

Université de Montréal

**Étude de l'impact de la température et de l'humidité
sur la survie et la dynamique de la ponte de la
mouche du chou (*Delia radicum* L.)**

Par
Marie-Pier Lepage

Département de sciences biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
En vue de l'obtention du grade de maître ès (M.Sc.)
En sciences biologiques

Octobre, 2010

© Marie-Pier Lepage, 2010

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Étude de l'impact de la température et de l'humidité sur la survie et la dynamique de
la mouche du chou *Delia radicum* L.

Présenté par :
Marie-Pier Lepage

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Stéphanie Pellerin, président-rapporteur
Jacques Brodeur, directeur de recherche
Gaétan Bourgeois, co-directeur
Julien Saguez, membre du jury

Résumé

On dénombre divers modèles de simulation de la mouche du chou (*Delia radicum* L.), mais plusieurs comportent d'importantes lacunes au niveau des différences génotypiques de l'insecte et des paramètres utilisés. L'objectif principal de ce projet est de rassembler les informations manquantes afin de créer dans le futur un modèle bioclimatique permettant de simuler efficacement la dynamique des populations de ce ravageur.

L'effet de la température et de l'humidité du sol a été mesuré sur les œufs et les larves de la mouche du chou. L'humidité n'influence la survie des œufs qu'en dessous de 25% [m/m]. L'exposition graduelle des œufs à des températures élevées au dessus de 33°C affecte également la survie. La survie des larves augmente avec la hausse des températures et de l'humidité. Nous croyons que la mouche du chou est bien adaptée aux conditions des sols organiques au Québec, et nous recommandons l'intégration de la température du sol pour les stades au sol plutôt que de l'air dans l'élaboration d'un nouveau modèle.

La ponte a également été étudiée à partir de différents critères préétablis pour chacun des génotypes hâtifs et tardifs, à différentes températures. Excepté pour la pré-oviposition qui est plus longue chez les hâtifs, aucune différence n'a été observée entre les génotypes. La majorité des critères, excepté la durée d'un épisode de ponte et la mortalité des œufs, a réagit à la température. Les nouvelles informations serviront à l'élaboration ou le perfectionnement d'un modèle de simulation de la dynamique de la ponte de la mouche du chou.

Mots-clés : Mouche du chou, *Delia radicum*, température du sol, température de l'air, humidité du sol, dynamique de ponte, oviposition, génotype hâtif, génotype tardif, modèle bioclimatique

Abstract

Few simulation models for the cabbage maggot (*Delia radicum* L.) had been seen, but several include significant weaknesses for the insect genotypic differences and parameters used. The main objective of this project is to collect the missing information to create, in the future, a bioclimatic model that will efficiently simulate the dynamics of the populations of this pest.

The effect of soil temperature and moisture had been measured on eggs and larvae of the cabbage maggot. Humidity affects egg survival below 25% [w/w]. Gradual exposure of eggs to high temperature above 33°C also affects survival. Under tested conditions, larvae survival increases with rising temperatures and humidities. We believe that the maggot is well adapted to muck soil in Quebec, and we recommend to incorporate soil temperature rather than air temperature for above-ground stages into the development of a new model.

Egg-laying activity has also been studied from various pre-established criteria for each of the early- and late-emerging genotypes, at different temperatures. Except for the pre-oviposition which is longer for the early genotype, no differences were observed between genotypes. The majority of criteria, except for the duration of oviposition bouts and egg mortality, responded to temperature. The new information will be used for the preparation and development of a simulation model of the egg-laying dynamic of the cabbage maggot.

Keywords: Cabbage maggot, *Delia radicum*, soil temperature, air temperature, soil moisture, egg-laying dynamic, oviposition, early-emerging genotype, late-emerging genotype, bioclimatic model

Table des matières

RÉSUMÉ	III
ABSTRACT	IV
LISTE DES TABLEAUX	VII
LISTE DES FIGURES	VIII
LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SIGLES	IX
REMERCIEMENTS	XI
INTRODUCTION	1
CONTEXTE DE L'ÉTUDE	1
<i>La mouche du chou</i>	<i>1</i>
<i>Influence des facteurs édaphiques</i>	<i>3</i>
<i>Particularités génotypiques</i>	<i>5</i>
<i>Particularités de la dynamique de ponte</i>	<i>7</i>
<i>Modèles de simulation</i>	<i>11</i>
PROBLÉMATIQUE	12
OBJECTIFS	13
HYPOTHÈSES	15
EFFET DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ DU SOL SUR LA SURVIE DES ŒUFS ET DU PREMIER STADE LARVAIRE DE <i>DELIA RADICUM</i>	17
AVANT-PROPOS	17
ABSTRACT	19
INTRODUCTION	20
MATERIALS AND METHODS	23
<i>General Procedures – Insect and soil</i>	<i>23</i>
<i>Egg Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture</i>	<i>23</i>
<i>Egg Survival Under Gradual Increasing Temperature Exposure</i>	<i>24</i>
<i>Larval Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture</i>	<i>25</i>
<i>Field Data</i>	<i>26</i>
<i>Statistical Analyses</i>	<i>26</i>
RESULTS	28
<i>Egg Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture</i>	<i>28</i>
<i>Egg Survival Under Gradual Increasing Temperature Exposure</i>	<i>30</i>

<i>Larval Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture</i>	31
<i>Field Data</i>	33
DISCUSSION	35
ACKNOWLEDGMENTS.....	38
PATRON D'OVIPOSITION DES GÉNOTYPES HÂTIFS ET TARDIFS DE <i>DELIA</i>	
<i>RADICUM</i>	39
AVANT-PROPOS.....	39
ABSTRACT.....	41
INTRODUCTION.....	42
MATERIALS AND METHODS	45
<i>General Procedures – Insect rearing</i>	45
<i>Oviposition Pattern Criteria</i>	46
<i>Egg Mortality</i>	47
<i>Statistical Analyses</i>	47
RESULTS	50
DISCUSSION	61
<i>Genotype Differences</i>	61
<i>Effects of Temperature</i>	61
<i>Oviposition Pattern</i>	63
ACKNOWLEDGMENTS.....	65
CONCLUSION GÉNÉRALE	66
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS – SURVIE DES PREMIERS STADES SELON L'HUMIDITÉ.....	66
ACCEPTATION OU REJET DES HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS – SURVIE DES PREMIERS STADES SELON L'HUMIDITÉ.....	68
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS – SURVIE DES PREMIERS STADES SELON LA TEMPÉRATURE	68
ACCEPTATION OU REJET DES HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS – SURVIE DES PREMIERS STADES SELON LA TEMPÉRATURE.....	69
DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES – SURVIE DES PREMIERS STADES	70
RÉSUMÉ DES RÉSULTATS – DYNAMIQUE DE PONTE	70
ACCEPTATION OU REJET DES HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS – DYNAMIQUE DE PONTE	71
DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES GÉNÉRALES.....	72
RÉFÉRENCES.....	74

Liste des tableaux

TABLE I . CONFIDENCE INTERVALS OF EGG INCUBATION TIME FOR EACH TEMPERATURE TESTED TO MEASURE THE SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> EGGS AT CONSTANT TEMPERATURES, BASED ON LABORATORY EXPERIMENTS (G. BOIVIN, UNPUBLISHED DATA)	24
TABLE II. ANALYSIS OF VARIANCE FOR THE EFFECT OF CONSTANT SOIL TEMPERATURE AND SOIL MOISTURE ON THE SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> EGGS	29
TABLE III. ANALYSIS OF VARIANCE FOR THE EFFECT OF CONSTANT SOIL TEMPERATURE AND MOISTURE ON THE SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> FIRST-INSTAR LARVAE	31
TABLE IV. PARAMETERS OF THE EQUATION FROM THE MUTIPLE LINEAR REGRESSION FOR THE EFFECT OF CONSTANT SOIL TEMPERATURE AND MOISTURE ON THE SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> FIRST-INSTAR LARVAE.....	33
TABLE V. SUMMARY OF THE MAXIMUM AND MINIMUM SOIL TEMPERATURE (°C) AND MOISTURE (% [W/W]) VALUES RECORDED AT A DEPTH OF 2.5 CM IN AN MUCK SOIL IN A RUTABAGA FIELD IN SAINTE-CLOTILDE-DE-CHÂTEAUGUAY, QC, IN 2008 AND 2009.....	34
TABLE VI. PARAMETERS OF LINEAR REGRESSIONS TESTING THE EFFECTS OF TEMPERATURE ON LONGEVITY, PRE-OVIPOSITION PERIOD, NUMBER OF OVIPOSITION BOUTS, DURATION OF AN OVIPOSITION BOUT, AND TIME INTERVAL BETWEEN OVIPOSITION BOUTS FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE-EMERGING GENOTYPES	52
TABLE VII. ANALYSIS OF COVARIANCE (ANCOVA) FOR THE EFFECTS OF TEMPERATURE ON LONGEVITY, PRE-OVIPOSITION PERIOD, NUMBER OF OVIPOSITION BOUTS, AND TIME INTERVAL BETWEEN OVIPOSITION BOUTS FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE-EMERGING GENOTYPES	53
TABLE VIII. PARAMETERS OF THE NONLINEAR RESPONSE TO TEMPERATURE OF TIME INTERVAL BETWEEN OVIPOSITION BOUTS FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE-EMERGING GENOTYPES, WITH 95% OF THEIR UPPER AND LOWER CONFIDENCE LIMITS (CL).....	57
TABLE IX. PARAMETERS OF THE BELL-SHAPED RESPONSE TO TEMPERATURE OF LIFE FECUNDITY AND MEAN NUMBER OF EGGS PER OVIPOSITION BOUT FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE-EMERGING GENOTYPES, WITH 95% OF THEIR UPPER AND LOWER CONFIDENCE LIMITS (CL)	58

Liste des figures

FIGURE 1. CYCLE DE VIE DE <i>DELIA RADICUM</i>	3
FIGURE 2. PATRON D’OVIPOSITION SCHÉMATIQUE DE LA MOUCHE DU CHOU, AINSI QUE L’IDENTIFICATION DES CRITÈRES.....	9
FIGURE 3. MEAN SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> EGGS AT DIFFERENT SOIL MOISTURES WHEN TESTED TEMPERATURES ARE POOLED WITH THEIR STANDARD DEVIATIONS. THE RELATIONSHIP IS EXPRESSED USING AN ASYMPTOTIC FUNCTION (SEE TEXT). THE PARAMETERS OF THE EQUATION ARE $A = 1.00$ AND $B = 0.14$ ($R^2_{ADJ} = 0.043$; F-RATIO = 12.13; $P = 0.0006$).....	29
FIGURE 4. MEAN SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> EGGS EXPOSED TO INCREASING TEMPERATURE WITH THEIR STANDARD DEVIATIONS. THE EFFECTS ON SURVIVAL ARE DESCRIBED BY A SIGMOID FUNCTION (SEE TEXT). THE PARAMETERS OF THE EQUATION ARE $A = 74.86$, $B = 37.27$, AND $C = 1.02$	30
FIGURE 5. SURVIVAL OF <i>DELIA RADICUM</i> FIRST-INSTAR LARVAE AT CONSTANT SOIL TEMPERATURE AND MOISTURE ($R^2 = 0.17$; F-RATIO = 13.67; $P < 0.0001$).....	32
FIGURE 6. EFFECT OF TEMPERATURE ON PRE-OVIPOSITION PERIOD (LN-TRANSFORMED) FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE-EMERGING GENOTYPES.	54
FIGURE 7. NEGATIVE EXPONENTIAL WITH A LOWER LIMIT GREATER THAN ZERO RESPONSE TO TEMPERATURE OF DURATION OF AN OVIPOSITION CYCLE FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE-EMERGING GENOTYPES	56
FIGURE 8. BELL-SHAPED RESPONSE TO TEMPERATURE OF LIFE FECUNDITY (TOTAL NUMBER OF EGGS LAID) (A) AND MEAN NUMBER OF OVIPOSITION BOUTS (B) FOR <i>DELIA RADICUM</i> FEMALES OF THE EARLY- AND LATE- EMERGING GENOTYPES.	60

Liste des abréviations et sigles

°C	Degrée Celsius/Degree Celsius
cm	Centimètre/Centimetre
CL	Intervalle de confiance/Confidence limits
d	Jours/Days
Eq.	Équation/Equation
g	Gramme/Gram
hr	Heure/Hour
ln	Logarithme naturel/Natural logarithm
LT ₅₀	Température médiane létale/Median lethal temperature
[m/m]	[Masse/masse] / [weight/weight]
mm	Millimètre/Millimetre
mL	Millilitre
Topt	Température optimale/Optimal temperature
Tmax	Température maximale/Maximal temperature
[w/w]	[Masse/masse] / [weight/weight]

« Il ne sert de rien à l'homme de gagner la Lune s'il vient à perdre la terre »

- François Mauriac

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce au programme des adjoints de recherche (PAR) du gouvernement fédéral du Canada. Elle a été réalisée au Centre de recherche et développement en horticulture (CRDH) d'Agriculture et Agroalimentaire Canada, à Saint-Jean-sur-Richelieu, Québec, Canada.

Je tiens à remercier mon directeur de recherche, Jacques Brodeur, pour ces judicieux conseils apportés tout au long de ma maîtrise. Je tiens également à remercier mon co-directeur, Gaétan Bourgeois, pour son incroyable disponibilité et sa bonne humeur. Sa compréhension et son côté humain m'ont permis de retrouver confiance en mes résultats lors des périodes difficiles. Je remercie aussi Guy Boivin de m'avoir soutenue durant la réalisation de mon projet et surtout durant l'analyse fastidieuse de mes résultats!

Merci également aux assistantes de recherche et techniciens qui m'ont grandement aidée: Josée Doyon du laboratoire de lutte biologique de Jacques Brodeur, Dominique Plouffe et Danielle Choquette de l'équipe de recherche en bioclimatologie et modélisation de Gaétan Bourgeois, Danielle Thibodeau, Julie Frenette et Josiane Vaillancourt de l'équipe de recherche en entomologie de Guy Boivin. Merci aussi aux étudiants gradués qui m'ont épaulé durant ma maîtrise : Maryse Barrette, Léna Durocher-Granger, Maude Lachapelle, Julien Saguez, Jenny Vosburg et Mick Wu.

Finalement, un merci tout spécial à Maxime Lefebvre et à ma mère Lise Therrien, qui, sans eux, la réalisation de ma maîtrise aurait été impossible.

Introduction

Contexte de l'étude

La mouche du chou

La mouche du chou, *Delia radicum* L. (Diptera : Anthomyiidae) est un ravageur très important des Brassicacées cultivées et sauvages du Québec (Richard et Boivin 1994). Introduite d'Europe le siècle dernier (Griffiths 1991), on la retrouve désormais à travers la région holarctique de l'Amérique du Nord. L'impact économique de la mouche du chou est reconnue depuis très longtemps; le premier rapport sur les ravages de *D. radicum* au Canada, datant de 1885, mentionne des pertes variant de 25 à 75% dans la culture des choux-fleurs, et ce, de la Nouvelle-Écosse jusqu'à Vancouver (Ritchot 1969). Les impacts de cet arthropode ravageur sur le rendement d'une culture dépendent de la plante-hôte, du niveau d'infestation et des structures végétales attaquées de la plante. Les pertes occasionnées par la mouche du chou sont ainsi plus importantes sur un légume-racine, tel le rutabaga, que sur un légume-feuille, tel le canola (Richard et Boivin 1994). De plus, le rutabaga, de par sa longue période de croissance, demeure particulièrement susceptible aux attaques (Bracken 1988) comparativement à une culture comme le radis, ayant une courte période de croissance.

Les premiers adultes de la saison, mesurant de 6 à 8 mm de long (Figure 1a), proviennent des pupes hivernantes au sol (Johnsen et al. 1997). La mouche du chou engendre plusieurs générations par an, en fonction de la température et des conditions environnantes; au Québec, on dénombre entre trois et quatre générations par année (Griffiths 1991). Le début et la durée de l'émergence au printemps varient selon le climat et la région (Richard et Boivin 1994). Dans le sud-ouest du Québec, l'émergence des adultes atteignent un pic en mai (Griffiths 1991). Des petits œufs d'environ 1-2 mm sont pondus en surface du sol, habituellement à moins de 2,5 cm de distance de la racine (Royer et al. 1996). On les reconnaît facilement à leurs stries longitudinales et leur sillon qui s'étend sur la face ventrale (Figure 1b). L'éclosion des œufs requiert entre deux et cinq jours, dépendamment des conditions climatiques (Boivin, données non publiées).

Suite à l'éclosion, les larves, peu mobiles, s'alimentent sur les poils absorbants de la plante pour ensuite s'enfoncer jusqu'à la racine pivotante (Richard et Boivin 1994) en y creusant des tunnels (Royer et al. 1996) (Figure 1c). La larve mesure environ 7 mm et se différencie des autres espèces par son extrémité postérieure qui est ornée d'une couronne de dix petites pointes noires membraneuses, dont deux sont bifides que l'on retrouve sur la pupa (stigmata) (INRA 2010c). On observe également qu'elles complètent généralement leur développement en moins de trois semaines (Richard et Boivin 1994). Finalement, elles ressortent de la racine qu'au moment du troisième stade larvaire, où elles initient la pupaison dans le sol.

Ces pupes ressemblent à de petits tonnelets brunâtres de 7 à 8 mm de long (Figure 1d).

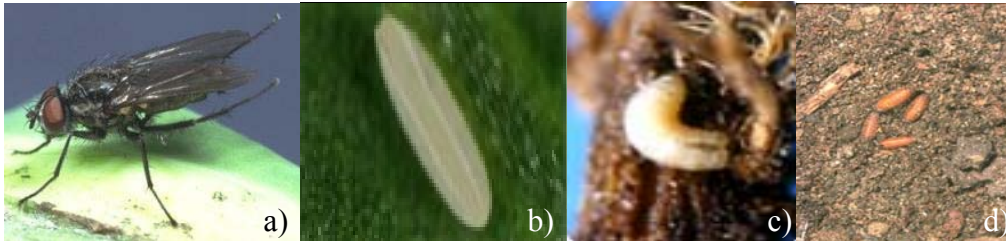


Figure 1. Cycle de vie de *Delia radicum*.¹

Influence des facteurs édaphiques

Chez la mouche du chou, le développement des œufs, des larves et des pupes s'effectue dans les premiers centimètres du sol. Les facteurs édaphiques, qui regroupent les facteurs abiotiques appliqués spécifiquement au sol, tels la température et la teneur en eau du sol, sont bien connus pour avoir des effets marqués sur le développement et la survie des insectes qui passent une partie de leur cycle de vie dans le sol (Brown et Gange 1990, Chen et Shelton 2007). Selon Söndgerath et Müller-Pietralla (1996), les températures optimales de développement de la mouche du chou se situent entre 22 et 27°C, selon le stade de développement. À titre indicatif, au sud du Québec au cours des dernières décennies, une

¹Références photographiques: Figure 1a : INRA 2010a; Figure 1d: INRA 2010b; Figure 1b et Figure 1c : Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et des Affaires rurales de l'Ontario.

température moyenne estivale de 20°C a été mesurée (DesJarlais et al. 2010). De plus, on rapporte dans plusieurs études sur cette espèce, qu'elle peut survivre jusqu'à une température de 30°C au stade adulte durant la période estivale (Swailles 1963, Söndgerath et Müller-Pietralla 1996, Otto et Hommes 2000) et jusqu'à -10°C au stade pupa en période hivernale (Turnock et al. 1985).

L'un des plus grands défis pour les insectes terrestres consiste à sécuriser et conserver suffisamment d'eau pour assurer le fonctionnement du métabolisme (Danks 2006). Chez la mouche du chou, certains comportements comme la ponte sont influencés par la teneur en eau du sol (G. Boivin, communication personnelle). On constate l'influence de la teneur en eau chez d'autres insectes ayant un stade de vie au sol, comme le charançon de la prune (*Conotrachelus nenuphar* Herbst) (Coleoptera : Curculionidae). En effet, l'émergence des adultes est grandement réduite dans un sol sec (Chen et Scherm 2007). La teneur en eau du sol est donc très importante pour la survie à court terme des œufs et des larves d'insectes en général, et donc un facteur déterminant de régulation de l'abondance des populations des insectes du sol.

Les sols organiques contiennent une grande quantité de matières organiques décomposées provenant de débris végétaux et animaux et proviennent généralement de tourbières. Certaines tourbières sont défrichées et assainies et deviennent alors des terres noires cultivées, leur couleur étant due à leur forte teneur en humus (Doucet, 2001). Ces sols sont reconnus pour subir de fortes variations de teneur en

eau tout au long de l'année. On observe qu'ils ont tendance à se dessécher profondément par évaporation en périodes prolongées de sécheresse et qu'ils contiennent souvent de l'eau en excès, ce qui a pour effet de rendre les sols très froids au printemps (Doucet 2001). Ces conditions de fraîcheur et d'humidité sont idéales pour plusieurs insectes, notamment la mouche du chou. En effet, les œufs et les larves peuvent survivre un certain temps immergés dans l'eau (G. Boivin, communication personnelle). Même si les sols organiques ne contiennent guère de colloïdes minéraux (argiles), ils peuvent facilement retenir deux à trois fois leur poids sec en eau. Les sols minéraux quant à eux, ne retiennent qu'entre le dixième et la moitié de leur poids sec en eau (Doucet, 2001). C'est donc en raison de leur capacité élevée de rétention d'eau que les sols organiques subissent de si importantes variations de teneur en eau.

Particularités génotypiques

Plusieurs espèces d'insectes démontrent un patron d'émergence polymodal, ce qui leur permet d'augmenter leur probabilité de survie lorsque les variations de l'environnement sont importantes (Biron et al. 2002). Notons par exemple le ver du noyer *Cydia caryana* (Fitch) (Lepidoptera : Tortricidae), qui présente un patron polymodal dans l'état de la Louisiane, au sud des États-Unis (Calcote et Hyder, 1979). En ce qui concerne la mouche du chou, l'émergence des adultes s'effectue selon un patron bimodal; l'émergence du génotype hâtif requiert près de 20 jours à 20°C, tandis que le génotype tardif exige plus de 30 jours à 20°C (Biron et al. 1998).

Ces durées correspondent aux durées de développement du stade pupé. Ce patron bimodal se retrouvent à la fois auprès de pupes diapausantes et non diapausantes (Biron et al. 1998). La diapause est induite à l'automne lorsque le dernier stade larvaire reçoit une photopériode inférieure à 12 heures et/ou une température sous 15°C (Collier et Finch, 1983). Cette période de temps permettrait le développement morphologique et l'émergence des adultes au printemps suivant (post-diapause). La présence du patron polymodale pourrait être une stratégie adaptative afin d'étaler dans le temps l'exposition des descendants aux facteurs de mortalité durant la saison de croissance (Biron et al. 2002) et d'optimiser l'utilisation des ressources durant les saisons atypiques (Biron et al. 2003, Fournet et al. 2004). Lors de la pupaison, les individus dits tardifs sont désavantagés par rapport aux individus hâtifs, car ils sont exposés plus longtemps aux facteurs de mortalité comme la prédation et les mauvaises conditions climatiques. Au Canada, les proportions des populations hâtives et tardives varient passablement d'une région à l'autre, ainsi qu'une année à l'autre. En effet, dans la région de Winnipeg, Manitoba, les pourcentages de mouches hâtives varient de 31 à 90% sur une période de 10 ans, avec une domination hâtive la majorité du temps (Turnock et Boivin, 1997). On retrouve également généralement une majorité d'hâtifs dans les régions de London, Ontario et de Saint-Jean-sur-Richelieu, Québec, tandis que dans la région de Kildare à l'Île-du-Prince-Édouard on retrouve d'avantage de tardifs (Turnock et Boivin, 1997).

Particularités de la dynamique de ponte

La ponte constitue une phase extrêmement importante de la vie d'un insecte; elle doit s'accomplir au bon moment et dans un endroit adéquat afin de maximiser les probabilités de survie des descendants (Joseph et al. 2009, Nottern-Hausmann et Dorn 2010). L'acte de déposer des œufs par les organismes ovipares à un certain site peut être évoqué par le terme d'oviposition (Gullan et Cranston 2005). Habituellement, les œufs de la mouche du chou sont déposés près de la racine de la plante-hôte, principalement parce que les larves qui émergent des œufs sont relativement immobiles (Murkeji et Harcourt 1970, Gullan et Cranston 2005). Les œufs sont généralement déposés en groupe, possiblement afin de réduire la prédation, le parasitisme et de minimiser la dessiccation (Faraji et al. 2002, Gouinguéné et al. 2006). En effet, selon certaines hypothèses, l'agrégation des œufs assurerait une meilleure survie des larves émergentes, notamment due à la saturation des prédateurs (Faraji et al. 2002). Plusieurs recherches ont démontré que la présence d'œufs ou de larves stimulait l'oviposition chez les congénères femelles de la mouche du chou (Gouinguéné et al. 2006, De Jong et Städler 2001, Baur et al. 1996). La femelle éviterait ainsi une dépense d'énergie supplémentaire que nécessiterait la recherche de plusieurs sites. Elle réduit également son exposition à certains facteurs de mortalité, comme la prédation et les mauvaises conditions climatiques (Faraji et al. 2002).

L'analyse de la dynamique de ponte d'un insecte peut se faire de plusieurs manières, comme par l'observation du nombre d'œufs pondus par une femelle sur une échelle de temps. Plusieurs caractéristiques peuvent être utilisées afin d'examiner les particularités du comportement d'oviposition, telles que illustrer à la Figure 2. Tout d'abord, la longévité de la femelle peut être une bonne estimation du succès reproducteur d'un organisme, si l'on assume que les conditions et les opportunités de reproduction par unité de temps sont également distribuées entre les individus (McDonald et Borden 1996, Roitberg et al. 2001). Une femelle qui vit longtemps aura plus d'opportunités de se reproduire, mais sera également davantage exposée à différents facteurs de mortalité. La période de pré-oviposition correspond au temps entre l'émergence de l'adulte à la sortie de sa puppe et le moment où il pond ses premiers œufs (Gibson et Treherne, 1916). Durant cette période, la femelle adulte ne produit aucun descendant. Cette période englobe également le processus de formation des oocytes, nommé oogenèse (Chapman 1969, McDonald et Borden 1995).

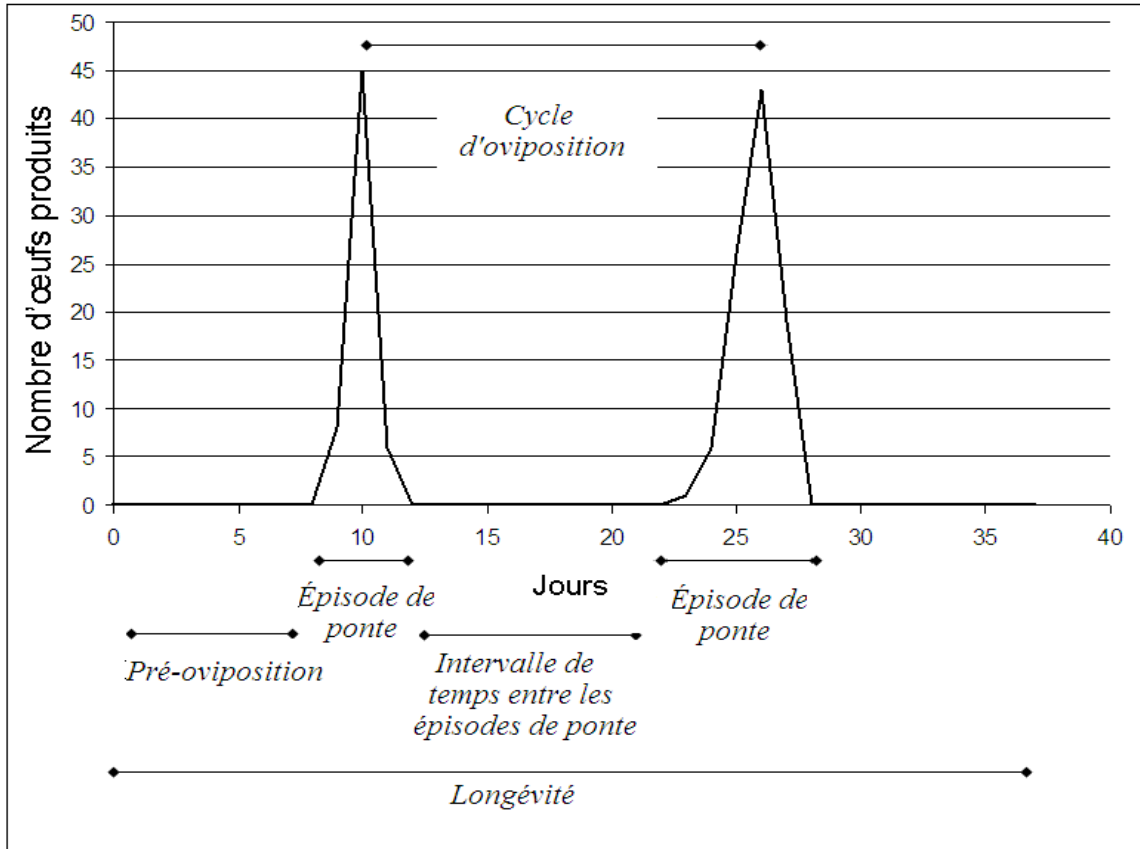


Figure 2. Patron d'oviposition schématisé de la mouche du chou, ainsi que l'identification des critères.

Le nombre d'œufs produits au cours d'une vie correspond à la fécondité à vie d'une femelle. Cette fécondité est généralement mesurée en laboratoire chez les insectes, correspond à la fécondité réellement observée, comparativement à la fécondité dites potentielle, qui représente la quantité d'œufs physiologiquement disponibles à l'intérieur de la femelle (Roitberg et al. 2001). Chez la mouche du chou, une étude de Košťál (1993) a démontré que les femelles pouvaient pondre en moyenne environ 426 œufs à une température constante de $21 \pm 1^\circ\text{C}$. Selon ses

expériences, le nombre pouvait varier selon plusieurs facteurs, comme en absence d'une plante hôte ou de protéines dans la diète alimentaire.

Le processus d'oviposition de la mouche du chou suit normalement les cycles ovariens (Havukkala et Virtanen 1984, Košťál et al. 2000) et les œufs sont déposés sur de courtes périodes de temps. Ces périodes sont très peu documentées dans la littérature, car elles nécessitent un dénombrement régulier des œufs pondus en laboratoire par une femelle à des intervalles très rapprochées (environ deux à trois jours). Par conséquent, nous avons nommé ces périodes par le terme « épisodes de ponte » (oviposition bouts) afin de pouvoir analyser cette particularité de la dynamique de ponte. Le nombre d'épisodes est directement lié à la longévité de la femelle, et ainsi au nombre de cycles d'oogenèse qu'elle peut produire au cours de sa vie. Nous croyons également que chaque épisode de ponte peut être catégorisé par le nombre d'œufs pondus dans chacun d'eux.

La durée d'un épisode de ponte nous renseigne en partie sur la durée de l'oviposition en elle-même. Par contre, nous avons observé un certain intervalle de temps entre les épisodes de ponte. D'une durée plus ou moins grande, nous croyons que ces intervalles dépendent de la température, un facteur abiotique déterminant chez les organismes poïkilothermes (Gutierrez et al. 2008). En intégrant la durée d'un épisode de ponte et la période sans ponte entre ces épisodes, nous avons défini alors la durée d'un cycle d'oviposition. Cette caractéristique peut être d'un bon intérêt dans le secteur agronomique. En effet, elle correspond au temps réel d'un

cycle d'oviposition, et pourrait servir d'indice aux intervenants qui observent les dynamiques de population aux champs. Les dates d'observation de la présence d'œufs au champ, devraient correspondre au temps minimal de la durée d'un cycle d'oviposition. Finalement, le pourcentage de mortalité des œufs pondus permet de déterminer indirectement les chances d'émergence des larves. Il demeure essentiel de mesurer la survie de la progéniture, avant de conclure sur un quelconque avantage d'une stratégie de ponte.

Modèles de simulation

Plusieurs modèles mathématiques de simulation des dynamiques de populations (Collier et al. 1991a, Söndgerat et Müller-Pietralla 1996) ou des patrons d'émergence (Broatch et al. 2006, Jyoti et al. 2003) sont utilisés afin de prévoir la période et l'ampleur des infestations de la mouche du chou. Par le fait même, ces modèles permettent d'optimiser les méthodes de dépistage et d'intervention au champ. La plupart des modèles de prédiction de la mouche de chou sont basés sur les dynamiques de populations d'insectes inventoriées au champ. Le suivi des adultes peut se faire au champ au moyen de pièges à eau jaunes (Vincent et Stewart 1981, Finch, 1989, Richard et Boivin 1994, Aguiar et al. 2007), de pièges coniques (Eckenrode et Chapman 1972, Vincent et Stewart 1981) et de pièges collants (Broatch et al. 2006). Les œufs peuvent également être échantillonnés à l'aide de pièges à œufs (Bligaard et al. 1999, Dixon et al. 2002). Finalement, des données de temps de développement en laboratoire de chaque stade de vie de l'insecte peuvent

aussi être utilisées afin d'obtenir un modèle plus précis (Söndgerath et Müller-Pietralla 1996).

Problématique

Dans un contexte d'étude de l'impact des changements et de la variabilité climatiques sur les insectes, l'utilisation d'un modèle de simulation dynamique semble un outil de travail pertinent. Malheureusement, les modèles existants pour la mouche du chou ne prennent pas en considération simultanément les temps de développement de chaque stade, les captures d'adultes au champ, les particularités de chaque stade (comme par exemple les stades de vie dans le sol versus les stades de vie aériens) ainsi que les particularités au niveau des deux génotypes (notamment les différences au niveau du temps de pupaison). De plus, l'utilisation d'un tel modèle de simulation dynamique, dans le but de prévoir la période et l'ampleur des infestations, constituerait un outil pratique d'intervention dans une approche de lutte intégrée. Étant donné que la mouche du chou est d'une grande importance au point de vue économique, il demeure donc essentiel de bâtir un modèle précis et réaliste du milieu naturel.

Puisque les œufs et les larves de la mouche du chou sont difficiles à observer au champ, la mortalité causée à ces stades par des facteurs édaphiques est peu documentée dans la littérature. En effet, il existe à ce jour très peu d'information sur l'impact de la température et de la teneur en eau du sol sur leur survie. Ces

informations demeurent cruciales dans l'élaboration d'un modèle précis et réaliste de développement des stades immatures de la mouche du chou.

Les caractéristiques de la dynamique du cycle de ponte sont également indispensables dans un modèle de prédiction. Bien que beaucoup d'études aient été réalisées sur les caractéristiques génétiques de la mouche du chou, il existe très peu d'information sur les différences entre les deux génotypes au moment de la ponte. Étant donné qu'il existe une dissemblance importante au niveau du temps de pupaison, il serait intéressant de déterminer si le génotype tardif, désavantagé au stade pupe, pourrait être avantagé au stade subséquent, soit lors de la ponte.

Objectifs

L'objectif principal de ce projet est de poursuivre l'acquisition de connaissances sur la mouche du chou, afin d'obtenir les informations nécessaires pour créer dans le futur un modèle bioclimatique permettant de simuler la dynamique des populations de ce ravageur. Ce modèle pourra servir d'outil d'interventions pour les producteurs de crucifères, dans le cadre d'un programme de lutte intégrée et dans l'évaluation de l'impact des changements climatiques sur la dynamique du ravageur. Il pourra également servir à mieux comprendre, voire prédire, la dynamique de l'insecte en fonction de la variabilité climatique.

Le premier volet du projet sera de quantifier l'impact de la température et de l'humidité du sol sur la survie des œufs et des larves de la mouche du chou, ces stades étant les plus vulnérables aux changements des conditions abiotiques du sol. Nous déterminerons au laboratoire la survie des œufs et des larves de la mouche du chou en fonction des conditions de température et d'humidité du sol. L'impact de températures élevées à des temps d'exposition courts, plus réalistes au milieu naturel, sera également testé sur les œufs. Cette approche permettra d'établir une relation entre les facteurs édaphiques et leur impact sur la mortalité des stades vulnérables. Des données de température et d'humidité du sol seront également recueillies dans une parcelle expérimentale de rutabaga, afin d'établir un lien entre les conditions testées en laboratoire et celles observées au champ.

Le deuxième volet sera consacré à l'analyse détaillée du cycle de ponte des deux génotypes des mouches adultes exposées à différentes températures de l'air. Neuf critères seront élaborés et utilisés afin de quantifier et simplifier la dynamique de ponte de chacun des génotypes. Ces critères seront ensuite comparés afin de déterminer si l'un des deux génotypes est avantage par rapport à l'autre au moment de la ponte.

Hypothèses

À la lumière des ces faits, voici les hypothèses formulées, ainsi que les prédictions associées :

1. Le taux de survie des œufs et des larves de la mouche du chou est dépendant de l'humidité du sol, et augmente de façon asymptotique plus l'humidité augmente.

- Prédiction : L'augmentation de la teneur en eau du sol aura un impact bénéfique sur la survie des œufs et des larves de la mouche du chou, jusqu'à l'obtention d'un plateau.

2. Le taux de survie des œufs et des larves de la mouche du chou est dépendant de la température du sol, et diminue de façon linéaire plus la température augmente.

- Prédiction : Étant donné que la mouche du chou préfère des températures entre 22-27°C, une augmentation de température au-dessus de ces températures aura un effet négatif sur la survie, et ce, de façon linéaire.

3. Les risques élevés de mortalité des individus au génotype tardif, engendrés par l'augmentation du temps de développement des pupes, sont contrebalancés chez les adultes par une reproduction accrue par la bonification des critères suivants: longévité, période de pré-oviposition, fécondité à vie, nombre et durée des épisodes

de ponte, nombre d'œufs par épisode de ponte, durée d'un cycle d'oviposition, durée de l'intervalle de temps entre les épisodes de ponte et mortalité des œufs.

- Prédiction : Le génotype tardif sera avantagé dans la majorité des critères par rapport au génotype hâtif.

Effet de la température et de l'humidité du sol sur la survie des œufs et du premier stade larvaire de *Delia radicum*

Avant-propos

Cet article a été rédigé par Marie-Pier Lepage, comme premier chapitre de ce mémoire de maîtrise. Cet article a été réalisé grâce à la collaboration de Gaétan Bourgeois et de Guy Boivin, d'Agriculture et Agroalimentaire Canada et de Jacques Brodeur, de l'Institut de recherche en biologie végétale et de l'Université de Montréal. Tous les collaborateurs ont lu et corrigé cet article maintes fois afin d'améliorer la qualité et la justesse du texte. L'expérience a été réalisée par Marie-Pier Lepage dans les laboratoires de Guy Boivin, avec la coopération de ses techniciens. L'analyse statistique et la présentation et l'interprétation des résultats ont été réalisées par l'auteure principale, sous la supervision des trois co-auteurs.

Dans cet article, les deux hypothèses suivantes seront testées :

- 1- Le taux de survie des œufs et des larves de la mouche du chou est dépendant de l'humidité du sol, et augmente de façon asymptotique plus l'humidité augmente.
- 2 - Le taux de survie des œufs et des larves de la mouche du chou est dépendant de la température du sol, et diminue de façon linéaire plus la température augmente.

Effect of temperature and soil moisture on survival of eggs and first-instar larvae of *Delia radicum*

En préparation pour soumission à : *Environmental Entomology*

Lepage, M.P.¹, Bourgeois, G.^{1*}, Brodeur, J.² and G. Boivin¹

1- Horticulture Research and Development Center, Saint-Jean-sur-Richelieu, QC J3B 3E6, Canada

2- Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke St. E., Montréal, QC H1X 2B2, Canada

*- Corresponding author address: Horticulture Research and Development Center, 430 Gouin Blvd., Saint-Jean-sur-Richelieu, QC J3B 3E6, Canada.

Phone number: 450-515-2017. Fax number: 450-346-7740.

Abstract

Edaphic factors such as soil temperature and moisture influence soil-dwelling insects, whose most vulnerable stages are typically eggs and young larvae. In this study, the survival of eggs and first-instar larvae of the cabbage maggot, *Delia radicum*, was measured under laboratory conditions following exposure to a range of soil temperatures and moistures. When eggs were exposed to constant temperature (20°C to 29°C) and humidity (5% to 200% [w/w]), temperature had no significant effect on survival, whereas humidity less than 25% (w/w) caused embryonic mortality. The interaction between those factors was not significant. The gradual exposure of eggs to higher temperatures resulted in low egg mortality below 33°C, but less than 5% of eggs survived at 40°C. When first-instar larvae were exposed to constant temperature (17°C to 29°C) and humidity (5% to 100% [w/w]), both factors and the interaction between them had a significant effect on larval survival, which was nil at 5% (w/w) but ranged from 21.9% to 42.8% at 17°C and from 34.1% to 55.0% at 29°C, for soil moisture contents of 15% and 100% (w/w), respectively. Eggs and first-instar larvae of *D. radicum* are well adapted to the edaphic conditions of muck soils in Quebec. At a moisture level detrimental to eggs, the soil appears to have the texture of dust. Increased soil temperature and moisture seem to help larvae find a host plant. It is suggested that soil temperature be integrated into simulation models instead of air temperature, to build more effective models for cabbage maggot management.

Keywords: Soil moisture, soil temperature, root-feeding insect, *Delia radicum*

Introduction

Edaphic factors such as soil temperature and water content are known to influence the survival, development, reproduction, and spatial-distribution dynamics of insects that spend part of their life cycle below ground (Brown and Gange 1990, Villani and Wright 1990, Chen and Shelton 2007). Soil temperature sets the limits of biological activity in poikilothermic insects, and fluctuations in edaphic factors have consistent effects on specific life stages of soil-dwelling insects (Régnière et al. 1981a, Tanaka and Watari 2003, Johnson et al. 2010).

Securing and retaining enough water for metabolism is one of the greatest challenges for terrestrial insects (Gillott 2005, Danks 2006). In contrast, flooding can be detrimental to insects by restricting access to oxygen (Hoback and Stanley 2001). Consequently, soil moisture is probably one of the most important edaphic factors affecting the survival and abundance of soil-dwelling insects (Brown and Gange 1990), but few studies have quantified this relationship (Jones 1979, Chen and Scherm 2007). In general, increasing soil moisture has an enhanced effect on insect survival (Brown and Gange 1990) and hatching rate (Ritchot 1969). For example, Simelane (2007) reported that the root-feeder *Longitarsus bethae* (Coleoptera: Chrysomelidae) survives better at a moderate soil moisture level (20% [w/w]). Eggs and first-instar larvae are known to be particularly susceptible to desiccation in both plant-chewing (Jones 1979, Régnière et al. 1981b, Johnson et al. 2010) and plant-sucking (Finch and Coaker 1968, Neveu et al. 1997) species. Eggs have some

protection against environmental conditions depending on the structure of their chorion (Neveu et al. 1997, Gillott 2005), but larvae are less protected because their integument is weakly sclerotized (Stehr 1991). For subterranean herbivore species, the subsequent instars are better protected, especially against desiccation, once they have moved into plant tissues. Desiccation can also be a major cause of mortality in pupae, as shown in *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) by Bressan-Nascimento (2001).

The cabbage maggot, *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae), is an important pest of Brassicaceae crops in the temperate zone of the Holarctic region (Finch 1989). In Canada, *D. radicum* has one to four generations per year (Richard and Boivin 1994) depending on the geographic area and climatic conditions (Collier et al. 1991b). This subterranean herbivore overwinters as diapausing pupae in the soil (Turnock et al. 1985, Johnsen et al. 1997). Postdiapause development shows a bimodal emergence pattern that is also observed in each generation, with “early” and “late” genotype expression (Biron et al. 1998). Females lay eggs singly or in small clusters on the surface of the soil, mostly within 2.5 cm of the root collar (Matthewman and Harcourt 1972, Dossdall et al. 1994). Oviposition is stimulated by the presence of glucosinolates (Traynier 1967), and females seem to prefer moist substrates rich in organic matter (Košťál et al. 2000). Plant damage occurs when larvae feed on root hairs and subsequently enter the taproot (Richard and Boivin 1994). The survival of first-instar larvae depends mostly on their capacity to move in the soil and locate a host plant (Zhang et al. 2006). Adults can survive in

temperatures up to 30°C in the hot season (Swales 1963, Söndgerath and Müller-Pietralla 1996, Otto and Hommes 2000), and diapausing pupae can survive in temperatures as low as -14.8°C (Turnock et al. 1985). According to Söndgerath and Müller-Pietralla (1996), the optimal temperatures for each development stage of *D. radicum* are between 22°C and 27°C. The hatching of *D. radicum* depends on soil moisture, with hatching rates of 95% under moist conditions compared to 50% under dry conditions (Gibson and Treherne 1916, Swales 1956). Less is known, however, about the survival and development of early larval stages.

From an integrated pest management perspective, information about the impact of environmental factors on pest population dynamics is crucial for building realistic simulation models (Collier et al. 1991a, Söndgerath and Müller-Pietralla 1996, Otto and Hommes 2000). The objective of this study was to investigate how soil temperature and moisture affect the survival of eggs and first-instar larvae of *D. radicum*. The experiments were conducted in a muck soil because its high water-holding capacity offered the possibility of setting up a large range of soil moisture contents. Given that insect development usually varies with exposure to different laboratory temperature regimes, egg survival was determined under both constant and fluctuating temperature regimes. Finally, the laboratory responses of *D. radicum* were linked to environmental data measured in rutabaga fields *Brassica napus* var. *napobrassica* L.

Materials and Methods

General Procedures – Insect and soil

Adult flies were obtained from non-diapausing pupae collected in a field planted with rutabagas, on the Agriculture and Agri-Food Canada experimental farm in Sainte-Clotilde-de-Châteauguay, QC (45°20'N, 73°50'W). Rearing procedures followed Whistlecraft et al. (1985). For the experiment, only the early-emerging genotype was used, because it is the most abundant in the area surrounding the farm (Turnock and Boivin 1997, Biron et al. 1998). Muck soil was collected from the same site ($\approx 85\%$ organic matter; field capacity: 193% [w/w]; soil bulk density: 0.3 g/cm^3), air-dried, sieved through a 4.75-mm sieve, and autoclaved at 70°C for 48 h. Water volumes between 5 and 200 ml were added to 100 g dried soil to obtain the soil moistures used in the experimental assays. Soil moisture (water content) percentages were calculated as follows: $\text{weight of water} \div \text{weight of dried soil} \times 100$ (Klute 1986). The soil was mixed several times for 96 h to ensure that the water was adequately distributed and absorbed by the soil particles. Preliminary tests showed that the soil moisture remained constant at $\pm 2.5\%$ [w/w] throughout the experiment.

Egg Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture

For each replicate, 10 viable eggs (white and turgid; Biron et al. 2002) no more than 6 h old (3 ± 3 h) were placed on the surface of 55 cm^3 soil preparation in a

Petri dish. The eggs were obtained by placing an egg-laying site in a rearing cage for 6 h. The following six soil moistures were tested: 5, 15, 25, 50, 100, and 200% [w/w]. The test units were sealed and incubated at 20, 23, 26, or 29°C in complete darkness for the duration of embryonic development (Table I). This temperature range was chosen because it includes intervals around the optimal temperature for egg development (25°C; Söndgerath and Müller-Pietralla 1996). A minimum of 10 replicates were conducted for each soil temperature and moisture treatment. After incubation, egg survival (hatching) was recorded.

Table I . Confidence intervals of egg incubation time for each temperature tested to measure the survival of *Delia radicum* eggs at constant temperatures, based on laboratory experiments (G. Boivin, unpublished data)

Temperature (°C)	Incubation time (d)
20	3.3–4.3
23	2.7–3.5
26	2.6–3.2
29	2.1–3.1

Egg Survival Under Gradual Increasing Temperature Exposure

Eggs no more than 6 h old (3 ± 3 h) were put individually into 1.5-mL microcentrifuge tubes, which were then placed in a thermal cycler system (MyCycler #170-9703, Bio-Rad Laboratories, Mississauga, ON) according to the following regime. The temperature was first set to 25°C for 15 min and was then increased by 1°C/min for 5 min, after which it was kept constant for 15 min. The

same scaling pattern was applied until the temperature reached 50°C. One tube was removed from the thermal cycler at each 5°C increment, called a plateau. At the end of the procedure, the tubes were placed at 20°C in a Petri dish with wet filter paper to prevent desiccation until hatching was observed. For each temperature increment (25, 30, 35, 40, 45, or 50°C), five tubes were tested, and the experiment was repeated five times (25 tubes per replicate).

Larval Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture

This experiment used red radishes, *Raphanus sativus* L. cv. Cabernet (Brassicaceae), grown at 16°C during the day and 12°C during the night, at 60% relative humidity, and under an 18L:12D photoperiod. A radish (3 cm in diameter) with foliage cut at 0.5 cm above the crown was placed in a plastic container (8 × 10 × 10 cm). The radish root, at least 3 cm long, was plunged in 50 mL water in a second container. A total of 10 living first-instar larvae no more than 6 h old (3 ± 3 h) were added to each test unit and placed radially 4 cm from the radish crown, a realistic distance for larvae in natural conditions (Matthewman and Harcourt 1972). The first-instar larvae were obtained from eggs incubated on wet cotton fabric in a Petri dish at 20°C for 78 h. Each test unit contained 320 cm³ soil preparation. The following six soil moistures were tested: 5, 15, 25, 35, 50, and 100% [w/w]. The containers were sealed and incubated in the dark for 1 wk, enough time for the larvae to move into the radish, at a temperature of 17, 20, 26, or 29°C. This temperature range was chosen based on preliminary tests. At least 10 replicates

were done for each soil temperature and moisture treatment. After incubation, the number of larvae that had completely entered the radish was determined. Because it is likely that larval survival depends mostly on dispersal capacity, survival was established for a constant distance.

Field Data

Soil temperature and moisture were measured at a depth of 2.5 cm with a Hortimetre Ts 80 W1 tensiometer (Hortau, St-Romuald, QC) at the experimental farm in Sainte-Clotilde-de-Châteauguay inside a row in a rutabaga field. Measurements were taken from May to September in 2008 and 2009. Data were recorded in volts every 15 min and transmitted to a data logger. Data were transformed into soil moisture percentages [w/w] by equations used for the irrigation of muck soils in the area surrounding the experimental farm (G. Bourgeois, unpublished data).

Statistical Analyses

The effects of soil temperature and moisture and their interaction in a constant regime on the survival of the eggs and first-instar larvae were determined by an analysis of variance (ANOVA), after an arcsine transformation had been performed on the egg data to normalize residuals (Sokal and Rohlf 1981). An asymptotic curve (Eq. 1) was fitted to the egg data using TableCurve 2D software

(Systat Software, San José, CA). The number of parameters used in the curve was selected based on the Akaike test (Akaike 1974).

$$y = a \left[1 - \exp \left(-b \left(x - 5 \right) \right) \right] \quad (\text{Eq.1})$$

The parameter a is the upper limit of response, and corresponds to the maximum survival of the tested individuals. The parameter b describes the intrinsic rate of increase in the response. A constant (5) represents the length of the delay in the response and corresponds to the minimum soil moisture tested.

For the gradual increasing temperature exposure of the eggs, mean survival was calculated for each replicate. A decreasing sigmoid curve (Eq. 2) was fitted to the data.

$$y = \frac{a}{1 + \exp \left(\frac{x - b}{c} \right)} \quad (\text{Eq.2})$$

The parameter a is the upper limit of response, which corresponds to the maximum survival of the tested individuals. The parameter b describes the transition center, where the point represents the value of soil moisture where 50% maximum survival was obtained, and corresponds to the median lethal temperature (LT_{50}). The parameter c represents the minimum of Y and is higher than zero.

For larval survival, an ANOVA was performed on the first-instar larvae data ($P \leq 0.05$) using JMP Software (2002 version, SAS Institute, Cary, NC), the t-test for significance of parameters, and Shapiro-Wilk tests for goodness of fit. A multiple linear regression was used to represent the analysis in graphics using SigmaPlot software (Systat Software).

Results

Egg Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture

The treatments at 5% soil moisture caused 100% mortality of *D. radicum* eggs in all replicates, regardless of temperature. An ANOVA performed on all treatments where some survival occurred showed that soil moisture had a significant effect on egg survival (Table II). The effect is characterized by an asymptotic curve (Fig. 3) where egg survival increases with soil moisture and reaches a plateau of maximum survival (67.2%) at around 25% [w/w] water content. The predicted value of soil moisture corresponding to 50% egg mortality is 9.78% [w/w]. Temperature had no effect on survival, and the interaction with soil moisture was not significant (Table II).

Table II. Analysis of variance for the effect of constant soil temperature and soil moisture on the survival of *Delia radicum* eggs

	Source	df	SS	F-ratio	Prob > F
Model	Soil moisture	4	4.15	6.16	0.0001
	Soil temperature	3	0.40	0.78	0.5077
	Soil moisture × Soil temperature	12	2.82	1.40	0.1714
Error		206	34.75		
Total		225	42.23		

df, degrees of freedom; SS, sum of squared deviations

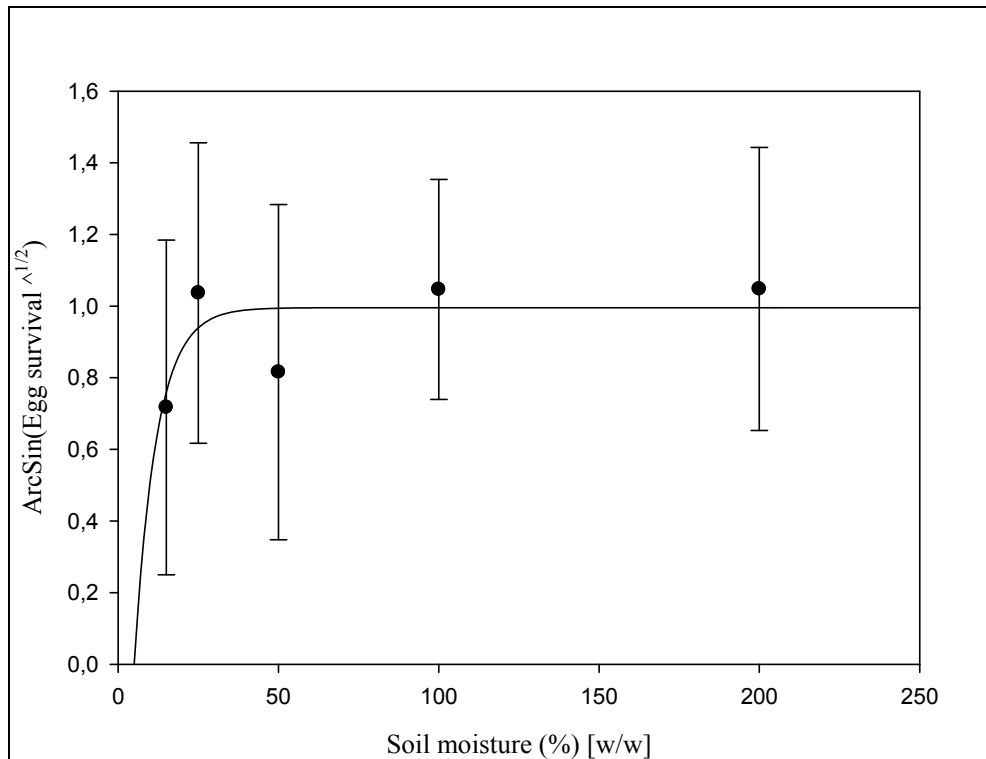


Figure 3. Mean survival of *Delia radicum* eggs at different soil moistures when tested temperatures are pooled with their standard deviations. The relationship is expressed using an asymptotic function (see text). The parameters of the equation are $a = 1.00$ and $b = 0.14$ ($R^2_{ADJ} = 0.043$; F-ratio = 12.13; $P = 0.0006$).

Egg Survival Under Gradual Increasing Temperature Exposure

A sigmoid curve illustrates the effect of increasing temperature on the survival of the *D. radicum* eggs ($R^2_{ADJ} = 0.93$; $P \leq 0.0001$; Fig. 4). No mortality caused by temperature occurred at temperatures below 33°C, and the LT_{50} was 37.3°C.

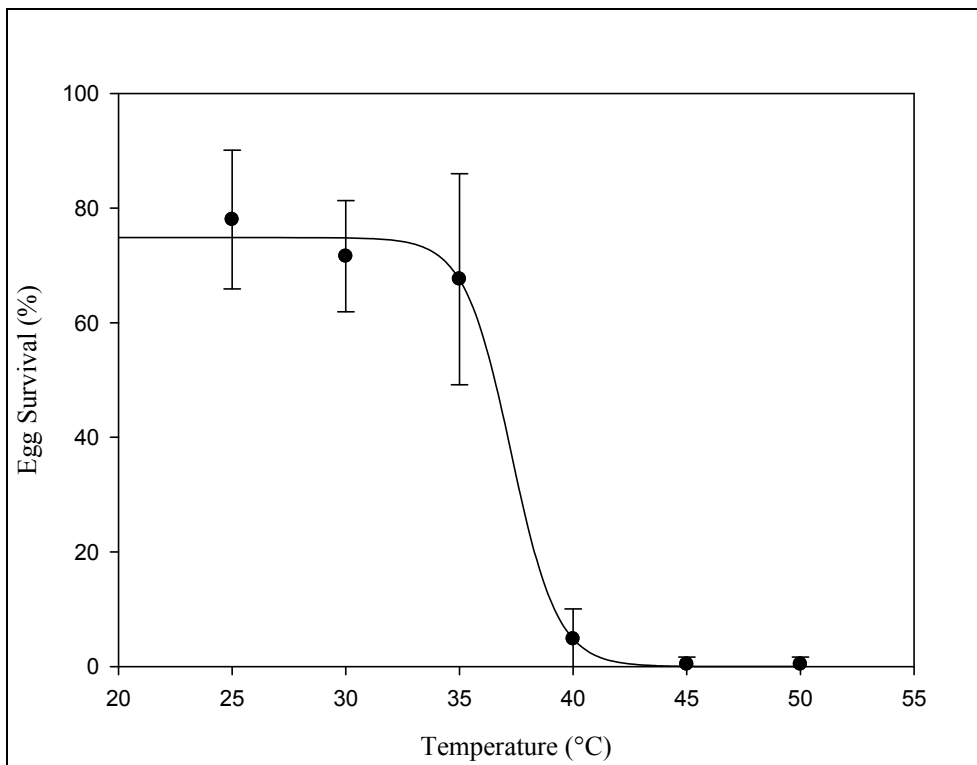


Figure 4. Mean survival of *Delia radicum* eggs exposed to increasing temperature with their standard deviations. The effects on survival are described by a sigmoid function (see text). The parameters of the equation are $a = 74.86$, $b = 37.27$, and $c = 1.02$.

Larval Survival Under Constant Soil Temperature and Moisture

The 5% soil moisture treatment caused 100% mortality of the *D. radicum* first-instar larvae in all replicates, regardless of temperature. An ANOVA performed on all treatments where some survival occurred showed that soil temperature and moisture and the interaction between them had a significant effect on egg survival (Table III). A multiple linear regression is shown in Fig. 5, and the parameters are presented in Table IV. The difference between predicted larval survival at a low temperature (17°C) and predicted survival at a high temperature (29°C) is greater at a high soil moisture content (100% [w/w]) than at a low content (15% [w/w]). Larval survival increased linearly with increases in soil moisture and temperature (Fig. 5).

Table III. Analysis of variance for the effect of constant soil temperature and moisture on the survival of *Delia radicum* first-instar larvae

	Source	df	SS	F-ratio	Prob > F
Model	Soil moisture	4	23,792.56	20.76	0.0001
	Soil temperature	3	88,872.49	10.32	0.0001
	Soil moisture × Soil temperature	12	7,915.24	2.30	0.0094
Error		182	52,141.67		
Total		201	92,809.90		

df, degrees of freedom; SS, sum of squared deviations.

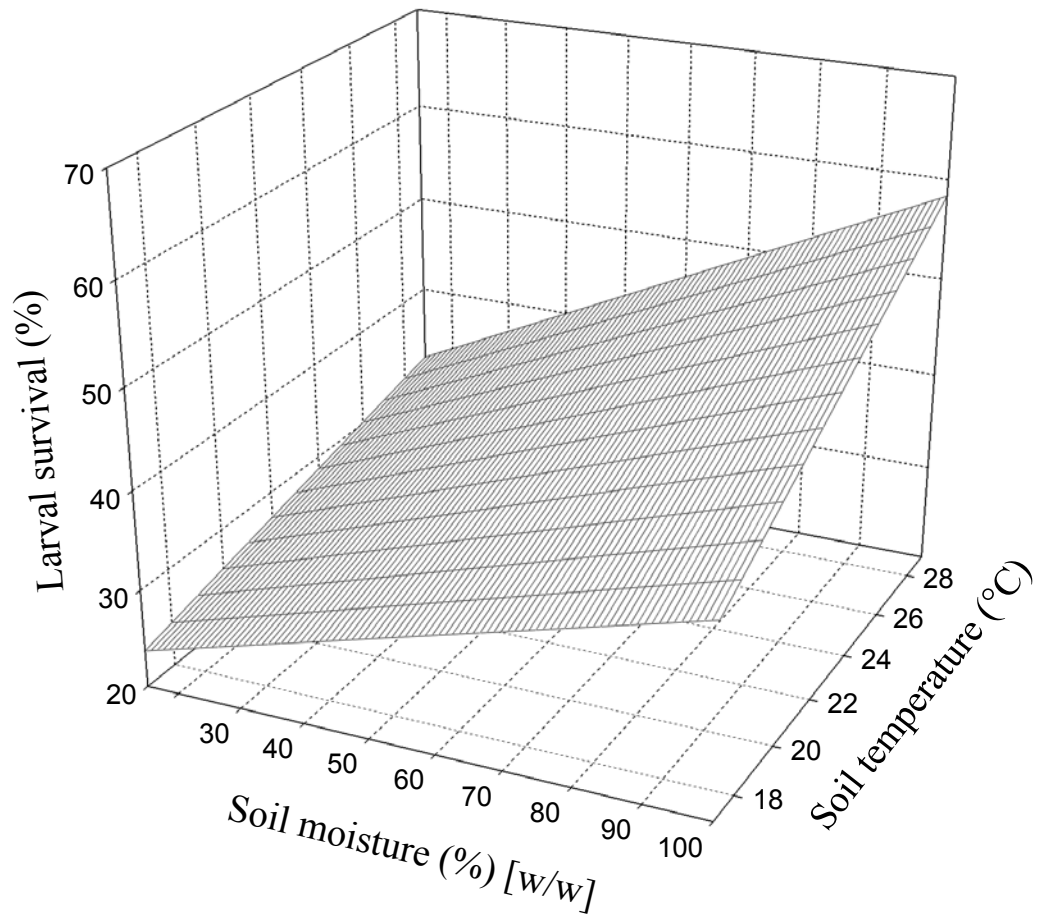


Figure 5. Survival of *Delia radicum* first-instar larvae at constant soil temperature and moisture ($R^2 = 0.17$; F-ratio = 13.67; $P < 0.0001$).

Table IV. Parameters of the equation from the multiple linear regression for the effect of constant soil temperature and moisture on the survival of *Delia radicum* first-instar larvae

	Source	Estimate	Std error	t-ratio	Prob > t
Model	Intercept	11.51	12.47	0.92	0.36
	Soil temperature	0.56	0.53	1.05	0.29
	Soil moisture	0.0095	0.23	0.04	0.96
	Soil moisture \times Soil temperature	0.010	0.0098	1.04	0.30

Field Data

The maximum and minimum values for each climatic parameter are shown in Table V. The minimum and maximum soil temperatures were 3.26°C in May 2009 and 35.75°C in August 2009, respectively. The minimum and maximum soil moisture values were 117.62% [w/w] in July 2008 and 261.72% [w/w] in June 2008, respectively.

Table V. Summary of the maximum and minimum soil temperature (°C) and moisture (% [w/w]) values recorded at a depth of 2.5 cm in a muck soil in a rutabaga field in Sainte-Clotilde-de-Châteauguay, QC, in 2008 and 2009.

2008				
Month	Minimum temperature (°C)	Maximum temperature (°C)	Minimum soil moisture (% [w/w])	Maximum soil moisture (% [w/w])
June	11.30	28.47	126.98	261.72
July	7.88	29.54	117.62	228.73
August	10.89	26.55	132.92	234.49
2009				
May	3.26	16.49	138.20	226.69
June	4.67	24.16	121.30	231.98
July	11.94	24.04	128.06	236.59
August	11.97	35.75	134.44	231.98

Discussion

Soil moisture below 25% [w/w] is detrimental to *D. radicum* eggs; at that moisture level, soil appears to have the texture of dust. However, soil moisture below 25% [w/w] is unlikely to occur in muck soil of southern Quebec, and no value below 117.62% [w/w] was recorded at a depth of 2.5 cm in Sainte-Clotilde-de-Châteauguay in 2008–2009. The 117.62% [w/w] value was recorded in July 2008, during a typical hot and dry period for this area, when no significant precipitation (>5 mm) had been recorded for 16 d and the air temperature had reached 33.9°C (G. Bourgeois, unpublished data). In that month, the rutabagas were at a phenological stage that provides good shading foliage (G. Bourgeois, unpublished data), thus helping reduce soil moisture variation under plants. Nevertheless, lower soil moisture values could be obtained on the soil surface under direct sunlight, owing to the combined effect of temperature, wind, and solar radiation on a dark soil (Kilmer 1982). Several insect eggs have the capacity to withstand certain levels of desiccation (Gefen et al. 2006). For *D. radicum*, physiological features of the chorion, in particular the three layers of the eggshell, enhance water retention and constitute a physical barrier to environmental disturbances such as drought (Neveu et al. 1997).

Very little mortality occurred at temperatures below 33°C, but less than 5% of the eggs survived at 40°C. Another study showed that *D. radicum* eggs do not survive exposure to 42°C for 1 h (Swales 1963). A similar value was obtained for

D. antiqua, with all individuals dead at 40°C (Otto and Hommes 2000). The LT_{50} estimated in the laboratory (37.5°C) was higher than the temperatures measured at a depth of 2.5 cm in the rutabaga field (<35.8°C during both seasons). As discussed for the possibility of lower soil moisture, higher temperatures can be observed at the soil surface; for instance, 50°C was measured at the surface in July 2010 (G. Bourgeois, unpublished data). The tested constant temperatures, from 20 to 29°C, had no significant impact on egg survival, as those temperatures were within the favorable temperature range for this stage. Although an interaction between soil moisture and temperature on egg survival was not detected, this pattern could be different at higher temperatures following metabolism activation and a concurrent increase in water requirements. Under such conditions, embryos could be more vulnerable to dryness. A temperature of 35°C is lethal to 100% of *D. radicum* eggs, mostly because they become susceptible to desiccation (Collier et al. 1991b).

For the effect of temperature on survival of the *D. radicum* first-instar larvae, result suggests that young larvae would be more successful at finding and entering plant roots with an increase in soil temperature. Under natural conditions, larvae have the ability to escape excessively high temperatures by moving deeper into the soil (Griffiths 1991). An increase in temperature likely give rise to a higher metabolism rate in larvae, thereby reducing the time devoted to searching for and entering plant roots and thus the risk of mortality. The maximum tested moisture (100% [w/w]) did not impair survival, suggesting that larvae have the potential to cope with excess water conditions, an example being when they survive in a liquid

area formed in galleries as a result of the putrefaction of the taproot (Ritchot 1969). The first-instar larvae of *D. radicum* possess a metapneustic respiration system (Biron et al. 2005) and are therefore well adapted to hypoxia conditions (Keilin 1944).

To conclude, the eggs and first-instar larvae of *D. radicum* are well adapted to the edaphic conditions of muck soils in Quebec. Extreme soil temperature and moisture content conditions, both minimum and maximum, in rutabaga fields do not induce significant embryonic or larval mortality. Potentially detrimental climatic conditions at the soil level are to some extent prevented by a physical barrier created by abundant foliage. Furthermore, egg mortality caused by very low humidity is reduced because growers typically use irrigation in the management of their crop. Based on the results of the present study, it is suggested that soil temperature be integrated into simulation models instead of air temperature, which is commonly used (Coaker and Wright 1963, Vincent and Stewart 1981, Jyoti et al. 2003). Using realistic environmental factors for each insect stage, such as soil temperature for the above-ground eggs, larvae, and pupae, and air temperature for adult flies of *D. radicum*, will help in building more effective models for cabbage maggot management.

Acknowledgments

The authors thank D. Thibodeau and D. Choquette for their helpful technical assistance as well as S. Daigle for his statistical advice. This study was funded by the Research Affiliate Program of Agriculture and Agri-Food Canada.

Patron d'oviposition des génotypes hâtifs et tardifs de *Delia radicum*

Avant-propos

Cet article a été rédigé par Marie-Pier Lepage, comme deuxième chapitre de ce mémoire de maîtrise. Cet article a été réalisé grâce à la collaboration de Gaétan Bourgeois et de Guy Boivin, d'Agriculture et Agroalimentaire Canada et de Jacques Brodeur, de l'Institut de recherche en biologie végétale et de l'Université de Montréal. Tous les collaborateurs ont lu et corrigé cet article maintes fois afin d'améliorer la qualité et la justesse du texte. L'expérience a été réalisée par l'équipe de Guy Boivin en 2001. L'analyse statistique et la présentation et l'interprétation des résultats ont été réalisées par l'auteure principale, sous la supervision des trois co-auteurs.

Dans cet article, l'hypothèse suivante sera testée :

3- Les risques élevés de mortalité des individus au génotype tardif, engendrés par l'augmentation du temps de développement des pupes, sont contrebalancés chez les adultes par une reproduction accrue par la bonification des critères suivants: longévité, période de pré-oviposition, fécondité à vie, nombre et durée des épisodes de ponte, nombre d'œufs par épisode de ponte, durée d'un cycle d'oviposition, durée de l'intervalle de temps entre les épisodes de ponte et mortalité des œufs.

Oviposition pattern of early- and late-emerging genotypes of *Delia radicum*

En préparation pour soumission à : *Environmental Entomology*

Lepage, M.P.¹, Boivin, G.¹, Brodeur, J.² and G. Bourgeois.^{1*}

1- Horticulture Research and Development Center, Saint-Jean-sur-Richelieu, QC J3B 3E6, Canada

2-Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke St. E., Montréal, QC H1X 2B2, Canada

*- Corresponding author address: Horticulture Research and Development Center, 430 Gouin Blvd., Saint-Jean-sur-Richelieu, QC J3B 3E6, Canada.

Phone number: 450-515-2017. Fax number: 450-346-7740.

Abstract

The cabbage maggot, *Delia radicum* L., has a bimodal pattern of emergence caused by differences in pupal development time between the early- and late-emerging genotypes. The disadvantages of the longer pupal development of the late-emerging genotype are caused by mortality factors and could probably be counterbalanced by an advantage offered by genotype fitness in terms of egg-laying activity. To measure differences between the genotypes in terms of oviposition and, particularly, their reaction to temperature, the egg-laying activity and egg mortality of females from each genotype were evaluated at temperatures from 12 to 30°C. Several criteria were used to scrutinize the oviposition pattern: longevity, pre-oviposition period, life fecundity, number of oviposition bouts, duration and number of eggs for each bout, duration of an oviposition cycle, and time interval between oviposition bouts. All the selected oviposition pattern criteria, except pre-oviposition period, showed no differences between the genotypes. The period of the early-emerging genotype is approximately 4 d longer than that of the late-emerging genotype at 12°C. All the selected oviposition pattern criteria, except the duration of an oviposition bout and egg mortality, responded to temperature. The duration is approximately 6.5 d and could be explained by physiological and environmental pressures that could counterbalance each other and create a constant duration. Based on egg mortality results, immature stages have the same probability of survival, because no difference was observed between the genotypes. There consequently does not seem to be any advantage in terms of chance of progeny survival.

Keywords: Oviposition, bimodal emergence, early-emerging genotype, late-emerging genotype, *Delia radicum*

Introduction

How populations vary in relation to ecological variability is a problem of continuing interest to ecologists (Zangerl and Bazzaz 1984, Brockmann 2004, Kim and Lee 2010). Different genotypes may co-occur within a population and can be maintained by natural selection. In insect populations, the existence of such genotypes can be recognized with distinct characteristics, such as rate of development, voltinism, pattern of emergence, and duration of diapause (Beaudoin et al. 1997, Baumann et al. 2003). When two genotypes appear within a single population, genotypic intermediates are at a selective disadvantage, and the two genetically determined forms coexist in a balanced way (Biron et al. 2002, Gullan and Cranston 2005). For example, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) has two distinct genetic forms, as evidenced by the difference in the virulence of the species (Tanaka 1999).

For organisms that spend part of their life in a dormant state, the timing of emergence is an important fitness-determining trait (De Stasio and Hairston 1992). Some Diptera and Lepidoptera species of economic importance show polymodal emergence that increases survival when the annual variation in environmental conditions is high (Biron et al. 2003, Fournet et al. 2004). Polymodal emergence could be an adaptive strategy to avoid the risk of placing all progeny in one peak in the following growing season during the critical life stages (Biron et al. 2002). Species such as *Delia antiqua* and *D. floralis* (Diptera: Anthomyiidae) exhibit a

bimodal emergence pattern, where individuals enter diapause during the same year and terminate diapause in the subsequent growing season (Biron et al. 2002).

The cabbage maggot, *D. radicum* L., is a polyvoltine species whose larvae dig furrows or tunnels in the main rootstock of a wide range of crucifers, both wild and cultivated (Griffiths 1991). The post-diapause development of *D. radicum* pupae reveals a bimodal emergence pattern and can be categorized, based on the proportion of the two genotypes, as one of the following two types: (1) early population (early-emerging genotype and (2) late population (late-emerging genotype) (Biron et al. 2002). The phenological strategy expressed by either genotype of *D. radicum* could have evolutionary advantages, such as decreasing the pressure of predators and ensuring that a sizeable proportion of larvae enter diapause in a specific biotope. Bimodal emergence is also an adaptive strategy to avoid the risk inherent in placing all descendants at the same moment during a critical period in the season (Goulson 1993, Biron et al. 2002). The longer development of late-emerging pupae results in the optimization of resources used by the adults during an atypical growing season for crucifers. However, longer development entails a high risk of exposure to biotic and abiotic mortality factors, such as parasitism (Fournet et al. 2004). A higher mortality was also reported for the late-emerging genotype of *D. radicum* (Biron et al. 1999).

Oviposition (egg-laying activity), if accomplished at the appropriate time and at a suitable site for maximizing the survival of the progeny, is an important phase of an insect life history (Joseph et al. 2009, Notter-Hausmann and Dorn 2010). Oviposition is generally preceded by a pre-oviposition period, which is a non-reproductive adult phase when no progeny is produced. Usually the eggs are deposited on or near the food required by the immatures upon hatching, because the larvae are relatively immobile (Mukerji and Harcourt 1970, Gullan and Cranston 2005), as is the case for root flies. Each periodic egg deposition period could be called an oviposition bout (Košťál et al. 2000, Spencer and Miller 2002). Anthomyiidae such as *D. antiqua* and *D. radicum* lay their eggs in batches following oviposition cycles (Havukkala and Virtanen 1984, Weston et al. 1992; Boivin, unpublished data) that could be described by oocyte formation in ovarian cycles (Chapman 1969, McDonald and Borden 1995, Gillott 2005). In Canada, adult flies of *D. radicum* emerging from diapausing pupae start to lay eggs in mid-May and can generate one to four generations per year (Richard and Boivin 1994) depending on the geographic area and climatic conditions (Collier et al. 1991b). Some studies proved that the presence of eggs or larvae stimulated oviposition by conspecific females (Baur et al. 1996, De Jong and Städler 2001, Gouinguené et al. 2006). Egg-laying activity is also strongly influenced by temperature (Maynard Smith 1958, Costa-Lima et al. 2010, Yamashita et al. 2010). Females of *D. radicum* tend to cluster their eggs, possibly to reduce predation and parasitism as well as to minimize desiccation by decreasing the surface area exposed to ambient air (Gouinguené et al. 2006).

The purpose of the present study was to determine whether the disadvantages of the longer pupal development of the late-emerging genotype of *D. radicum* could be counterbalanced by other advantages in some components of the oviposition pattern compared to early-emergence. This assumption has never been verified, and the differences in oviposition pattern between the two genotypes of *D. radicum* needs to be investigated, given that females could offset through oviposition the difference in the timing of pupae emergence. To date, the differences between the genotypes have been observed at the pupal stages only. In the present study, the oviposition patterns of females and egg mortality were measured at different temperatures so that the oviposition response to temperature could be observed and characterized. Patterns were scrutinized using several criteria and were compared to identify any differences between the two genotypes.

Materials and Methods

General Procedures – Insect rearing

Adult flies were obtained from non-diapausing pupae collected in a field planted with rutabagas, *Brassica napus* var. *napobrassica* L. (Brassicaceae), at the Agriculture and Agri-Food Canada experimental farm in Sainte-Clotilde-de-Châteauguay, QC (45°20'N, 73°50'W). The flies were used to start the laboratory rearing of early- and late-emerging genotypes. The two genotypes were isolated based on the duration of the pupal period: less than 20 d and more than 30 d for the early-

and late-emerging genotypes, respectively (Biron et al. 1999). Rearing procedures followed Whistlecraft et al. (1985).

Pupae from each genotype used for experimentation were individually placed in containers with moist vermiculite at 20°C under an 18L:6D photoperiod. Following emergence, a male and a female less than 24 h old were put together in a small cage (13 × 10 × 10 cm) with a piece of rutabaga (2 × 2 cm) and supplied with water, sugar, powdered milk, soy flour, and dry brewer's yeast at a ratio of 5:5:1:1. The cages were incubated at 12, 16, 20, 25 or 30°C (±1°C) until female death. For each temperature and genotype, at least 24 couples were formed. Three times per week, eggs were collected, and the water, food, and piece of rutabaga were changed. Dead males were replaced by new ones.

Oviposition Pattern Criteria

Oviposition patterns were analyzed using nine criteria. Although some of the criteria are shown in Fig. 2, all are described below. The oviposition bout corresponds to the duration (in d) of an oviposition sequence. In cases where bouts were not clearly defined in the graphics, 5% and 95% of the maximum number of eggs in a bout were used to set the lower and upper limits, respectively. Once oviposition bouts had been determined, the following parameters were measured on each female. Longevity corresponded to the time interval from emergence to death. The pre-oviposition period referred to the non-reproductive adult period prior to the first egg deposition. Life fecundity was determined by the total number of eggs laid by a

female throughout her life. Throughout the reproductive period, the mean number of eggs per bout, the number and the duration of oviposition bouts, the duration of an oviposition cycle (the time interval between the centers of two oviposition bouts, including the time interval between the bouts), and the interval between oviposition bouts (the period without egg-laying activity between two bouts) were also measured.

Egg Mortality

Egg mortality was also evaluated for each genotype. Viable eggs (white and turgid; Biron et al. 2002) no more than 24 h old (12 ± 12 h) were placed individually in BEEM capsules (BEEM, West Chester, PA). The capsules (between 15 and 120) were placed in a sealed Petri dish (100×15 mm) with moist filter paper and incubated at 12, 16, 20, 25 or 30°C until egg eclosion. The temperature range was selected based on previous experiments on *D. radicum* (Collier and Finch 1985, Söndgerath and Müller-Pietralla 1996). These procedures were repeated a minimum of three times for each incubation temperature and genotype.

Statistical Analyses

The response to temperature of each genotype was evaluated for each criterion. Preliminary observations of untransformed data were made to describe the general trends in the distribution points. Different types of regression were selected to fit the data, based on the biological meaning of the parameters, the goodness of the fit, and

the minimum parameters used. Consequently, the following regressions were selected: i) linear for duration of an oviposition bout and egg mortality; ii) negative exponential without a lower limit for longevity, pre-oviposition period, number of oviposition bouts, and time interval between oviposition bouts; iii) negative exponential with a lower limit for duration of an oviposition cycle; and iv) bell-shaped for life fecundity and mean number of eggs per oviposition bout.

For criteria that responded linearly to temperature, an analysis of covariance (ANCOVA: $\alpha = 0.05$) was used to determine the difference between genotypes. For nonlinear regression, the 95% confidence intervals of each equation parameter were compared between the genotypes. All regression analyses were done with TableCurve 2D software (Systat Software, San José, CA), with the exception of the ANCOVA, for which JMP Software (2002 version, SAS Institute, Cary, NC) was used. Fisher tests were done on each criterion data set for the early- and late-emerging genotypes to determine the deviation of each regression.

i) Linear and ii) Negative Exponential with a Lower Limit at Zero Response

Preference was given to linear equations to describe oviposition and reproduction patterns whenever possible for all criteria. For egg mortality, a mathematical weight was added to the data to account for the number of eggs in replicates. For negative exponential functions, the data were transformed using the natural logarithm (\ln) to obtain a linear regression (Eq. 3). In the presence of null data, a value of 1 was added to each value to allow estimation of the regression

coefficient and the use of more robust statistics associated with linear regressions. The parameter a from the negative exponential function with a lower limit at zero (Eq. 4) corresponds to the value of Y when $X = 0$, and the parameter b corresponds to the increase rate of the curve, but at a decreasing rate with the negative sign.

$$Y = a + b X \quad (\text{Eq. 3})$$

$$Y = a e^{(-b X)} \quad (\text{Eq. 4})$$

iii) Negative Exponential with a Lower Limit Greater than Zero and Asymptotic Response

Nonlinear regressions were used when it was not possible to transform the equation in a linear relationship. For negative exponential function with a lower limit greater than zero (Eq. 5), the sum of the parameters c and a corresponds to the value of Y when $X = 0$, and parameter b corresponds to the rate of change in the curve, as described for equation Eq. 4. The parameter c corresponds to the minimum value of Y .

$$Y = c + a e^{(-b X)} \quad (\text{Eq. 5})$$

iv) Bell-Shaped Response

The Yan and Hunt (1999) equation is used to express development rate as a function of temperature (Eq. 6). In this equation, Y is the criterion value, Y_{max} corresponds to the maximum value obtained, and T , T_{opt} , and T_{max} are the measured, optimal, and maximum threshold temperatures, respectively (Yan and Hunt, 1999).

$$Y = Y_{max} \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right) \left(\frac{T}{T_{opt}} \right)^{\frac{T_{opt}}{T_{max} - T_{opt}}} \quad (\text{Eq. 6})$$

Results

The egg-laying patterns of 124 and 126 females of the early- and late-emerging genotypes, respectively, were examined. Figures are shown in transformed data, but the results from them are provided in an untransformed way to facilitate interpretation.

i) Linear and ii) Negative Exponential with a Lower Limit at Zero Response

Longevity, pre-oviposition period, number of oviposition bouts, and time interval between oviposition bouts showed a negative exponential response to temperature with a lower limit at zero on original data. After a \ln transformation, a linear regression was applied to those criteria (Table VI). The interaction between temperature and genotype was not significant, meaning that those factors influenced

criteria independently (Table VII). Longevity, number of oviposition bouts, and time interval between oviposition bouts did not vary with genotype. Only pre-oviposition period differed according to the genotype factor (Table VII). The linear regressions are shown in Fig. 7.

Table VI. Parameters of linear regressions testing the effects of temperature on longevity, pre-oviposition period, number of oviposition bouts, duration of an oviposition bout, and time interval between oviposition bouts for *Delia radicum* females of the early- and late-emerging genotypes

Criterion	<i>n</i>	Intercept (<i>a</i>)	Slope (<i>b</i>)	R ²	F-value	<i>P</i>
ln (Longevity)						
Early-emerging	126	6.21	-0.14	0.81	518.15	<0.0001
Late-emerging	124	6.22	-0.14	0.83	607.12	<0.0001
ln (Pre-oviposition)						
Early-emerging	126	4.48	-0.13	0.76	397.57	<0.0001
Late-emerging	124	4.05	-0.11	0.75	358.61	<0.0001
ln (Number of oviposition bouts)						
Early-emerging	120	2.67	-0.09	0.40	75.83	<0.0001
Late-emerging	117	2.83	-0.09	0.45	98.04	<0.0001
Duration of an oviposition bout						
Early-emerging	425	7.01	-0.027	0.0004	1.61	0.20
Late-emerging	445	6.27	-0.015	0.0001	0.49	0.49
ln (Time interval between oviposition bouts)						
Early-emerging	307	2.63	-0.12	0.20	78.62	<0.0001
Late-emerging	327	2.53	-0.12	0.24	100.12	<0.0001
Egg mortality						
Early-emerging	18	1.04	0.50	0.20	3.98	0.06
Late-emerging	35	9.40	0.10	0.010	0.35	0.56

Table VII. Analysis of covariance (ANCOVA) for the effects of temperature on longevity, pre-oviposition period, number of oviposition bouts, and time interval between oviposition bouts for *Delia radicum* females of the early- and late-emerging genotypes

Criteria	Source	df	SS	F-ratio	<i>P</i>
ln (Longevity)					
	Temperature	1	204.67	1,116.08	<0.0001
	Genotype	1	0.08	0.43	0.51
	Temperature*Genotype	1	0.01	0.03	0.87
ln (Pre-oviposition)					
	Temperature	1	144.10	755.34	<0.0001
	Genotype	1	0.79	4.16	0.04
	Temperature*Genotype	1	0.59	3.09	0.08
ln (Number of oviposition bouts)					
	Temperature	1	72.97	171.95	<0.0001
	Genotype	1	0.21	0.49	0.49
	Temperature*Genotype	1	0.05	0.13	0.72
ln (Time interval between oviposition bouts)					
	Temperature	1	118.82	176.7124	<0.0001
	Genotype	1	1.58	2.3472	0.13
	Temperature*Genotype	1	0.0002	0.0003	0.99

df, degrees of freedom; SS, sum of squared deviations.

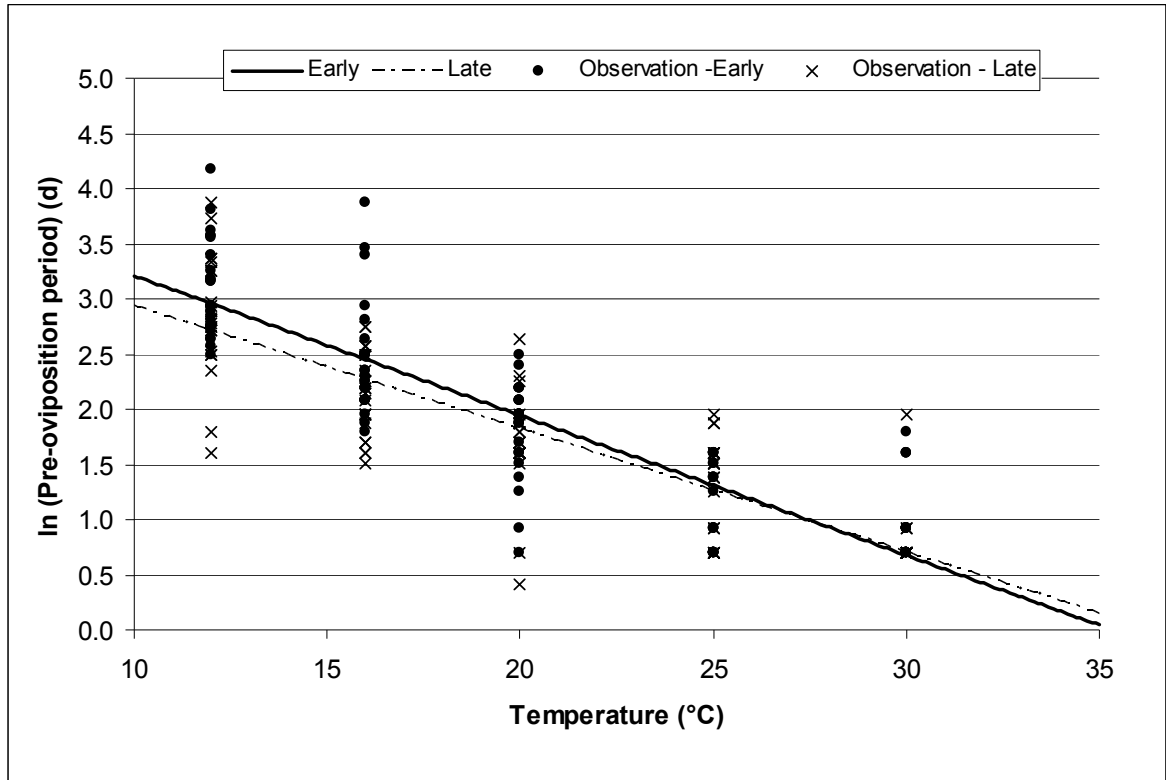


Figure 6. Effect of temperature on pre-oviposition period (ln-transformed) for *Delia radicum* females of the early- and late-emerging genotypes.

From these regressions (Table VI), the prediction for female longevity is approximately 91.5 d at 12°C, dropping to 7.0 d at 30°C. At temperatures below 25°C, the pre-oviposition period is longer for the early-emerging genotype. The pre-oviposition period is longer by about 4 d (19.3 and 15.1 d for the early- and late-emerging genotypes, respectively) at 12°C. At higher temperatures, both the early- and late-emerging genotypes took approximately 2 d for pre-oviposition. Egg-laying generates around 5.5 bouts at 12°C and decreases when temperature increases, with only one bout obtained at 30°C. The interval between the end of one bout and the

beginning of the next is around 3.3 d at 12°C and decreases when temperature increases, dropping to 0.4 d at 30°C.

Duration of an oviposition bout and egg mortality showed no significant response to temperature, according to the linear regression results (Table VI). Approximately 6.5 d are necessary to complete a bout at all the temperatures tested. A total of 778 eggs were distributed unequally in 12 replicates for the early-emerging genotype, and 1,103 eggs were distributed unequally in 35 replicates for the late-emerging genotype. Each replicate contained experimental units ranging in number from 15 to 120. Relative weights associated with the maximum of 120 eggs were applied to each replicate.

iii) Negative Exponential with a Lower Limit Greater than Zero and Asymptotic Response

A negative exponential with a limit greater than zero response was obtained for the duration of an oviposition cycle for both genotypes (Fig. 8). Based on the 95% confidence limits for each parameter, there is no difference between the genotypes (Table VIII). The minimum duration (c) is estimated to be 6 d. The duration is 12 d at 12°C, dropping to 6.4 d at 30°C. This value is near the minimum duration for both genotypes.

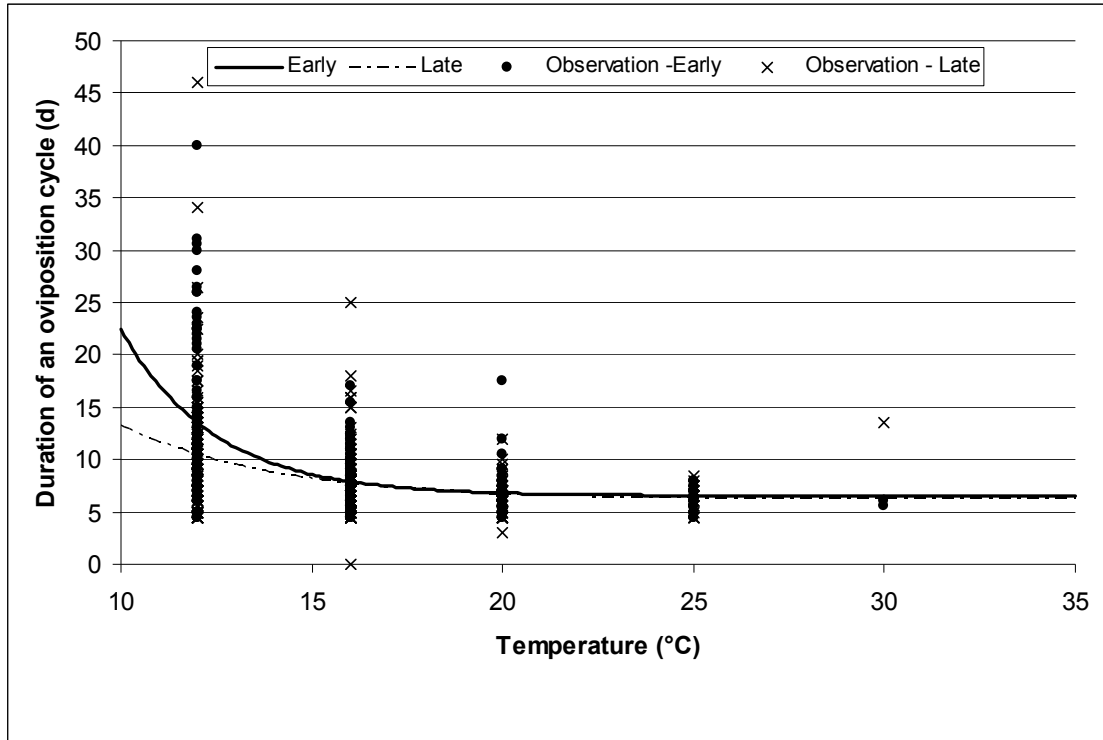


Figure 7. Negative exponential with a lower limit greater than zero response to temperature of duration of an oviposition cycle for *Delia radicum* females of the early- and late-emerging genotypes

Table VIII. Parameters of the nonlinear response to temperature of time interval between oviposition bouts for *Delia radicum* females of the early- and late-emerging genotypes, with 95% of their upper and lower confidence limits (CL)

	<i>n</i>	<i>a</i> value	<i>a</i> 95% CL	<i>b</i> value	<i>b</i> 95% CL	<i>c</i> value	<i>c</i> 95% CL	Adj. R ²	F- value	<i>P</i>			
Duration of an oviposition cycle													
Early-emerging	307	956.41	-2,161.16	4,073.97	0.41	0.13	0.70	6.55	5.16	7.94	0.26	56.00	<0.0001
Late-emerging	327	87.06	-151.16	325.28	0.25	-0.01	0.50	6.12	4.01	8.22	0.13	26.98	<0.0001

a, value of the criterion (Y) when X = 0; *b*, increase rate of the curve; *c*, minimum value of the criterion (Y); adj. R², adjusted R².

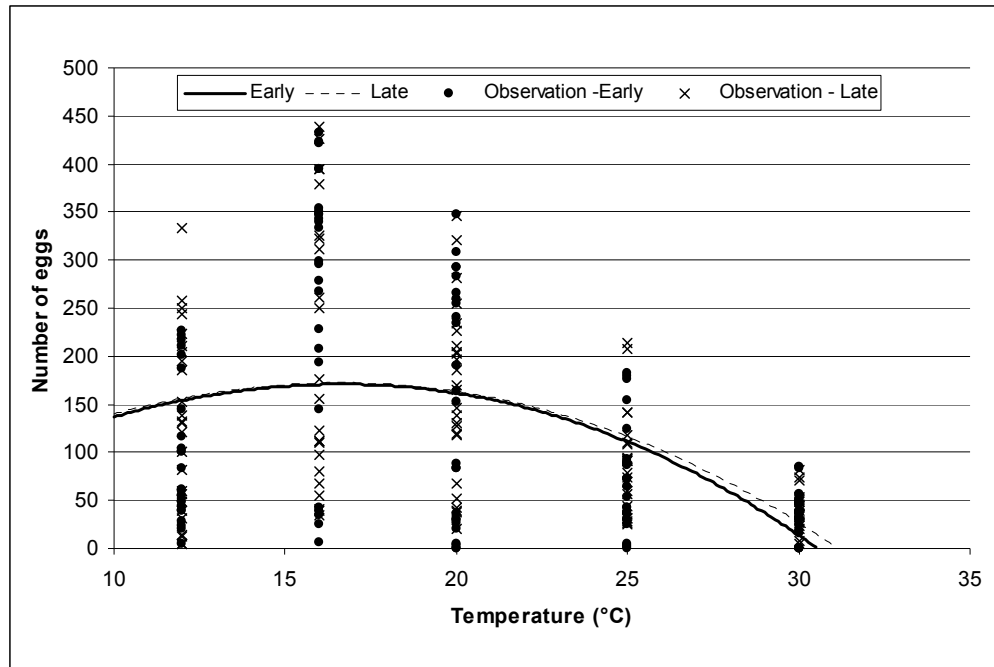
Table IX. Parameters of the bell-shaped response to temperature of life fecundity and mean number of eggs per oviposition bout for *Delia radicum* females of the early- and late-emerging genotypes, with 95% of their upper and lower confidence limits (CL)

	n	Y_{max} value	Y_{max} 95% CL	T_{opt} value	T_{opt} 95% CL	T_{max} value	T_{max} 95% CL	Adj. R^2	F-value	P
Life fecundity										
Early-emerging	120	170.94	146.73 - 195.13	16.65	12.99 - 20.32	30.55	28.74 - 32.36	0.22	19.72	<0.0001
Late-emerging	117	172.33	149.74 - 194.92	16.62	12.97 - 20.27	31.14	28.95 - 33.32	0.21	16.85	<0.0001
Mean number of eggs per oviposition bout										
Early-emerging	120	47.76	41.59 - 53.93	24.09	22.54 - 25.64	35.95	31.52 - 40.37	0.18	12.26	<0.0001
Late-emerging	117	52.17	46.52 - 57.82	24.41	23.34 - 25.48	34.85	32.14 - 37.56	0.30	24.07	<0.0001

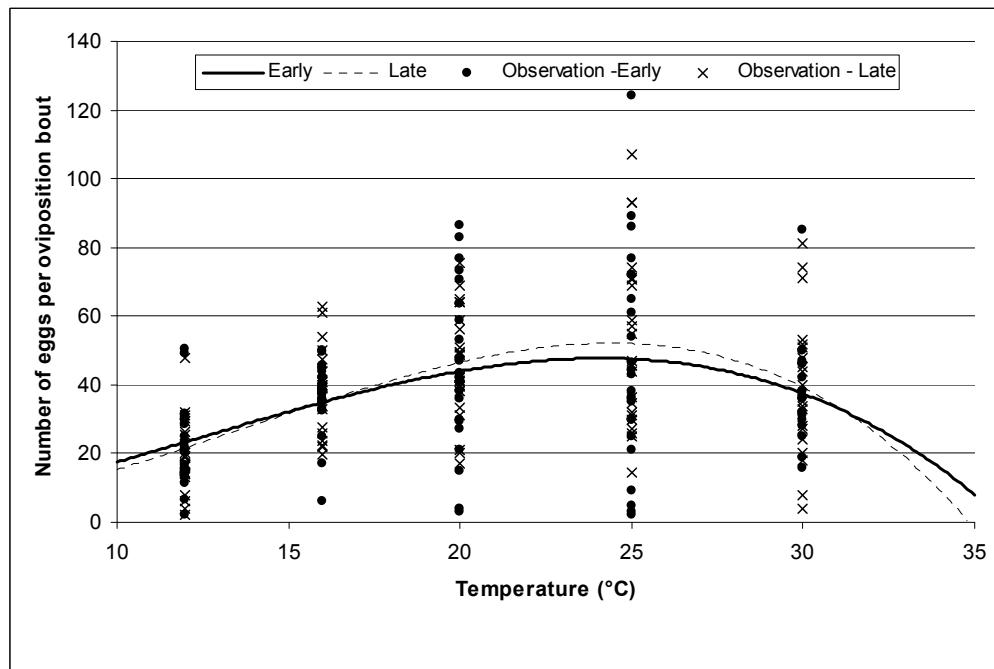
Y_{max} , maximum criterion value obtained; T_{opt} , optimal threshold temperature; T_{max} , maximum threshold temperature; adj. R^2 , adjusted R^2 .

iv) Bell-Shaped Response

Life fecundity and mean number of eggs per bout showed a bell-shaped response to temperature (Fig. 9). The 95% confidence limits for each parameter include the value of the other genotype, meaning that there is no difference between the genotypes (Table IX). The Yan and Hunt (1999) equation for life fecundity gives a maximum value of around 171.5 eggs. Optimal temperature is estimated to be 16.6°C, where approximately 170 eggs are produced in both genotypes. For mean number of eggs per oviposition bout, the equation gives an optimal temperature around 24°C, where approximately 50 eggs (Y_{max}) are produced. Maximum temperature was estimated to be around 35.5°C. At 12°C, around 22 eggs are produced per bout. The number of eggs per bout increases up to a maximum when the optimal temperature is reached, and decreases until 30°C, where around 38 eggs are produced per bout.



(A)



(B)

Figure 8. Bell-shaped response to temperature of life fecundity (total number of eggs laid) (A) and mean number of oviposition bouts (B) for *Delia radicum* females of the early- and late- emerging genotypes.

Discussion

Genotype Differences

All the oviposition pattern criteria except pre-oviposition period showed no differences between genotypes. However, the pre-oviposition period of the early-emerging genotype is longer than that of the late-emerging genotype at low temperatures, which is less advantageous. The shorter time spent by the early-emerging genotype in the pupal stage could also be disadvantageous if the reproductive system of the female takes extra time to mature. From an evolutionary perspective, the pre-oviposition period is an adaptive characteristic. During this period, females are non-reproductive adults that are exposed to multiple mortality factors, such as vulnerability to predation or extreme environmental conditions. To be advantageous, the pre-oviposition period has to be long enough to let the oogenesis process happen but short enough to reduce exposure to mortality factors. Based on this criterion alone, it is difficult to conclude that one genotype is more advantageous than the other in terms of egg-laying activity.

Effects of Temperature

All the oviposition pattern criteria except duration of an oviposition bout and egg mortality responded to temperature. Each oviposition bout took the same

amount of time under all constant temperature conditions. In their study, Spencer and Miller (2002) reported egg deposition events at steady rates of 16.7 ± 0.7 eggs per day in *D. antiqua*, but those researchers did not experiment with different temperatures. Egg-laying activity is supposed to be strongly influenced by temperature (Maynard Smith 1958, Costa-Lima et al. 2010, Yamashita et al. 2010), but the results of the present study suggest that is not the case for all elements of oviposition. Egg-laying activity could be under physiological pressures from the oogenesis process and oocyte formation (Chapman 1969, McDonald and Borden 1995) that are counterbalanced by environmental pressures caused by the risk of exposure to mortality factors when females deposit their eggs. Egg mortality is also relatively stable for the tested temperatures. Immature stages hatched from eggs of both the early- and late-emerging genotypes have the same probability of survival. No difference was observed between genotypes; consequently, no genotype seems to have an advantage in terms of their progeny chance of survival.

The majority of the evaluated criteria reacted with a negative exponential with a lower limit greater than or equal to zero response. Those criteria are linked with the physiological aspects of *D. radicum* and react by increasing the metabolism rate when the temperature is higher. Similar results for longevity and pre-oviposition period were reported for *Liriomyza sativae* (Diptera: Agromyzidae) (Costa-Lima et al. 2010). Criteria involving the number of eggs showed a particular bell-shaped response, which clearly demonstrated the presence of an optimal temperature for maximum egg production.

Oviposition Pattern

Longevity criteria could be appropriate for estimating the life reproductive success of an organism (McDonald and Borden 1996, Roitberg et al. 2001). It must be assumed that some conditions are equal for all individuals, for example, that reproductive opportunities per unit time are equally distributed over genotypes. Female longevity is strongly related to egg-laying activity and linked to how many oogenesis cycles a female is able to produce (Chapman 1969, McDonald and Borden 1995). At a low temperature (12°C), females seem to have sufficient time to produce eggs and have up to five oviposition bouts in 91.5 d. Longevity indicates how much time an organism will be vulnerable to abiotic or biotic mortality factors, because during each egg deposition event, females become exposed to mortality factors by returning to the egg-laying site. At a high temperature (30°C), a female may live just 7 d and does not have time for more than one bout. Another study measured female longevity and obtained a value of 52.2 d at $21 \pm 1^\circ\text{C}$ (Košťál 1993). The negative exponential relationship in the present study suggests a value of around 25.6 d. Variability in the present results could be explained by the difference in longevity between mated and virgin females (Spencer and Miller 2002). In the present experiment, all tested females had the same opportunity to mate, but there is no way to be sure that reproduction effectively happened.

Among the selected criteria, life fecundity is the most direct proxy for measuring female fitness. In natural conditions, fitness could be interpreted as the fecundity of a species weighted by its progeny survival (Roitberg et al. 2001). Life

fecundity measured in the present experiment represents realized fecundity rather than potential fecundity (number of eggs physiologically available). Female fecundity reacted to temperature with a bell-shaped response and reached a plateau at approximately 16°C, where the production of eggs is at the maximum, at around 170 eggs. Those results are lower than the mean of 426.1 eggs at $21 \pm 1^\circ\text{C}$ found in a Russian strain of *D. radicum* by Košťál (1993), a discrepancy that could be explained by the use of a different strain. According to the results of the present study, the number of eggs per oviposition bout increased from 12°C (22 eggs) until a maximum was reached at approximately 24°C (50 eggs). These results are in good agreement with those obtained by Weston et al. (1992), who found that *D. antiqua* produced 42.5 eggs per bout at 23°C.

The duration of an oviposition cycle is closely related to the time interval without egg-laying activity between bouts, but that relationship exists mostly because the latter is included in the former. This duration showed a negative exponential response to temperature and ranged approximately from 6 to 13 d. These values could be of interest from an agronomic perspective. Egg monitoring in the field must be conducted at least every 6 d if the goal is to observe real oviposition cycles. The time interval between oviposition bouts (without egg-laying activity) represents the amount of time after an egg deposition and the time required for oogenesis before the next oviposition period. At a high temperature (30°C), there is practically no period without egg-laying between bouts. That phenomenon can be explained by the fact that the reaction norm of the physiological process of

oogenesis to temperature is steeper than the reaction norm of the act of oviposition. Finally, estimation of egg mortality provides information on the survival probability of progeny in terms of emergence from the eggs. Even if oviposition adopts a timing strategy or confers an evolutionary advantage, knowledge about the natural survival of eggs is essential for speculating on the advantage of an adaptive aspect for oviposition.

Acknowledgments

The authors thank D. Thibodeau, J. Frenette, and M. J. Gauvin for their helpful technical assistance. This study was funded by the Research Affiliate Program of Agriculture and Agri-Food Canada.

Conclusion générale

Résumé des résultats – Survie des premiers stades selon l'humidité

Les impacts de la température et de l'humidité du sol ont été mesurés sur les stades les plus vulnérables de la mouche du chou : les œufs et les jeunes larves. Tout d'abord, nos résultats sur l'humidité du sol démontrent que la survie des œufs est significativement dépendante de l'humidité, et qu'elle augmente de façon asymptotique plus l'humidité augmente, jusqu'à l'obtention d'un plateau. Par contre, l'humidité du sol n'affecte les œufs qu'à une très faible valeur, soit en dessous de 25% [m/m]. À cette humidité, le sol démontre une apparence de fine poussière. Malheureusement, aucune valeur en dessous de 117,62% n'a été mesurée à 2,5 cm de profondeur dans la parcelle expérimentale de rutabaga en 2008 et 2009 à Sainte-Clotilde de Châteauguay. Cette donnée (117,62%) a été enregistrée en juillet 2008, lors d'une période typique de chaleur estivale pour cette région, où aucune précipitation importante (> 5 mm) n'a été mesurée durant 16 jours consécutifs et où la température de l'air a atteint 33,9°C (Environnement Canada). Par conséquent, il est donc difficile d'établir un lien entre les conditions critiques mesurées en laboratoire pour la mouche du chou et celles observées en milieu naturel. Nous croyons que l'importance du feuillage de la culture a occasionnée un microclimat propice au maintien d'un taux d'humidité élevé. Par ailleurs, il serait intéressant de mesurer l'humidité à la surface du sol, près d'une Brassicacées ayant un feuillage moins imposant, afin de vérifier si l'humidité du sol descend à des valeurs en

dessous de 25% [m/m], et ainsi déterminer si l'humidité du sol influencerait la survie.

Étant donné que la survie des larves dépend irréfutablement de leur capacité à ce déplacer jusqu'à la plante hôte, la survie des larves a été évaluée à partir d'une distance constante que tous les individus avaient à parcourir. Comparativement aux œufs, la survie des larves est également dépendante de l'humidité, mais augmente de façon linéaire plutôt qu'asymptotique avec l'augmentation de l'humidité : aucun plateau représentant l'atteinte d'une survie maximum n'est observé. On constate également que la température, ainsi que l'interaction entre l'humidité et la température est significative. Cette survie des larves, est nulle à une humidité de 5% [m/m], et varie de 21,9 à 42,8.0 % à 17°C et de 34,1 à 55% à 29°C, selon une humidité du sol de 15 et 100% [m/m] respectivement. Ces résultats démontrent que les larves sont plus efficaces à trouver et à pénétrer une plante hôte à haute humidité (100% [m/m]) et haute température (29°C). Par le fait même, une augmentation de la température provoque une hausse du métabolisme, ce qui réduit le temps de recherche et les risques de mortalité associées. D'autre part, nos résultats montrent qu'un taux élevé d'humidité (100% [m/m]) ne semble pas être néfaste aux larves, probablement du à la présence d'un système respiratoire métapneustique bien adapté à ces conditions.

Acceptation ou rejet des hypothèses et prédictions – Survie des premiers stades selon l'humidité

En bref, nous acceptons partiellement l'hypothèse de départ, que le taux de survie des œufs de la mouche du chou est dépendant de l'humidité du sol, et augmente de façon asymptotique plus l'humidité augmente. Par contre, l'hypothèse n'est pas acceptée pour les larves, dont le taux de survie est dépendant de l'humidité du sol, mais augmente linéairement avec une hausse de l'humidité, sans toutefois oublier qu'il existe une interaction significative sur la survie des larves entre l'humidité et la température.

Résumé des résultats – Survie des premiers stades selon la température

Nos résultats sur la température montrent que la mortalité des œufs de la mouche du chou pas n'est pas affectée par des températures constantes entre 20 et 29°C. Ces températures se trouvent à l'intérieur d'un intervalle de températures favorables au développement de l'insecte, dont l'optimum se situe autour de 25°C (Söndgerath et Müller-Pietralla 1996). Contrairement aux larves, aucune interaction entre la température et l'humidité n'a été observée. Par contre, nous avons remarqué qu'une exposition à une augmentation de températures élevées influence significativement la survie. La mortalité des œufs se fait surtout ressentir à partir de 33°C. Une température de 37,5°C correspond au moment où 50% de survie des

individus (selon le taux maximum observé) sont été observés. Malheureusement, aucune température excédant 29°C, sur une courte période de 15 minutes, n'a été mesurée à 2.5 cm de profondeur dans les parcelles expérimentales en 2008 et 2009. Par contre, nous croyons que la température en surface du sol peut varier davantage qu'à 2,5 cm de profondeur, et ainsi atteindre des valeurs plus élevées que celles obtenues. Comme attendu, nous avons enregistré une température de 50°C à la surface du sol en juillet 2010, au même endroit. Dans ce cas, nous croyons que l'exposition des œufs de la mouche du chou à de courtes périodes de températures élevées peut être critique pour leur survie.

Acceptation ou rejet des hypothèses et prédictions – Survie des premiers stades selon la température

À la lumière de ces résultats, nous pouvons maintenant rejeter l'hypothèse de départ qui mentionnait que la survie des œufs était influencée par la température. Nous rejetons également l'hypothèse pour larves, les températures élevées que nous avons testées ne semblent pas avoir d'effet négatif sur la survie. La relation entre le taux de survie des larves représente une relation linéaire, mais inverse à notre hypothèse de départ; la survie augmente avec la hausse des températures, et ce avec une interaction significative sur la survie des larves entre l'humidité et la température.

Discussions et perspectives – Survie des premiers stades

Nous espérons obtenir davantage d'impact de ces deux facteurs édaphiques sur la survie. Par contre, les résultats obtenus en ce qui concerne l'effet d'une augmentation de températures plus élevées sur la survie des œufs nous encourage à suggérer l'intégration de température du sol plutôt que la température de l'air pour les stades de développement sous terre dans l'élaboration d'un modèle de simulation des populations de la mouche du chou. Nous croyons que l'utilisation de facteurs environnementaux affectant réellement chacun des stades dans ces modèles, rendra les modèles de simulation beaucoup plus précis et performants. Afin d'améliorer nos connaissances sur ce facteur édaphique, il serait intéressant de cartographier sur une échelle spatio-temporelle, l'évolution de la température du sol où se situent habituellement les œufs et les larves autour d'une racine de Brassicacées, spécialement lors de journées chaudes et ensoleillées.

Résumé des résultats – Dynamique de ponte

Lors de l'élaboration d'un modèle bioclimatique permettant de simuler les dynamiques des populations d'un insecte, il est primordial de bien comprendre la dynamique au moment de sa ponte. Afin de rassembler nos connaissances sur cette dynamique pour la mouche du chou, l'analyse détaillée du cycle de ponte a été étudiée. Étant donné que la température de l'air est reconnue pour affecter

grandement la ponte de plusieurs insectes, la ponte a été évaluée à différentes températures. De plus, étant donné la présence de deux génotypes différents, la ponte a été évaluée séparément. Nos résultats ont démontré qu'il n'existait pas de différences significatives dans la dynamique de ponte entre les deux génotypes, à l'exception de la période de pré-oviposition. Les individus hâtifs requiert un temps de pré-oviposition d'environ quatre jours de plus que les tardifs. Cette plus longue période pourrait s'expliquer par l'hypothèse que le système reproducteur des hâtifs demandent plus de temps de maturation durant la pré-oviposition. Les individus tardifs, qui possèdent un temps de pupaison plus long (Biron et al. 1998, Biron et al. 2002), auraient davantage de temps à consacrer à la maturation du système reproducteur durant la pupaison plutôt qu'en période de pré-oviposition. Des neuf critères établis pour étudier la ponte, un seul ne répondait pas à la température. La durée d'un épisode de ponte semble demeurer constante à 6,5 jours. Nous croyons que cette durée dépend de pressions des conditions environnementales, qui sont contrebalancées par les contraintes physiologiques que requiert l'activité de la ponte. Il serait intéressant de mesurer si cette durée est également stable dans un environnement où la température fluctue sans cesse.

Acceptation ou rejet des hypothèses et prédictions – Dynamique de ponte

En résumé, étant donné qu'un seul des neuf critères établis est différent entre les deux génotypes, nous rejetons l'hypothèse de départ. Les désavantages du

génotype tardif, occasionnés par une période d'émergence beaucoup plus longue comparativement aux hâtifs, ne semblent pas être contrebalancés par un avantage au moment de la ponte. Ces résultats justifient l'utilisation d'un seul et même patron de ponte dans un modèle bioclimatique pour catégoriser la ponte chez les deux génotypes.

Discussions et perspectives générales

Ces nouvelles informations recueillies serviront d'éléments de base à l'élaboration d'un nouveau modèle bioclimatique de simulation de la dynamique des ravageurs. Les humidités et températures critiques qui influencent les œufs et les larves pourront être incorporées dans le modèle. Les particularités du cycle de ponte, ainsi que l'influence de la température sur celles-ci, pourront également être ajoutées. Par exemple, la durée d'un épisode de ponte sera fixée à 6,5 jours, peu importe la température environnante, tandis que la longévité ou la période de pré-oviposition de la femelle fluctueront. L'impact des changements et de la variabilité climatiques pourra être étudié, comme par exemple en estimant l'effet d'une simulation d'une hausse de température sur la survie des mouches. On pourra également étudier l'influence de la température sur plusieurs aspects de la dynamique de ponte. De plus, étant donné qu'il existe une différence entre les génotypes qu'au moment de la pupaison, il sera plus facile de déterminer quel génotype sera avantageux selon les conditions climatiques observées durant la saison de croissance d'une culture hôte. Finalement, le modèle sera complété à l'aide des

informations disponibles dans la littérature par les équipes de recherche actuelles, comme le temps développement de chacun des stades selon la température, les captures d'adultes durant plusieurs saisons ainsi que l'impact du vent sur la ponte.

Références

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions Automatic Control 19: 716–723.
- Baumann, R., Schubert, R., Heitland, W., Auger-Rozenberg, M.A., Faivre-Rimpant, P. et G. Müller-Starck. 2003. Genetic diversity within and among populations of *Diprion pini* (Hym., Diprionidae) determined by random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction of haploid males. Journal of Applied Entomology 127: 258-264.
- Baur, R., Košťál, V. et E. Städler. 1996. Root damage by conspecific larvae induces preoviposition in cabbage root flies. Entomologia Experimentalis et Applicata 80: 224-227.
- Beaudoin, L., Allais, J.P. et C. Guéri. 1997. Enzymatic polymorphism in natural populations of the sawfly *Diprion pini* L (Hymenoptera: Diprionidae). Annales des Sciences Forestières de France 54: 505-512.
- Biron, D.G., Langlet, X., Boivin, G. et E. Brunel. 1998. Expression of early and late-emerging phenotypes in both diapausing and non-diapausing *Delia radicum* L. pupae. Entomologia Experimentalis et Applicata 87: 119-124.
- Biron, D.G., Brunel, E., Nénon, J.P., Coderre, D. et G. Boivin. 1999. Étude préliminaire du déterminisme génétique contrôlant l'expression de l'émergence bimodale de *Delia radicum* (Diptera : Anthomyiidae). Annales de la Société Entomologique de France 35 : 104-108.
- Biron, D.G., Coderre, D., Boivin, G., Brunel, E. et J.P. Nénon. 2002. Genetic variability and expression of phenological and morphological differences in

- population of *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae). The Canadian Entomologist 134: 311-327.
- Biron, D. G., E. Brunel, K. Tiilikkala, S. Hellqvist, et P. L. Dixon. 2003. Expression of a bimodal emergence pattern in diapausing and non-diapausing *Delia floralis*: a phenological survival strategy. Entomologia Experimentalis et Applicata 107: 163–166.
- Biron, D.G., Coderre, D., Fournet, S., Nénon, J.P., Le Lannic, J. et G. Boivin. 2005. Larval respiratory systems of two anthomyiid flies, *Delia radicum* and *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). The Canadian Entomologist 137: 163-168.
- Bligaard, J., Meadow, R., Nielson, O. et A. Percy-Smith. 1999. Evaluation of felt traps to estimate egg numbers of cabbage root fly, *Delia radicum*, and turnip root fly, *Delia floralis* in commercial crops. Entomologia Experimentalis et Applicata 90: 141-148.
- Bracken, G.K. 1988. Seasonal occurrence and infestation potential of cabbage maggot, *Delia radicum* (L.) (Diptera; Anthomyiidae), attacking rutabaga in Manitoba as determined by captures of females in water traps. The Canadian Entomologist 120: 609-614.
- Bressan-Nascimento, S. 2001. Emergence and pupal mortality factors of *Anastrepha obliqua* (Macq.) (Diptera: Tephritidae) along the fruiting season of the host *Spondias dulcis* L. Neotropical Entomology 30: 207-215.
- Broatch, J.S., Dosdall, L.M., Clayton, G.W., Harker, K.M. et R-C. Yang. 2006. Using degree-day and logistic models to predict emergence patterns and seasonal flights of the cabbage maggot and seed corn maggot (Diptera: Anthomyiidae) in canola. Environmental Entomology 35: 1166-1177.

- Brockmann, H. J. 2004. Variable life-history and emergence patterns of the pipe-organ mud-daubing wasp, *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 77: 503-527.
- Brown, V.K. et A.C. Gange. 1990. Insect herbivory below ground. *Advances in Ecological Research* 20: 1-58.
- Calcote, V.R. et D.E. Hyder. 1979. Occurrence of a bimodal emergence pattern in the hickory shuckworm. *Journal of Economic Entomology* 72: 701-702.
- Chapman, R.F. 1969. *The insects – structure and function*. American Elsevier Publishing Company, inc. New York, 819p.
- Chen, M. et H. Scherm. 2007. Moisture effects on development and survival of the *Plum curculio* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal Entomological Science* 42: 207-216.
- Chen, M. et A. Shelton. 2007. Impact of soil type, moisture and depth on swede midge (Diptera: Cecidomyiidae) pupation and emergence. *Environmental Entomology* 36: 1349-1355.
- Coaker, T.H. et D.H. Wright. 1963. The influence of temperature on the emergence of the cabbage root fly *Erioischia brassicae* (Bouché) from overwintering pupae. *Annals of Applied Biology* 52: 337-343.
- Collier, R.H. et S. Finch. 1983. Effects of intensity and duration of low temperatures in regulating diapause development of the cabbage root fly (*Delia radicum*). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 34: 193-200.

- Collier, R.H. et S. Finch. 1985. Accumulated temperatures for predicting the time of emergence in the spring of the cabbage root fly, *Delia radicum* (L.) (Diptera: Anthomyiidae). *Bulletin of Entomological Research* 75: 395-404.
- Collier, R.H., Finch, S. et K. Phelps. 1991a. A simulation model for forecasting the timing of attacks of *Delia radicum* on cruciferous crops. *Bulletin OEPP/EPPO* 21: 419-424.
- Collier, R.H., Finch, S., Phelps, K. et A.R. Thompson. 1991b. Possible impact of global warming on cabbage root fly (*Delia radicum*) activity in UK. *Annals of Applied Biology* 118: 261-271.
- Costa-Lima, T.C., Geremias, L.D. et J.R.P. Parra. 2010. Reproductive activity and survivorship of *Liriomyza sativae* (Diptera: Agromyzidae) at different temperatures and relative humidity levels. *Environmental Entomology* 39: 195-201.
- Danks, H.V. 2006. Insects adaptations to cold and changing environments. *The Canadian Entomologist* 138: 1-23.
- De Jong, R. et E. Städler. 2001. Complex host marking in the cabbage root fly. *Chemoecology* 11: 85-88.
- DesJarlais, C., Allard, M., Bélanger, D., Blondlot, A., Bouffard, A., Bourque, A., Chaumont, D., Gosselin, P., Houle, D., Larrivée, C., Lease, N., Pham, A.T., Roy, R., Savard, J.P., Turcotte, R. et C. Villeneuve. 2010. *Savoir s'adapter aux changements climatiques*. Ouranos. Montréal. 128pp.
- De Stasio, B.T. et N.G. Hairston. 1992. Environmental variability and the persistence of multiple emergence strategies. *Bulletin of Mathematic Biology* 54: 313-334.

- Dixon, P.L., West, R.J., McRae, K.B. et D. Spaner. 2002. Suitability of felt traps to monitor oviposition by cabbage maggot (Diptera: Anthomyiidae). *The Canadian Entomologist* 134: 205-214.
- Dosdall, L.M., M.J. Herbut, et N.T. Cowle. 1994. Susceptibilities of species and cultivars of canola and mustard to infestation by root maggots (*Delia* spp.) (Diptera: Anthomyiidae). *The Canadian Entomologist* 126: 251-260.
- Doucet, R. 2001. La science agricole: climat, sols et productions végétales du Québec. Éditions Berger. 699p.
- Eckenrode, C.J. et R.K. Chapman. 1972. Observations on cabbage maggot activity under field conditions. *Annals of the Entomological Society of America* 65: 151-156.
- Faraji, F., Jansen, A. et M.W. Sabelis. 2002. The benefits of clustering eggs: the role of egg predation and larval cannibalism in a predatory mite. *Oecologia* 131: 20-26.
- Finch, S. et T.H. Coaker. 1968. A method for the continuous rearing of the cabbage root fly *Erioischia brassicae* (Bch.) and some observations on its biology. *Bulletin of Entomological Research* 58: 619-627.
- Finch, S. 1989. Ecological considerations in the management of *Delia* pest species in vegetable crops. *Annual Review of Entomology* 34: 117-137.
- Fournet, S., Astier, N., Cortesero, A.M. et D.G. Biron. 2004. Influence of bimodal strategy of a Dipterian host on life-history traits of its main parasitoids. *Ecological Entomology* 29: 685-691.

- Gefen, E., Marlon, A.J. et A.G. Gibbs. 2006. Selection for desiccation resistance in adult *Drosophila melanogaster* affects larval development and metabolite accumulation. *Journal of Experimental Biology* 209: 3293-3300.
- Gibson, A. et R.C. Treherne. 1916. The cabbage maggot and its control in Canada, with notes on the imported onion maggot and the seed-corn maggot. Dominion of Canada Department Agriculture Bulletin 12: 1-58.
- Gillott, C. 2005. Entomology. Third Edition. Springer. Netherlands. 831p.
- Gouinguéné, S.P.D., Poiger, T. et E. Städler. 2006. Eggs of cabbage root fly stimulate conspecific oviposition: Evaluation of the activity and determination of an egg-associated compound. *Chemoecology* 16: 107-113.
- Goulson, D. 1993. The evolutionary significance of bimodal emergence in the butterfly, *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 127-139.
- Griffiths, G.C.D. 1991. Anthomyiidae. In: G.C.D. Griffiths (ed), *Flies of the Nearctic Region: Vol. VIII, Pt 2: 955-1005.*
- Gullan, P.J. et P.S. Cranston. 2005. *The insects: an outline of entomology*. Third edition. Blackweel Publishing Ltd. United Kingdom. 505p.
- Guttierrez, A.P., Ponti, L., d'Oultremont, T. et C.K. Ellis. 2008. Climate change effects on poikilotherm tritrophic interactions. *Climatic Change* 87: S167-S192.
- Havukkala, I. et M. Virtanen. 1984. Oviposition of single females of the cabbage root flies *Delia radicum* and *D. floralis* (Diptera, Anthomyiidae) in the laboratory. *Annales Entomologici Fennici* 50: 81-84.

Hoback, W.W. et D.W. Stanley. 2001. Insects in hypoxia. *Journal of Insect Physiology* 47: 533-542.

INRA^a. Institut national de recherche agronomique. *Delia radicum* (L.). Adulte sur chou. <http://www.inra.fr/hyppz/IMAGES/7031590.jpg> [Consultation: 14 octobre 2010].

INRA^b. Institut national de recherche agronomique. *Delia radicum* (L.). Pupa dans le sol. <http://www.inra.fr/hyppz/IMAGES/7031593.jpg> [Consultation: 14 octobre 2010].

INRA^c. Institut national de recherche agronomique. *Delia radicum* (L.). <http://www.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3delrad.htm> [Consultation: 28 septembre 2010].

Johnsen, S., Gutierrez, A.P. et J. Jorgensen. 1997. Overwintering in the cabbage root fly *Delia radicum*: a dynamic model of temperature-dependant dormancy and post-dormancy development. *Journal of Applied Ecology* 34: 21-28.

Johnson, S.N., Gregory, P.J., McNicol, J.W., Oodally, Y., Zhang, X. et P.J. Murray. 2010. Effects of soil conditions and drought on egg hatching and larval survival of the clover root weevil (*Sitona lepidus*). *Applied Soil Ecology* 44: 75-79.

Jones, O.T. 1979. The responses of carrot fly larvae, *Psila rosae*, to components of their physical environment. *Ecological Entomology* 4: 327-334.

- Joseph, R.M., Devineni, A.V., King, I. F.G. et U. Heberlein. 2009. Oviposition preference for and positional avoidance of acetic acid provide a model for competing behavioral drives in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 27: 11352-11357.
- Jyoti, J.L., Shelton, A.M. et J. Barnard. 2003. Evaluation of degree-day and julian-day logistic models in predicting cabbage maggot (Diptera : Anthomyiidae) emergence and flight in upstate New York. *Journal of Entomological Science* 38: 525-532.
- Keilin, D. 1944. Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera. *Parasitology* 36: 1–66.
- Kilmer, V.J. 1982. *Handbook of soils and climate in agriculture*. Second Edition. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA. 445p.
- Kim, D.S. et J.H. Lee. 2010. A population model for the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae), in a Korean orchard system. *Ecological Modelling* 221: 268-280.
- Klute, A. 1986. *Methods of soil analysis. Part 1: Physical and Mineralogical Methods*. Second Edition. American Society of Agronomy, Inc. Soil Science Society of America, Inc. Publisher. Madison, Wisconsin, USA. 1188p.
- Koštál, V. 1993. Oogenesis and oviposition in cabbage root fly, *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae), influenced by food quality, mating and host plant availability. *European Journal of Entomology* 90: 137-147.
- Koštál, V., Baur, R. et E. Städler. 2000. Exploration and assessment of the oviposition substrate by the cabbage root fly *Delia radicum* (Diptera : Anthomyiidae). *European Journal of Entomology* 97: 33-40.

- Matthewman, W.G. et D.G. Harcourt. 1972. Phenology of egg-laying of the cabbage maggot, *Hylemya brassicae* (Bouché) on early cabbage in eastern Ontario. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 102: 28-35.
- Maynard Smith, J. 1958. The effects of temperature and of egg-laying on the longevity of *Drosophila subobscura*. *Journal of Experimental Biology* 35: 832-842.
- McDonald, R.S. et J.H. Borden. 1995. The relationship of age and ovarian development to mating of *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Physiological Entomology* 20: 155-163.
- McDonal, R.S. et J.H. Borden. 1996. Dietary constraints on sexual activity, mating success, and survivorship of male *Delia antiqua*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 81: 243-250.
- Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et des Affaires rurales de l'Ontario. Mouche du chou (œuf et larve) <http://www.omafra.gov.on.ca/IPM/french/brassicac/insects/cabbage-maggot.html> [Consultation: 25 novembre 2009]
- Murkerji M.K. et D.G. Harcourt. 1970. Spatial pattern of the immature stages of *Hylemya Brassicae* on cabbage. *The Canadian Entomologist* 102: 1217-1222.
- Neveu, N., Langlet, X., Brunel, E., Lahmer, M., Boivin, G., Allo, M.R. et J.P. Néon. 1997. The fine structure of the egg shells of the cabbage maggot, *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae), and its relation with developmental conditions and oviposition site. *The Canadian Journal of Zoology* 75: 535-541.

- Notter-Hausmann, C. et S. Dorn. 2010. Relationship between behavior and physiology in an invasive pest species: oviposition site selection and temperature-dependent development of the oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental entomology* 39: 561-569.
- Otto, M. et M. Hommes (2000) Development of a simulation model for the population dynamics of the onion fly *Delia antiqua* in Germany. *Bulletin OEPP/EPPO* 30: 115-119.
- Régnière, J., Rabb, R.L. et R.E. Stinner. 1981a. *Popillia japonica*: Simulation of temperature-dependent development of the immatures, and prediction of adult emergence. *Environmental Ecology* 10: 290-296.
- Régnière, J., Rabb, R.L. et R.E. Stinner. 1981b. *Popillia japonica* : Effect of soil moisture and texture on survival and development of eggs and first instar grubs. *Environmental Ecology* 10: 654-660.
- Richard, C. et G. Boivin. 1994. Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada. La société Canadienne de Phytopathologie et la Société d'entomologie du Canada. Canada. 590p.
- Ritchot, C. 1969. Les larves des racines, *Hylemya* spp. (Diptères : Muscides), ennemies des cultures de crucifères au Québec. I. Notes bibliographiques. *Annales de la société entomologique du Québec* 14: 29-41.
- Roitberg, B.D., Boivin, G. et L.E.M. Vet. 2001. Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. *The Canadian Entomology* 133: 429-238.
- Royer, L., Bélair, G., Boivin, G. et Y. Fournier. 1996. Attractiveness of cabbage maggot (Diptera : Anthomyiidae) to entomopathogenic steinernematid nematodes. *Journal of Economic Entomology* 89: 614-620.

- Simelane, D.O. 2007. Influence of soil texture, moisture, and surface cracks on the performance of a root-feeding flea beetle, *Longitarsus bethae* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent for *Lantana camara* (Verbenaceae). *Environmental Ecology* 36: 512-517.
- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Compagny, New York. 859p.
- Söndgerath, D. et W. Müller-Pietralla. 1996. A model for the development of the cabbage root fly (*Delia radicum* L.) based on the extended Leslie model. *Ecological Modelling* 91: 67-76.
- Spencer, J.L. et J.R. Miller. 2002. Lifetime ovipositional patterns of mated and virgin onion flies, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Insect Physiology* 48: 171-180.
- Stehr, F.W. 1991. *Immature insects. Volume 2*. Kendall-Hunt Publishing company. Dubuque, Iowa, USA. 975p.
- Swales, G.E. 1956. Ecology of the cabbage root maggot *Hylemya brassicae* (Bouché), in southern Alberta. Thesis Ph.D.. Iowa State University. 59p.
- Swales, G.E. 1963. Effects of temperature on hatching and on longevity of starved first-instar larvae of *Hylemya brassicae* (Bouché) (Diptera: Anthomyiidae). *The Canadian Entomologist* 95: 878-881.
- Tanaka, K. 1999. Quantitative genetic analysis of biotypes of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: heritability of virulence to resistant rice varieties. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90: 279-287.

- Tanaka, K. et Y. Watari. 2003. Adult eclosion timing of the onion fly, *Delia antiqua*, in response to daily cycles of temperature at different soil depths. *Naturwissenschaften* 90: 76-79.
- Traynier, R.M.M. 1967. Stimulation of oviposition by the cabbage root fly *Erioischia brassicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 10: 401-412.
- Turnock, W.J., T.H. Jones et P.M. Reader. 1985. Effects of cold stress during diapause on the survival and development of *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) in England. *Oecologia* 67: 506-510.
- Turnock, W.J. et G. Boivin. 1997. Inter- and intra-population differences in the effects of temperature on postdiapause development of *Delia radicum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84: 255-265.
- Vincent, C. et R.K. Stewart. 1981. Évaluation de deux types de pièges pour le dépistage des adultes de la mouche du chou, *Hylemya (Delia) brassicae* (Wiedemann) (Diptera : Anthomyiidae). *Annales de la société entomologique du Québec* 26: 41-50.
- Villani, M.G. et R.J. Wright. 1990. Environmental influences on soil macroarthropod behavior in agricultural systems. *Annual Review of Entomology* 35: 249-269.
- Weston, P.A., Keller, J.E. et J.R. Miller. 1992. Ovipositional stimulus deprivation and its effect on lifetime fecundity of *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae). *Environmental Entomology* 21: 560-565.
- Whistlecraft, J.W., Toman, J.H. et C.R. Harris. 1985. *Delia radicum*. In: P Singh, RR Moore (EDS), *Handbook of insect rearing*. Volume 2. Amsterdam : Elsevier Science Publishers. 488p.

- Yamashita, K.I., Takabayashi, J. et K. Miura. 2010. Temperature and photoperiodic effects on induction and termination of diapause in female *Leptocorisa chinensis* (Hemiptera: Alydidae). *Annals of the Entomological Society of America* 103: 366-370.
- Yan, W. et L.A. Hunt. 1999. An equation for modelling the temperature response of plant using only the cardinal temperatures. *Annals of Botany* 84: 607-614.
- Zangerl, A.R. et R.A. Bazzaz. 1984. Niche partitioning two phosphoglucoisomerase genotypes in *Amaranthus retroflexus*. *Ecology* 65: 218-222.
- Zhang, X., Johnson, S.N., Gregory, P.J., Crawford, J.W., Young, I.M., Murray, P.J. et S.C. Jarvis. 2006. Modelling the movement and survival of the root-feeding clover weevil, *Sitona lepidus*, in the root-zone of white clover. *Ecological Modelling* 190: 133–146.