 1985; Dedryver et al. 2010).

Le seuil de perte économique (« economic injury level: EIL ») se définit comme la densité de ravageurs à partir de laquelle le coût associé à la perte de qualité ou de rendement d'une culture excède le coût du contrôle (Zadoks 1985). Ce seuil dépend donc du coût d'intervention, de la valeur de la culture, de même que de la susceptibilité de la plante à la présence du ravageur. Ainsi, le seuil de perte économique réfère souvent à certains stades phénologiques de la culture (Ragsdale et al. 2007). Puisque le dépistage des ravageurs se fait à intervalles discrets, et afin de laisser suffisamment de temps à l'agriculteur pour intervenir, un second seuil est souvent établi. Ainsi, le seuil d'alerte (« economic threshold: ET ») correspond à la densité de pucerons où il faut intervenir afin d'éviter d'atteindre le seuil de perte économique (Zadoks 1985). Ce seuil dépend du délai attendu entre le dépistage et l'intervention, mais également du taux de croissance des populations du ravageur.

En général, les différents seuils n'incluent pas la contribution des ennemis naturels, mais il y a un effort grandissant à les intégrer aux modèles de prises de décision (Obrycki et al. 2009; Dedryver et al. 2010). L'atteinte des seuils se vérifie principalement par le dépistage des cultures. L'usage de modèles de dynamique de populations pourrait néanmoins faciliter ou alléger cet effort en prédisant les périodes de forte densité de pucerons et en permettant de cibler les champs susceptibles de dépasser les seuils d'intervention.

1.2.1 Dynamique de populations de pucerons

Plusieurs espèces de pucerons d'importance économique croissent de façon exponentielle en début de saison jusqu'à l'atteinte d'un pic au cours de la saison estivale. Les populations décroissent par la suite et la dynamique saisonnière se caractérise ainsi par un patron d'abondance en forme de cloche, plus ou moins symétrique (Fernandes et al. 1998; Costamagna et al. 2007; Matis et al. 2007; Matis et al. 2011; Catangui et al. 2009; Lamb et al. 2013). Le déclin des populations de pucerons à la mi-saison a été revu par Karley et al. (2004), lesquels décrivent toutefois le phénomène comme une chute rapide des densités de pucerons. L'origine de ce déclin semble surtout associé à la qualité de la plante et à la pression exercée par les ennemis naturels; lesquels induisent la mortalité, réduisent la fécondité ou initient la dispersion des pucerons (Karley et al. 2004). Plusieurs modèles ont été développés afin de caractériser la dynamique des populations de pucerons (Kindlmann et al. 2007), dont une série de modèles simples, valables lorsque la pression des ennemis naturels n'en est pas le facteur dominant. Les modèles de croissance exponentielle (Dixon 1987) et logistique (Ward et al. 1988) ont été traditionnellement utilisés afin de caractériser la phase de croissance des populations de pucerons avant l'atteinte de leur maximum. Plus récemment, d'autres modèles ont été proposés afin de décrire la dynamique des populations de pucerons sur l'ensemble de la saison, permettant ainsi d'en caractériser les différentes phases, dont le temps d'occurrence du pic d'abondance.

Parmi ceux-ci, un modèle de croissance exponentiel avec un taux de croissance diminuant linéairement avec le temps a été établi sur la base d'une régulation associée à la phénologie de la plante (Williams et al. 1999; Costamagna et al. 2007). Par ailleurs, un second modèle décrit plutôt la croissance des populations de pucerons comme diminuant avec le nombre de pucerons cumulatifs (Matis et al. 2007), illustrant l'épuisement des ressources par le puceron. Les deux modèles s'avèrent similaires en terme de simplicité, de nombre de paramètres requis et décrivent un même patron de courbes populationnelles en forme de cloche. Ces modèles ont été respectivement validés sur le puceron du soya lors d'expériences en cages excluant les ennemis naturels (Costamagna et al. 2007; Catangui et al. 2009) et chez quatre espèces de pucerons sans exclusion des ennemis naturels (Matis et al. 2007; Matis et al. 2008; Matis et al. 2011). Ces travaux soutiennent l'hypothèse d'une dynamique de population de pucerons principalement régulée par la plante (« bottom-up ») et suggèrent que, bien que la pression des ennemis naturels puisse être significative, elle n'altère pas le patron général de développement de cette population.

Une modification du modèle original de Matis et al. (2007) a été proposée afin de mieux représenter l'asymétrie du pic d'abondance (Matis et al. 2009), mais l'ajustement n'est pas justifié par un mécanisme biologique et la solution doit être obtenue numériquement. Un modèle logistique avec une capacité porteuse (« carrying capacity: K »), elle-même dépendante du temps, a également été suggéré (Kindlmann et al. 2007). Cependant, ce modèle requiert de connaître comment la capacité porteuse varie au cours de la saison et complexifie la dynamique des populations par l'ajout de nouveaux paramètres.

L'ensemble des modèles mentionnés, décrivant la dynamique de population de pucerons $N(t)$, peuvent être définis par une équation différentielle de la forme $dN(t)/dt = N(t)r_0(1 - A)$. Le taux de croissance de la population de puceron $r = r_0(1 - A)$ est alors atténué par une fonction A , avec r_0 le taux de croissance non atténué (Tableau I). La forme de cette fonction dépend des postulats associés au modèle et détermine la progression temporelle de la population de pucerons, correspondant à la solution à l'équation différentielle (Tableau I). La sélection d'un modèle dépendra des facteurs biologiques dominant la dynamique de population de pucerons du système étudié et menant au respect de ces postulats. La simplicité du modèle désirée ainsi que du régime de pucerons visé peuvent également influencer ce choix. En pratique, peu de modèles sont utilisés à des fins prévisionnelles pour lutter contre les pucerons (Kindlmann et al. 2007).

1.3.2 Effet de la température sur la dynamique de population de pucerons

Il est depuis longtemps admis que la température ambiante influence le développement des ectothermes (Damos et Savopoulou-Soultani 2012); son effet requière ainsi d'être incorporée aux modèles de dynamique de population. La réponse à la température du développement peut être étudiée dans le cadre d'une théorie récente et plus générale couvrant l'ensemble des activités des organismes, et même de systèmes écologiques.

La théorie métabolique de l'écologie

La théorie métabolique de l'écologie (TME) (Brown et al. 2004) promulgue plusieurs idées sur la réponse thermique et la relation à la masse du métabolisme d'organismes ectothermes et endothermes. Prudemment, Brown et collègues (2004) n'ont pas énoncé explicitement de principes réducteurs; cependant, par souci de simplicité et de structure, nous résumerons la théorie en dégagant les grands concepts véhiculés, et en nous restreignant à la réponse thermique.

Tableau I. Modèles de dynamique de populations de pucerons. Série de modèles considérant une interaction simple entre la plante hôte et le puceron. Ces modèles sont tous décrits par une équation différentielle similaire, désignée comme forme générale, où le taux de croissance de la population de pucerons $r = r_0(1 - A)$ est atténué par une fonction A . La solution à l'équation différentielle décrit la progression temporelle de la population de pucerons $N(t)$, excepté pour les modèles plus complexes pour lesquels les auteurs ont requis à une solution numérique. Ici, K est la capacité porteuse, t est le temps, t_0 est un temps de référence, r_0 est le taux de croissance non atténué, δ et a sont des constantes caractérisant l'amplitude de la décroissance, $s > 0$ est un paramètre permettant d'ajuster l'assymétrie et b, c, d sont des constantes pouvant être exprimées en fonction des paramètres biologiques $r_0, \delta, N(t_0)$. À noter qu'aucun de ces modèles ne considère la présence d'ennemis naturels.

Modèle	Postulats	Équation différentielle	Population de pucerons $N(t)$	Commentaires
Forme générale	- Taux de croissance $r = r_0(1 - A)$ atténué par la fonction A	$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)r_0(1 - A)$	-	-
Exponentiel (Dixon 1987)	- Aucune atténuation	$A = 0$	$N(t) = N(t_0) \exp[r_0 t]$	- Valide en début de saison - Aucun maximum
Logistique K fixe (Ward et al. 1988)	- Atténuation avec la population actuelle de pucerons $N(t)$ via une compétition. - Dicté par une capacité porteuse K fixe et dépendant de la plante	$A = \frac{N(t)}{K}$	$N(t) = \frac{N(t_0)}{N(t_0) + (K - N(t_0)) \exp[-r_0 t]}$	- Valide avant l'atteinte du pic - Aucun maximum
Logistique K variable (Kindlmann et al. 2007)	- Atténuation avec la population actuelle de pucerons $N(t)$ via une compétition. - Dicté par une capacité porteuse K variable dans le temps, laquelle devrait décroître avec la qualité de la plante	$A = \frac{N(t)}{K(t)}$	Solution numérique	- Valide pour la saison entière - Requier de connaître $K(t)$ - Symétrie de $N(t)$ dépend de $K(t)$
Costamagna et al. 2007	- Atténuation dans le temps - Dicté par la plante, aucune compétition entre les pucerons	$A = a(t - t_0)$	$N(t) = N(t_0) \exp \left[r_0(t - t_0) \left(1 - \frac{1}{2} a(t - t_0) \right) \right]$	- Valide pour la saison entière - $N(t)$ symétrique
Matis et al. 2007	- Atténuation avec la population cumulée de pucerons	$A = \delta \left(\int_0^t N(x) dx \right)$	$N(t) = \frac{c \exp[-bt]}{(1 + d \exp[-bt])^2}$	- Valide pour la saison entière - $N(t)$ symétrique - $r_0, \delta, N(t_0)$ peuvent être exprimés en fonction de b, c, d
Matis et al. 2009	- Sous-entend une ressource fixe non-renouvelable	$A = \delta \left(\int_0^t N(x) dx \right)^s, s > 0$	Solution numérique	- Valide pour la saison entière - $N(t)$ assymétrique - Ajout de s est non mécanistique

Sous les postulats de ressources illimitées et de plages dites normales de température ($0 - 40^{\circ}\text{C}$), la TME affirme que: **(1)** l'effet de la masse d'un organisme et de l'augmentation de son niveau d'activité modulent le métabolisme sans affecter la réponse thermique; **(2)** il existe un taux métabolique global (I) associé à un organisme et celui-ci dépend de la température (T) via l'équation d'Arrhenius $I \propto \exp(-E/kT)$, avec k la constante de Boltzmann et E l'énergie d'activation d'une réaction enzymatique limitante, identique pour tous les organismes et égal à 0.63eV , maintenant admis comme $0.65\text{eV} \pm 0.05$ (Irlich et al. 2009; Dell et al. 2011); **(3)** ce taux métabolique global dicte l'ensemble des activités de l'organisme, lesquelles possèdent donc une même réponse thermique; **(4)** plusieurs processus écologiques sont régulés principalement par le métabolisme des individus et donc possèdent approximativement la même réponse thermique.

La théorie a été critiquée sur plusieurs aspects (Clarke 2004; Clarke et Fraser 2004; Englund et al. 2011; Forster et al. 2011; Price et al. 2012); néanmoins, de par sa simplicité et son pouvoir prédictif, elle s'est imposée comme la théorie nulle des études thermiques en écologie (Harte 2004; Dell et al. 2011; Price et al. 2012). Les trois premiers éléments de la théorie s'appliquent à l'activité des individus et couvrent donc le développement chez les ectothermes.

Modèles de réponse thermique de l'activité chez les ectothermes

Le modèle d'Arrhenius représente adéquatement l'activité des ectothermes, mais pas sur l'ensemble de la plage de températures suggérée par Brown et collègues (2004). En effet, la réponse thermique typique d'une activité croît selon le modèle d'Arrhenius jusqu'à l'approche d'un optimum spécifique à l'organisme, après quoi elle chute drastiquement. Ce patron a été vérifié pour plusieurs traits physiologiques et écologiques (Dell et al. 2011), et plus spécifiquement pour la vitesse de développement chez les insectes (Taylor 1981; Irlich et al. 2009). De nombreux autres modèles, non-mécanistiques, ont été établis afin de représenter la réponse thermique de la vitesse de développement sur ces plages de température (Damos et Savopoulou-Soultani 2012; Régnière et al. 2012). On peut étendre la MTE à ces modèles en représentant la vitesse de réalisation y d'une activité biologique (p. ex. le développement) comme une activité standard y_0 , modulée par une réponse thermique $\psi(T)$, c.-à-d. $y = y_0\psi(T)$.

Temps physiologique

Lorsque la température fluctue lors d'une expérience, ou varie entre les traitements, il est souvent utile de pouvoir la décrire sans spécifier l'historique de température. On peut alors définir un temps physiologique correspondant à la progression de l'activité y considérée dans l'expérience. Ce temps

physiologique φ , défini par $d\varphi = \psi[T(t)]dt$, incorpore l'effet de la température de sorte que $ydt = y_0\psi[T(t)]dt = y_0d\varphi$. Sous cette représentation, l'activité est représentée en tant qu'activité standard et devient indépendante de la température. On peut alors visualiser l'effet de la température simplement comme une accélération de la vie de l'organisme.

Ce concept s'utilise souvent pour décrire la vitesse de développement des ectothermes. L'accumulation du développement d'un organisme sur une période $t - t_0$ correspond alors à $D = \int_{t_0}^t y(t)dt = \int_{t_0}^t y_0\psi[T(t)]dt$, avec y_0 choisi pour que le développement soit restreint entre 0 et 1 (Régnière et al. 2012). En terme de temps physiologique, le développement s'exprime plutôt comme $D = \int_{\varphi_0}^{\varphi} y_0 d\varphi = y_0(\varphi - \varphi_0)$. Les degrés-jours représentent une mesure très connue de temps physiologique. Ceux-ci sont associés à un modèle de réponse thermique linéaire $\psi[T(t)] = T(t) - T_0$ avec y_0 correspondant à l'inverse du nombre de degrés jours pour compléter le développement (Damos et Savopoulou-Soultani 2012). Afin de simplifier le calcul, l'intégrale est souvent approximée comme une somme sur des intervalles de temps d'une journée; différentes règles existent alors pour représenter la température journalière moyenne ou effective (Damos et Savopoulou-Soultani 2012).

Application à la dynamique de populations de pucerons

L'intégration de l'effet de la température à la dynamique des populations de pucerons se fait par l'incorporation d'une dépendance thermique aux paramètres biologiques des modèles. Ces paramètres biologiques, auparavant des constantes, acquièrent une dépendance temporelle si la température fluctue au cours de la saison. L'équation différentielle générale (Tableau I) devient alors $dN(t)/dt = N(t)\tilde{r}_0[T(t)](1 - \tilde{A}[T(t)])$, avec le tilde de \tilde{r}_0 et \tilde{A} soulignant leur dépendance temporelle. Bien que plus réaliste, la forme des équations différentielles résultantes est altérée et ces équations cessent, en général, d'être résolvable analytiquement. Afin de régler ce problème, il est parfois possible de représenter ces équations différentielles en terme de temps physiologique. Pour tous les modèles du Tableau I, le taux de développements sans atténuation $\tilde{r}_0(T(t))$ peut être exprimé en terme du temps physiologique de développement du puceron φ de sorte à retrouver un r_0 constant, plus spécifiquement $\tilde{r}_0 dt = r_0\psi[T(t)]dt = r_0 d\varphi$. L'équation différentielle peut ainsi être ramenée à $dN(\varphi)/d\varphi = N(\varphi)r_0(1 - \tilde{A}(T(t)))$.

La dépendance thermique de la fonction d'atténuation $\tilde{A}(T(t))$ dépend du modèle considéré, et des mécanismes biologiques sous-jacents. Pour le modèle exponentiel, l'atténuation est nulle et l'équation différentielle de même que sa solution $N(\varphi)$ restent les mêmes qu'auparavant, excepté que le temps t

est remplacé par φ . Pour les modèles de Matis et al. (2007; 2009), seule l'activité du puceron est augmentée si on considère une ressource fixe; la fonction d'atténuation, et donc l'équation différentielle dans son ensemble, peut alors également être exprimée en terme de temps physiologique de développement du puceron φ . Bien que les auteurs reconnaissent l'influence de la température sur le taux de développement (Matis et al. 2008), aucune dépendance thermique n'est incorporée au modèle dans les études de cas associées (Matis et al. 2007; Matis et al. 2008; Matis et al. 2009; Matis et al. 2011).

Pour le modèle de Costamagna et al. (2007), l'atténuation est uniquement dictée par la plante, et par conséquent par sa réponse thermique. Ainsi, la dynamique de population ne peut être représentée en fonction d'un temps physiologique unique et perd de sa simplicité. La dynamique de population des pucerons pourra toutefois garder la même forme si la réponse thermique de la plante est approximée par celle du puceron. Une telle stratégie a été recourue par Costamagna et al. (2007) lors de la validation du modèle pour le puceron du soya. Les auteurs ont démontré qu'utiliser un temps physiologique associé au puceron ou à la plante, plutôt que le temps, offrait une meilleure prédictibilité au modèle.

Pour les modèles logistiques, la situation se complique car la capacité porteuse varie en fonction de l'augmentation dans la consommation du puceron mais également de la vitesse de renouvellement de la ressource par la plante. Un effet de la température sur la capacité porteuse a été amené par Brown et al. (2004), lors de l'établissement de la TME, pour une ressource dont l'accès était indépendante de la température. Cet effet n'est pas couvert par Kindlmann et al. (2007), mais il est soulevé que l'incorporation de la température aux modèles de dynamique de population de pucerons puisse nuire à son utilisation, puisque la température requerrait alors d'être prédite.

1.2 PARASITOÏDES DE PUCERONS

Les populations de pucerons sont régulées par une communauté diverse d'ennemis naturels comprenant des pathogènes, des prédateurs et des parasitoïdes (Hagen et Van Den Bosch 1968). Les parasitoïdes se distinguent entre autres des prédateurs en ne requérant qu'un seul hôte pour compléter leur développement. Cette stratégie s'associe à une recherche d'hôtes effectuée exclusivement par l'adulte, ce qui contraste également avec la dispersion passive retrouvée chez les pathogènes. En comparaison aux autres agents de lutte biologique, les parasitoïdes devraient donc être davantage

efficaces à exploiter des populations de pucerons peu abondantes ou éparées, et pourraient ainsi contribuer à leur contrôle tôt en saison.

1.2.1 Biologie

Les parasitoïdes de pucerons appartiennent principalement à la sous famille Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) et au genre *Aphelinus* Dalman (Hymenoptera: Aphelinidae) (Zuparko 1997; Boivin et al. 2012). Parmi les groupes de moindre importance parasitant les pucerons, on retrouve les genres *Protaphelinus* Mackauer (Hymenoptera: Aphelinidae) et *Endaphis* Kieffer (Diptera: Cecidomyiidae), lesquels ne comprennent respectivement qu'une seule et six espèces (Zuparko 1997; Muratori et al. 2009).

L'ensemble des parasitoïdes aphidiphages sont des endoparasitoïdes koinobiontes (Boivin et al. 2012), c.-à-d. que le parasitoïde se développe à l'intérieur du puceron hôte qui continue à se nourrir et à croître. De plus, à l'exception d'une espèce du genre *Endaphis*, tous les parasitoïdes de pucerons sont solitaires (Muratori et al. 2009; Boivin et al. 2012), c.-à-d. qu'un seul individu peut émerger par hôte. À la fin de son développement larvaire, le parasitoïde tue son hôte et, chez les hyménoptères, y tisse un cocon (Boivin et al. 2012). La cuticule du puceron, alors étirée et durcie, est appelée momie et protégera le parasitoïde jusqu'à l'émergence de l'adulte. D'un point de vue taxonomique, la couleur et la forme de la momie est caractéristique au parasitoïde et permet généralement son identification au genre (Starý 1970; Powell 1982).

La spécificité d'hôtes découle du processus de sélection de l'hôte par le parasitoïde et de sa convenance pour le développement (Vinson 1976). Cette spécificité dépend donc de l'habitat (Boivin et al. 2012) et repose sur plusieurs facteurs physiologiques et comportementaux du parasitoïde et du puceron (Desneux et al. 2009). À cet effet, la sélection d'un hôte par le parasitoïde est linéairement corrélée au succès de développement dans cet hôte (Desneux et al. 2009). Cette linéarité implique qu'en champ, le taux de recrutement d'un parasitoïde serait quadratique à la convenance de l'hôte présent, ce qui pourrait avoir des répercussions importantes sur la lutte biologique par conservation. L'existence d'un tel gradient de préférence suggère également que le parasitoïde peut optimiser son taux de gain de valeur adaptative même en absence d'hôtes préférentiels.

L'optimisation du taux de gain de valeur adaptative a été démontré quant à la sélection du stade de l'hôte lors de la ponte (Barrette et al. 2009). En général, même si leur hôte continue à croître, les parasitoïdes koinobiontes bénéficient à initier leur développement sur des hôtes de taille supérieure.

Cette ressource peut être utilisée concurremment par le parasitoïde pour accélérer son temps de développement et pour augmenter son potentiel de valeur adaptative à l'émergence (Harvey 2005). Ainsi on observe que le temps de développement chez les parasitoïdes de pucerons diminue (Mueller et al. 1992; Colinet et al. 2005; Barrette et al. 2009), reste approximativement stable (Cloutier et al. 2000) ou augmente (Wyckhuys et al. 2008) avec le stade de l'hôte à l'oviposition. Malgré l'importance de leurs ressources, les stades avancés de pucerons présentent souvent des mécanismes de défense, lesquels induisent un temps de manipulation élevé ou mènent à un échec du parasitisme (Wyckhuys et al. 2008; Barrette et al. 2009). Ainsi, bien que les parasitoïdes pondent et se développent dans tous les stades de pucerons (Mueller et al. 1992; Wyckhuys et al. 2008; Barrette et al. 2009), à l'exception parfois du premier stade (Tahriri et al. 2007), les femelles montrent en général une préférence pour les stades intermédiaires (Wyckhuys et al. 2008; Barrette et al. 2009; mais voir Lin et Ives 2003). Cette stratégie, inhérente au type de développement koïnobionte, permet d'accéder à des hôtes de qualité tout en évitant les mécanismes de défense des stades avancés. En situation de pénurie d'hôtes, cette stratégie permettrait également de sélectionner des hôtes non-optimaux et ainsi d'augmenter le nombre d'hôtes accessibles.

L'ensemble des parasitoïdes de pucerons sont considérés synovygéniques, c.-à-d. que les femelles n'émergent pas avec un lot complet d'œufs matures, mais en développent également au cours de leur vie adulte (Jervis et al. 2008). Les cas recensés de fécondité réalisée pour le genre *Aphelinus* suggèrent une extrême synovygénie (type IV), laquelle se caractérise par une absence d'œufs matures à l'émergence, suivie d'un taux de reproduction faible mais prolongé (Jervis et al. 2008). Au contraire, les Aphidiinae émergent avec un complément élevé d'œufs matures (Starý 1970; Jervis et al. 2001; Jervis et al. 2008) et ont une fécondité réalisée de type II, c.-à-d. que le taux de ponte atteint un maximum peu après l'émergence (Jervis et al. 2008).

Les femelles du genre *Aphelinus* peuvent se nourrir de leur hôte, la femelle utilise alors son ovipositeur pour percer l'hôte et boit ensuite l'hémolymphe qui s'écoule à la surface (Viggiani 1984; Jervis et Kidd 1986). L'acquisition des ressources permet d'augmenter à la fois leur espérance de vie et leur production d'œufs (Jervis et al. 2008). Cependant, le puceron meurt à la suite de ce processus et ne peut donc pas être utilisé pour la ponte (Viggiani 1984). Chez *Aphelinus*, le contrôle des populations de pucerons se fait donc à la fois via le parasitisme et l'alimentation sur l'hôte. Aucun comportement de ce type n'a été observé chez les Aphidiinae (Starý 1970; Jervis et Kidd 1986).

1.2.2 Impact des parasitoïdes sur les populations de pucerons

L'impact des parasitoïdes de pucerons sur les populations hôtes est souvent quantifié par l'estimation du pourcentage de parasitisme (Van Driesche 1983), idéalement déterminé par l'élevage (Lumbierres et al. 2007; Lumbierres et al. 2011; Sturza et al. 2012), la dissection (Lopez et al. 1990) ou l'analyse génétique (Traugott et al. 2008; Garipey et Messing 2012; Macfadyen et al. 2009) de pucerons vivants échantillonnés en champs. Cependant, puisque les momies sont aisément repérables, le dénombrement des momies est devenu une pratique commune afin d'estimer la mortalité des pucerons induites par les parasitoïdes (Schmidt et al. 2003; Schmidt et al. 2004; Holland et al. 2008; Sturza et al. 2012). Toutefois, le recours au pourcentage de parasitisme a été critiqué à plusieurs égards (Van Driesche 1983), particulièrement quant à sa capacité à représenter adéquatement l'impact d'un parasitoïde sur les populations de l'hôte (Van Driesche 1983; Kidd et Jervis 2005). À cet effet, la mortalité générationnelle a été suggérée comme métrique alternative (Van Driesche 1983; Van Driesche et al. 1990; Waage et Cherry 1992; Kidd et Jervis 2005); elle requiert toutefois la construction de tables de vie et demande donc un effort d'échantillonnage plus important.

Ces méthodes estiment l'impact immédiat du parasitoïde sur une population de pucerons, mais elles ne peuvent prédire les conséquences sur leur population future. L'usage de telles métriques pour représenter l'impact des parasitoïdes est d'autant plus étonnant que les taux de parasitisme des populations naturelles de pucerons s'avèrent en général relativement faibles, soit entre 1-10% (Mackauer et Völkl 1993; Völkl et al. 2007). Des taux de parasitisme intermédiaire (<20%) ont également été observés dans les cultures de grains (Schmidt et al. 2003; Schmidt et al. 2004; Thies et al. 2005; Lumbierres et al. 2007; Holland et al. 2008; Traugott et al. 2008; Lumbierres et al. 2011), mais seulement quelques cas ont atteint des taux de parasitisme supérieurs (Sigsgaard 2002; Macfadyen et al. 2009; Sturza et al. 2012). Le pourcentage de parasitisme et la mortalité générationnelle ne peuvent donc être utilisés pour évaluer la capacité d'un parasitoïde à maintenir les populations de pucerons sous les seuils d'intervention. Les méthodes d'exclusion constituent les seules approches expérimentales qui permettent de quantifier la diminution des populations de pucerons associée à la présence d'un parasitoïde sur une période prolongée (Kidd et Jervis 2005). Cette approche n'est cependant pas appropriée pour les études en système ouvert.

1.3 HYPERPARASITOÏDES DE PUCERONS

1.3.1 Biologie

Les hyperparasitoïdes sont des parasitoïdes secondaires d'autres parasitoïdes (Sullivan 1987). Les hyperparasitoïdes de pucerons sont obligatoires puisqu'ils ne peuvent se développer sur des pucerons sains (Sullivan et Völkl 1999; Brodeur 2000); ils occupent donc un niveau trophique supérieur à celui des parasitoïdes primaires. Deux principaux groupes d'hyperparasitoïdes de pucerons existent: les ectohyperparasitoïdes idiobiontes, se développant à l'extérieur du parasitoïde primaire et interrompant son développement; et les endohyperparasitoïdes koïnobiontes, se développant à l'intérieur du parasitoïde primaire qui poursuit son développement (Sullivan et Völkl 1999).

Parmi les ectoparasitoïdes idiobiontes figurent les genres *Asaphes* Walker, *Pachyneuron* Walker, *Coruna* Walker et *Euneura* Walker (Chalcidoidea: Pteromalidae) de même que le genre *Dendrocerus* Ratzeburg (Ceraphronoidea: Megaspilidae) (Sullivan et Völkl 1999). Ces derniers parasitent exclusivement les stades prépupal et pupal du parasitoïde primaire, une fois le puceron momifié (Sullivan et Völkl 1999). Parmi les endohyperparasitoïdes koïnobiontes de pucerons, on retrouve les genres *Alloxysta* Förster, *Phaenoglyphis* Förster et *Lytoxysta* Kieffer de la sous-famille Alloxystinae (Cynipoidea: Charipidae) de même que le genre *Syrphophagus* Ashmead (Encyrtidae) (Sullivan et Völkl 1999). Cependant, chez le genre *Syrphophagus*, l'endoparasitisme des premiers stades larvaires passe à un ectoparasitisme pour les derniers stades (Kanuck et Sullivan 1992). A l'opposé des ectohyperparasitoïdes, les Alloxistinae parasitent la larve du parasitoïde primaire alors que le puceron est toujours vivant. Le genre *Syrphophagus* a la capacité d'attaquer l'hôte peu importe l'état du puceron parasité (Sullivan et Völkl 1999) et montre une préférence envers les hôtes momifiés (Buitenhuis et al. 2004). Chez les deux familles, leur développement est néanmoins suspendu jusqu'à ce que le parasitoïde primaire induise la momification (Sullivan 1987).

La spécificité parasitaire est généralement plus forte chez les endohyperparasitoïdes que chez les ectohyperparasitoïdes, car ils doivent développer des mécanismes d'évitement du système immunitaire du parasitoïde primaire (Sullivan et Völkl 1999; Brodeur 2000). Les hyperparasitoïdes peuvent également être spécifiques à une espèce de puceron ou même sélectifs à un habitat (Sullivan et Völkl 1999; Brodeur 2000). Puisque les parasitoïdes primaires sont consommés suite à l'hyperparasitisme, leur identification repose sur les caractéristiques des momies et se restreint donc au genre (Brodeur 2000).

Le développement de nouvelles approches moléculaires (Traugott et al. 2008; Garipey et Messing 2012) raffine cependant notre compréhension des patrons de spécificité chez les hyperparasitoïdes.

1.3.2 Impact des hyperparasitoïdes sur la lutte biologique

L'impact des hyperparasitoïdes de pucerons sur la régulation conférée par les parasitoïdes primaires est complexe et son importance reste encore incertaine (Rosenheim 1998; Brodeur 2000). Deux principaux mécanismes d'interférence par les hyperparasitoïdes sont proposés: ils réduisent la prochaine génération de parasitoïdes primaires via l'hyperparasitisme; ils incitent les parasitoïdes primaires adultes à quitter hâtivement les colonies de pucerons (Höller et al. 1993; Mackauer et Völkl 1993; Rosenheim 1998; Brodeur et Rosenheim 2000). Quantifier l'impact des hyperparasitoïdes sur les populations de pucerons en champ requière des expériences contrôlées, lesquelles sont rares chez les hyperparasitoïdes obligatoires (Rosenheim 1998). Une alternative courante consiste à référer aux taux d'hyperparasitisme afin d'illustrer l'importance de la mortalité induite chez le parasitoïde primaire.

Les études en milieu naturel réfèrent souvent à un taux d'hyperparasitisme moyen pour la durée de l'expérience (p. ex. Brodeur et McNeil 1992; Schmidt et al. 2003; Thies et al. 2005; Macfadyen et al. 2009; Lumbierres et al. 2011). Néanmoins, quelques études montrent que les niveaux d'hyperparasitisme tendent à augmenter au cours de la saison (Höller et al. 1993; Colfer et Rosenheim 2001; Sigsgaard 2002), à atteindre un maximum tard en saison (Müller et al. 1999), ou à augmenter significativement lorsque les populations de pucerons commencent à décroître (Thies et al. 2005; Traugott et al. 2008). En général, l'analyse du taux d'hyperparasitisme reste succincte et met peu l'emphase sur la période durant laquelle les parasitoïdes primaires ont la capacité de réguler les populations de pucerons. Ainsi, ces études peuvent difficilement interpréter si l'hyperparasitisme interfère significativement avec le contrôle conféré par les parasitoïdes (Luck et al. 1981; Rosenheim 1998). Étant donné la multiplicité des expériences sur le parasitisme primaire en champ, les taux d'hyperparasitisme gagneraient à être décrit de façon standard et à distinguer durant la période d'intérêt pour la lutte biologique.

1.4 MODÈLE BIOLOGIQUE

Le soya *Glycine max* (L.) Merrill constitue une culture commerciale importante en Amérique du Nord. En 2015 au Québec, le soya totalisait environ 18% des superficiesensemencées en grandes cultures (Statistique Québec 2016). Le soya est attaqué principalement par le puceron du soya *Aphis glycines*

Matsumura (Hemiptera: Aphididae), lequel est parasité presque exclusivement par le parasitoïde naturalisé *Aphelinus certus* Jasnosh (Hymenoptera: Aphelinidae) et hyperparasité par un complexe inconnu d'hyperparasitoïdes. En plus de son intérêt économique, ce modèle biologique reste simple et se prête bien à l'étude des interactions trophiques dans le contexte de la lutte biologique.

1.4.1 L'hôte: le puceron du soya

Originaire de l'Asie, le puceron du soya a envahi l'Amérique du Nord en 2000 (Ragsdale et al. 2011), et le Québec en 2002 (Mignault et al. 2006), y devenant rapidement le principal ravageur de la culture du soya (Ragsdale et al. 2011; voir également Labrie 2010 pour une revue détaillée de la situation au Québec). Au cours de la saison, le puceron du soya alterne entre cette culture et plusieurs espèces de nerpruns (*Rhamnus* L.), les hôtes primaires (Tilmon et al. 2011). Au printemps, des femelles ailées sont produites sur le nerprun et envahissent le soya dès ses premiers stades végétatifs. Elles se reproduisent asexuellement et de façon vivipare durant la saison estivale, engendrant des morphes aptères en début de saison puis augmentant significativement la proportion de morphes ailés vers le début d'août (Hodgson et al. 2005). La photopériode semble être un facteur prépondérant initiant la production des morphes ailées, mais d'autres facteurs tels que l'exposition à de basses températures, la qualité de la plante hôte ou la présence de trop fortes densités de pucerons peuvent également avoir un impact (Hodgson et al. 2005). L'espèce possède quatre stades nymphaux, les deux derniers pouvant être distingués en tant qu'allatoïdes ou aptéroïdes (Hodgson et al. 2005). À l'automne, des individus parthénogénétiques ailés s'établissent sur les nerpruns où ils donnent naissance à des femelles sexuées aptères et ovipares. Les males, ailés, sont générés sur le soya et fertilisent les femelles sur l'hôte primaire. Les œufs sont pondus sur les bourgeons et constituent le stade résistant aux conditions hivernales (Tilmon et al. 2011).

En Amérique du Nord, le puceron du soya est un ravageur prépondérant de la culture du soya. Son impact économique se traduit par une réduction directe du nombre et de la grosseur des fèves à la récolte, de même que par l'augmentation des coûts associés à l'usage de pesticides et au dépistage (Ragsdale et al. 2011). Le seuil d'alerte (« economic threshold: ET ») établit au centre-nord de l'Amérique du Nord s'élève à 250 pucerons par plant (Ragsdale et al. 2011), à partir duquel un recours à un traitement phytosanitaire est à considérer. Ce seuil laisse un peu plus d'une semaine pour intervenir avant d'atteindre le seuil de perte économique (« economic injury level: EIL ») de 674 pucerons par plant (Ragsdale et al. 2007; Ragsdale et al. 2011). Ces densités de pucerons sont valides jusqu'à l'atteinte du stade phénologique R6 du soya, lorsque les graines ont remplis les premières gousses. Au Québec, 60%

des champs dépistés par le réseau d'avertissement phytosanitaire (RAP) entre 2004 et 2007 ont dépassé le seuil d'alerte, comparativement à 28% entre 2008 et 2011 (Breault et al. 2012). À cet effet, une tendance à la baisse des populations estivales moyennes de pucerons du soya est observée au Québec, malgré la présence d'oscillations interannuelles (Maisonhaute et al. 2016).

En Asie, le puceron du soya dépasse rarement le seuil économique, puisque contrôlé par une communauté d'ennemis naturels (Ragsdale et al. 2011). La communauté de prédateurs aphidiphages en Amérique du Nord est reconnue comme étant relativement diversifiée et efficace pour réduire les populations du puceron du soya (Rhainds et al. 2007; Costamagna et al. 2008). Néanmoins, il semble y avoir une absence de parasitoïdes indigènes efficaces comparativement à la situation observée en Asie (Heimpel et al. 2010). Plusieurs initiatives ont été entreprises afin de palier à l'absence en Amérique du Nord de populations de parasitoïdes ayant un impact positif sur la réduction des populations de puceron du soya, incluant l'introduction de *Binodoxys communis* (Gahan) dans le cadre d'un vaste programme de lutte biologique classique et l'option de relâchés augmentatifs de *Aphidius colemani* Viereck (Ragsdale et al. 2011; Gariépy et al. 2015). Ces initiatives se sont cependant révélées infructueuses malgré leur potentiel en laboratoire (Lin et Ives 2003; Wyckhuys et al. 2008), dû soit à l'incapacité des parasitoïdes à survivre aux conditions hivernales ou à repérer leurs hôtes dans les champs de soya (Gariépy et al. 2015).

1.4.2 Le parasitoïde: *Aphelinus certus*

En 2005, le parasitoïde *A. certus*, une espèce cryptique du complexe *Aphelinus varipes* (Förster) (Heraty et al. 2007), a été détecté dans les champs de soya aux États-Unis (Heimpel et al. 2010). L'espèce a ensuite été observée en Ontario en 2006 (Frewin et al. 2010) et au Québec en 2010 (Gariépy 2011), pour rapidement y devenir le parasitoïde le plus commun dans ces provinces (Xue et al. 2012). *Aphelinus certus* s'avère particulièrement intéressant pour le nord de l'Amérique du Nord puisque son niveau de survie hivernale varie de 22.6 à 99.0% au Québec, selon la région et le type de protection par le couvert de neige (Gariépy 2011). En 2010, l'émergence printanière dans la région de Montréal a débuté le 20 mai, avec 95% des individus émergés le 1er juin (Gariépy 2011). Cette présence tôt en début de saison suggère une opportunité de contrôle avant que les populations de puceron du soya ne deviennent trop abondantes. À cet effet, l'étude de la réponse fonctionnelle de *A. certus* en laboratoire a montré que les femelles âgées de 24-48 h au début de l'expérience peuvent parasiter jusqu'à un maximum de 22 pucerons par jours à 26°C (Frewin et al. 2010).

La durée totale de développement (œuf-adulte) de *A. certus* sur le puceron du soya de stades 3-4 décroît de 40.8 à 10.4 jours pour des températures entre 15.3 et 30.6°C (Frewin et al. 2010). Cette réponse thermique de la vitesse de développement a été caractérisée par les auteurs à l'aide du modèle non-linéaire de Brière et al. (1999). Le développement après la momification correspond à approximativement 50% du développement du parasitoïde. La mortalité intrinsèque de *A. certus* durant cette phase du développement est de l'ordre de 12% en laboratoire (Frewin et al. 2010; Hopper et Diers 2014). Aucune dépendance thermique de cette mortalité n'a été observée entre 15.3 à 30.6°C (Frewin et al. 2010).

En terme de spécificité parasitaire, le sous-genre *Aphelinus* dont fait parti *A. certus* restreint généralement ses attaques à la famille Aphididae (Zuparko 1997). À l'intérieur de ce groupe, *A. certus* est cependant reconnu pour parasiter un large spectre d'hôtes (Heimpel et al. 2010). Ces observations suggèrent que *A. certus* pourrait également servir d'agent de lutte biologique pour d'autres cultures, mais parallèlement affecter les populations de pucerons indigènes, non nuisibles. Malgré cette caractérisation de la biologie et du potentiel de contrôle de *A. certus*, aucune étude n'a encore caractérisé son impact sur les populations de puceron du soya en champ.

1.4.3 Hyperparasitisme

Les taux d'hyperparasitisme sur le puceron du soya sont rarement inclus dans les études nord américaines en champ de soya, probablement parce que les taux de parasitisme sont très bas. Parmi les études faisant état du parasitisme en Amérique du Nord (Rutledge et al. 2004; Brosius et al. 2007; Noma et Brewer 2008; Noma et al. 2010), seuls Nielsen et Hajek (2005) ont indiqué la présence de momies hyperparasitées; cependant, ce niveau était seulement de deux momies sur les 43 ayant émergées, et les momies échantillonnées n'appartenaient pas au genre *Aphelinus*. En Chine, l'hyperparasitisme en champ de soya apparait principalement entre le début et la mi-juillet et atteint généralement 27% (Wu et al. 2004). *Aphelinus certus* a également été mentionné comme le principal parasitoïde du genre *Aphelinus* s'attaquant au puceron *Aphis gossypii* (Glover) dans les champs de taro à Hawaii; le genre arborait alors 45-84% d'hyperparasitisme (Gariépy et Messing 2012).

1.5 OBJECTIFS

L'objectif premier de ce projet consiste à développer une méthode d'évaluation de la capacité des parasitoïdes de pucerons à réduire les populations de ravageurs sous les seuils d'intervention (réalisée

au chapitre 2). Un second objectif est de faciliter l'interprétation de cette capacité en l'analysant en relation avec les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs. Ainsi nous investiguons la dynamique des populations de pucerons sur le plant hôte (au chapitre 2) et proposons une méthode standard afin de représenter l'hyperparasitisme en relation avec la régulation des populations de pucerons par les parasitoïdes primaires (au chapitre 3). L'approche développée est validée en champ à l'aide du système quadritrophique composé du soya, du puceron du soya, du parasitoïde primaire *A. certus* et d'un complexe d'hyperparasitoïdes.

1.6 CONTRIBUTION DES AUTEURS

Les chapitres 2 et 3 sont rédigés en anglais sous forme d'articles scientifiques. Le développement de la méthodologie, la réalisation et l'analyse des expériences associées à ces chapitres ont été réalisées par Alexandre Leblanc, de même que leur écriture. Le professeur Jacques Brodeur a supervisé le projet, révisé les manuscrits et contribué aux idées importantes des deux articles. Plusieurs personnes ont également aidés à la collecte des échantillons ou ont agi comme soutien technique en laboratoire lors de ces expériences. Celles-ci sont mentionnées dans les remerciements des articles respectifs. Paul Abram, également dans les remerciements, a suggéré certaines des méthodes d'analyse statistique et relu les textes des deux chapitres.

1.7 RÉFÉRENCES

Barrette M, Wu G-M, Brodeur J, Giraldeau L-A, Boivin G. 2009. Testing competing measures of profitability for mobile resources. *Oecologia*. 158:757–764.

Boivin G, Hance T, Brodeur J. 2012. Aphid parasitoids in biological control. *Can. J. Plant Sci.* 92:1–12.

Breault J, Duval B, Labrie G, Meloche F, Parent C, Rondeau A. 2012. Bulletin d'information grandes cultures. Québec (QC): Réseau d'avertissement phytosanitaire (RAP). Rapport No.: 14. [accédé le 1er mai 2016]. Disponible de: www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/b14gc12.pdf

Brière J-F, Pracros P, Le Roux A-Y, Pierre J-S. 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* 28:22–29.

Brodeur J. 2000. Host specificity and trophic relationships of hyperparasitoids. Dans: Hochberg ME, Ives AR, éditeurs. *Parasitoid population biology*. Princeton (NJ): Princeton University Press. p. 163–183.

Brodeur J, McNeil JN. 1992. Host behaviour modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: a strategy to reduce hyperparasitism. *Ecol. Entomol.* 17:97–104.

- Brodeur J, Rosenheim JA. 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 97:93–108.
- Brosius TR, Higley LG, Hunt TE. 2007. Population dynamics of soybean aphid and biotic mortality at the edge of its range. *J. Econ. Entomol.* 100:1268–1275.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology.* 85:1771–1789.
- Buitenhuis R, Boivin G, Vet LEM, Brodeur J. 2004. Preference and performance of the hyperparasitoid *Syrphophagus aphidivorus* (Hymenoptera: Encyrtidae): fitness consequences of selecting hosts in live aphids or aphid mummies. *Ecol. Entomol.* 29:648–656.
- Catangui MA, Beckendorf EA, Riedell WE. 2009. Soybean aphid population dynamics, soybean yield loss, and development of stage-specific economic injury levels. *Agron. J.* 101:1080.
- Clarke A. 2004. Is there a universal temperature dependence of metabolism? *Funct. Ecol.* 18:252–256.
- Clarke A, Fraser KPP. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Funct. Ecol.* 18:243–251.
- Cloutier C, Duperron J, Tertuliano M, McNeil J N. 2000. Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes*. *Entomol. Exp. Appl.* 97:29–40.
- Colfer RG, Rosenheim JA. 2001. Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia.* 126:292–304.
- Colinet H, Salin C, Boivin G, Hance T. 2005. Host age and fitness-related traits in a koinobiont aphid parasitoid. *Ecol. Entomol.* 30:473–479.
- Costamagna AC, Landis DA, Brewer MJ. 2008. The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biol. Control.* 45:368–379.
- Costamagna AC, Van Der Werf W, Bianchi FJJA, Landis DA. 2007. An exponential growth model with decreasing r captures bottom-up effects on the population growth of *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). *Agric. For. Entomol.* 9:297–305.
- Damos P, Savopoulou-Soultani M. 2012. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche J. Entomol.* 2012:1–13.
- Dedryver C-A, Le Ralec A, Fabre F. 2010. The conflicting relationships between aphids and men: a review of aphid damage and control strategies. *C. R. Biol.* 333:539–553.
- Dell AI, Pawar S, Savage VM. 2011. Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108:10591–10596.

- Desneux N, Barta RJ, Hoelmer KA, Hopper KR, Heimpel GE. 2009. Multifaceted determinants of host specificity in an aphid parasitoid. *Oecologia*. 160:387–398.
- Dixon AFG. 1987. Parthenogenic reproduction and the rate of increase in aphids. Dans: Minks AK, Harrewijn P, éditeurs. *Aphids: their biology, natural enemies, and control*. Vol. A. Amsterdam: Elsevier. p. 269–287.
- Englund G, Öhlund G, Hein CL, Diehl S. 2011. Temperature dependence of the functional response. *Ecol. Lett.* 14:914–921.
- Fernandes OA, Wright RJ, Mayo ZB. 1998. Parasitism of greenbugs (Homoptera: Aphididae) by *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in grain sorghum: implications for augmentative biological control. *J. Econ. Entomol.* 91:1315–1319.
- Forster J, Hirst AG, Woodward G. 2011. Growth and development rates have different thermal responses. *Am. Nat.* 178:668–678.
- Frewin AJ, Xue Y, Welsman JA, Broadbent BA, Schaafsma AW, Hallett RH. 2010. Development and parasitism by *Aphelinus certus* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 39:1570–1578.
- Gariépy TD, Messing RH. 2012. Development and use of molecular diagnostic tools to determine trophic links and interspecific interactions in aphid–parasitoid communities in Hawaii. *Biol. Control.* 60:26–38.
- Gariépy V. 2011. Évaluation du potentiel des parasitoïdes *Binodoxys communis*, *Aphidius colemani* et *Aphelinus certus* pour la lutte biologique au puceron du soya [mémoire]. Montréal (QC): Université de Montréal.
- Gariépy V, Boivin G, Brodeur J. 2015. Why two species of parasitoids showed promise in the laboratory but failed to control the soybean aphid under field conditions. *Biol. Control.* 80:1–7.
- Hagen KS, Van Den Bosch R. 1968. Impact of pathogens, parasites, and predators on aphids. *Annu. Rev. Entomol.* 13:325–384.
- Harte J. 2004. The value of null theories in ecology. *Ecology.* 85:1792–1794.
- Heimpel GE, Frelich LE, Landis DA, Hopper KR, Hoelmer KA, Sezen Z, Asplen MK, Wu K. 2010. European buckthorn and Asian soybean aphid as components of an extensive invasional meltdown in North America. *Biol. Invasions.* 12:2913–2931.
- Heraty JM, Woolley JB, Hopper KR, Hawks DL, Kim J-W, Buffington M. 2007. Molecular phylogenetics and reproductive incompatibility in a complex of cryptic species of aphid parasitoids. *Mol. Phylogenet. Evol.* 45:480–493.

- Hodgson EW, Venette RC, Abrahamson M, Ragsdale DW. 2005. Alate production of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) in Minnesota. *Environ. Entomol.* 34:1456–1463.
- Holland JM, Oaten H, Southway S, Moreby S. 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biol. Control.* 47:71–76.
- Höller C, Borgemeister C, Haardt H, Powell W. 1993. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data. *J. Anim. Ecol.* 62:12–21.
- Hopper KR, Diers BW. 2014. Parasitism of soybean aphid by *Aphelinus* species on soybean susceptible versus resistant to the aphid. *Biol. Control.* 76:101–106.
- Irlich UM, Terblanche JS, Blackburn TM, Chown SL. 2009. Insect rate-temperature relationships: environmental variation and the metabolic theory of ecology. *Am. Nat.* 174:819–835.
- Jervis MA, Ellers J, Harvey JA. 2008. Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. *Annu. Rev. Entomol.* 53:361–385.
- Jervis MA, Heimpel GE, Ferns PN, Harvey JA, Kidd NAC. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of “ovigeny”. *J. Anim. Ecol.* 70:442–458.
- Jervis MA, Kidd NAC. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61:395–434.
- Kanuck MJ, Sullivan DJ. 1992. Ovipositional behavior and larval development of *Aphidencyrthus aphidivorus* (Hymenoptera: Encyrtidae), an aphid hyperparasitoid. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 100:527–532.
- Karley AJ, Parker WE, Pitchford JW, Douglas A e. 2004. The mid-season crash in aphid populations: why and how does it occur? *Ecol. Entomol.* 29:383–388.
- Kidd NAC, Jervis MA. 2005. Population dynamics. Dans: Jervis MA, éditeur. *Insects as natural enemies: a practical perspective*. Dordrecht (NL): Springer. p. 435–523.
- Kindlmann P, Jarošík V, Dixon AF. 2007. Population Dynamics. Dans: Van Emden HF, Harrington R, éditeurs. *Aphids as crop pests*. Wallingford (GB) : CABI. p. 311–329.
- Labrie G. 2010. Synthèse de la littérature scientifique sur le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura [Internet]. Saint-Mathieu-de-Beloeil (QC): Centre de recherche sur les grains (CÉROM); [accédé le 1er mai 2016]. Disponible de: <https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/78871>
- Lamb RJ, MacKay PA, Alyokhin A. 2013. Seasonal dynamics of three coexisting aphid species: implications for estimating population variability. *Can. Entomol.* 145:283–291.
- Lin LA, Ives AR. 2003. The effect of parasitoid host-size preference on host population growth rates: an example of *Aphidius colemani* and *Aphis glycines*. *Ecol. Entomol.* 28:542–550.

- Lopez ER, Van Driesche RG, Elkinton JS. 1990. Rates of parasitism by *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) for cabbage aphids (Homoptera: Aphididae) in and outside of colonies: why do they differ? J. Kans. Entomol. Soc. 63:158–165.
- Luck RF, Messenger PS, Barbieri JF. 1981. The influence of hyperparasitism on the performance of biological control agents. Dans: Rosen D, éditeur. The role of hyperparasitism in biological control: a symposium. Division of agricultural sciences, University of California. Berkeley (CA). p. 34–42.
- Lumbierres B, Starý P, Pons X. 2007. Seasonal parasitism of cereal aphids in a Mediterranean arable crop system. J. Pest Sci. 80:125–130.
- Lumbierres B, Starý P, Pons X. 2011. Effect of Bt maize on the plant-aphid–parasitoid tritrophic relationships. BioControl. 56:133–143.
- Macfadyen S, Gibson R, Raso L, Sint D, Traugott M, Memmott J. 2009. Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. Agric. Ecosyst. Environ. 133:14–18.
- Mackauer M, Völkl W. 1993. Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? Oecologia. 94:339–350.
- Maisonhaute J-É, Labrie G, Lucas E. 2016. Population Dynamics of the Soybean Aphid (Hemiptera: Aphididae) in Quebec (Canada). J. Econ. Entomol. 109:1465–1468.
- Matis JH, Kiffe TR, Matis TI, Jackman JA, Singh H. 2007. Population size models based on cumulative size, with application to aphids. Ecol. Model. 205:81–92.
- Matis JH, Kiffe TR, van der Werf W, Costamagna AC, Matis TI, Grant WE. 2009. Population dynamics models based on cumulative density dependent feedback: a link to the logistic growth curve and a test for symmetry using aphid data. Ecol. Model. 220:1745–1751.
- Matis JH, Michels GJ, Matis TI. 2011. A population dynamics perspective on effect of irrigation regimes and plant densities on greenbug abundance in grain sorghum using regression. Agric. For. Entomol. 13:15–24.
- Matis TI, Parajulee MN, Matis JH, Shrestha RB. 2008. A mechanistic model based analysis of cotton aphid population dynamics data. Agric. For. Entomol. 10:355–362.
- Mignault M-P, Roy M, Brodeur J. 2006. Soybean aphid predators in Québec and the suitability of *Aphis glycines* as prey for three Coccinellidae. BioControl. 51:89–106.
- Mueller TF, Blommers LHM, Mols PJM. 1992. Woolly apple aphid (*Eriosoma lanigerum* Hausm., Hom., Aphidae) parasitism by *Aphelinus mali* Hal.(Hym., Aphelinidae) in relation to host stage and host colony size, shape and location. J. Appl. Entomol. 114:143–154.

- Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid–parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 68:346–370.
- Muratori FB, Gagne RJ, Messing RH. 2009. Ecological traits of a new aphid parasitoid, *Endaphis fugitiva* (Diptera: Cecidomyiidae), and its potential for biological control of the banana aphid, *Pentalonia nigronervosa* (Hemiptera: Aphididae). *Biol. Control.* 50:185–193.
- Nielsen C, Hajek AE. 2005. Control of invasive soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae), populations by existing natural enemies in New York state, with emphasis on entomopathogenic fungi. *Environ. Entomol.* 34:1036–1047.
- Noma T, Brewer MJ. 2008. Seasonal abundance of resident parasitoids and predatory flies and corresponding soybean aphid densities, with comments on classical biological control of soybean aphid in the Midwest. *J. Econ. Entomol.* 101:278–287.
- Noma T, Gratton C, Colunga-Garcia M, Brewer MJ, Mueller EE, Wyckhuys KAG, Heimpel GE, O’Neal ME. 2010. Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environ. Entomol.* 39:31–41.
- Obrycki JJ, Harwood JD, Kring TJ, O’Neil RJ. 2009. Aphidophagy by Coccinellidae: Application of biological control in agroecosystems. *Biol. Control.* 51:244–254.
- Powell W. 1982. The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Syst. Entomol.* 7:465–473.
- Price CA, Weitz JS, Savage VM, Stegen J, Clarke A, Coomes DA, Dodds PS, Etienne RS, Kerkhoff AJ, McCulloh K, et al. 2012. Testing the metabolic theory of ecology. *Ecol. Lett.* 15:1465–1474.
- Ragsdale DW, Landis DA, Brodeur J, Heimpel GE, Desneux N. 2011. Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annu. Rev. Entomol.* 56:375–399.
- Ragsdale DW, McCornack BP, Venette RC, Potter BD, MacRae IV, Hodgson EW, O’Neal ME, Johnson KD, O’Neil RJ, DiFonzo CD, et al. 2007. Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 100:1258–1267.
- Régnière J, Powell J, Bentz B, Nealis V. 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modeling. *J. Insect Physiol.* 58:634–647.
- Rhainds M, Roy M, Daigle G, Brodeur J. 2007. Toward management guidelines for the soybean aphid in Quebec. I. Feeding damage in relationship to seasonality of infestation and incidence of native predators. *Can. Entomol.* 139:728–741.
- Rosenheim JA. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* 43:421–447.

- Rutledge CE, O'Neil RJ, Fox TB, Landis DA. 2004. Soybean aphid predators and their use in integrated pest management. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97:240–248.
- Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T, Thies C, Schaefer M, Tscharnkte T. 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270:1905–1909.
- Schmidt MH, Thewes U, Thies C, Tscharnkte T. 2004. Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomol. Exp. Appl.* 113:87–93.
- Sigsgaard L. 2002. A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids' role in biological control. *J. Appl. Entomol.* 126:101–107.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. The Hague: Dr W. Junk N.V., Publishers.
- Statistique Québec. 2016. Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2015. [accédé le 13 avr 2016]. Disponible de: http://www.stat.gouv.qc.ca/docs-hmi/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2015.htm
- Sturza VS, Poncio S, Santos AB dos, Lopes-da-Silva M. 2012. Infestation and natural parasitism of aphids in single and mixed pastures of black oats and ryegrass. *Rev. Bras. Entomol.* 56:363–367.
- Sullivan DJ. 1987. Insect hyperparasitism. *Annu. Rev. Entomol.* 32:49–70.
- Sullivan DJ, Völkl W. 1999. Hyperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 44:291–315.
- Tahriri S, Talebi AA, Fathipour Y, Zamani AA. 2007. Host stage preference, functional response and mutual interference of *Aphidius matricariae* (Hym.: Braconidae: Aphidiinae) on *Aphis fabae* (Hom.: Aphididae): behavioral characteristics of *Aphidius matricariae*. *Entomol. Sci.* 10:323–331.
- Taylor F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.* 117:1–23.
- Thies C, Roschewitz I, Tscharnkte T. 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272:203–210.
- Tilmon KJ, Hodgson EW, O'Neal ME, Ragsdale DW. 2011. Biology of the soybean aphid, *Aphis glycines*; (Hemiptera: Aphididae) in the United States. *J. Integr. Pest Manag.* 2:1–7.
- Traugott M, Bell JR, Broad GR, Powell W, Van Veen FJF, Vollhardt IMG, Symondson WOC. 2008. Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Mol. Ecol.* 17:3928–3938.
- Van Driesche RG. 1983. Meaning of “percent parasitism” in studies of insect parasitoids. *Environ. Entomol.* 12:1611–1622.

- Van Driesche RG, Bellotti AC, Castillo J, Herrera CJ. 1990. Estimating total losses from parasitoids for a field population of a continuously breeding insect, cassava mealybug, *Phenacoccus herreni*, (Homoptera: Pseudococcidae) in Colombia, S.A. Fla. Entomol. 73:133.
- Viggiani G. 1984. Bionomics of the Aphelinidae. Annu. Rev. Entomol. 29:257–276.
- Vinson SB. 1976. Host selection by insect parasitoids. Annu. Rev. Entomol. 21:109–133.
- Völkl W, Mackauer M, Pell JK, Brodeur J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. Dans: Emden HF van, Harrington R, éditeurs. Aphids as crop pests. Wallingford: CABI. p. 187–233.
- Waage J, Cherry A. 1992. Quantifying the impact of parasitoids on diamondback moth. Dans: Chen A, Lo M, Wu B, Yang MH, éditeurs. Proceedings of the second international workshop. Tainan (TW): Asian vegetable research and development center (AVRDC). p. 245–253.
- Ward SA, Rabbinge R, Dixon AFG. 1988. Population development models. Dans: Minks AK, Harrewijn P, éditeurs. Aphids: their biology, natural enemies, and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. p. 21–30.
- Williams IS, Van Der Werf W, Dewar AM, Dixon AFG. 1999. Factors affecting the relative abundance of two coexisting aphid species on sugar beet. Agric. For. Entomol. 1:119–125.
- Wu Z, Schenk-Hamlin D, Zhan W, Ragsdale DW, Heimpel GE. 2004. The soybean aphid in China: a historical review. Ann. Entomol. Soc. Am. 97:209–218.
- Wyckhuys KAG, Stone L, Desneux N, Hoelmer KA, Hopper KR, Heimpel GE. 2008. Parasitism of the soybean aphid, *Aphis glycines* by *Binodoxys communis*: the role of aphid defensive behaviour and parasitoid reproductive performance. Bull. Entomol. Res. 98:361–370.
- Xue Y, Bahlai CA, Frewin A, McCreary CM, Des Marceaux LE, Schaafsma AW, Hallett RH. 2012. Intraguild predation of the aphid parasitoid *Aphelinus certus* by *Coccinella septempunctata* and *Harmonia axyridis*. BioControl. 57:627–634.
- Zadoks JC. 1985. On the conceptual basis of crop loss assessment: the threshold theory. Annu. Rev. Phytopathol. 23:455–473.
- Zuparko RL. 1997. A review of the host ranges of aphidophagous Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). J. Hymenopt. Res. 6:99–106.

CHAPITRE 2

Estimating parasitoid suppression of aphid populations in the field

Alexandre Leblanc¹ and Jacques Brodeur^{1,2}

¹ Institut de Recherche en Biologie Végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke est, Montréal, Québec, Canada, H1X 2B2.

² Corresponding author.

2.1 ABSTRACT

We developed and validated a quantitative method to assess the capacity of parasitoids to reduce peak aphid densities in open fields. Our method was built upon an existing model describing the bell-shaped population dynamics observed in many aphid species and estimates the impact of early parasitoid-induced mortality on forthcoming aphid populations. We validated the model using data from two field seasons using the model system of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura, and its most abundant parasitoid in north-eastern North America, *Aphelinus certus* Jasnosch, a recently naturalized parasitoid. Soybean aphid populations were well described by the model, facilitating the prediction of peak aphid densities and its timing from the date of field colonization onward. The model estimated that *A. certus* reduced peak soybean aphid densities by only 1-6% in 2012 and 2013 because of low levels of parasitism early in the season. The method we propose is simple to use, would apply to most aphid-parasitoid systems and could be extended to other natural enemies.

2.2 INTRODUCTION

In biological control programmes, the effectiveness of a natural enemy is often evaluated by the mortality it induces in a target pest, but less commonly through their future impact on the pest population (Kidd and Jervis 2005). Assessing the impact of a natural enemy in a broader population dynamics perspective is of particular importance when one wants to predict if their contribution at low pest densities can further prevent pest populations reaching the economic threshold (ET) or the economic injury level (EIL). Such a prediction is mainly relevant for multivoltine pest species such as aphids, for which reproductive capacities often overcome natural control and may lead to pest outbreaks. It is also of primary interest for aphid parasitoids which forage exclusively as adults and therefore have the capacity to regulate pest populations while their host densities are still low.

The impact of parasitoids on host populations is typically quantified through percent parasitism or, alternatively, through generational mortality using life tables (Van Driesche 1983; Van Driesche et al. 1990; Waage and Cherry 1992; Kidd and Jervis 2005). These two methods emphasize the instant parasitoid-induced mortality and do not consider its repercussions on subsequent aphid generations. Therefore, for biological control programmes, these methods are not suitable to directly assess the capacity of a parasitoid species to hold its host's population below defined thresholds. Exclusion methods are currently the main experimental approach to quantify the impact of a parasitoid on its host, as parasitoid abundance can be linked to changes in host populations at a subsequent time (Kidd and Jervis 2005). An alternative approach could be developed for open field situations if one has (i) the capacity to measure parasitoid-induced mortality and (ii) a good understanding of the host population dynamics.

Parasitoid-induced mortality can be easily quantified experimentally in aphid systems. The vast majority of aphid parasitoids belongs to the families Braconidae and Aphelinidae (Hymenoptera) and develops as koinobiont endoparasitoid, meaning that their larval growth occurs within the aphid which continues to develop following parasitism (Starý 1970; Boivin et al. 2012). The parasitoid larva kills its host just prior to pupation; the resulting hardened and swollen aphid cuticle, called a mummy, protects the parasitoid until adult emergence (Boivin et al. 2012). Aphid mummies are conspicuous and their sampling has become a common practice to estimate aphid mortality induced by parasitoids. One of the benefits of this approach is that the aphid mummies can often be identified to the parasitoid genera (Starý 1970; Powell 1982). Mummies count is however a biased estimate of parasitoid-induced mortality at a given time as mummies persistence in the field depends on the duration of parasitoid's development (Van Driesche 1983) following mummification. As an alternative, the rate of mummification is unbiased with respect to parasitoid development time and directly represent how fast aphid mortality occurs upon mummification.

Several aphid species of economic importance have a single, approximately symmetric, annual peak of abundance (Fernandes et al. 1998; Costamagna et al. 2007; Matis et al. 2007; Catangui et al. 2009; Matis et al. 2011; Lamb et al. 2013). This seasonal dynamic has been previously described by a model of exponential population growth with linearly decreasing growth rate in time, considering a predominant bottom-up regulation through plant phenology (Williams et al. 1999; Costamagna et al. 2007). This model has been validated for the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae) in cage experiments, where all natural enemies were excluded (Costamagna et al. 2007; Catangui et al.

2009). A similar model has been developed using an aphid growth rate decreasing proportionally with the cumulative number of individuals throughout the season (Matis et al. 2007), on the basis of resource exhaustion by aphids. This model has been validated for four aphid species without excluding natural enemies (Matis et al. 2007; Matis et al. 2008; Matis et al. 2011). These two models display a typical bell shape and are similar in terms of simplicity and number of parameters; however, they rely on different assumptions. More specifically, they apply to different regimes of aphid infestation: the Matis et al. (2007) model describes cases in which aphid density is high enough to exhaust plant resources, while the Costamagna et al. (2007) model refers to moderate aphid densities for which resource availability varies seasonally and is controlled mostly through plant phenology. These models provide a reliable and simple approach to characterize aphid population dynamics, which may help to predict aphid peak abundance and to develop management strategies. For example, they have been used to characterize maximum aphid populations in studies investigating the impact of cultural practices (Matis et al. 2008; Matis et al. 2011) and of plant stage (Catangui et al. 2009) on pest populations. To our knowledge, these models have not been used to assess the impact of natural enemies, such as parasitoids, on the maximum aphid density.

In the present study, we developed a simple method to quantify the impact parasitoids may have on the development of their host populations over time. The method is built upon the aphid population dynamics model developed by Costamagna et al. (2007) and emphasizes the evaluation of the parasitoid impact at a time relevant for crop protection, such as peak aphid densities. The method was then validated under field conditions, over two years, using the biological model composed of the soybean aphid *A. glycines* and the primary parasitoid *Aphelinus certus* Jasnosh (Hymenoptera: Aphelinidae).

2.3 THE METHOD

2.3.1 Population dynamics models

Aphid population dynamics

Population dynamics models by Costamagna et al. (2007) and Matis et al. (2007) both provide a simple representation of aphid densities, that is essential for calculating and interpreting the suppressive effect of parasitoids. We developed our method using the Costamagna et al. (2007) model because it (i) postulates aphid populations that are not highly detrimental to the host plant and (ii) benefits from

more accessible regression methods. The model represents the aphid density per plant $N(t)$ as an exponential with decreasing growth rate,

$$N(t) = N(t_0) \exp \left[r_0(t - t_0) \left(1 - \frac{1}{2} a(t - t_0) \right) \right] \quad (1)$$

corresponding to the solution of the following differential equation with respect to N

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)r_0(1 - a(t - t_0)). \quad (2)$$

Here, a is a constant that characterizes the decrease in growth rate with time t and r_0 is the growth rate of the aphid density (identified as r_{max} in Costamagna et al. (2007)) at a reference time t_0 . A natural choice for t_0 is the time of infestation. Indeed, Costamagna and colleagues (2007) fixed time of infestation as $t_0 = 0$, which is appropriate when plants are artificially infested. However, when natural plant colonization by aphids occurs, t_0 likely differs among years and sites.

Colonization time t_0 thus refers to the arrival of the first aphids in the field but, because relying on few observations might not be accurate, we suggest to define it as when N has reached an arbitrary low density, for instance one aphid per plant. The ability to vary $N(t_0)$ while fixing t_0 , in Costamagna et al. (2007), is then replaced by varying t_0 while fixing $N(t_0)$. Although this change in representation does not alter the prediction on $N(t)$, it affects parameter values, making them more relevant biologically when aphid colonization happens at different dates during the growing season.

The model predicts the peak aphid densities $N_{peak} = N(t_0) \exp \left(\frac{r_0}{2a} \right)$ to be obtained at $t_{peak} = t_0 + 1/a$. Reporting N_{peak} and t_{peak} is mathematically equivalent to reporting r_0 and a ; and although the former representation is less biologically relevant, it is more useful as a tool for monitoring in biological control programmes. Because the two representations can help to interpret aphid population dynamics, we suggest considering them both.

From a practical perspective, we often wish to know if aphid populations will remain under some threshold, but only over the period for which it is defined, usually described as plant growth stages. When the threshold period encompasses peak aphid occurrence, the maximum aphid density over this period (N^*) and its associated time (t^*) correspond to the peak density N_{peak} , occurring at t_{peak} ; otherwise, this maximum corresponds to the highest value at one of the threshold period limits. The use of time, instead of aphid degree-days, is favoured to simplify the analysis of the parasitoid impact on aphid density.

Impact of parasitism on aphid populations

Our objective is to quantify to what extent parasitoids can reduce an aphid population when it reaches its highest density, and incidentally to evaluate if parasitoids can bring this density below defined thresholds. The effect of parasitism on aphid populations can be assessed by comparing aphid densities when parasitoids are present (N_p) versus when they are absent (N). For this purpose, equation 2 can be modified to consider mortality from parasitism by including the mummification rate (the number of aphid mummies formed per plant and per unit time) m ,

$$\frac{dN_p}{dt} = N_p r_0 (1 - a(t - t_0)) - m. \quad (3)$$

The analytical solution to this equation is also a unimodal function of aphid density

$$N(t) = N(t_0) \exp \left[r_0(t - t_0) \left(1 - \frac{1}{2} a(t - t_0) \right) - \int_{t'_0}^t m/N_p dt \right] \quad (4)$$

with t'_0 any time preceding mummification events. The use of t'_0 instead of t_0 in the domain of integration ensures we consider any mummification events prior to t_p^* , even those happening before the estimated time of field colonisation by aphids (t_0). In presence of the parasitoid, the host density at its maximum N_p^* , reached at t_p^* , can therefore generally be expressed as a proportion of the maximum host density in the parasitoid's absence,

$$N_p^* = \gamma N^* \text{ with } \gamma = \exp \left[- \int_{t'_0}^{t_p^*} m/N_p dt \right]. \quad (5)$$

Here, γ represents the proportional reduction of the maximum host density by the parasitoid. When the maximum is specified by threshold period limits, it would occur at the same time in the presence or absence of parasitism ($t_p^* = t^*$). When the threshold period rather encompasses the time of peak aphid densities, the latter is altered by the presence of parasitism; more specifically t_p^* must respect $(t_p^* - t_0) = (t^* - t_0) \left(1 - \frac{m(t_p^*)}{N_p^* r_0} \right)$. This equation cannot be solved with respect to t_p^* unless we know the analytical form of $m(t)$. However, for a low mummification rate near the peak aphid densities ($m \ll N_p^* r_0$), the last term drops and therefore the time of aphid peak occurrence remains approximately the same in the presence or absence of parasitoids ($t_p^* \approx t^*$). This would be indicative of a parasitoid that does not strongly impact the host near its peak density, but possibly early in the season or much later after aphid peak density.

Experimentally, mummification rate must be assessed only from parasitoids emerging from hosts, which leads to its underestimation because mortality may occur after mummification (Brodeur and Rosenheim

2000; Desneux et al. 2009). Similarly, other host mortality factors associated with the parasitoid are not considered when collecting only mummies; including host feeding, probing trauma, paralysis without oviposition, host sterilization, as well as any other host mortality factors associated with a parasitoid that failed to develop (Van Driesche 1983; Jervis and Kidd 1986; Abram et al. 2016). However, if one can establish a relation between the mummification rate and these other mortality factors, the overall induced mortality can be estimated accordingly (Van Driesche et al. 1990). When this relation remains constant through time, γ can be corrected as $\gamma_{corr} = \gamma^r$, with r the ratio between the expected and the measured mortalities.

2.3.2 Statistical model

The Costamagna et al. (2007) model is a deterministic model expected to represent the temporal dynamics of the average aphid densities (μ) in the field. The biological parameters (a, r_0, t_0) are *a priori* unknown and require to be estimated through a regression on the experimental aphid densities. For this purpose, a statistical model that can consider independently the distribution and the prediction of aphid density is needed. Generalized linear models (GLMs) fulfill this requirement and are characterized by three components: the distribution, a linear predictor (η) corresponding to a linear combination of the predictor variables, and a link function g relating the average μ of the response variable to the linear predictor, $\mu = g^{-1}(\eta)$.

The distribution, for count data such as aphid density per plant, can be chosen as Poisson if the variance equal the mean; otherwise, we can select the negative binomial distribution if the variance to the mean relationship is quadratic $\sigma^2 = \mu(1 + \kappa\mu)$, or the use of quasi-likelihood if the relationship is linear (Ver Hoef and Boveng 2007). In the case of the model by Costamagna et al. (2007), equation 1 can be represented by a log link function ($\mu = \exp(\eta)$) and a quadratic linear predictor in time ($\eta = b_0 + b_1 t + b_2 t^2$), with b_0, b_1, b_2 parameters to be determined through regression. One can show that the biological parameters (a, r_0, t_0) can be calculated from the linear predictor parameters, as follow:

$$\begin{aligned} \min t_0 \mid 0 &= b_0 - \ln N(t_0) + b_1 t_0 + b_2 t_0^2, \\ r_0 &= b_1 + 2b_2 t_0, \\ a &= -2 b_2 / r_0. \end{aligned} \tag{6}$$

Predictions of aphid densities through time $N(t)$ and peak densities N_{peak} can then be calculated from the aforementioned equations. Biological parameter variances are estimated through error propagation from thoses of the linear predictor parameters. The use of GLM to estimate biological parameters differs

from the polynomial regression on the log transformed mean of $N(t)$ used by Costamagna et al. (2007), but allows for easier handling of zeros from raw count data.

The impact of parasitism on aphid densities is assessed by calculating γ , from equation 5, using the average aphid densities and rates of mummification. Its evaluation therefore does not rely on a statistical model. The integral from equation 5 can be computed from data using the composite Simpson's rule. Variances of γ estimates are calculated through propagation of error from variances on the mean of m and N .

2.4 CASE STUDY

2.4.1 The biological model

Following the arrival of the soybean aphid in North America in 2000, an economic threshold of 250 aphids per plant was established (Ragsdale et al. 2011). This threshold remains valid until the soybean reach full seed (stage R6) and allows one week to undertake pest control before reaching the economic injury level of 674 aphids per plant (Ragsdale et al. 2007; Ragsdale et al. 2011). In its native Asia, the soybean aphid rarely reaches these thresholds, populations being controlled by a community of natural enemies (Ragsdale et al. 2011). The importance of generalist predators in the suppression of soybean aphid populations in North America has been recognized (Rhainds et al. 2007; Costamagna et al. 2008), but efficient parasitoids were considered to be lacking (Heimpel et al. 2010). Augmentative and classical biological control efforts have been undertaken to compensate for the lack of parasitoids but thus far success (Ragsdale et al. 2011; Gariépy et al. 2015).

In 2005, the parasitoid *A. certus* was first detected attacking the soybean aphid in soybean fields in USA (Heimpel et al. 2010). This species was subsequently observed in 2006 in Ontario (Frewin et al. 2010) and in 2010 in Québec (Gariépy 2011), and has since become the most common parasitoid of the soybean aphid in these provinces (Xue et al. 2012; A. L. personal observations). Its biology and potential as a biological control agent has been investigated in a few studies (Frewin et al. 2010; Gariépy 2011; Hopper and Diers 2014) but no attempt has yet been made to estimate the impact of *A. certus* on soybean aphid populations in the field.

2.4.2 Material and methods

Field survey

The seasonal abundances of the soybean aphid and of *Aphelinus* mummies were assessed in 2012 and 2013 in three large, intensively managed, commercial soybean fields per year in the Montérégie region, Québec, Canada. Fields were planted with several cultivars and were pesticide free. Sites were surveyed twice a week, from the arrival of the soybean aphid in the field (end of June), through the growing season, until their density decreased to approximately 1 per plant (early September).

In 2012, plant surveys followed the protocol of the Québec plant protection warning network (RAP) for the soybean aphid (Martelle and Marcoux 2005); however, we inspected 5 plants from 8, instead of 6, sampling locations per visit. The sampling locations were at a minimum of 10 m from the edges and separated by 100 m within rows and by 40 m between rows. To further keep sampling locations distant, sampling in adjacent rows was offset by 50 m. Within a sampling location, surveyed plants were separated by approximately 10 m and selected randomly on zigzag courses. A complete census of living aphids was performed on each plant, and leaves containing aphid mummies were collected and brought back to the laboratory. Soybean growth stage was evaluated from 8 randomly selected plants distributed within sampling locations; a given stage was attributed to the field when at least half the plants has reached it.

In 2013, the protocol was slightly modified to obtain a more balanced sampling effort with respect to aphid mummies while compensating for low insect densities early in the season. The number of plants per sampling location was adjusted throughout the season to aim for the collection of approximately 50 intact mummies, i.e. from which neither parasitoid nor hyperparasitoid had already emerged or from which no predation damage was visible. A minimum of 1 and a maximum of 20 plants per sampling location were surveyed to preserve the experimental design while limiting the sampling effort in the absence of mummies. When the number of plants to examine per sampling location was greater than 10, the survey was separated into two parallel zigzag courses to maintain distance with adjacent sampling locations.

Rearing of *Aphelinus* mummies

Once back in the laboratory, mummies were isolated in gelatin capsules and transferred to a growth chamber at a temperature of $21 \pm 1^\circ\text{C}$ and a photoregime of 16:8 (light:dark). Parasitoid emergence was observed once a day (beginning at 16:00) in 2012 and twice a day (beginning at 8:00 and 16:00) in

2013. Emerging individuals from *Aphelinus* mummies were classified as either belonging to the genus *Aphelinus* or to be hyperparasitoid. No further identifications were made, *A. certus* being the only species sampled in Monterégie in 2010 (Gariépy 2011). Five males and five females *Aphelinus* per site and per year were randomly selected as voucher specimens and deposited in the Ouellet-Robert entomological collection at the Université de Montréal.

Mummification rate estimates

The mummification rate is defined as the number of mummification events per unit of time and per plant. In our study, we used and compared two estimates of mummification rate differing in the experimental procedure used to acquire each of their components.

Many studies on aphid parasitoids only take into account the number of mummies from which parasitoids emerge on a given sampling date. We therefore considered an *approximate mummification rate* defined as the number of emergences from a sampling date as a whole, divided by the number of plants sampled and by a period corresponding to the time required for development after mummification. The thermal response of development rate from mummification to adult emergence was already characterized for *A. certus* (Frewin et al. 2010). Hourly field temperatures were provided by the CÉROM Grains Research Center's meteorological station located within 12km of surveyed sites. Although simple, this estimate is a delayed average of the true mummification rate.

In addition to the approximate mummification rate, an *accurate mummification rate* was calculated by retroactively deducing when they had mummified in the field from their time of development in the laboratory. To consider the timescale, the season was first divided into time intervals of length corresponding to the resolution of development used to measure the timing of emergence in the growth chamber, that is 1 day at approximately 21°C. To associate a number of plants to this interval, we counted plants from ulterior sampling dates that could have allowed the detection of mummification over the entire interval. Then, the number of mummification events corresponding to both the interval and the associated plants was estimated retroactively from *Aphelinus* emergence and the relationship between development rate and temperature. Mummies taking more than the expected time to emerge were considered to have mummified at sampling. Because events of mummification could not be assessed for mummies containing hyperparasitoids, mummification events were weighted by the ratio of total emergence to *Aphelinus* emergence at the sampling date. As parasitoids failing to emerge can lead to the accumulation of non-emerged mummies in the field, only mummies leading to emergence were used in the calculation of the two mummification rates.

2.4.3 Statistical analyses

Analyses were conducted as described in section 2.3; the GLM to characterize the soybean aphid population as well as the calculation of γ to assess its regulation by *A. certus* were performed independently for each site. For aphid populations, colonization time was defined as the date at which aphid density reached one per plant and estimated from the linear predictor parameters using equation 6. The distribution of the aphid density was chosen as a negative binomial because the variance to the mean relationship was quadratic and because it generalizes the Poisson distribution. The analysis was performed using the function `glm.nb` {MASS} in the R software version 3.2.2 (R Core Team 2015). The statistical model with a quadratic linear predictor was then compared to a null model with a zero-order linear predictor ($\eta = b_0$) and a likelihood ratio test was conducted to determine if the former was statistically better, using the function `anova` {stats} from R. To assess goodness of fit of the statistical model, the pseudo- R^2 of McFadden (R_{MCF}^2) was computed.

To represent the predictive value of the model by Costamagna et al. (2007) at the field level, a linear regression was performed relating the log aphid density averages, as a predictor variable, to the log of the predictions from the GLM model, as a response variable. The logarithmic transformations were performed to symmetrize the distribution. To assess the goodness of fit, the adjusted coefficient of determination R_{adj}^2 was calculated. A likelihood ratio test between linear models with zero and non-zero intercept allowed to determine the presence of constant bias of the reduced model, while a two-tailed t-test allowed to verify the equality of the slope to 1 and therefore the presence of a proportional bias. Calculations on the linear regression were performed using the functions `lm`, `anova` and `pt` {stats} from R.

Because decreases in growth rate a were similar among sites, a linear regression was performed between the log of the original predictions of peak density, as a predictor variable, and the log peak density predictions from a reduced model using the a average, as a response variable. Goodness of fit as well as proportional and constant biases were estimated as for the predictive value assessment of the model by Costamagna et al. (2007) at the field level.

Peak aphid density always occurred before soybean stage R6 and was therefore encompassed by the period during which thresholds are valid (Figure 1). Accordingly, we used the time of aphid peak occurrence (t_p^*) to calculate both $\gamma_{accurate}$ and γ_{approx} from their respective mummification rate. The computation of γ estimates also requires associating aphid density with mummification rate, thereby

necessitating knowing both of them at the same time. This is not a problem for γ_{approx} as the average aphid density and the mummification rate are calculated at sampling dates. However, for $\gamma_{accurate}$, aphid density had to be estimated from the regression model, at dates associated with mummification rate. A paired t-test allowed verification of equality between γ_{approx} and $\gamma_{accurate}$ for all sites, using the function `t.test {stats}` from R. The bias of using γ_{approx} on the control ($C := 1 - \gamma$) was expressed as the ratio $r_C := C_{approx}/C_{accurate}$.

2.4.4 Results

Aphid populations

Soybean aphid densities per plant visually fitted the predictions from the model by Costamagna et al. (2007), although some degrees of asymmetry were observed for site 3 in 2012 and site 1 in 2013 (Figure 1). For all sites, the statistical model was significantly different from the null model with a constant linear predictor (LR-tests: $p < 0.001$, $\alpha = 0.05$), but the low R_{McF}^2 values (Table II) indicate the model to explain a small proportion of the variance. At the field level, the linear regression on the log-log scale showed the model to well represent observed average aphid densities ($R_{adj}^2 \geq 0.916$). A significant constant bias was observed for three sites (LR-test: $\alpha = 0.05$), but was at most of two aphids per plant (Table 1b). Similarly, the slope statistically differed from 1 (two-tailed t-test: $\alpha = 0.05$) for all sites, but the disparity rise to a considerable level only for models which we incorporated the constant bias, and with at maximum of 20.1% (Table III).

The model parameters and the information on peak density are shown in Table II. The average aphid colonization time happened on July 7 ($SD = 2.5$ days) in 2012, and 15 days earlier, on June 22 ($SD = 2.1$ days), in 2013. Aphid density growth rate at colonization time r_0 and its rate of decrease a were similar for both years and averaged 0.294 ($SD = 0.041$) aphid per day and 0.0278 ($SD = 0.002$) per day, respectively. The rate of decrease was almost constant among sites indicating that peak aphid densities occurs approximately at the same period after colonization. The maximum aphid density occurred, on average, on August 11 ($SD = 2.52$ days) in 2012 and 12 days earlier in 2013, on July 30 ($SD = 2.31$ days). The global average for this maximum was of 273.6 ($SD = 268.0$) aphids per plant. In terms of thresholds, the estimated maximum exceeded the ET of 250 aphids per plant for sites 1 and 3 in 2012 and site 1 in 2013; but only site 3 in 2012 exceeded the EIL of 674 aphids per plant.

The prediction of peak densities from the reduced model using the α average was representative of the original estimated peak densities with $R_{adj}^2 = 0.995$. The addition of an intercept in the reduced model did not improve the model (LR-test: $p = 0.3985, \alpha = 0.05$) therefore rejecting the presence of a constant bias, but the slope of 0.994 ($SE = 0.028$) statistically differed from the expected slope of 1 (two-tailed t-test: $p = 0.1721, \alpha = 0.05$) and indicates a proportional bias, although small.

Mummification rates and *A. certus* impact on soybean aphid populations

In 2012, a total of 4569 parasitoids emerged from *Aphelinus* mummies, of which 4063 were *A. certus* and 506 were hyperparasitoids. In 2013, a total of 1647 parasitoids emerged from *Aphelinus* mummies, of which 1556 were *A. certus* and 91 were hyperparasitoids. A few *Aphidius* mummies were also collected during surveys in 2012 and 2013, of which only 1 and 3 mummies had a parasitoid emerging, respectively.

Overall, mummification rates were more or less unimodal with maxima occurring from early to mid August, i.e. during or after soybean aphid densities started to decrease; except for site 1 in 2013 with a first peak in mid July. The approximate mummification rate was visually shifted and averaged compared to the accurate mummification rate, although both estimates showed a similar trend (Figure 2). There was a statistical difference between the accurate and approximate γ (paired t-test, $p = 0.018, \alpha = 0.05$). The average γ_{approx} was of 0.976 ($SD = 0.019$) compared to 0.968 ($SD = 0.024$) for $\gamma_{accurate}$ (Table IV). This leads to an average control ratio $r_C = 0.706$ ($SD = 0.102$), with a steady underestimation of parasitoid-induced mortality when using the approximate mummification rate (Table IV). There was a more pronounced reduction in peak aphid densities due to parasitism in 2012 than in 2013, with respective $\gamma_{accurate}$ of 0.946 ($SD = 0.005$) and 0.990 ($SD = 0.002$).

Table II. Soybean aphid populations dynamics. Regressions using a GLM with a negative binomial distribution, a log link function and a quadratic linear predictor to represent the temporal dynamics of aphid densities as described by the model of Costamagna et al. (2007). Biological parameters of the model by Costamagna et al. (2007), calculated from the linear predictor parameters, are shown under "Aphid colonization & population growth" with their standard error (\pm SE), or standard deviation (\pm SD) in the case of means. The colonization time t_{0P} is defined as the time at which soybean aphid density reached 1 per plant, r_{0P} is the growth rate at colonization time (per day) while a_p is the rate of decrease in growth rate (per day). Peak aphid densities N_p^* and its time of occurrence t_p^* are shown under "Peak aphid densities" and were calculated from the biological parameters (see section 3). Peaks always occurred before soybean reached the stage R6 and therefore remain within the period of thresholds validity. For t_{0P} and t_p^* , SE and SD are expressed in days. Goodness of fit for the regression was evaluated using the McFadden pseudo R-squared R_{McF}^2 .

Sites	Aphid colonization & population growth			Peak aphid densities		Goodness of fit						
	t_{0P}	\pm SE (SD)	r_{0P}	\pm SE (SD)	a_p	\pm SE (SD)	t_p^*	\pm SE (SD)	N_p^*	\pm SE (SD)	R_{McF}^2	
2012	1	Jul-05	\pm 0.03	0.322	\pm 0.010	0.0288	\pm 0.0011	Aug-09	\pm 1.29	265.6	\pm 72.9	0.137
	2	Jul-10	\pm 0.06	0.287	\pm 0.016	0.0314	\pm 0.0019	Aug-11	\pm 1.93	96.2	\pm 35.7	0.117
	3	Jul-07	\pm 0.03	0.351	\pm 0.011	0.0262	\pm 0.0010	Aug-14	\pm 1.46	797.8	\pm 269.0	0.116
2013	1	Jun-22	\pm 0.01	0.308	\pm 0.005	0.0277	\pm 0.0007	Jul-29	\pm 0.85	258.4	\pm 42.1	0.129
	2	Jun-21	\pm 0.01	0.246	\pm 0.004	0.0263	\pm 0.0006	Jul-29	\pm 0.90	107.4	\pm 14.6	0.103
	3	Jun-25	\pm 0.02	0.250	\pm 0.005	0.0262	\pm 0.0007	Aug-02	\pm 1.04	115.9	\pm 18.9	0.133
Mean	2012	Jul-07	\pm (2.5)	0.320	\pm (0.032)	0.0288	\pm (0.003)	Aug-11	\pm (2.5)	386.5	\pm (366.1)	-
	2013	Jun-22	\pm (2.1)	0.268	\pm (0.035)	0.0267	\pm (0.001)	Jul-30	\pm (2.3)	160.6	\pm (84.8)	-
	Global	Jun-30	\pm (8.3)	0.294	\pm (0.041)	0.0278	\pm (0.002)	Aug-05	\pm (6.9)	273.6	\pm (268.0)	-

Table III. Predictive value of the model by Costamagna et al. (2007) at the field level. A linear regression in the log-log scale, to symmetrize the distribution, served to compare average aphid densities to predictions from the model by Costamagna (Table II). Likelihood ratio tests (LR-tests: $\alpha = 0.05$) between the linear model with and without the intercept showed the presence of a constant bias; regression parameters are shown for the best model. A two-tailed t-test ($\alpha = 0.05$) showed the slope to statistically differ from 1 for all sites, underlining some proportional bias. Goodness of fit was assessed by calculating the adjusted coefficient of determination (R_{adj}^2).

Sites	Constant bias			Proportional bias		Goodness of fit		
	Intercept	\pm SE	p (LR-test)	Slope	\pm SE	p (two-tailed t-test)	R_{adj}^2	
2012	1	0.643	\pm 0.159	< 0.001	0.848	\pm 0.040	0.999	0.958
	2	0.688	\pm 0.194	< 0.001	0.799	\pm 0.059	0.997	0.916
	3	-	-	0.276	1.012	\pm 0.031	0.299	0.979
2013	1	-	-	0.941	1.032	\pm 0.029	0.728	0.982
	2	0.246	\pm 0.117	0.036	0.918	\pm 0.036	0.967	0.966
	3	-	-	0.082	0.968	\pm 0.017	0.927	0.993

Table IV. Impact of *Aphelinus certus* on the peak soybean aphid densities. The parasitoid impact is quantified through γ , the ratio of the expected peak soybean aphid densities in the presence versus in the absence of *A. certus*. For each site-year, two estimates, $\gamma_{accurate}$ and γ_{approx} , were calculated from their respective mummification rates, with their standard error (\pm SE), and standard deviation (\pm SD) in the cases of means. The control ratio $r_c = (1 - \gamma_{approx}) / (1 - \gamma_{accurate})$ indicates the estimation bias of using the approximate rate on the reduction of peak soybean aphid densities by *A. certus*.

	Sites	$\gamma_{approx} \pm$ SE (SD)	$\gamma_{accurate} \pm$ SE (SD)	$r_c \pm$ SE (SD)
2012	1	0.959 \pm 0.010	0.948 \pm 0.009	0.800 \pm 0.014
	2	0.967 \pm 0.007	0.950 \pm 0.018	0.648 \pm 0.020
	3	0.952 \pm 0.008	0.940 \pm 0.017	0.801 \pm 0.020
2013	1	0.992 \pm 0.001	0.990 \pm 0.001	0.787 \pm 0.002
	2	0.993 \pm 0.001	0.988 \pm 0.002	0.570 \pm 0.002
	3	0.994 \pm 0.001	0.991 \pm 0.002	0.630 \pm 0.002
Mean	2012	0.959 \pm (0.008)	0.946 \pm (0.005)	0.750 \pm (0.088)
	2013	0.993 \pm (0.001)	0.990 \pm (0.002)	0.662 \pm (0.112)
	Global	0.976 \pm (0.019)	0.968 \pm (0.024)	0.706 \pm (0.102)

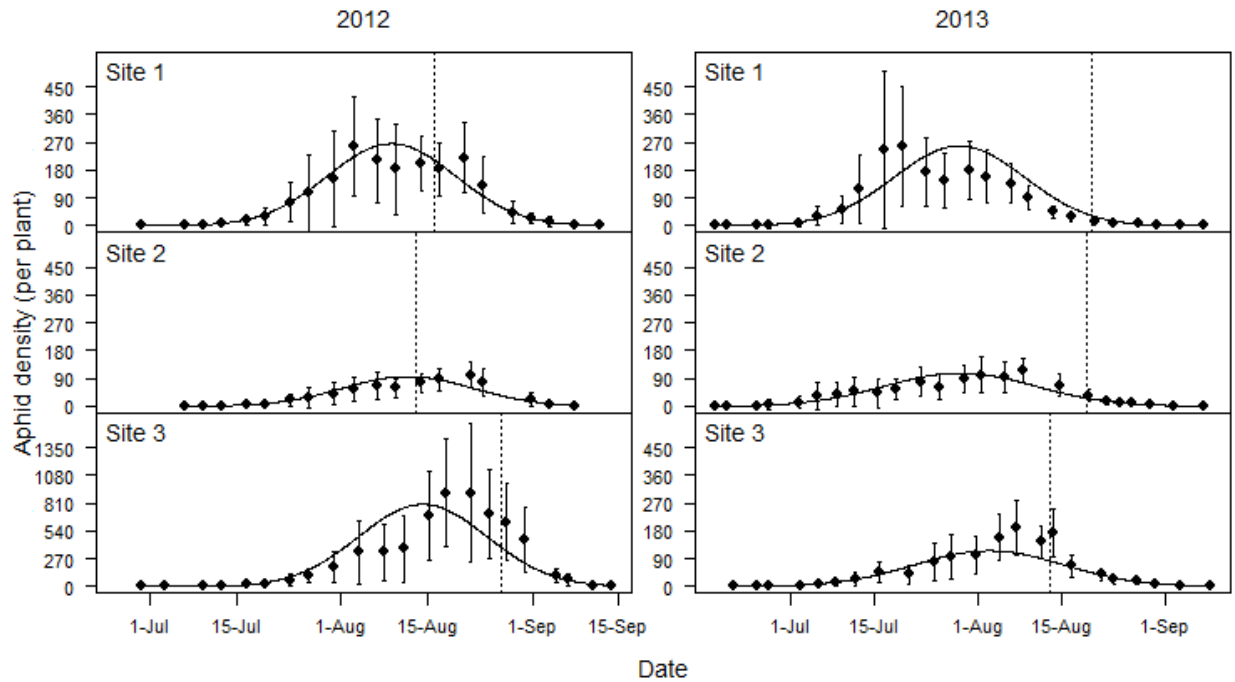


Figure 1. Soybean aphid populations. Average soybean aphid density per plant (\pm SD) with predictions from a regression using a GLM (solid line), representing the model by Costamagna et al. (2007); parameters and goodness of fit of the model are shown in Table II, with the predictive value of the model at the field level in Table III. The estimated time of soybean aphid peak occurrence always appears before plant stage reaches R6 (vertical dotted line).

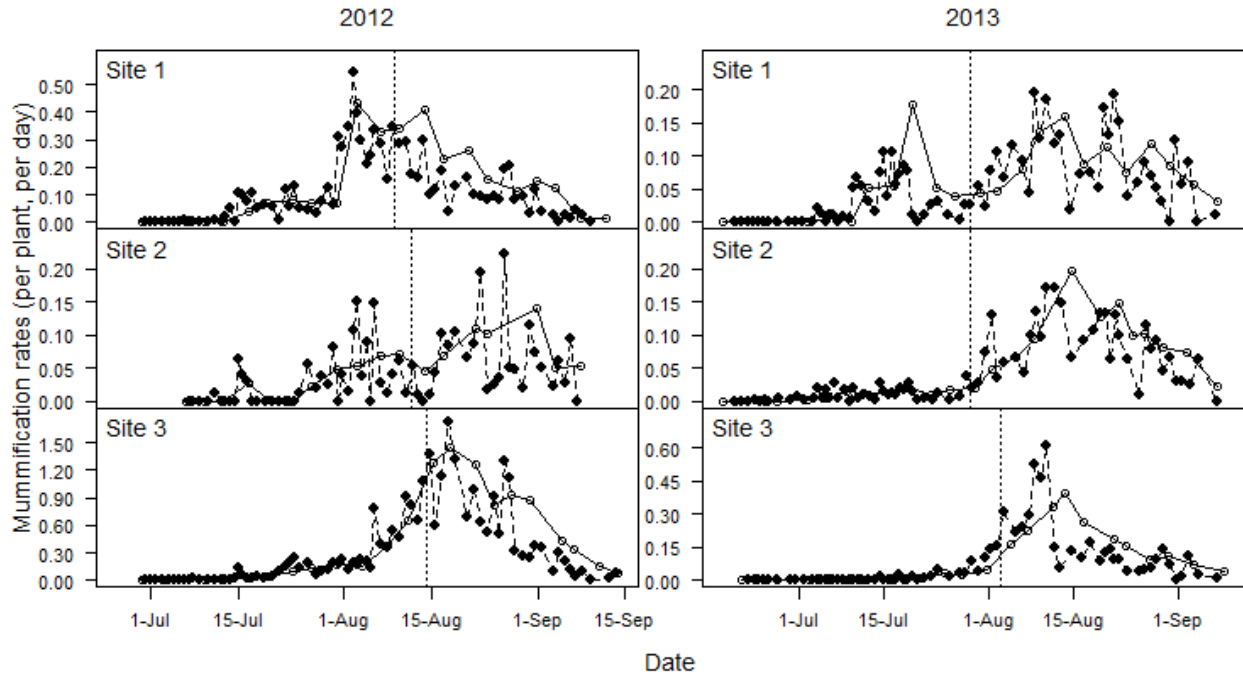


Figure 2. *Aphelinus certus* mummification rates in soybean fields. Comparison of the accurate (black diamond) and approximate (open dot) mummification rate estimations (per plant and per day). The accurate mummification rate is calculated by following individual mummies until emergence in the laboratory, retroactively evaluating its time of mummification in the field and calculating a rate for predefined time intervals. The approximate mummification rate is calculated as the number of emergences from a sampling date as a whole divided by a period corresponding to the time required for development after mummification, given the field temperature (see section 4). The dotted lines represent the estimated peak soybean aphid densities, from Figure 1 and Table II. Standard deviations are omitted for clarity.

2.5 DISCUSSION

2.5.1 The method

We proposed a quantitative method to assess the impact of aphid parasitoids on pest populations in open fields. We first utilized the population dynamics model developed by Costamagna et al. (2007) to characterize the temporal dynamics of aphid densities. In the process, we offered an alternative parameterisation of the model to consider unknown colonization time and advocated the use of an alternative method of regression, using GLM, to account for aphid density distribution.

Second, we built upon the model of Costamagna et al. (2007) to estimate the impact of aphid parasitoids on maximum aphid density within the period where thresholds are defined. This impact is represented by γ , which provides the ratio of the expected maximum aphid density in the presence or absence of the parasitoid.

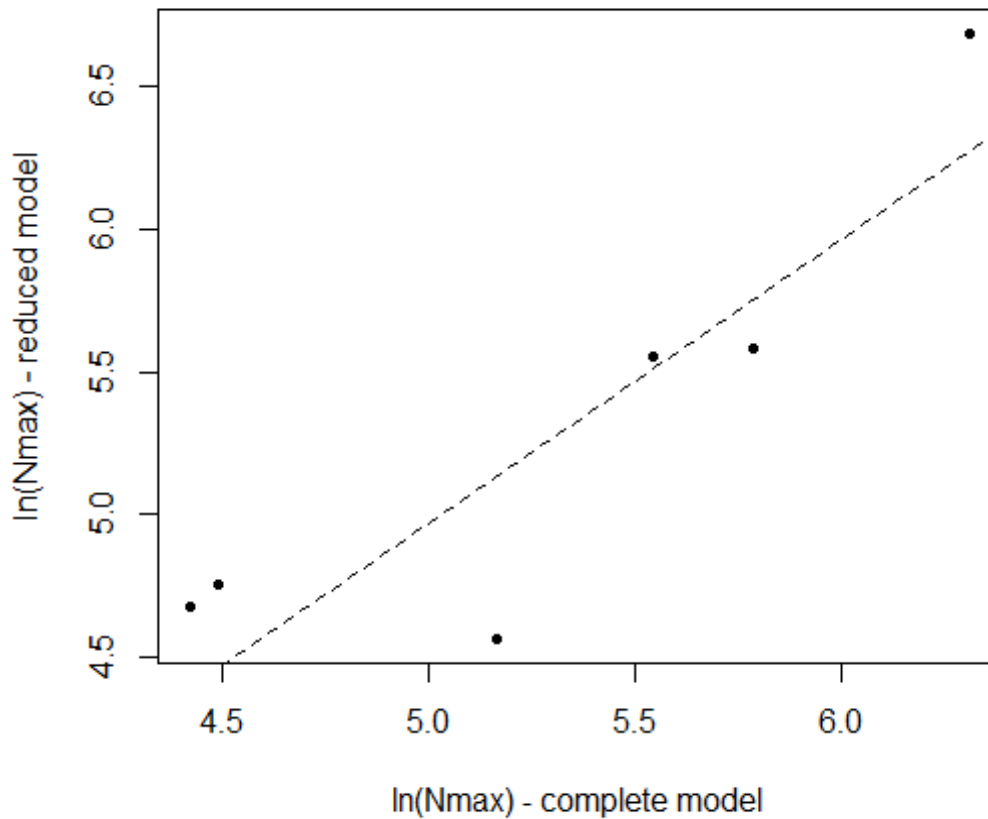


Figure 3. Prediction of peak soybean aphid densities. Linear regression with a zero intercept between natural logarithm of peak aphid density prediction $N_{max} = \exp(r_0/2a)$ using the complete model versus a reduced model using the a average among sites. The logarithm has been taken to symmetrize the distribution. The reduced model did not possess constant bias as verified by comparing the models with and without intercept (LR-test: $p = 0.3985, \alpha = 0.05$), but the slope of 0.995 ($SE = 0.028$) statistically differed from the expected value of 1 (two-tailed t-test: $p = 0.1721, \alpha = 0.05$) admitting the presence of a small proportional bias. With minimal biases and $R_{adj}^2 = 0.995$, the reduced model proved to well represent peak aphid density.

The calculation of γ is based on both aphid densities and the rates at which aphid mummification occurs; therefore, γ is unbiased toward parasitoid development time, as opposed to percent parasitism or absolute mummy counts. The method assumes that the Costamagna et al. (2007) model describing seasonal variations in aphid densities remains valid in the presence of natural enemies, which seems to be the case for a usual abundance of natural enemies. If the period on which thresholds are defined encompasses the aphid peak occurrence, we further require that parasitoids affect aphid densities mostly while they remain low, not at peak density. Under this condition, the time of aphid peak occurrence is approximately the same in the presence or absence of parasitoids. This requirement

follows the general concept that many aphid parasitoid species only exploit a fraction of the available hosts in the field (Müller et al. 1999; Brodeur and Rosenheim 2000), usually between 1 and 10% (Mackauer et Völkl 1993; Völkl et al. 2007), although cases of intermediate level of parasitism (<20%) have been reported in grains (Schmidt et al. 2003; Schmidt et al. 2004; Thies et al. 2005; Lumbierres et al. 2007; Holland et al. 2008; Traugott et al. 2008; Lumbierres et al. 2011) with high percentages often representing late season parasitism, once aphid densities have dropped. Only a few studies have reported higher parasitism level while aphid population remained high (Sigsgaard 2002; Sturza et al. 2012).

2.5.2 The case study

During the two-year field study, the model proposed by Costamagna et al. (2007) tended to well represent the average soybean aphid densities ($R_{adj}^2 \geq 916$), with minimal biases (Table III). However, the presence of some asymmetry in the observed aphid densities could be responsible for some of the lack-of-fit. The inclusion of t_0 in the model, allowing aphid colonization to occur at different dates, greatly increased our ability to interpret the results. Aphid establishment occurred later in 2012 than in 2013, but so did the peak aphid densities. This effect was observed among sites in general, with a quasi-constant soybean aphid population decrease in growth rate a . This observation supports the idea that the decrease in the soybean aphid growth rate a is seasonal rather than depending on the cumulative number of aphids throughout the season, justifying the use of the model of Costamagna et al. (2007) over the one by Matis et al. (2007). From an applied perspective, this gives the conclusion that the time of soybean aphid peak occurrence can be predicted simply from the time of infestation. The use of an average value of a in the model by Costamagna et al. (2007) also leads to a high predictability of peak aphid densities among sites from r_0 alone (Figure 3); suggesting it could be predicted from early measurements of aphid density. This assertion about the prominent role of seasonality does not imply that natural enemies do not contribute to reduce soybean aphid population growth. Rather, when they do have an impact, they reduce aphid population growth rate in a roughly even fashion throughout the season. Although we focused on measuring parasitoid-induced mortality in this study, integrating other natural enemies could release this assumption and help to better represent the observed asymmetry in the soybean aphid population dynamics.

Soybean aphid mummification rates by *A. certus* were globally low (<1-2 mummies per day per plant) over the two years of the study (Figure 2). Moreover, significant increase in mummification rate lagged behind the soybean aphid population growth and reached its maximum at or after peak aphid density.

This pattern helps to explain why γ indicates a minor reduction of peak aphid densities (< 6%) due to *A. certus*. When comparing γ to aphid peak densities, parasitism by *A. certus* did not prevent soybean aphid densities from reaching ET or EIL in this study. From laboratory experiments, the intrinsic mortality of *A. certus* when developing on the soybean aphid once mummified reached about 12% (Frewin et al. 2010; Hopper and Diers 2014), with no effect of temperature between 15-30°C (Frewin et al. 2010). Considering a constant 12% mortality throughout the season, the correction $\gamma_{corr} = \gamma^{1/0.88}$ would have reached at best 93.9%, corresponding to a reduction of 6.1% of the peak aphid densities.

The late increase in mummification rate suggests low levels of field colonization early in the season by *A. certus*, despite the fact that *A. certus* is known to exit winter diapause from late May to early June in Québec (Gariépy 2011). A late colonization of soybean fields by *A. certus* might reflect a low prevalence from the surrounding landscape, which may be influenced by its composition (Gardiner et al. 2009). Alternatively it could underline a poor retention of the parasitoid at low soybean aphid densities, which is likely to occur if surrounding landscape is rich in alternative hosts, as supported by the marginal value theorem (Charnov 1976). Subsequent efforts to examine the impact of *A. certus* as a biocontrol agent of the soybean aphid should focus on factors that determine its establishment and efficiency early in the growing season.

For the present study, the approximate mummification rate estimation leads to a statistically underestimated γ , compared to the accurate mummification rate. The bias, provided by a control ratio of $r_c = 0.706$ ($SD = 0.102$), might however be acceptable if one is mostly interested in the magnitude of γ ; the approximate estimation could therefore be used to reduce sampling efforts or to reanalyse existing studies reporting percent parasitism.

2.6 CONCLUSION

The method we propose here to assess the impact of parasitoids on aphid densities provides a new tool to quantify the control accomplished by parasitoids early in the season. The method is simple and could facilitate the integration of aphid parasitoids into pest management programs. For instance, the impact of early parasitoid release could be associated to the reduction of peak aphid densities, leading to the establishment of an economic threshold appropriate for the use of parasitoids in aphid regulation. The required number of parasitoids to release could also be significantly reduced while aiming for early aphid suppression. In our case study, we referred to experimental mummification rates to estimate parasitoid impact, without referring to any population dynamics for the parasitoid. Such an advantage,

however, makes the estimated impact specific to observed level of aphids and parasitoids. The method could greatly gain in predictability, and serve to establish inundative release strategies, if the mummification rate could be calculated from the known functional response and the adult mortality rate of the parasitoid in the field. The method could also be extended to incorporate other the natural enemies of aphids. With an aphid suppression estimate γ that is invariant with respect to the phenology of natural enemies, the method offer interesting opportunities in comparing their efficacy to reduce pest populations in the field.

2.7 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Mathieu Bélanger-Morin, Gabrielle Crevier, Josée Doyon, Fanny Maure, Chloé Vasseur, Julie Faucher-Delisle, Ronald Leblanc, Muriel Leblanc, Jonathan Leblanc and Elyse Massé for technical assistance, as well as Paul Abram for discussions and statistical advice. We are also grateful to the CÉROM Grains Research Center for sharing their meteorological data. This research was supported by a scholarship to Alexandre Leblanc from Fonds de Recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT), through a MAPAQ thematic scholarship, and a grant to Jacques Brodeur from the Canada Research Chair in Biological Control.

2.8 REFERENCES

- Abram PK, Brodeur J, Burte V, Boivin G. 2016. Parasitoid-induced host egg abortion: an underappreciated component of biological control services provided by egg parasitoids. *Biol. Control.* 98:52–60.
- Boivin G, Hance T, Brodeur J. 2012. Aphid parasitoids in biological control. *Can. J. Plant Sci.* 92:1–12.
- Brodeur J, Rosenheim JA. 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 97:93–108.
- Catangui MA, Beckendorf EA, Riedell WE. 2009. Soybean aphid population dynamics, soybean yield loss, and development of stage-specific economic injury levels. *Agron. J.* 101:1080–1092.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9:129–136.
- Costamagna AC, Landis DA, Brewer MJ. 2008. The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biol. Control.* 45:368–379.

- Costamagna AC, Van Der Werf W, Bianchi FJJA, Landis DA. 2007. An exponential growth model with decreasing r captures bottom-up effects on the population growth of *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). *Agric. For. Entomol.* 9:297–305.
- Desneux N, Barta RJ, Hoelmer KA, Hopper KR, Heimpel GE. 2009. Multifaceted determinants of host specificity in an aphid parasitoid. *Oecologia.* 160:387–398.
- Fernandes OA, Wright RJ, Mayo ZB. 1998. Parasitism of greenbugs (Homoptera: Aphididae) by *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in grain sorghum: implications for augmentative biological control. *J. Econ. Entomol.* 91:1315–1319.
- Frewin AJ, Xue Y, Welsman JA, Broadbent BA, Schaafsma AW, Hallett RH. 2010. Development and parasitism by *Aphelinus certus* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 39:1570–1578.
- Gardiner MM, Landis DA, Gratton C, DiFonzo CD, O’neal M, Chacon JM, Wayo MT, Schmidt NP, Mueller EE, Heimpel GE. 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecol. Appl.* 19:143–154.
- Gariépy V. 2011. Évaluation du potentiel des parasitoïdes *Binodoxys communis*, *Aphidius colemani* et *Aphelinus certus* pour la lutte biologique au puceron du soya [thesis]. Montréal (QC): Université de Montréal.
- Gariépy V, Boivin G, Brodeur J. 2015. Why two species of parasitoids showed promise in the laboratory but failed to control the soybean aphid under field conditions. *Biol. Control.* 80:1–7.
- Heimpel GE, Frelich LE, Landis DA, Hopper KR, Hoelmer KA, Sezen Z, Asplen MK, Wu K. 2010. European buckthorn and Asian soybean aphid as components of an extensive invasional meltdown in North America. *Biol. Invasions.* 12:2913–2931.
- Holland JM, Oaten H, Southway S, Moreby S. 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biol. Control.* 47:71–76.
- Hopper KR, Diers BW. 2014. Parasitism of soybean aphid by *Aphelinus* species on soybean susceptible versus resistant to the aphid. *Biol. Control.* 76:101–106.
- Jervis MA, Kidd NAC. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61:395–434.
- Kidd NAC, Jervis MA. 2005. Population dynamics. In: Jervis MA, editor. *Insects as natural enemies: a practical perspective*. Dordrecht (NL): Springer. p. 435–523.
- Lamb RJ, MacKay PA, Alyokhin A. 2013. Seasonal dynamics of three coexisting aphid species: implications for estimating population variability. *Can. Entomol.* 145:283–291.

- Lumbierres B, Starý P, Pons X. 2007. Seasonal parasitism of cereal aphids in a Mediterranean arable crop system. *J. Pest Sci.* 80:125–130.
- Lumbierres B, Starý P, Pons X. 2011. Effect of Bt maize on the plant-aphid–parasitoid tritrophic relationships. *BioControl.* 56:133–143.
- Mackauer M, Völkl W. 1993. Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? *Oecologia.* 94:339–350.
- Martelle H, Marcoux J. 2005. Bulletin d’information grandes cultures No 08. Québec (QC): Réseau d’avertissement Phytosanitaire (RAP). [accessed 2016 May 1]. <http://www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/b08gc05.pdf>
- Matis JH, Kiffe TR, Matis TI, Jackman JA, Singh H. 2007. Population size models based on cumulative size, with application to aphids. *Ecol. Model.* 205:81–92.
- Matis JH, Michels GJ, Matis TI. 2011. A population dynamics perspective on effect of irrigation regimes and plant densities on greenbug abundance in grain sorghum using regression. *Agric. For. Entomol.* 13:15–24.
- Matis TI, Parajulee MN, Matis JH, Shrestha RB. 2008. A mechanistic model based analysis of cotton aphid population dynamics data. *Agric. For. Entomol.* 10:355–362.
- Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid–parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 68:346–370.
- Powell W. 1982. The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Syst. Entomol.* 7:465–473.
- Ragsdale DW, Landis DA, Brodeur J, Heimpel GE, Desneux N. 2011. Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annu. Rev. Entomol.* 56:375–399.
- Ragsdale DW, McCornack BP, Venette RC, Potter BD, MacRae IV, Hodgson EW, O’Neal ME, Johnson KD, O’neil RJ, DiFonzo CD, et al. 2007. Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 100:1258–1267.
- R Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rhainds M, Roy M, Daigle G, Brodeur J. 2007. Toward management guidelines for the soybean aphid in Quebec. I. Feeding damage in relationship to seasonality of infestation and incidence of native predators. *Can. Entomol.* 139:728–741.

- Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T, Thies C, Schaefer M, Tschardtke T. 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270:1905–1909.
- Schmidt MH, Thewes U, Thies C, Tschardtke T. 2004. Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomol. Exp. Appl.* 113:87–93.
- Sigsgaard L. 2002. A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids' role in biological control. *J. Appl. Entomol.* 126:101–107.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. The Hague: Dr W. Junk N.V., Publishers.
- Sturza VS, Poncio S, Santos AB dos, Lopes-da-Silva M. 2012. Infestation and natural parasitism of aphids in single and mixed pastures of black oats and ryegrass. *Rev. Bras. Entomol.* 56:363–367.
- Thies C, Roschewitz I, Tschardtke T. 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272:203–210.
- Traugott M, Bell JR, Broad GR, Powell W, Van Veen FJF, Vollhardt IMG, Symondson WOC. 2008. Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Mol. Ecol.* 17:3928–3938.
- Van Driesche RG. 1983. Meaning of “percent parasitism” in studies of insect parasitoids. *Environ. Entomol.* 12:1611–1622.
- Van Driesche RG, Bellotti AC, Castillo J, Herrera CJ. 1990. Estimating total losses from parasitoids for a field population of a continuously breeding insect, cassava mealybug, *Phenacoccus herreni*, (Homoptera: Pseudococcidae) in Colombia, S.A. *Fla. Entomol.* 73:133.
- Ver Hoef JM, Boveng PL. 2007. Quasi-Poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology.* 88:2766–2772.
- Völkl W, Mackauer M, Pell JK, Brodeur J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. In: Emden HF van, Harrington R, editors. *Aphids as crop pests*. Wallingford: CABI. p. 187–233.
- Waage J, Cherry A. 1992. Quantifying the impact of parasitoids on diamondback moth. In: Chen A, Lo M, Wu B, Yang MH, editors. *Proceedings of the second international workshop*. Tainan (TW): Asian vegetable research and development center (AVRDC). p. 245–253.
- Williams IS, Van Der Werf W, Dewar AM, Dixon AFG. 1999. Factors affecting the relative abundance of two coexisting aphid species on sugar beet. *Agric. For. Entomol.* 1:119–125.

Xue Y, Bahlai CA, Frewin A, McCreary CM, Des Marteaux LE, Schaafsma AW, Hallett RH. 2012. Intraguild predation of the aphid parasitoid *Aphelinus certus* by *Coccinella septempunctata* and *Harmonia axyridis*. *BioControl* 57:627–634.

CHAPITRE 3

Aphid hyperparasitism in soybean fields

Alexandre Leblanc¹ and Jacques Brodeur^{1,2}

¹ Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke est, Montréal, Québec, Canada, H1X 2B2.

² Corresponding author.

3.1 ABSTRACT

A recent field study revealed that populations of the naturalized parasitoid *Aphelinus certus* Jasnosh, the most abundant parasitoid of the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura in north-eastern North America, contributed to reduce peak soybean aphid densities by only 1-6%. High levels of hyperparasitism were observed in both years of the survey but the relationship with aphid densities was not evaluated. The objective of the present study was to quantify soybean aphid hyperparasitism in Quebec soybean fields, using data from the aforementioned study, and to assess if hyperparasitism interferes with regulation of the soybean aphid by *A. certus*. For this purpose, we propose a general approach that consists of: (i) using a logistic regression to represent the progression in proportion of hyperparasitism throughout the season; (ii) estimating the maximum proportion of hyperparasitized mummies before peak aphid densities to dismiss hyperparasitism as a significant factor disrupting within-season biological control. This maximum proportion of hyperparasitized of *Aphelinus* mummies was low in both years of the study (5.88% and 3.53%), suggesting that early season hyperparasitism is not responsible for the low reduction of the peak soybean aphid densities by *A. certus*. However, large proportions of *Aphelinus* mummies were hyperparasitized late in the season, which may reduce the prevalence of the parasitoid in the subsequent year.

3.2 INTRODUCTION

Aphid hyperparasitoids are secondary, obligate parasitoids of other aphid parasitoids (Sullivan 1987; Sullivan and Völkl 1999), thereby occupying the trophic level above primary parasitoids (Brodeur 2000). Although hyperparasitoids can influence host exploitation and retention of adult parasitoids in the field (Höller et al. 1993; Mackauer and Völkl 1993), obligate hyperparasitoids are mostly known to suppress the next generation of primary parasitoids (Rosenheim 1998; Brodeur and Rosenheim 2000). The

importance of such suppression as a cascading effect on host regulation remains unclear, however, because of the lack of controlled experiments (Rosenheim 1998). Still, numerous observational field studies on aphid primary parasitism are documenting levels of hyperparasitism. Although not directly describing the impact of hyperparasitoids on the aphid population per se, these studies represent an extensive source of information regarding the disruptive potential of secondary parasitoids on biological control.

Field studies on aphid parasitism usually report the average proportion of aphid mummies containing hyperparasitoids (Brodeur and McNeil 1992; Schmidt et al. 2003; Thies et al. 2005; Macfadyen et al. 2009; Lumbierres et al. 2011). Temporal trends in hyperparasitism have also occasionally been described, with reports showing the proportion of hyperparasitized mummies to either increase throughout the season (Höller et al. 1993; Colfer and Rosenheim 2001; Sigsgaard 2002), to reach a maximum late in the season (Müller et al. 1999) or to increase once aphid populations had dropped (Thies et al. 2005; Traugott et al. 2008). Analyses of hyperparasitism in these studies often remain superficial and do not necessarily focus on the period during which parasitoids can have an impact on aphid populations. Accordingly, they can rarely assess if hyperparasitoids interfered significantly with pest regulation by primary parasitoids (Luck et al. 1981; Rosenheim 1998). Recent advances in our comprehension of aphid population dynamics could promote the development of standardized methods to answer this question in aphid systems.

Several aphid species of economic importance adopt a unimodal profile of abundance, throughout the season, that approximately follows a bell shape (Fernandes et al. 1998; Costamagna et al. 2007; Matis et al. 2007; Catangui et al. 2009; Matis et al. 2011; Lamb et al. 2013). These population dynamics have been described by different models on the basis of bottom-up regulation (Costamagna et al. 2007; Matis et al. 2007) and validated for various aphid species in the presence (Matis et al. 2007; Matis et al. 2008; Matis et al. 2011) or absence (Costamagna et al. 2007; Catangui et al. 2009) of natural enemies. With the objective of reducing aphid densities below some threshold (e.g. economic threshold or economic injury level), parasitoids can only have a desirable impact before aphid densities start to decrease from bottom-up regulation alone. Following this argument, a method has been recently developed to quantify the contribution of parasitoids to reduce peak aphid densities (Leblanc and Brodeur, chapter 2). Similarly, with the same objective in mind, hyperparasitoids can only be detrimental to biological control before the occurrence of peak aphid densities.

The method of Leblanc and Brodeur (chapter 2) was previously used to assess the potential of control of the parasitoid *Aphelinus certus* Jasnosh (Hymenoptera: Aphelinidae) against the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). This parasitoid has recently become naturalized in north eastern North America (Frewin et al. 2010; Heimpel et al. 2010; Gariépy 2011) where it became the dominant parasitoid of the soybean aphid (Xue et al. 2012; Leblanc and Brodeur, chapter 2). *Aphelinus certus* was detected at a time for which efficient parasitoids were considered lacking in soybean fields (Heimpel et al. 2010) and when several augmentative and classical biological control initiatives were undertaken, albeit without success (Ragsdale et al. 2011; Gariépy et al. 2015). The parasitoid *A. certus* can successfully overwinter in Québec and become active early in spring, making this species a suitable candidate for the control of the soybean aphid early in the season (Gariépy 2011). However, Leblanc and Brodeur (chapter 2) estimated that *A. certus* was able to reduce peak soybean aphid densities by only 1-6% because of a late build-up of parasitoid populations, but the underlying causes remain unknown.

The primary objectives of this study were to quantify aphid hyperparasitism in Québec soybean fields and to determine its role in the late establishment of *A. certus* in soybean fields. For this purpose, we used a simple statistical model to describe the seasonal progression in the proportion of hyperparasitized mummies and estimated its maximum before peak aphid densities. The latter proportion of hyperparasitized mummies could serve to reject early hyperparasitism as a cause for the low impact of parasitoids on peak aphid densities within the season. This simple approach to examine the role of hyperparasitism on biological control could be extended to other aphid systems.

3.3 MATERIAL AND METHODS

3.3.1 Field survey and rearing

The study on *A. certus* hyperparasitism was performed in parallel to the study on parasitism (Leblanc and Brodeur, chapter 2) and used the same protocol for surveying aphids and sampling aphid mummies. The seasonal abundance of the soybean aphid and *Aphelinus* mummies was assessed in commercial soybean fields of the Montérégie region in Québec, Canada. Fields were planted with several cultivars and were pesticide free. In 2012 and 2013, three sites per year were surveyed twice a week, from the end of June to early September. The sampling effort was of 40 plants per site and per sampling date in 2012; in 2013, we adjusted the number of plants to collect approximately 50 intact mummies in order to compensate for low insect densities early in the season. A complete census of living aphids was

performed on each plant and aphid mummies were collected, isolated in gelatin capsules and transferred to a growth chambers at a temperature of $21 \pm 1^\circ\text{C}$ and a photoregime of 16:8 (light:dark) until emergence. Emerging individuals from *Aphelinus* mummies were classified as either belonging to the genus *Aphelinus* or to be hyperparasitoid. *Aphelinus certus* is part of a cryptic complex (Heraty et al. 2007), its identity was inferred from the findings of previous surveys showing it was the only species sampled in Monterégie in 2010 (Gariépy 2011). No further identifications were made for hyperparasitoids, and multiple species were therefore pooled for analysis.

3.3.2 Statistical analyses

As all aphid hyperparasitoids require aphid mummification to initiate embryonic development (Sullivan 1987; Sullivan and Völkl 1999; Brodeur 2000), their detection in mummies can therefore be associated with the mortality they cause in primary parasitoids. Proportion of hyperparasitized mummies was calculated, from *Aphelinus* mummies and per sampling date, as the number of emerged hyperparasitoids divided by total emergence of primary and secondary parasitoids. Because parasitoid population dynamics are themselves complex and the development time of hyperparasitoids are unknown, we opted for a statistical model over a population dynamics model for the description of hyperparasitism. The simplest statistical model to represent the temporal progression of the proportion of hyperparasitized mummies is the logistic regression, i.e. a GLM with a binomial distribution, a logit link function and a linear predictor of the first order in time ($\eta = b_0 + b_1 t$). The choice of a first order linear predictor is also justified by the tendency of hyperparasitized mummies to increase in proportion throughout the season (Colfer and Rosenheim 2001; Sigsgaard 2002; Traugott et al. 2008). To avoid imposing the variance to the mean relationship of the binomial distribution, we performed GLMs using quasi-likelihood. (Wedderburn 1974). The regression was performed using the function `glm {stats}` from the R software version 3.2.2 (R Core Team 2015). Likelihood ratio tests were conducted, using the function `anova {stats}` from R, to determine if the linear model better described through time the proportion of hyperparasitized mummies than the constant model ($\eta = b_0$).

From the regression model, we calculated the expected proportion of hyperparasitized mummies $H(t) = e^{\eta(t)} / (1 + e^{\eta(t)})$ at the time of peak aphid densities (t^*). As proportion of hyperparasitized mummies monotonically increased in the statistical model, $H(t^*)$ represents the maximum mortality induced on *A. certus* prior to peak aphid density, that is the period relevant for biological control of the aphid host. The use of the statistical model to evaluate maximum proportion of hyperparasitized

mummies, instead of raw data, was favored to acquire a more robust estimation when the number of collected mummies is low.

The time of peak soybean aphid density (t^*) was obtained from Leblanc and Brodeur (chapter 2). In order to facilitate interpretation of hyperparasitism, we also included the corresponding density (N^*) as well as a measure of impact of *A. certus* on the peak soybean aphid densities (γ), from the same studies. This measure of impact corresponds to the ratio of peak aphid densities in the presence of the parasitoid versus in its absence. Although two estimates of γ are calculated in Leblanc and Brodeur (chapter 2), we only report its accurate estimate for simplicity.

3.4 RESULTS

In 2012, hyperparasitoids constituted 506 of the 4569 parasitoids emerging from *Aphelinus* mummies. In 2013, hyperparasitoids made up only 91 out of the 1647 emerging parasitoids. The proportions of mummies containing hyperparasitoids are shown in Figure 4, with the corresponding regression parameters in Table V. The likelihood ratio tests showed the generalized linear models to be significantly better than the constant model ($\alpha = 0.05$), except at sites 2 in 2012 and 2013 (Table V).

Table V. Parameters of GLMs describing proportion of hyperparasitized *Aphelinus* mummies. The linear predictor $\eta = b_0 + b_1 t$ was used except for sites 2 of 2012 and 2013, for which the temporal term did not significantly improve the model's likelihood (likelihood ratio test, $\alpha = 0.05$).

Sites		b_0	\pm	SE	b_1	\pm	SE	p (LR test)
2012	1	-3.869	\pm	0.651	0.021	\pm	0.010	0.0365
	2	-2.687	\pm	0.179	ns			0.5887
	3	-9.180	\pm	0.455	0.103	\pm	0.006	< 0.0001
2013	1	-5.123	\pm	0.641	0.047	\pm	0.010	< 0.0001
	2	-3.474	\pm	0.344	ns			0.9935
	3	-6.128	\pm	0.979	0.054	\pm	0.015	0.0002

Hyperparasitism at peak aphid densities $H(t^*)$ was on average of 5.88% ($SD = 0.85\%$) in 2012 and of 3.53% ($SD = 0.88\%$) in 2013 (Table VI). Proportion of hyperparasitized mummies at peak aphid densities is compared in Table VI to the other peak characteristics ($t^*, N(t^*), \gamma$), calculated in Leblanc and Brodeur (chapter 2). The lower proportion of hyperparasitized mummies at peak aphid densities in

2013 was associated with a smaller contribution of *A. certus* to the reduction of the peak soybean aphid densities (greater γ), but also to an earlier and lower peak aphid densities than in 2012. The proportion of hyperparasitized mummies started to increase to a greater degree after peak aphid densities, reaching up to 55% in early September (Figure 4).

Table VI. Proportion of hyperparasitized mummies at peak soybean aphid densities. $H(t^*)$; alongside, peak aphid densities (N^*), peak aphid densities occurrence date (t^*), and the expected ratio of peak aphid densities in presence versus in absence of *Aphelinus certus* (γ), as calculated in Leblanc and Brodeur (chapter 2).

Sites		$t^* \pm SE (SD)$	$N^* \pm SE (SD)$	$\gamma \pm SE (SD)$	$H(t^*) \pm SE (SD)$
2012	1	Aug-09 \pm 1.29	265.6 \pm 72.9	0.948 \pm 0.009	6.36 \pm 0.85
	2	Aug-11 \pm 1.93	96.2 \pm 35.7	0.950 \pm 0.018	6.38 \pm 1.07
	3	Aug-14 \pm 1.46	797.8 \pm 269.0	0.940 \pm 0.017	4.89 \pm 0.46
2013	1	Jul-29 \pm 0.85	258.4 \pm 42.1	0.990 \pm 0.001	4.54 \pm 1.01
	2	Jul-29 \pm 0.90	107.4 \pm 14.6	0.988 \pm 0.002	3.01 \pm 1.00
	3	Aug-02 \pm 1.04	115.9 \pm 18.9	0.991 \pm 0.002	3.03 \pm 0.90
Mean (SD)	2012	Aug-11 \pm (2.5)	386.5 \pm (366.1)	0.946 \pm (0.005)	5.88 \pm (0.85)
	2013	Jul-30 \pm (2.3)	160.6 \pm (84.8)	0.990 \pm (0.002)	3.53 \pm (0.88)
	Global	Aug-05 \pm (6.9)	273.6 \pm (268.0)	0.968 \pm (0.024)	4.70 \pm (1.50)

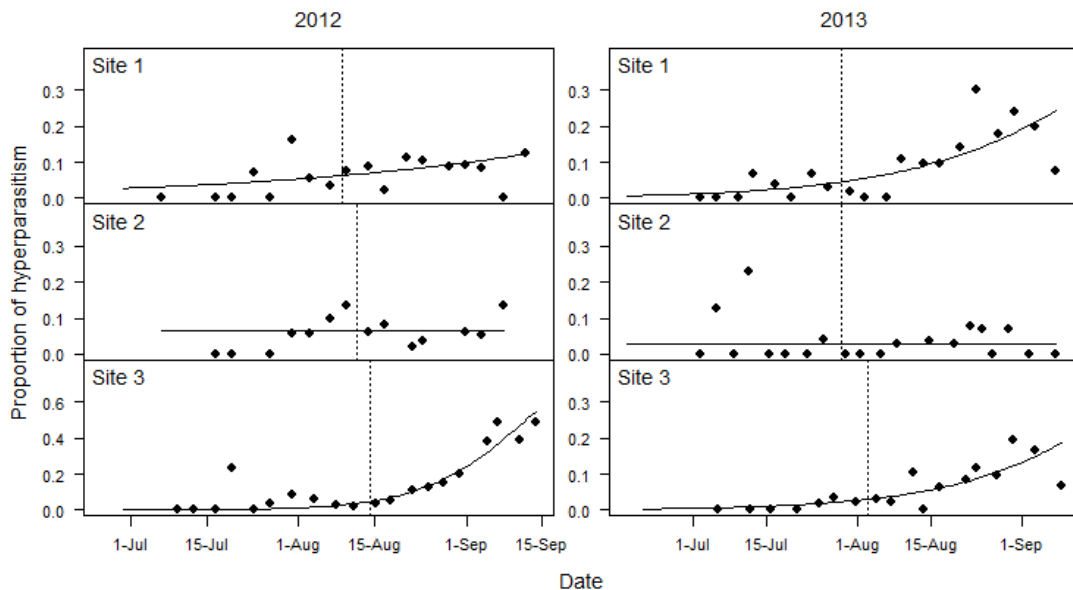


Figure 4. Proportion of hyperparasitized *Aphelinus* mummies from soybean fields. The solid lines show predictions of the regression models in Table V; the vertical dotted line correspond to the peak soybean aphid densities of Table VI.

3.5 DISCUSSION

Field hyperparasitism experiments, in aphid systems, lack of a method to characterize temporal trends of hyperparasitism. We suggest to describe the seasonal progression of the proportion of hyperparasitized mummies using logistic regression. Although the statistical model does not depict the complexity of the primary and secondary parasitoid population dynamics, it is simple and should be applicable to most aphid systems. We also proposed considering maximum proportion of hyperparasitized mummies prior to peak aphid densities as a criterion for dismissing its interference on within-season aphid regulation by primary parasitoids. As the proportion of hyperparasitized mummies is monotonically increasing in the statistical model, this maximum occurs at peak aphid densities $H(t_{max})$. The use of $H(t_{max})$ as an upper bound for hyperparasitism is conservative, as hyperparasitoids take longer to develop than primary parasitoids (Sullivan 1987), increasing hyperparasitized mummies prevalence in samples.

Proportion of hyperparasitized mummies globally followed the statistical model we proposed, except for sites 2 in 2012 and 2013 where its temporal increase was not significant (Table V). The latter constancy in proportion of hyperparasitized mummies could either indicates that hyperparasitism approximately followed parasitism throughout the season or arises from the failure of the statistical model to well represent the dynamics of parasitism and hyperparasitism. With the exception of Nielsen and Hajek (2005), aphid hyperparasitism in North American soybean fields has been mostly undescribed, probably because of low levels of primary parasitism (Rutledge et al. 2004; Brosius et al. 2007; Noma and Brewer 2008; Noma et al. 2010). The current study reports high hyperparasitism levels towards the end of the season (Figure 4). However, proportion of hyperparasitized mummies was minimal before aphid peak densities, with the maximum averaging 5.88% and 3.53% in 2012 and 2013, respectively. The mortality induced by hyperparasitism before peak density cannot therefore be responsible for the low soybean aphid regulation by *A. certus*. Still, in several fields, proportion of hyperparasitized mummies increased late in the season and could have an influence on primary parasitoid prevalence during the following year, as brought by Thies et al. (2005). The importance of hyperparasitism on between-season reductions of *A. certus* populations is uncertain, however, as it would be difficult to distinguish from parasitoid emigration.

Numerous field studies have reported high levels of hyperparasitism in agroecosystems (reviewed by Rosenheim 1998; also see Sigsgaard 2002; Schmidt et al. 2003; Thies et al. 2005; Lumbierres et al. 2011) but its potential impact on pest regulation often remains unclear. Most likely, analyzing proportion of

hyperparasitized mummies at peak aphid densities for other systems would reveal negligible influences of hyperparasitism on pest regulation within the season. We encourage the salvaging of unused hyperparasitism data from studies that focused on primary parasitism to validate this hypothesis. The consequences of late-season hyperparasitism on subsequent years probably has a greater impact than its direct impact within the season; yet, its quantification is more complex and remains to be investigated.

3.6 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Mathieu Bélanger-Morin, Gabrielle Crevier, Josée Doyon, Fanny Maure, Chloé Vasseur, Julie Faucher-Delisle, Ronald Leblanc, Muriel Leblanc, Jonathan Leblanc and Elyse Massé for technical assistance as well as Paul Abram for discussions and statistical advice. This research was supported by a scholarship to Alexandre Leblanc from Fonds de Recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT), through a MAPAQ thematic scholarship, and a grant to Jacques Brodeur from the Canada Research Chair in Biological Control.

3.7 REFERENCES

- Brodeur J. 2000. Host specificity and trophic relationships of hyperparasitoids. In: Hochberg ME, Ives AR, editors. Parasitoid population biology. Princeton (NJ): Princeton University Press. p. 163–183.
- Brodeur J, McNeil JN. 1992. Host behaviour modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: a strategy to reduce hyperparasitism. Ecol. Entomol. 17:97–104.
- Brodeur J, Rosenheim JA. 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. Entomol. Exp. Appl. 97:93–108.
- Brosius TR, Higley LG, Hunt TE. 2007. Population dynamics of soybean aphid and biotic mortality at the edge of its range. J. Econ. Entomol. 100:1268–1275.
- Catangui MA, Beckendorf EA, Riedell WE. 2009. Soybean aphid population dynamics, soybean yield loss, and development of stage-specific economic injury levels. Agron. J. 101:1080–1092.
- Colfer RG, Rosenheim JA. 2001. Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. Oecologia 126:292–304.
- Costamagna AC, Van Der Werf W, Bianchi FJJA, Landis DA. 2007. An exponential growth model with decreasing r captures bottom-up effects on the population growth of *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). Agric. For. Entomol. 9:297–305.

- Fernandes OA, Wright RJ, Mayo ZB. 1998. Parasitism of greenbugs (Homoptera: Aphididae) by *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in grain sorghum: implications for augmentative biological control. *J. Econ. Entomol.* 91:1315–1319.
- Frewin AJ, Xue Y, Welsman JA, Broadbent BA, Schaafsma AW, Hallett RH. 2010. Development and parasitism by *Aphelinus certus* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 39:1570–1578.
- Gariépy V. 2011. Évaluation du potentiel des parasitoïdes *Binodoxys communis*, *Aphidius colemani* et *Aphelinus certus* pour la lutte biologique au puceron du soya [thesis]. Montréal (QC): Université de Montréal.
- Gariépy V, Boivin G, Brodeur J. 2015. Why two species of parasitoids showed promise in the laboratory but failed to control the soybean aphid under field conditions. *Biol. Control.* 80:1–7.
- Heimpel GE, Frelich LE, Landis DA, Hopper KR, Hoelmer KA, Sezen Z, Asplen MK, Wu K. 2010. European buckthorn and Asian soybean aphid as components of an extensive invasional meltdown in North America. *Biol. Invasions.* 12:2913–2931.
- Heraty JM, Woolley JB, Hopper KR, Hawks DL, Kim J-W, Buffington M. 2007. Molecular phylogenetics and reproductive incompatibility in a complex of cryptic species of aphid parasitoids. *Mol. Phylogenet. Evol.* 45:480–493.
- Höller C, Borgemeister C, Haardt H, Powell W. 1993. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data. *J. Anim. Ecol.* 62:12–21.
- Lamb RJ, MacKay PA, Alyokhin A. 2013. Seasonal dynamics of three coexisting aphid species: implications for estimating population variability. *Can. Entomol.* 145:283–291.
- Luck RF, Messenger PS, Barbieri JF. 1981. The influence of hyperparasitism on the performance of biological control agents. In: Rosen D, editor. *The role of hyperparasitism in biological control: a symposium*. Division of agricultural sciences, University of California. Berkeley (CA). p. 34–42.
- Lumbierres B, Starý P, Pons X. 2011. Effect of Bt maize on the plant-aphid–parasitoid tritrophic relationships. *BioControl.* 56:133–143.
- Macfadyen S, Gibson R, Raso L, Sint D, Traugott M, Memmott J. 2009. Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133:14–18.
- Mackauer M, Völkl W. 1993. Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? *Oecologia.* 94:339–350.
- Matis JH, Kiffe TR, Matis TI, Jackman JA, Singh H. 2007. Population size models based on cumulative size, with application to aphids. *Ecol. Model.* 205:81–92.

- Matis JH, Michels GJ, Matis TI. 2011. A population dynamics perspective on effect of irrigation regimes and plant densities on greenbug abundance in grain sorghum using regression. *Agric. For. Entomol.* 13:15–24.
- Matis TI, Parajulee MN, Matis JH, Shrestha RB. 2008. A mechanistic model based analysis of cotton aphid population dynamics data. *Agric. For. Entomol.* 10:355–362.
- Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid–parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 68:346–370.
- Nielsen C, Hajek AE. 2005. Control of invasive soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae), populations by existing natural enemies in New York state, with emphasis on entomopathogenic fungi. *Environ. Entomol.* 34:1036–1047.
- Noma T, Brewer MJ. 2008. Seasonal abundance of resident parasitoids and predatory flies and corresponding soybean aphid densities, with comments on classical biological control of soybean aphid in the Midwest. *J. Econ. Entomol.* 101:278–287.
- Noma T, Gratton C, Colunga-Garcia M, Brewer MJ, Mueller EE, Wyckhuys KAG, Heimpel GE, O’Neal ME. 2010. Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environ. Entomol.* 39:31–41.
- Ragsdale DW, Landis DA, Brodeur J, Heimpel GE, Desneux N. 2011. Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annu. Rev. Entomol.* 56:375–399.
- R Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rosenheim JA. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* 43:421–447.
- Rutledge CE, O’Neil RJ, Fox TB, Landis DA. 2004. Soybean aphid predators and their use in integrated pest management. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97:240–248.
- Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T, Thies C, Schaefer M, Tschardt T. 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270:1905–1909.
- Sigsgaard L. 2002. A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids’ role in biological control. *J. Appl. Entomol.* 126:101–107.
- Sullivan DJ. 1987. Insect hyperparasitism. *Annu. Rev. Entomol.* 32:49–70.
- Sullivan DJ, Völkl W. 1999. Hyperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 44:291–315.

Thies C, Roschewitz I, Tscharnkte T. 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272:203–210.

Traugott M, Bell JR, Broad GR, Powell W, Van Veen FJF, Vollhardt IMG, Symondson WOC. 2008. Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Mol. Ecol.* 17:3928–3938.

Xue Y, Bahlai CA, Frewin A, McCreary CM, Des Marceaux LE, Schaafsma AW, Hallett RH. 2012. Intraguild predation of the aphid parasitoid *Aphelinus certus* by *Coccinella septempunctata* and *Harmonia axyridis*. *BioControl.* 57:627–634.

CHAPITRE 4

Conclusion générale

4.1 CONTRIBUTIONS

L'objectif principal de ce projet de maîtrise était de proposer une méthode d'évaluation de la capacité des parasitoïdes de pucerons à réduire les populations de ravageurs sous les seuils d'intervention. Cette méthode devait par la suite être validée en quantifiant la capacité de *A. certus* à réguler les populations du puceron du soya en champ. Au chapitre 2, nous proposons une méthode permettant d'estimer la contribution d'un parasitoïde à la réduction relative du maximum d'abondance des pucerons. La méthode requiert de mesurer le taux de momification du parasitoïde sur l'hôte (par jour et par plant) et génère une mesure d'impact (γ), correspondant au ratio d'amplitude du pic en présence versus en absence du parasitoïde. Le taux de momification est approximé à partir de la densité de momies en champ et du temps requis par le parasitoïde pour compléter son développement après la momification. Idéalement, cette durée est estimée de la réponse thermique du développement du parasitoïde, de même que de la température en champ. La méthode reste valide dans le régime où les parasitoïdes ont un impact principalement à faibles densités de pucerons, ce qui est généralement le cas pour les populations naturelles de parasitoïdes (Mackauer et Völkl 1993; également voir le chapitre 1 pour une revue). La méthode a permis d'estimer que *A. certus* n'abaissait que minimalement le maximum de densité du puceron du soya, pour les sites étudiés en 2012 et 2013 en Montérégie. Le problème découlait de l'arrivée tardive des populations de *A. certus* en champs de soya, mais les mécanismes sous-jacents restent inconnus. La faible population initiale de *A. certus* dans le paysage, de même qu'une faible rétention de *A. certus* à faible densité de pucerons ont été soulignés parmi les facteurs potentiels. La présence d'autres ennemis naturels que *A. certus* n'ayant pas été noté, il a été postulé qu'ils aient réduit le taux de croissance de la population de pucerons du soya de façon proportionnelle au cours de la saison, de sorte que la démographie de ces derniers puisse être décrite par le modèle de Costamagna et al. (2007). La présence des ennemis naturels pourrait cependant être responsable d'une certaine asymétrie observée dans la dynamique de populations de pucerons.

L'un des objectifs secondaires était d'investiguer la dynamique des populations de pucerons. Au niveau méthodologique, notre contribution est surtout d'avoir re-paramétré le modèle de Costamagna et al. (2007) afin de faciliter l'interprétation des paramètres lorsque l'arrivée des pucerons en champ diffère

(voir chapitre 2). Cette approche nous a permis de démontrer que l'occurrence du pic de densité de puceron du soya est facilement prédictible de sa date de colonisation en champ.

Un autre objectif secondaire était d'évaluer l'effet des hyperparasitoïdes sur la capacité des parasitoïdes primaires à réguler les populations de pucerons. Au chapitre 3, nous proposons un modèle logistique afin de caractériser la proportion des momies hyperparasitées au cours de la saison. La prédiction du modèle est par la suite utilisée afin d'estimer la proportion maximale de momies hyperparasitées avant le pic de densité de pucerons, soit la période d'intérêt pour la lutte biologique. Malgré que les niveaux d'hyperparasitisme soient élevés en fin de saison, cette approche révèle que l'hyperparasitisme constitue un facteur de mortalité négligeable de *A. certus* avant l'atteinte des pics de pucerons soit, en moyenne, au maximum 5.88% et 3.53% au cours des deux saisons d'échantillonnage.

4.2 PERSPECTIVES

Au niveau de la dynamique de populations de pucerons, le modèle re-paramétré de Costamagna et al. (2007) gagnerait à être validé chez d'autres espèces de pucerons. En particulier, il serait utile de voir la prédictibilité du pic d'abondance se manifester dans d'autres cultures. D'un point de vue appliqué, le modèle de Costamagna et al. (2007) pourrait être utilisé afin d'identifier, dès le début de la saison, les champs où les densités de pucerons sont susceptibles de dépasser les seuils d'intervention. Cette stratégie réduirait l'effort de dépistage et permettrait d'intervenir plus tôt en saison.

La méthode d'estimation de l'impact des parasitoïdes sur le maximum de pucerons offre un potentiel important pour l'utilisation des parasitoïdes en lutte biologique conservative. En utilisant l'approximation du taux de momification, la méthode pourrait être appliquée aux résultats d'études existantes afin de mieux estimer l'impact des populations naturelles de parasitoïdes sur les populations de ravageurs. La méthode pourrait également être adaptée afin d'incorporer d'autres ennemis naturels et d'assouplir le postulat de mortalité induite proportionnelle au cours de la saison; cet ajout permettrait surtout de pouvoir comparer l'efficacité d'ennemis naturels avec diverses phénologies sur le pic d'abondance des pucerons.

Le potentiel de la méthode s'étend également à la lutte biologique augmentative. En utilisant le modèle de Costamagna et al. (2007) afin de prédire tôt en saison le maximum de densité de pucerons, il serait possible d'établir l'impact γ requis afin d'abaisser ce maximum sous les seuils d'intervention. En établissant a priori le nombre de parasitoïdes à relâcher afin d'obtenir un impact γ , l'usage de relâchés

augmentatifs constituerait une intervention prédictible et suffisamment simple pour être considérée dans un programme de lutte contre les pucerons. L'incorporation de modèles de dynamique simples à la méthode (p. ex. comprenant la réponse fonctionnelle et la persistance des parasitoïdes adultes en champs) permettrait d'optimiser le moment et l'ampleur des relâchers de parasitoïdes

La proportion maximale de momies hyperparasitées avant le pic de densité de pucerons devrait être estimé dans le cadre d'une méta-analyse afin d'évaluer l'importance du potentiel disruptif des hyperparasitoïdes sur le contrôle conféré par les parasitoïdes. Une estimation de l'impact de l'hyperparasitisme sur γ pourrait également être développée si la dynamique de population du parasitoïde peut être établie en fonction de la population de pucerons.

Les études futures sur la régulation du puceron du soya par *A. certus* devraient développer des stratégies de lutte conservative afin de favoriser l'établissement du parasitoïde tôt en saison. Néanmoins, les recommandations les plus importantes pour le modèle biologique visent la prédiction des populations du puceron du soya. Dans un premier temps, la prédiction du pic de densité de puceron du soya, à partir du modèle de Costamagna et al. (2007), peut être comparée directement avec le seuil de perte économique. Dans les cas où cette densité maximale serait inférieure au seuil de perte économique, une intervention au seuil d'alerte ne serait alors plus nécessaire; ce qui diminuerait l'usage des insecticides. À cet effet, l'établissement d'une métrique simple pour la prise de décision serait envisageable puisque l'occurrence du pic de densité est prédictible à partir de la date de colonisation. En second lieu, une analyse des données du RAP sur les densités de pucerons du soya, disponible depuis 2002 (Breault et al. 2012), permettrait de mieux définir les paramètres du modèle re-paramétré de Costamagna et al. (2007) et de le valider sur un plus grand jeu de données. Cette même analyse contribuerait également à décrire la progression des dynamiques de populations du puceron du soya depuis son arrivée au Québec, et offrirait une description quantitative de la récupération d'un environnement suite à l'invasion d'une espèce exotique.

4.3 RÉFÉRENCES

Breault J, Duval B, Labrie G, Meloche F, Parent C, Rondeau A. 2012. Bulletin d'information grandes cultures. Québec (QC): Réseau d'avertissement phytosanitaire (RAP). Rapport No.: 14. [accédé le 1er mai 2016]. www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/b14gc12.pdf

Costamagna AC, Van Der Werf W, Bianchi FJJA, Landis DA. 2007. An exponential growth model with decreasing r captures bottom-up effects on the population growth of *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). *Agric. For. Entomol.* 9:297–305.

Mackauer M, Völkl W. 1993. Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? *Oecologia.* 94:339–350.