
Étude de l'influence du miellat du puceron *Aphis fabae* sur le comportement du syrphe prédateur *Episyrphus balteatus*

Auteur : Navarrete Mier, Micaela Casandra

Promoteur(s) : Francis, Frédéric

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master de spécialisation en production intégrée et préservation des ressources naturelles en milieu urbain et péri-urbain

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/16095>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**Étude de l'influence du miellat du puceron *Aphis fabae* sur
le comportement du syrphe prédateur *Episyrphus balteatus***

Micaela Navarrete-Mier

**Travail de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Master de spécialisation en production intégrée et préservation des ressources
naturelles en milieu urbain et péri-urbain**

Année académique 2021-2022

Promoteur : Professeur F. Francis

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre du personnel(s) enseignant de GxABT

**Étude de l'influence du miellat du puceron *Aphis fabae* sur
le comportement du syrphe prédateur *Episyrphus balteatus***

Micaela Navarrete-Mier

**Travail de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Master de spécialisation en production intégrée et préservation des ressources
naturelles en milieu urbain et péri-urbain**

Année académique 2021-2022

Promoteur : Professeur F. Francis

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Professeur F. Francis, pour m'avoir permis de travailler au sein du laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive à Gembloux Agro-Bio Tech et pour tous ses conseils, relectures et encouragements.

Je tiens à remercier Lallie Glacet pour toute leur guidance, collaboration et patience.

Je remercie l' Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur ARES et son programme de bourses qui m'a permis de suivre cette formation de Master.

Je suis très reconnaissante à tout le personnel du laboratoire, spécialement à Ibtissem Ben Fehki, Hillary Fischer, Didier Conoir, Frédéric Dresen, Emilie Bera, Joachim Carpentier pour votre soutien, conseils, collaboration et bonne humeur.

Merci aux copains du Master et du labo pour les bons moments partagés.

Un énorme merci à mes parents Poli et Kléber et mon frère Francisco pour être toujours avec moi malgré la distance et pour votre soutien inconditionnel. Gracias por tanto.

Finalement, merci à ma famille et mes amis en Équateur et en Belgique pour être toujours là quand j'avais besoin.

Résumé

L'utilisation intensive des produits phytopharmaceutiques, entraîne des effets négatifs sur l'environnement et la santé humaine. En conséquence, il s'avère important d'utiliser des approches alternatives comme la lutte biologique ou la lutte intégrée. Pour ce faire, il est nécessaire de maîtriser des aspects liés à la biologie, le comportement et les relations tritrophiques ravageurs-plante-parasite/prédateurs. Actuellement, des études se concentrent sur le miellat de puceron comme levier efficace dans la lutte contre ces ravageurs. Il est étudié pour son rôle de kairomone, agissant sur l'attraction des insectes auxiliaires et stimulant des comportements comme recherche et ponte notamment du syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus*.

Le présent travail s'inscrit dans cette continuité et s'attèle à étudier l'influence du miellat du puceron noir de la fève *A. fabae* sur le comportement du syrphe prédateur *E. balteatus*. A cette fin, des expériences en tunnel de vol ont été conduites pour évaluer l'influence du vieillissement miellat du puceron *A. fabae* sur l'attraction et l'induction de la ponte chez le syrphe *E. balteatus*. Afin d'en étudier l'effet sur les larves du prédateur, des tests de comportement en arènes ont également été menés. En tunnel de vol, il n'y a pas eu de différences significatives entre les différents vieillissements du miellat sur l'attraction des syrphes. Par rapport à l'induction de la ponte, le miellat vieilli pendant 72h a induit le plus haut taux d'oviposition.

Dans les tests en arènes, les combinaisons de miellats de 24-48h, 48h-72h, 48h-96h et 72h-96h ont présenté des différences significatives en termes d'attraction. C'est le miellat frais (24h) qui présente la plus grande attraction des larves du *E. balteatus*.

Ces résultats ont permis d'avancer sur la piste du miellat en tant qu'outils de lutte biologique et vont permettre d'affiner les recherches futures.

Mots clés:

Miellat, puceron, *Aphis fabae*, *Episyrphus balteatus*, comportement, attraction, oviposition

Abstract

The intensive use of pesticides has negative effects on the environment and human health. Consequently, it is important to use alternative approaches such as biological control or integrated pest management. To that end, it is necessary to master aspects related to biology, behavior and tritrophic relationships between pests-plants-parasites/predators. Currently, studies focus on aphid honeydew as an effective lever in the fight against these pests. Honeydew is studied for its role as a kairomone, acting on the attraction of auxiliary insects and stimulating behaviors such as searching and egg-laying, in particular of the hoverfly *Episyrphus balteatus*.

The present work is part of this continuity and sets out to study the influence of the honeydew of the black bean aphid *A. fabae* on the behavior of the predatory hoverfly *E. balteatus*. To this end, wind tunnel experiments were conducted to assess the influence of honeydew aging of the aphid *A. fabae* on the attraction and induction of egg-laying in the hoverfly *E. balteatus*. In order to study the effect on the larvae of the predator, behavior tests in arenas were also carried out. In the wind tunnel, there were no significant differences between the different aging of honeydew on the attraction of hoverflies. Compared to spawning induction, honeydew aged for 72 h induced the highest rate of oviposition.

In arena tests, honeydew combinations of 24-48h, 48h-72h, 48h-96h, and 72h-96h showed significant differences in attraction. It is the fresh honeydew (24h) that presents the greatest attraction to *E. balteatus* larvae.

These results have made it possible to advance on the perspective of honeydew as biological control tools and will make it possible to refine future research.

Keywords:

Honeydew, *Aphis fabae*, *Episyrphus balteatus*, behaviour, attraction, oviposition

Table des matières

Remerciments	I
Résumé.....	II
Abstract.....	III
Liste de figures.....	VI
Liste des tableaux.....	VIII
Liste des abréviations.....	IX
1. Introduction.....	1
2. Partie bibliographique.....	3
2.1 Relations tritrophiques : plante-puceron-prédateur.....	3
2.1.1 Généralités	3
2.2 Les plantes.....	6
2.2.1 La fève	6
2.3 Les pucerons.....	8
2.3.1 Généralités et distribution	8
2.3.2 Morphologie.....	8
2.3.3 Comportement alimentaire.....	10
2.3.4 Le miellat	11
2.3.4.1 Généralités	11
2.3.4.2 Composition.....	12
2.3.5 Microbiote associée aux pucerons	16
2.3.5.1 Bactéries endosymbiotiques de pucerons	16
2.3.5.2 Bactéries associées au miellat.....	17
2.3.6 Moyens de lutte contre les puceron	18
2.3.7 Le modèle aphidien : <i>Aphis fabae</i>	20
2.3.7.1 Généralités et distribution.....	20
2.3.7.2 Taxonomie	22
2.3.7.3 Biologie	22
2.3.7.4 Le miellat chez <i>Aphis fabae</i>	23
2.4 Les prédateurs	24
2.4.1 Généralités	24
2.4.2 Le modèle de prédateur aphidien : le syrpe ceinturé <i>Episyrphus balteatus</i>	25
2.4.2.1 Généralités et distribution.....	25
2.4.2.2 Taxonomie	26
2.4.2.3 Morphologie	26

2.4.2.4	Biologie	27
2.5	Motivation et hypothèse de recherche.....	29
3.	Objectifs.....	30
4.	Matériels et méthodes	31
4.1	Description du laboratoire.....	31
4.2	Gestion des plantes.....	31
4.2.1	Culture de fève.....	31
4.3	Gestion des élevages	31
4.3.1	Élevages des pucerons	31
4.3.2	Récolte du miellat du puceron noir de la fève	32
4.3.3	Élevages de syrphe ceinturé.....	33
4.4	Protocoles expérimentaux des tests de comportement.....	34
4.4.1	Test de comportement en tunnel de vol	34
4.4.2	Test de comportement en arènes.....	35
4.5	Analyses statistiques	37
4.5.1	Test de comportement en tunnel de vol	37
4.5.2	Test de comportement en arènes.....	38
5.	Résultats.....	39
5.1	Test de comportement en tunnel de vol	39
5.1.1	Évaluation de l'effet du vieillissement du miellat du puceron <i>Aphis fabae</i> sur l'attraction des femelles d' <i>Episyrphus balteatus</i>	39
5.1.2	Évaluation de l'effet du vieillissement du miellat du puceron <i>Aphis fabae</i> sur l'induction de la ponte chez le syrphe <i>Episyrphus balteatus</i>	41
5.2	Test de comportement en arènes	42
5.2.1	Influence du temps de vieillissement du miellat du puceron <i>Aphis fabae</i> sur l'attraction des larves de <i>Episyrphus balteatus</i>	42
6.	Discussion.....	44
6.1	Test de comportement en tunnel de vol	44
6.2	Test de comportement en arènes	46
7.	Conclusions.....	48
8.	Références bibliographiques.....	49
9.	Annexes.....	55
9.1	Annexe 1 : Gestion des élevages et dispositifs expérimentaux.....	55
9.2	Annexe 2: Analyses statistiques.....	60

Liste de figures

Figure 1. Diversité et actions des substances sémiocchimiques	4
Figure 2. Exemple de relations tritrophiques entre le syrphe <i>Episyrphus balteatus</i> , les pucerons <i>Acyrtosiphon pisum</i> et <i>Aphis fabae</i> et les plantes <i>Vicia faba</i> , <i>Camelina sativa</i> et <i>Fagopyrum esculentum</i>	6
Figure 3. Illustration de la fève <i>Vicia faba</i>	7
Figure 4. Schéma de la morphologie d'un puceron adulte aptère	9
Figure 5. Schéma de la morphologie d'un puceron adulte ailé	9
Figure 6. Représentation schématique du système alimentaire du puceron	10
Figure 7. Diversité et abondance relative des hydrates de carbone de miellats de différentes combinaisons d'espèces aphidiennes et de plantes hôtes	13
Figure 8. Diversité et concentration en acides aminés dans le miellat de six espèces de pucerons	14
Figure 9. Principaux modes d'action du miellat à l'égard des insectes auxiliaires	15
Figure 10. Composés volatiles du miellat de puceron vert du pois <i>Acyrtosiphon pisum</i>	16
Figure 11. Impacts de neuf symbiotes secondaires ou facultatifs des pucerons	17
Figure 12. Le parasitoïde <i>Aphidius colemani</i> pondant dans le puceron vert du pêcher <i>Myzus persicae</i>	19
Figure 13. Nymphes et adulte d' <i>Aphis fabae</i>	20
Figure 14. Distribution d' <i>Aphis fabae</i>	21
Figure 15. Cycle de vie hétéroecique du puceron noir de la fève.	23
Figure 16. Diversité et abondances relatives des sucres identifiés dans le miellat de <i>Aphis fabae</i> sur différentes plantes hôtes	24
Figure 17. Distribution du syrphe ceinturé <i>Episyrphus balteatus</i>	25
Figure 18. Cycle de développement du syrphe ceinturé <i>Episyrphus balteatus</i>	26
Figure 19. Cycle de vie du syrphe ceinturé <i>Episyrphus balteatus</i>	28
Figure 20. Dispositif expérimental du test de comportement en tunnel de vol	35
Figure 21. Dispositif expérimental du test de comportement en arènes	37
Figure 22. Comparaison du nombre moyen de syrphes se posant sur les plants traités et témoins en fonction du temps d'observation	39
Figure 23. Présence de syrphes sur les plants traités et non traités en fonction du vieillissement du miellat	40
Figure 24. Évolution du nombre de syrphes posés sur les plants traités au miellat	41
Figure 25. Fécondité des syrphes sur les plantes en fonction du vieillissement du miellat	42
Figure 26. Réponses des larves selon les modalités présentées lors du test de choix en arènes	42
Figure 27. Répartition des larves sur les différentes solutions de miellat présentées lors du test de choix en arènes	43
Figure supplémentaire 1. Culture de <i>V. faba</i>	55
Figure supplémentaire 2. Élevage de puceron <i>A. fabae</i>	55
Figure supplémentaire 3. Élevage de puceron <i>A. Pisum</i>	55
Figure supplémentaire 4. Récolte du miellat de <i>A. fabae</i> pour les tests en tunnel de vol	56
Figure supplémentaire 5. Récolte du miellat de <i>A. fabae</i> pour les tests en arène	56

Figure supplémentaire 6. Élevage du syrpe <i>E. balteatus</i> en cage de vol.....	57
Figure supplémentaire 7. Réproduction du syrpe <i>E. balteatus</i>	57
Figure supplémentaire 8. Test de comportement en tunnel de vol	58
Figure supplémentaire 9. Syrpe <i>E. balteatus</i> sur plant de <i>V. faba</i> lors du test de tunnel de vol.....	58
Figure supplémentaire 10. Œufs du syrpe <i>E. balteatus</i> sur plant de <i>V. faba</i> après le test de tunnel de vol.....	59
Figure supplémentaire 11. Larves du syrpe <i>E. balteatus</i>	59
Figure supplémentaire 12. Test de comportement en arènes	59

Liste des tableaux

Tableau 1. Modalités de combinaisons de vieillissement de miellat en test de comportement en arènes.....	36
Tableau supplémentaire 1. Résultat du test Anova Chi ² de Wald (type II) réalisé sur le modèle linéaire généralisé mixte décrivant la répartition des syrphes en fonction du temps et traitements de miellat	60
Tableau supplémentaire 2. Résultat du test Anova décrivant la répartition des syrphes en fonction des traitement et plants traité au miellat et non traité	60
Tableau supplémentaire 3. Résultat des moyennes du modèle linéaire généralisé mixte en fonction du traitement et plant traité au miellat et non traité.....	60
Tableau supplémentaire 4. Moyennes et écart-type du nombre de syrphes présents sur le plant traité et sur le plant non traité en fonction des traitements et temps d'observation	61
Tableau supplémentaire 5. Résultat du modèle linéaire généralisé mixte représentant le nombre d'oeufs pondus en fonction des traitements	62
Tableau supplémentaire 6. Résultat du test Anova Chi ² de Wald (type II) réalisé sur le modèle linéaire généralisé mixte décrivant la répartition du nombre d'oeufs en fonction des traitements au miellat.....	62
Tableau supplémentaire 7. Moyennes et écart-types (sidak) du nombre d'oeufs pondus selon les traitements. ...	62
Tableau supplémentaire 8. Structuration des moyennes du nombre d'oeufs pondus en fonction des plants traités et non traités	63
Tableau supplémentaire 9. Structuration des moyennes du nombre d'oeufs pondus en fonction des comparaisons des traitements avec le témoin.....	63
Tableau supplémentaire 10. Résultat du Test de Chi ² pour les modalités de combinaison de vieillissement du miellat testés.....	64

Liste des abréviations

ArLV : virus de l'artichaut

BCMV : virus de la mosaïque commune du haricot

BICMV : virus de la mosaïque du niébé

BtMV : virus de la mosaïque de la betterave

BYV : virus de la jaunisse de la betterave

CMV : virus de la mosaïque du concombre

cm : centimètre

COVs : composés organiques volatils

DDT : dichlorodiphényltrichloroéthane

EBF : (E)- β -farnesene

FBNYV : virus de la jaunisse nécrotique de la fève

IPM : Integrated Pest Management

kg : kilogramme

LMR: limites maximales des résidus

mg : milligramme

mm : millimètre

PPP : produits phytopharmaceutiques

UFC : unité formatrice de colonie

μ l : microlitre

μ g : microgramme

μ mol : micromol

1. Introduction

À l'heure actuelle, la production agricole est confrontée à plusieurs défis, principalement celui de la production des denrées alimentaires suffisantes pour nourrir la population mondiale estimée à 9,7 milliards pour 2050 (ONU, 2015). C'est ainsi que l'agriculture fait recours à une utilisation intensive des intrants comme les engrais chimiques et les produits phytopharmaceutiques (PPP) comme les insecticides, fongicides et herbicides (UNEP, 2019).

D'après la FAO (2022) durant la dernière décennie, l'utilisation de pesticides a augmenté d'environ 50% par rapport à 1990. L'utilisation annuelle de pesticides est en moyenne de l'ordre de 1.58 kg par hectare de culture, 0.37 kg par personne et 0.79 kg par milliard de dollars internationaux de production agricole (FAO, 2022). Ces chiffres nous donnent une idée de l'ampleur de la problématique liée aux PPP due notamment aux impacts environnementaux et la santé humaine.

Les effets négatifs sur l'environnement sont liés au dérèglement des écosystèmes, à la pollution des sols et des ressources hydriques, à la bioaccumulation dans la chaîne trophique (Margni *et al.*, 2002), à la réduction de la biodiversité dont à la diminution des insectes auxiliaires (Cloyd, 2012). S'agissant de la santé humaine, les impacts sont dus à l'exposition aux pesticides. Par exemple, le dépassement des limites maximales des résidus (LMR) sur les denrées alimentaires (Hjorth *et al.*, 2011), des intoxications aiguës chez les agriculteurs (Boedeker *et al.*, 2020), ce qui peut amener des perturbations endocriniennes, troubles neuro-comportementaux et autres maladies (Lopes-Ferreira *et al.*, 2022).

En ce qui concerne les insecticides, ils ont un impact négatif sur les populations d'ennemis naturels et interviennent dans l'apparition de phénomènes de résistance (Elzen et Hardee, 2003). C'est le cas des pucerons, qui ont développé plusieurs mécanismes de résistance aux insecticides, par exemple, la résistance de *Aphis fabae* au chlorpyrifos due à l'action élevée des enzymes de détoxification (Khan Mirza *et al.*, 2020). En outre, plusieurs mécanismes développés par *Myzus persicae* comme la modification de l'acétylcholinestérase qui a entraîné des résistances aux

organophosphorés et carbamates (Moore *et al.*, 1994) ainsi que des mutations dans les canaux sodiques voltage-dépendants (VGSCs) qui sont les cibles des pyréthrinoides et des organochlorés (Eleftherianos *et al.*, 2008).

C'est pour ces raisons qu'il est nécessaire de mettre en place des stratégies de lutte intégrée (IPM, Integrated Pest Management) pour contrôler les ravageurs de cultures comme le puceron. La lutte intégrée s'appuie sur plusieurs approches, notamment l'utilisation des principes agronomiques, mécaniques, physiques et biologiques (Barzman *et al.*, 2015). Une approche IPM intègre le recours à la lutte biologique. La lutte biologique se base principalement sur l'introduction des ennemis naturels indigènes ou exotiques. Elle se base aussi sur des stratégies de gestion de l'habitat et du comportement pour favoriser l'accroissement des populations des insectes auxiliaires (Hance *et al.*, 2017). C'est le cas de l'utilisation des insectes prédateurs et parasitoïdes. Pour ce faire, est importante la connaissance des aspects comme la biologie, les interactions tritrophiques et les relations intraguildes impliquant ces organismes (Hance *et al.*, 2017).

À ce propos, le présent travail se base sur l'étude d'une substance produite par les pucerons: le miellat, qui antérieurement était considérée comme uniquement une substance résiduelle, un déchet (Fischer *et al.*, 2005). Actuellement, le miellat est étudié pour son rôle comme source alimentaire pour les insectes bénéfiques (Hogervorst *et al.*, 2007) et aussi pour son activité sémiachimique en tant que kairomone. C'est ainsi que le miellat intervient dans l'attraction des insectes auxiliaires comme c'est le cas notamment du syrpe ceinturé *Episyrphus balteatus* (Leroy *et al.*, 2009).

L'objectif du présent travail est donc d'étudier l'influence du miellat du puceron *A. fabae* sur le comportement du syrpe prédateur *E. balteatus*. Pour ce faire, des expériences en tunnel de vol et en arènes ont été mises en place.

2. Partie bibliographique

2.1 Relations tritrophiques : plante-puceron-prédateur

2.1.1 Généralités

Dans l'environnement, les relations tritrophiques entre plantes-insectes phytophages-insectes prédateurs/parasitoïdes reposent sur trois niveaux trophiques (Turlings *et al.*, 1990) (De Moraes *et al.*, 2000). Les plantes font partie du premier niveau, les insectes phytophages ou ravageurs constituent le deuxième niveau et le troisième niveau est composé par les insectes auxiliaires comme les prédateurs et parasitoïdes (Price *et al.*, 1980). Les interactions trophiques sont médiées par la morphologie, les substances chimiques émises et le comportement de chaque individu impliqué (Agrawal, 2000). L'analyse des interactions dans leur ensemble est indispensable pour comprendre n'importe quelle partie du système (Price *et al.*, 1980).

Les plantes émettent diverses molécules sémiochimiques tels que les composés organiques volatils (COVs) ou encore des métabolites secondaires. Ceux-ci peuvent être perçus par de nombreux acteurs du milieu comme d'autres plantes, des insectes auxiliaires et des insectes ravageurs (Leroy *et al.*, 2009).

L'acide jasmonique est une molécule signal produite par les plantes en vue de se défendre des attaques de ravageurs. Ce métabolite est considéré comme une toxine, un anti-appétant ainsi qu'un signal pour les insectes auxiliaires (Turlings *et al.*, 1990). En outre, les plantes émettent notamment des terpénoïdes comme moyen de défense contre les ravageurs. Certains de ces composants attirent des insectes auxiliaires. C'est le cas de la guêpe parasitoïde *Cotesia marginiventris* attirée par les terpénoïdes produits par les plantes de maïs attaqués par la noctuelle *Spodoptera exigua* (Turlings *et al.*, 1990).

Par ailleurs, les plantes possèdent d'autres mécanismes pour se défendre des ravageurs, notamment les pucerons dans le cadre de cette étude. C'est le cas des trichomes sur les feuilles qui constituent une barrière au mouvement des pucerons. L'espèce sauvage de tomate *Lycopersicon pennellii* présente une forte densité de trichomes qui empêchent le développement des colonies de pucerons (Guerrieri et Digilio, 2008). De plus, la présence de cire sur la plante peut également contribuer à la réduction de l'infestation des pucerons comme dans le cas du chou, *Brassica oleracea* (Nalam *et al.*, 2019).

Les insectes phytophages également produisent et reçoivent des sémiocimiques (Leroy *et al.*, 2009). Les signaux chimiques reçus permettent aux insectes de communiquer entre eux et de modifier leur comportement en réponse à ces stimuli olfactifs (Verheggen, 2008). En effet, ceux-ci peuvent induire chez les insectes l'attraction, la répulsion (Leroy *et al.*, 2009), ainsi que la sélection des sites pour l'alimentation, l'oviposition, la reproduction et l'agrégation (Verheggen, 2008).

Les sémiocimiques sont des substances qui sont impliquées dans les interactions entre organismes et se classifient en deux grands groupes (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**): les phéromones et les substances allélochimiques (Nordlund et Lewis, 1976). Les phéromones médient les interactions entre les individus de la même espèce, à savoir les réactions intraspécifiques (El-Shafie et Faleiro, 2017). La perception des phéromones peut déclencher une réponse comportementale immédiate (effet de libération) et peut également produire un ensemble de réponses physiologiques déclenchées par la perception initiale (effet d'amorce) (Wilson et Bossert, 1963) in (Nordlund et Lewis, 1976). Les phéromones incluent différents types d'actions comme des signaux d'alarme, de trace, d'attraction sexuelle et d'agrégation (Norin, 2007).

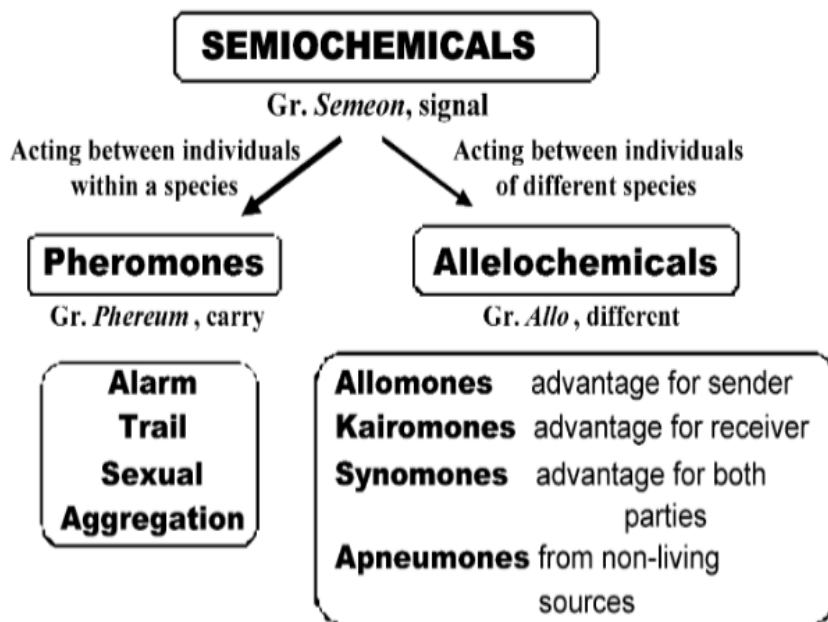


Figure 1. Diversité et actions des substances sémiocimiques (Norin,2007)

La principale phéromone d'alarme des pucerons est le sesquiterpène (E)- β -farnésène ou EBF (Pickett et Griffiths, 1980). Le (E)- β -farnésène est émis par des pucerons quand ils sont attaqués par des insectes prédateurs ou parasitoïdes. Ceci permet aux pucerons qui sont à proximité, de percevoir le signal et ainsi de se disperser et de fuir (Pickett *et al.*, 1992).

Les substances allélochimiques participent aux interactions entre espèces, donc aux réactions interspécifiques (El-Shafie et Faleiro, 2017; Norin, 2007). Ils sont répartis en trois catégories en fonction des bénéfices de l'interaction (Figure 2), soit pour l'organisme récepteur: les kairomones, soit pour l'organisme émetteur: les allomones ou si l'effet est bénéfique pour les deux organismes qui participent à l'interaction: les synomones. De plus, on retrouve les apneumones qui sont produites par un matériel non vivant au bénéfice d'un organisme récepteur et sont nocives pour un deuxième organisme trouvé sur le matériel non vivant (El-Shafie et Faleiro, 2017).

L'(E)- β -farnésène joue aussi un rôle de kairomone, principalement pour la localisation des colonies des pucerons par les ennemis naturels comme les syrphes, les coccinelles et les chrysopes (Verheggen, 2008). En effet, Francis *et al.*, (2004) a démontré l'attractivité de l'EBF émis par les pucerons *M. persicae* et *Acyrtosiphon pisum* sur la coccinelle *Adalia bipunctata*. La suite des travaux de Francis *et al.*, (2005) a permis d'identifier chez *A. pisum*, *A. fabae* et *Megoura viciae* l'EBF comme la molécule responsable de l'attraction des larves de syrphes prédateur *Episyrphus balteatus* sur plants de féverole.

Enfin, la compréhension des relations tritrophiques est indispensable pour optimiser les pratiques de gestion des ravageurs. De même, il est indispensable de focaliser les efforts de recherche sur leur adaptation à la production agricole (Price *et al.*, 1980).

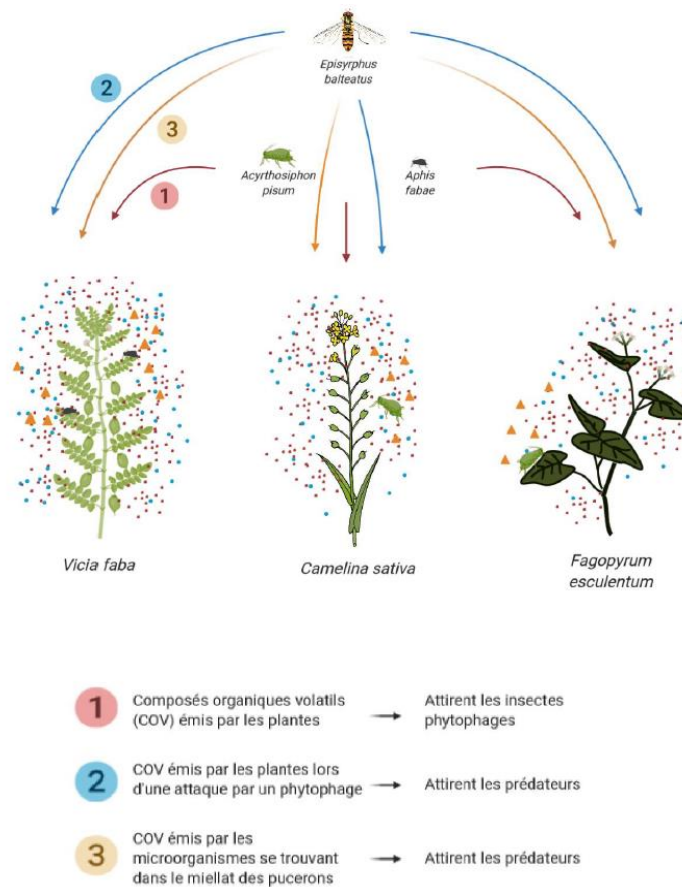


Figure 2. Exemple de relations tritrophiques entre le syrphe *Episyrphus balteatus*, les pucerons *Acyrtosiphon pisum* et *Aphis fabae* et les plantes *Vicia faba*, *Camelina sativa* et *Fagopyrum esculentum*

(Hulot,2020).

2.2 Les plantes

2.2.1 La fève

La fève (*Vicia faba major* L.,1753.) fait partie de la famille des fabacées ou légumineuses (Turpeau *et al.*, 2011). Son aire de distribution est mondiale, on la retrouve en Europe, dans les régions tempérées et subtropicales de l'Amérique du Nord, en Amérique du Sud, en Asie, en Afrique et en Océanie (Kirk, 2004).

Le cycle de culture est annuel. La culture se réalise seule ou en association avec des graminées, composant l'association céréale-légumineuse qui est essentielle pour la production de fourrage et de biomasse pour l'élevage et alimentation du bétail (Turpeau *et al.*, 2011). De plus, la fève est aussi utilisée comme engrais vert et culture de couverture pour le maintien de la fertilité des sols et pour la fixation de l'azote (Turpeau *et al.*, 2011).

La fève (Figure 3) est une plante aux tiges dressées et ramifiées. La taille varie principalement en fonction de la variété entre 90 - 130 cm en culture en plein champ (Etemadi *et al.*, 2019). Les fleurs sont groupées en grappes à l'aisselle des feuilles, avec 1 à 8 fleurs par grappe. Les gousses mesurent de 5 à 30 cm et contiennent entre 3 à 8 graines (Kirk, 2004).



Figure 3. Illustration de la fève *Vicia faba* (Kurt Stueber, 2007)

La fève est une plante soumise à la pression des ravageurs et principalement celle du puceron noir de la fève *Aphis fabae*. Des études ont montré une diminution significative du nombre de gousses par plante et du poids des graines en cas d'attaques aphidiennes (Shannag et Ababneh, 2007). Ceci induit une perte qui peut aller jusqu'à 50% du rendement total de la culture (Hansen *et al.*, 2008).

La fève est la plante modèle utilisée au sein du laboratoire d'entomologie évolutive et fonctionnelle au Gembloux Agro-Bio Tech depuis des années. La plante est utilisée pour la reproduction en masse des pucerons et la conduite des manipulations. La fève constitue la plante hôte principale du puceron noir de la fève *A. fabae* et du puceron vert du pois *A. pisum*. De plus, dans l'étude de Webster, (2009), il a été établi que les rapports des composés phytochimiques volatils émis par *V. faba* sont un moyen potentiel pour faciliter la reconnaissance des plantes hôtes par les insectes, ce qui facilite le développement des colonies de pucerons sur les plants de fève.

2.3 Les pucerons

2.3.1 Généralités et distribution

Les pucerons font partie de la super-famille des Aphidoidea. Ce sont des insectes qui ont une aire de distribution mondiale avec environ 4000 espèces identifiées (Pickett, Bruce and Glinwood, 2017). Néanmoins, ces insectes sont plus abondants dans les régions tempérées que dans les régions tropicales (Sullivan, 2005). D'après Blackman et Eastop, (2007), environ 450 espèces de pucerons colonisent les cultures vivrières et 18 espèces sont reconnues comme polyphages, c'est à dire que ces espèces ont la capacité de coloniser les plantes de différentes familles botaniques (Ferreris *et al.*, 2017).

Les pucerons sont considérés comme de redoutables ravageurs pour de nombreuses cultures (Blackman et Eastop, 2007) (Field *et al.*, 2017), notamment grâce à leur grande capacité de multiplication (Almohamad *et al.*, 2009). En effet, ils s'attaquent à de nombreuses cultures comme celles du melon (*Cucumis melo*), de la pastèque (*Citrullus vulgaris*), de la courgette (*Cucurbita pepo*, v. *oblonga*), du poivron (*Capsicum annuum*), de la tomate (*Solanum lycopersicum*), et du haricot (*Phaseolus vulgaris*) (Hermoso-De-Mendoza *et al.*, 2014).

2.3.2 Morphologie

Les pucerons sont de petite taille, d'environ de 1 à 10 mm avec un corps mou. La coloration et la forme sont variées et spécifiques de l'espèce (Singh et Singh, 2021). Le corps du puceron est divisé en trois segments : la tête, le thorax et l'abdomen (Figure 4 et Figure 5). La tête possède les organes sensoriels à savoir deux antennes pour l'exploration tactile et olfactive, deux yeux composés et le rostre situé sur la partie ventrale qui comporte deux styles mandibulaires permettant l'absorption de la sève des plantes (Singh et Singh, 2021 ; Piffaretti, 2012). Le thorax est divisé en mésothorax, métathorax et prothorax. Il est le point d'insertion des organes de locomotion, 3 paires de pattes et pour les pucerons ailés une paire d'ailes. Enfin, l'abdomen est divisé en segments. Le cinquième segment porte une paire de tubes pointant vers le haut et vers l'arrière appelés cornicules. Ceux-ci servent à émettre les sécrétions de défense ou phéromones d'alarme. En dessous du dernier segment abdominal se situe la cauda sur laquelle se trouve la plaque anale qui permet l'excrétion du miellat (Singh et Singh, 2021 ; Piffaretti, 2012).

Morphologie d'un puceron aptère

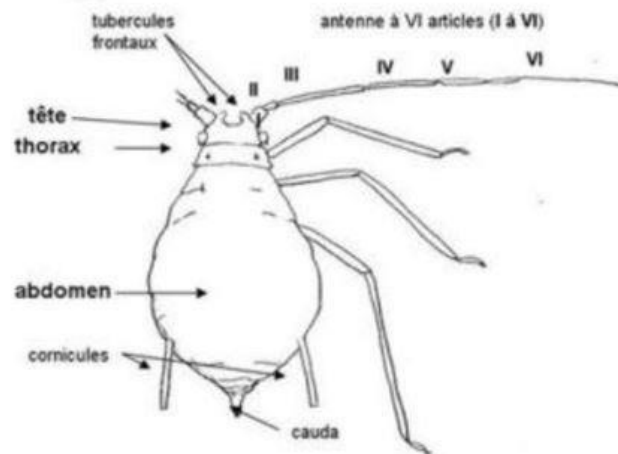


Figure 4. Schéma de la morphologie d'un puceron adulte aptère (INRAE,2018)

Morphologie d'un puceron ailé

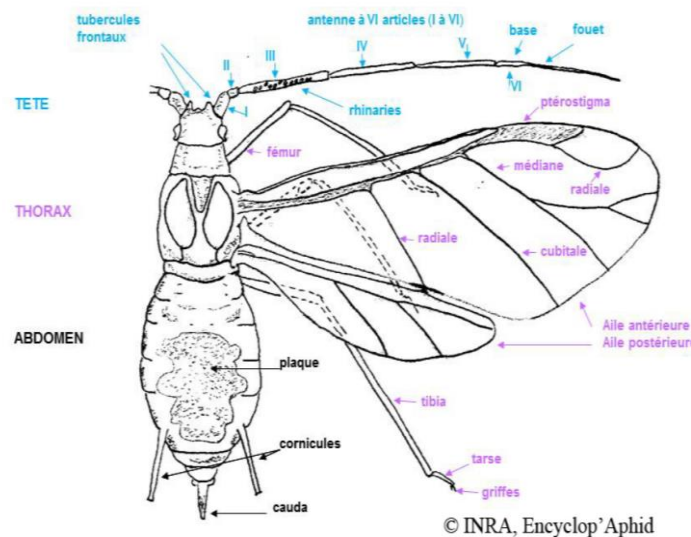


Figure 5. Schéma de la morphologie d'un puceron adulte ailé (INRAE,2018)

Les pucerons sont polymorphes, ce qui donne des individus morphologiquement différents mais génétiquement identiques. Ainsi, les différentes formes des pucerons leur permet de faire face aux changements environnementaux, aux saisons et aussi de se disperser ou de migrer facilement (Bell *et al.*, 2017 ; Field *et al.*, (2017) suivant qu'ils soient ailés ou aptères (Singh et Singh, 2021).

2.3.3 Comportement alimentaire

Les pucerons ont la capacité de coloniser les parties aériennes et sub-aériennes de la plante. On retrouve principalement des colonies sur la face inférieure des feuilles, sur les jeunes pousses et les pousses terminales tendres (Singh et Singh, 2021). Ils possèdent des pièces buccales de type piqueur-suceur (INRAE,2018) (Figure 6) qui leur permettent de se nourrir du phloème des plantes (Goggin *et al.*, 2017). Le puceron insère ses pièces buccales dans l'épiderme des cellules végétales et atteint ainsi le phloème (Guerrieri et Digilio, 2008). Après avoir percé la plante au moyen de deux stylets, il injecte la salive par le canal salivaire afin de dissoudre la sève, tandis que le canal alimentaire permet l'absorption de la sève dissoute (Hermoso-De-Mendoza *et al.*, 2014).

Ce comportement alimentaire cause des dégâts directs et indirects sur les plantes colonisées. Les dégâts directs sont des altérations morphologiques comme la production de gales qui résultent d'une prolifération anormale et d'une expansion des cellules des tissus vasculaires. Il y a également l'apparition de chloroses et de nécroses (Goggin *et al.*,2017). Finalement, l'activité de succion et le prélèvement de sève entraînent un manque de vigueur de la plante, une réduction de sa croissance qui peut aller jusqu'à la mort et la réduction significative du rendement à la récolte (Singh et Singh, 2021).

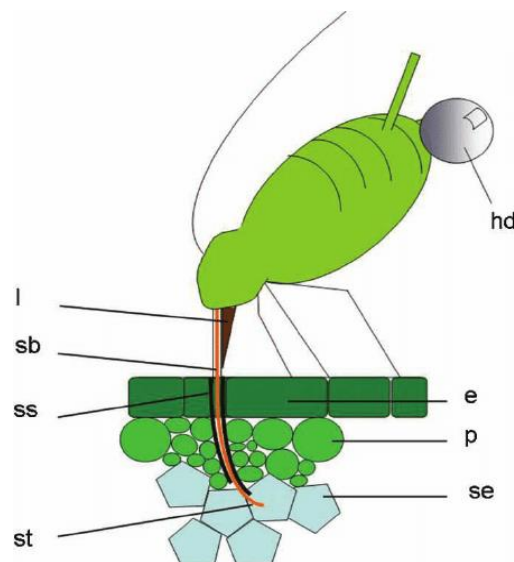


Figure 6. Représentation schématique du système alimentaire du puceron
Système alimentaire composé d'un labium modifié (l), qui prend la forme du rostre et possède une gaine de stylets (ss) composée de quatre stylets (deux stylets mandibulaires et deux stylets maxillaires) (sb). Ces stylets percent l'épiderme des cellules végétales pour atteindre le phloème et absorber la sève (se) à travers leur pointe qui est composée de deux canaux (st). Finalement, le liquide, le miellat, est excrété par le puceron, (hd) (Guerrieri et Digilio, 2008)

On observe également des dégâts indirects causés par les pucerons via le miellat, liquide sucré qu'ils excrètent. Le miellat recouvre les stomates ce qui cause des dérèglements des processus physiologiques comme la respiration cellulaire, la transpiration et la photosynthèse. Les perturbations de la photosynthèse sont à l'origine de la réduction du ralentissement de la croissance de la plante et du rendement à la récolte (Goggin *et al.*, 2017).

En outre, le miellat permet le développement de la fumagine, un champignon de couleur noirâtre (*Capnodium spp*) qui se développe sur les feuilles et entraîne également la réduction du taux photosynthétique, de la respiration et réduit la valeur commerciale des fruits ou légumes atteints (Singh et Singh, 2021).

Finalement, une autre conséquence indirecte de l'alimentation du puceron sur la plante est la transmission de virus pouvant entraîner d'importantes réductions des rendements des cultures (Field *et al.*, 2017).

2.3.4 Le miellat

2.3.4.1 Généralités

Le miellat est un liquide excrété sous forme de gouttelettes principalement par des insectes du sub-ordre Sternorrhyncha comme les pucerons (Wäckers, 2005), les aleurodes, les psylles ou les cochenilles (Gullan et Martin, 2009). Les pucerons se nourrissent du phloème des plantes, qui est normalement riche en sucres mais avec une faible teneur en acides aminés (Fischer *et al.*, 2005 ; Schillewaert *et al.*, 2017). Les hydrates de carbone qui sont consommés en excès sont transformés en oligosaccharides et excrétés dans le miellat. Ce mécanisme permet de réduire la pression osmotique de la sève consommée par le puceron. Dans le cas contraire, cela pourrait induire un dérèglement osmotique et la mort du puceron (Douglas, 2006).

Le miellat est produit constamment et la quantité produite varie en fonction de l'espèce. D'après Völkl *et al.*, (1999), le puceron rose de la tanaïs *Metopeurum fuscoviride* produit la plus grande quantité par unité de temps avec une quantité de 880 µg par puceron et par heure.

Le miellat était anciennement considéré uniquement comme un déchet du métabolisme (Fischer *et al.*, 2005). Néanmoins, les études conduites ces dernières années ont pu

établir le rôle du miellat non seulement comme une source alimentaire pour les insectes auxiliaires (Hogervorst *et al.*, 2007), mais aussi comme une kairomone permettant aux insectes parasitoïdes et prédateurs de localiser leurs proies et hôtes (Budenberg, 1990 ; Watanabe *et al.*, 2016).

En outre, le miellat intervient aussi dans le mutualisme entre les colonies de pucerons et les fourmis. Ces dernières recherchent le miellat comme source alimentaire (Schillewaert *et al.*, 2017 ; Fischer *et al.*, 2017) et protègent les pucerons de leurs ennemis naturels comme les coccinelles et guêpes parasitoïdes (Hogervorst *et al.*, 2007). Les fourmis empêchent également l'accumulation excessive de miellat qui pourrait entraver le développement normal des colonies de pucerons (Wäckers, 2005).

2.3.4.2 Composition

La composition du miellat peut varier en fonction de plusieurs facteurs:

- 1) la plante hôte (Hendrix et Leggett, 1992 ; Fischer et Shingleton, 2001 ; Karley *et al.*, 2002)
- 2) l'état nutritionnel de la plante hôte (Mittler, 1958), (Douglas, 1993)
- 3) l'espèce, le stade de développement, l'état parasitaire et l'âge du puceron (Hendrix et Leggett, 1992 ; Arakaki et Hattori, 1998 ; Fischer *et al.*, 2002 ; Sandström *et al.*, 2000)
- 4) la durée de l'infestation des pucerons (Faria *et al.*, 2008)
- 5) la présence de mutualisme avec les fourmis (Yao et Akimoto 2001, 2002 ; Way, 1963)
- 6) la présence d'endosymbiotes aphidiens (Wilkinson *et al.*, 1997)
- 7) l'état parasitaire du puceron (Cloutier, 1986)

Le miellat est principalement constitué de sucres, ceux-ci constituent 90 à 95% de la matière sèche du miellat (Leroy *et al.*, 2009). Le miellat est également d'acides aminés, de minéraux, de lipides et d'acides organiques (Way, 1963 ; Buckley, 1987).

La teneur en sucre du miellat reflète la composition du phloème des plantes et va varier suivant la relation entre l'espèce / la variété de plantes et l'espèce de puceron (van Neerbos *et al.*, 2020). En général, le miellat est composé de glucose, de fructose, de sucrose (Figure 7) et d'autres saccharides synthétisés par les pucerons par l'action des enzymes intestinaux la mélézitose, le raffinose et le tréhalose (Wäckers, 2005).

Une conséquence importante liée à la teneur en sucres est le phénomène de cristallisation du miellat. Ceci se produit suite à la petite taille des gouttelettes de miellat et à la cristallisation rapide des sucres comme la raffinose et la mélézitose. De ce fait,

le miellat est retrouvé sur les feuilles soit sous forme visqueuse ou cristallisée, ce qui peut entraver leur consommation par les insectes auxiliaires (Wäckers, 2000).

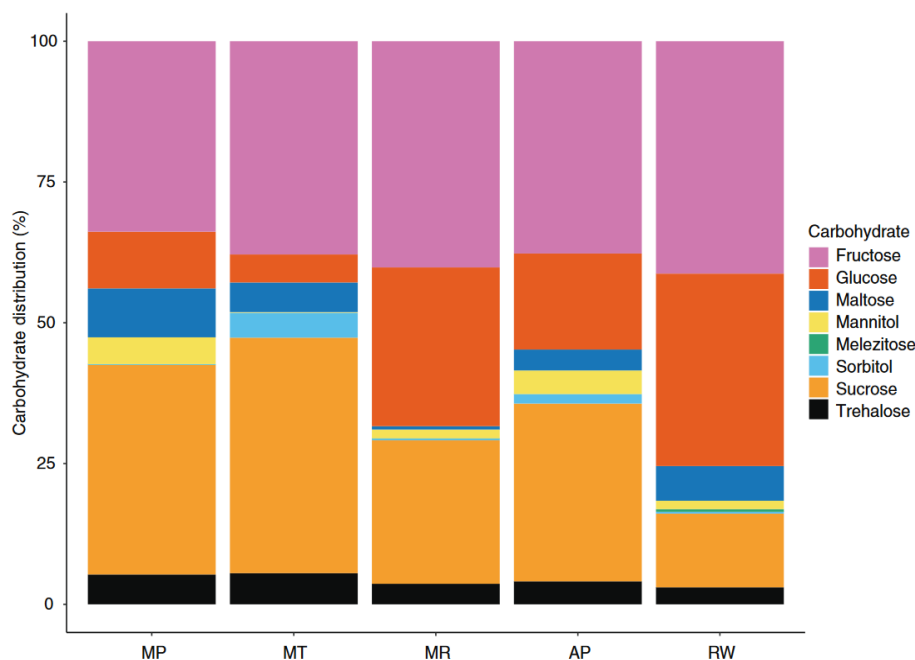


Figure 7. Diversité et abondance relative des hydrates de carbone de miellats de différentes combinaisons d'espèces aphidiennes et de plantes hôtes

Les pourcentages des hydrates de carbone ont été calculés par division du teneur moyen d'hydrates de carbone ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) par la quantité totale des hydrates de carbone collectés pour chaque type de miellat. Miellat produit par trois espèces de pucerons : le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* sur plantes de poivre (MP), de tabac (MT) et de radis (MR), le puceron strié de la digitale *Aulacorthum solani* sur poivre (AP) et le puceron bicolore des céréales *Rhopalosiphum padi* sur le blé (van Neerbos *et al.*, 2020).

Par ailleurs, les autres composants majoritaires du miellat sont les acides aminés. D'après un étude de (Woodring *et al.*, 2004), 18 acides aminés ont été identifiés dans le miellat de six espèces de pucerons (Figure 8). Les principaux acides aminés sont l'asparagine (Asn), la glutamine (Gln), le glutamate (Glu) et la sérine (Ser). L'asparagine et la glutamine représentent environ 40% des acides aminés totaux. De plus, les endosymbiotes qui seront décrits dans la suite de ce travail, transforment les acides aminés non essentiels en essentiels (Smith et Douglas, 1987) in (Leroy *et al.*, 2011).

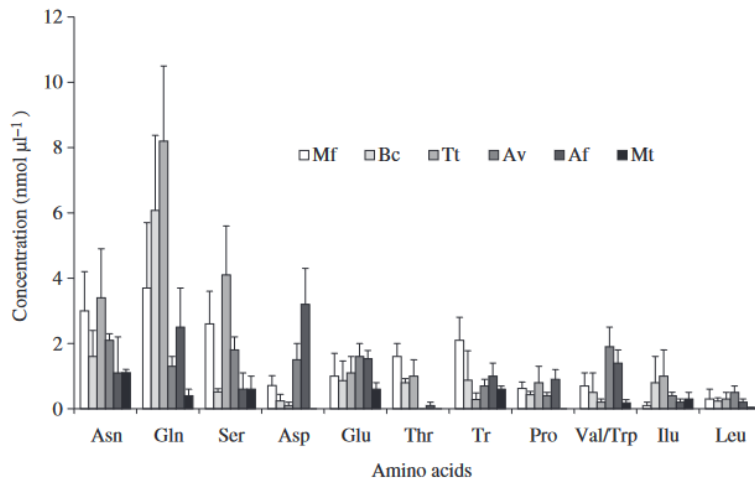


Figure 8. Diversité et concentration en acides aminés dans le miellat de six espèces de pucerons Le puceron rose de la tanaisie *Metopeurum fuscoviride* (Mf), du chardon *Brachycardus cardui* (Bc), de l'artichaut *Trama troglodytes* (Tt), de l'achillée millefeuille *Aphis vanderghooti* (Av), de la féve *Aphis fabae* (Af) et de la tanaisie *Macrosiphoniella tanacetaria* (Mt) (Woodring et al., 2004).

Les composés volatils associés et émis par le miellat proviennent de la transformation naturelle, tels que le processus de fermentation et l'oxydation des sucres et des acides aminés, qui sont les principaux composants du miellat (Budenberg et Powell, 1992 ; Scholz et Poehling, 2000). De plus, le miellat est reconnu par son action comme kairomone volatile et de contact (Figure 9) (Leroy *et al.*, 2009). Ce rôle de kairomone agit dans l'attraction des larves et adultes du syrphé *E. balteatus*, des larves de la coccinelle *Coccinella septempunctata*, du chrysope *Chrysoperla carnea*, et de la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* qui sont attirés par les composantes volatiles émises par le miellat (Leroy *et al.*, 2009).

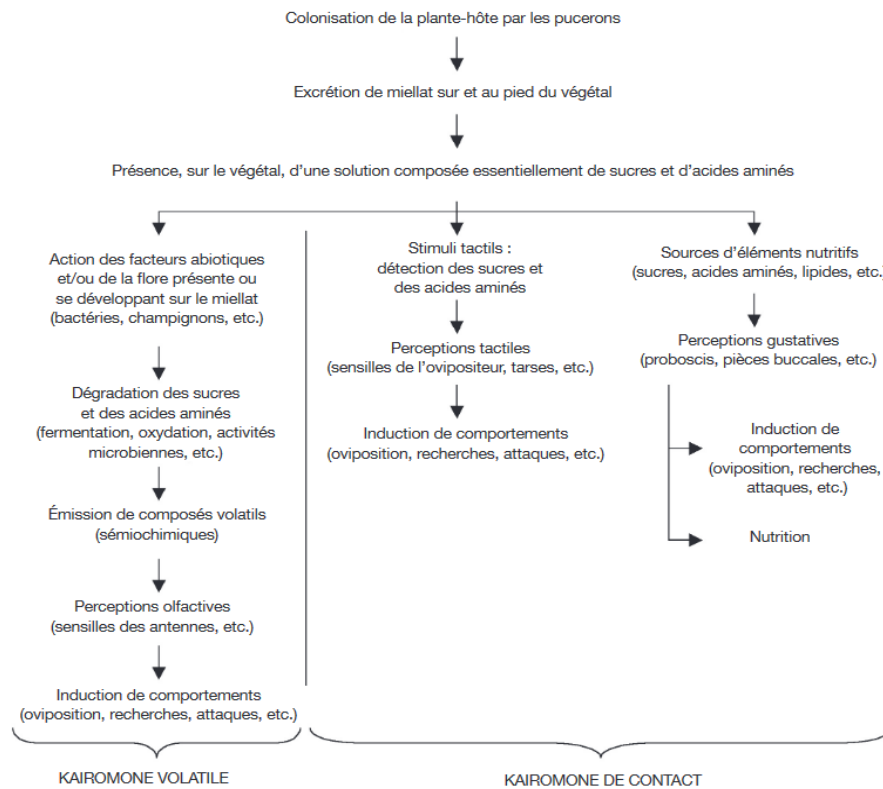


Figure 9. Principaux modes d'action du miellat à l'égard des insectes auxiliaires (Leroy *et al.*, 2009)

Le microbiote, notamment les bactéries et champignons, présents dans le miellat est la source de composés volatils attractifs pour de nombreux auxiliaires (Budenberg et Powell, 1992 ; Scholz et Poehling, 2000). Ces microorganismes seront abordés en détail dans la suite de ce travail. Dans l'étude de Leroy, *et al.*, (2011) quinze composés volatils tels que des alcools, des cétones, des aldéhydes, un pyrazine, un monoterpène et des acides ont été identifiés dans le miellat frais du puceron *A. pisum* (Figure 10).

Ces composés volatils ont été testés dans des tunnels de vol afin d'identifier leur effet sur le comportement du syrphé ceinturé *E. balteatus*. Le 3-méthyle-2-buténal, l'acide 3-méthylbutanoïque et l'acide 2-méthylbutanoïque ont attiré environ 23% des syrphes sur les plants traités avec ces molécules. De plus, le 3-méthyle-2-buténal, l'acide 2-méthylbutanoïque et l'acide butanoïque ont aussi induit l'oviposition de *E. Balteatus* (Leroy *et al.*, 2011b). Ces résultats démontrent le rôle de kairomone du miellat vis à vis des insectes auxiliaires.

Table 1 Honeydew volatile compounds.								
Retention time (min)	Volatile compounds	Crude honeydew	Sterilized honeydew	<i>S. sciuri</i> -reinoculated honeydew	<i>A. calcoaceticus</i> -reinoculated honeydew	863 liquid medium	<i>S. sciuri</i> -inoculated 863 liquid medium	<i>A. calcoaceticus</i> -inoculated 863 liquid medium
1.44	Propanone	9.25±2.99	24.62±6.78	10.27±3.20	17.45±5.86	25.63±9.34	15.58±6.46	24.27±10.54
1.76	2,3-Butanedione	2.31±1.26	40.54±13.43	3.56±1.78	15.32±4.63	14.15±5.71	3.14±1.74	31.47±9.55
2.23	3-Methylbutanal	14.01±3.24		5.64±2.65	17.36±6.93	8.98±2.96		
2.32	2-Methylbutanal	12.92±1.33		8.79±1.97	9.56±5.61			12.76±4.26
3.24	3-Hydroxy-2-butanone	0.78±0.24	4.77±2.38	3.12±1.29	2.76±1.32		3.19±1.34	6.21±2.45
3.29	3-Methyl-3-buten-1-ol	0.89±0.39	5.64±2.73	1.05±0.64				
3.36	3-Methyl-1-butanol	12.32±5.58		4.57±1.03		34.22±13.45	24.75±12.75	15.54±5.47
4.37	2-Methyl-2-buten-1-ol	14.41±1.39		21.61±7.32				
4.61	3-Methyl-2-butenal	10.73±2.71		15.82±3.65			14.46±6.34	
5.65	Butanoic acid	6.24±3.45	24.43±8.65	5.67±2.76			12.89±4.67	
9.22	3-Methylbutanoic acid	4.56±0.45		8.67±3.12			9.53±3.56	
9.88	2-Methylbutanoic acid	6.73±5.55		7.31±3.57			9.76±2.87	
10.54	2,5-Dimethylpyrazine	0.31±0.16		1.86±0.89		0.70±0.27	3.10±1.14	1.87±0.98
16.04	Limonene	2.81±0.17			33.1±12.87			
19.92	Benzeneethanol	1.73±0.50		2.06±1.07	4.45±1.75	0.89±0.13	3.60±1.43	7.88±2.67

Relative proportions (%±s.e.m., n=5) of the volatile compounds collected by solid-phase microextraction and identified by gas chromatography-mass spectrometry.

Figure 10. Composés volatiles du miellat de puceron vert du pois *Acyrtosiphon pisum* (Leroy *et al.*, 2011).

2.3.5 Microbiote associée aux pucerons

2.3.5.1 Bactéries endosymbiotiques de pucerons

Les pucerons se sont développés avec des bactéries au cours de l'évolution, ce qui est devenu une caractéristique leur permettant de maximiser leur fitness et de s'adapter pour devenir ravageurs des cultures (Field *et al.*, 2017). Il y a deux types de symbiotes: les endosymbiotes primaires ou obligatoires et les endosymbiotes secondaires ou facultatifs (Singh et Singh, 2021).

L'endosymbiote primaire le plus important est la bactérie *Buchnera aphidicola* qui apporte des acides aminés, nécessaires pour combler les insuffisances nutritionnelles du phloème (Douglas et Emden, 2017). Par exemple, lorsqu' *A. pisum* s'alimente de la féverole, la bactérie *B. aphidicola* contribue à 90% à la teneur en acides aminés essentiels pour le puceron. En effet, la sève de cette plante contient seulement 21.6% d'acides aminés essentiels (Sandström et Pettersson, 1994).

Les endosymbiotes secondaires peuvent avoir un effet positif ou négatif sur les pucerons (Oliver *et al.*, 2010). Ceux-ci sont présentés en détail à la Figure 11. Parmi les principaux endosymbiotes facultatifs, *Serratia symbiotica* est reconnue pour mettre en place des mécanismes afin de faire face aux fluctuations des facteurs environnementaux (Guo *et al.*, 2017), notamment la tolérance au stress thermique (Burke and Moran, 2011). Ainsi cette bactérie peut induire la mort des larves de guêpes parasitoïdes (Oliver *et al.*, 2003), de même qu'elle peut réduire le fitness et la fécondité des coccinelles (Costopoulos *et al.*, 2014).

Par ailleurs, *Hamiltonella defensa* intervient également dans la protection contre le stress thermique (Russell et Moran, 2006). Cette bactérie peut induire une augmentation de la taille et de la fécondité des pucerons (Castañeda *et al.*, 2010) et ainsi dérégler le développement normal des guêpes parasitoïdes à l'intérieur des pucerons (Oliver *et al.*, 2014).

Reported impacts of nine facultative symbionts in aphids.

Symbionts	Function	References
<i>Serratia symbiotica</i>	Heat shock resistance	((Chen <i>et al.</i> , 2000); (Russell & Moran, 2006))
	Parasitoid resistance	(Oliver <i>et al.</i> , 2003; Oliver <i>et al.</i> , 2005)
<i>Hamiltonella defensa</i>	Nutrition supply	(Koga <i>et al.</i> , 2003; Koga <i>et al.</i> , 2007)
	Parasitoid resistance	(Oliver <i>et al.</i> , 2003; Oliver <i>et al.</i> , 2005)
	Heat shock resistance	(Russell & Moran, 2006)
	Increase the body mass and fecundity	(Castañeda <i>et al.</i> , 2010)
<i>Regiella insecticola</i>	Longevity ↓	(Vorburger <i>et al.</i> , 2013)
	Defensive behavior ↓	(Polin <i>et al.</i> , 2014)
	Fungi resistance	(Scarborough <i>et al.</i> , 2005)
	Parasitoids resistance	(Vorburger <i>et al.</i> , 2009a)
	Enhance host plant fitness	(Tsuchida <i>et al.</i> , 2004; Tsuchida <i>et al.</i> , 2011)
<i>Rickettsia</i>	Induce phenotypic variation	(Leonardo & Mondor, 2006)
	Heat shock resistance	(Chen <i>et al.</i> , 2000)
	Fungi resistance	(Lukasik <i>et al.</i> , 2013c)
<i>Rickettsiella</i>	Host plant fitness ↓	((Chen <i>et al.</i> , 2000); (Sakurai <i>et al.</i> , 2005); (Simon <i>et al.</i> , 2007))
	Change body color	(Tsuchida <i>et al.</i> , 2010, 2004)
PAXS	Fungi resistance	(Lukasik <i>et al.</i> , 2013c)
	Parasitoids resistance	((Donald <i>et al.</i> , 2016); (Heyworth & Ferrari, 2015))
	Heat shock resistance	((Guay <i>et al.</i> , 2009); (Heyworth & Ferrari, 2015))
<i>Spiroplasma</i>	Fungi resistance	(Heyworth & Ferrari, 2015)
	Male-killer	(Lukasik <i>et al.</i> , 2013c)
	Growth, reproduction and longevity ↓	(Simon <i>et al.</i> , 2011)
<i>Wolbachia</i>	Fungi resistance	(Fukatsu <i>et al.</i> , 2001)
	Asexual reproduction	(De Clerck <i>et al.</i> , 2014)
<i>Arsenophonus</i>	Nutrition supply	(De Clerck <i>et al.</i> , 2015)
	Host plant specialization	(Wagner <i>et al.</i> , 2015)

↓ means negative effect on host.

Figure 11. Impacts de neuf symbiotes secondaires ou facultatifs des pucerons (Guo *et al.*, 2017)

2.3.5.2 Bactéries associées au miellat

La composition microbienne du miellat joue un rôle clé dans l'émission des composés organiques volatils (Leroy *et al.*, 2011b) qui interviennent dans l'attraction des insectes auxiliaires (Leroy *et al.*, 2009). Les bactéries *Acinetobacter calcoaceticus* et *Mammaliococcus sciuri* (anciennement *Staphylococcus sciuri*) ont été isolées et identifiées dans le miellat d'*A. pisum*. Les bactéries *Acinetobacter calcoaceticus* et *Mammaliococcus sciuri* (anciennement *Staphylococcus sciuri*) ont été isolées et identifiées dans le miellat d'*A. pisum*. Les deux bactéries sont impliquées dans la libération des composés organiques volatils. Néanmoins, *M. sciuri* est associée à la libération des composés sémiocchimiques qui interviennent dans la localisation des

proies et à la stimulation de la ponte chez les insectes prédateurs et parasitoïdes (Leroy *et al.*, 2011b).

Par ailleurs, d'après l'étude de Fischer *et al.*, (2015), *Staphylococcus xylosus* a été trouvé dans le miellat frais de *A.fabae* avec un concentration de 2×10^5 UFC/mL. *S. xylosus* est considéré comme une bactérie associée au puceron, c'est-à-dire qui a été excrétée par ce dernier et n'est donc pas une bactérie ayant colonisé le miellat après son excrétion. Enfin, les expérimentations réalisées ont démontré que les sémiochimiques produites par cette bactérie ont stimulé l'attraction de la fourmi noire *Lasius niger*.

2.3.6 Moyens de lutte contre les puceron

La lutte chimique a été traditionnellement le moyen de lutte le plus utilisé pour le contrôle des insectes nuisibles. Depuis la seconde guerre mondiale, l'utilisation des produits chimiques pour le contrôle des pucerons a connu un grand accroissement (Schepers, 1989) in (Minks and Harrewijn, 1987). Notamment avec l'utilisation de formulations basées sur le dichlorodiphényltrichloroéthane (DDT) et autres hydrocarbures chlorés. Ceux-ci ont présenté des accumulations dans la chaîne alimentaire et ont été interdits dans la plupart des pays. Par la suite, d'autres molécules comme les organophosphorés, carbamates et pyréthriinoïdes ont été des matières actives développées et renouvelées au fur et à mesure de leur interdiction à cause d'apparition de résistances et d'effets toxiques (Schepers, 1989) in (Minks and Harrewijn, 1987).

À l'heure actuelle les néonicotinoïdes et pyréthroïdes sont les principales molécules utilisées pour le contrôle des pucerons (Foster *et al.*, 2014). Néanmoins, l'utilisation répandue et fréquente de ces insecticides ont stimulé l'apparition de phénomènes de résistance et de perte d'efficacité. C'est le cas du puceron du blé *Sitobion avenae* vis-à-vis des pyréthroïdes (Foster *et al.*, 2014).

C'est ainsi que la nouvelle approche des productions agricoles pour lutter contre les ravageurs est la lutte intégrée qui prend en considération toutes les méthodes et stratégies disponibles pour le contrôle du développement d'organismes nuisibles aux cultures (Stenberg, 2017) sur base de l'utilisation et de la combinaison des principes agronomiques, mécaniques, chimiques, physiques et biologiques (Barzman *et al.*, 2015).

Dans l'Union Européenne, la Directive 2009/128/EC établit un cadre légal pour l'utilisation durable de pesticides au travers de la réduction des risques et impacts sur la santé humaine et l'environnement. Elle promeut l'utilisation de la lutte intégrée et des techniques alternatives pour réduire l'utilisation des produits phytopharmaceutiques.

La lutte biologique peut recourir à l'utilisation des ennemis naturels des ravageurs (Snyder et Ives, 2003). Dans le cas des pucerons, ces ennemis naturels appartiennent à différents groupes taxonomiques incluant les champignons entomopathogènes et les insectes parasitoïdes et prédateurs (Snyder et Ives, 2003 ; Stenberg, 2017).

Les insectes parasitoïdes et prédateurs pour le contrôle de pucerons appartiennent aux familles Syrphidae, Coccinellidae, Chrysopidae, Miridae, Aphelinidae, Braconidae, et Carabidae (Brodeur *et al.*, 2017). La plupart des parasitoïdes sont des insectes endoparasites, c'est-à-dire que leurs larves et nymphes se développent à l'intérieur des pucerons. À la fin du développement des parasitoïdes, les pucerons meurent (Hance *et al.*, 2017). Les principaux parasitoïdes des pucerons appartiennent aux familles Aphidiinae et Aphelinidae, notamment *Aphelinus abdominalis*, *Aphidius colemani* (Figure 12) *A. ervi*, *A. matricariae*, *Diaeretiella rapae* et *Lysiphlebus testaceipes* (Hance *et al.*, 2017).



Figure 12. Le parasitoïde *Aphidius colemani* pondant dans le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* (Hance *et al.*, 2017).

2.3.7 Le modèle aphidien : *Aphis fabae*

2.3.7.1 Généralités et distribution

Le puceron noir de la fève, *Aphis fabae* (Scopoli 1763), est un insecte de petite taille qui mesure entre 1,5 à 2,6 mm (INRAE,2018). Le puceron présente une forme ovoïde (Sullivan, 2005) avec une coloration qui peut varier entre le noir mat foncé, le noir avec des bandes cireuses blanchâtres et le vert olive foncé (Hermoso-De-Mendoza *et al.*, 2014 ; Figure 13).



Figure 13. Nymphes et adulte d'*Aphis fabae* (Vorburger *et al.*, 2013)

Le puceron noir de la fève est reconnu pour son caractère polyphage (Emden and Harrington, 2017). Il est le principal ravageur de la féverole et d'autres cultures d'intérêt économique comme celles de l'avocat, de la carotte, du céleri, de la laitue, du pois, de la lentille, de la luzerne, de l'oignon, du maïs, de l'épinard, de la pomme, du citron, du poivre et de la pomme de terre (Hermoso-De-Mendoza *et al.*, 2014).

Le puceron *A. fabae* est aussi un des principaux ravageurs de la betterave (*Beta vulgaris*). Ceci est dû à la capacité dudit puceron d'être vecteur du virus de la jaunisse de la betterave (BYV) (Wintermantel, 2005). L'infection de ce virus peut induire des pertes de rendement jusqu'à 47 % (Smith et Hallsworth, 1990). De plus, *A. fabae*, a la capacité de transmettre d'autres virus comme le virus de l'artichaut (ArLV), le virus de la mosaïque commune du haricot (BCMV), le virus de la mosaïque de la betterave (BtMV), le virus de la jaunisse occidentale de la betterave (BWYV), le virus de la

mosaïque du niébé (BICMV), le virus de la mosaïque du concombre (CMV) et le virus de la jaunisse nécrotique de la fève (FBNYV) (Singh et Singh, 2021).

Distribution

La présence d'*A. fabae* a été constatée sur quatre continents avec une particularité pour l'Océanie (Figure 14) où ce puceron est considéré comme un insecte de quarantaine. De ce fait, plusieurs mesures ont été mises en place pour les détecter de manière précoce et ainsi empêcher leur dissémination (Plant Health Australia, 2015).

Au contraire, dans le continent européen, le puceron noir de la fève est le puceron le plus connu et le plus répandu (Emden and Harrington, 2017). Son importante distribution est due à son caractère généraliste et à sa capacité à se développer sur une large gamme de plantes hôtes (Emden and Harrington, 2017).

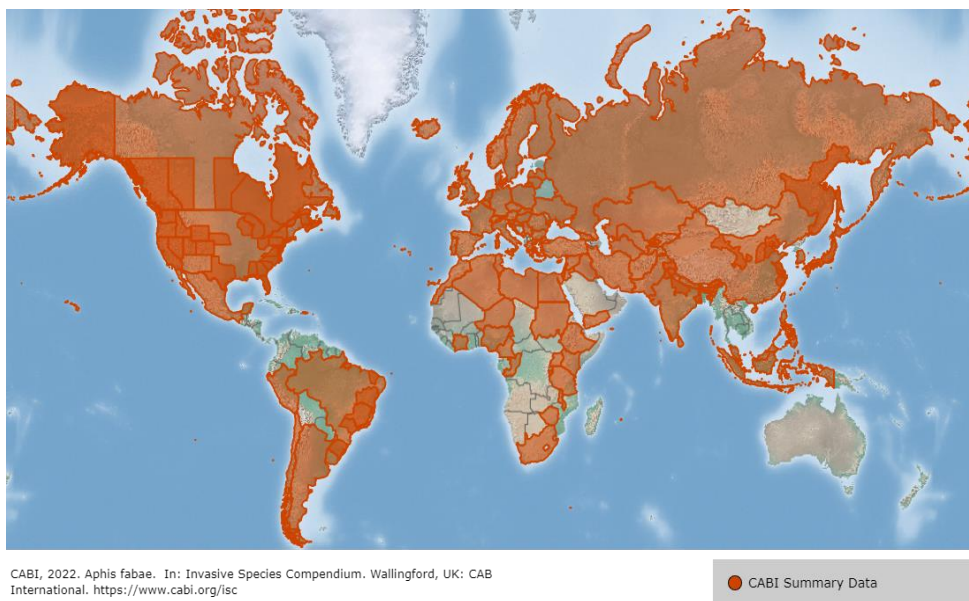


Figure 14. Distribution d'*Aphis fabae*
(CABI, 2022)

2.3.7.2 Taxonomie

Domaine: Biota

Règne: Animalia

Phylum: Arthropoda

Classe: Insecta

Ordre: Hemiptera

Sous-ordre: Sternorrhyncha

Super-famille: Aphidoidea

Famille: Aphididae

Genre: *Aphis*

Espèce: *Aphis fabae*

(CABI,2022)

2.3.7.3 Biologie

Cycle de vie

Le cycle de vie d' *A. fabae* a la caractéristique d'être hétéroecique (Figure 15), c'est-à-dire qu'il présente une alternance entre une plante hôte primaire, le fusain d'Europe *Euonymus europaeus*, et une plante hôte secondaire comprenant plusieurs espèces de végétales (Douglas, 1997). Le puceron noir de la fève se reproduit sexuellement durant l'automne sur le fusain d'Europe. Les pucerons hivernent sous forme d'œufs et au printemps, produisent plusieurs générations parthénogénétiques. Enfin durant l'été, les pucerons migrent vers la plante hôte secondaire où ils se reproduisent par parthénogenèse (Douglas, 1997).

Les plantes hôtes secondaires représentent une grande diversité d'espèces végétales, à savoir environ 100 espèces de plantes herbacées et cultivées (Stroyan, 1984) in (Adams and Douglas, 1997). Par exemple, le chardon des champs *Cirsium spp.*, la betterave *B. vulgaris*, le chénopode blanc *Chenopodium album*, le pavot douteux *Papaver dubium*, la féverole *V.faba*, la bardane commune *Arctium spp.*, la capucine *Tropaeolum majus*, la morelle noire *Solanum nigrum* (Douglas, 1997), (Schillewaert, Vantaux, *et al.*, 2017).

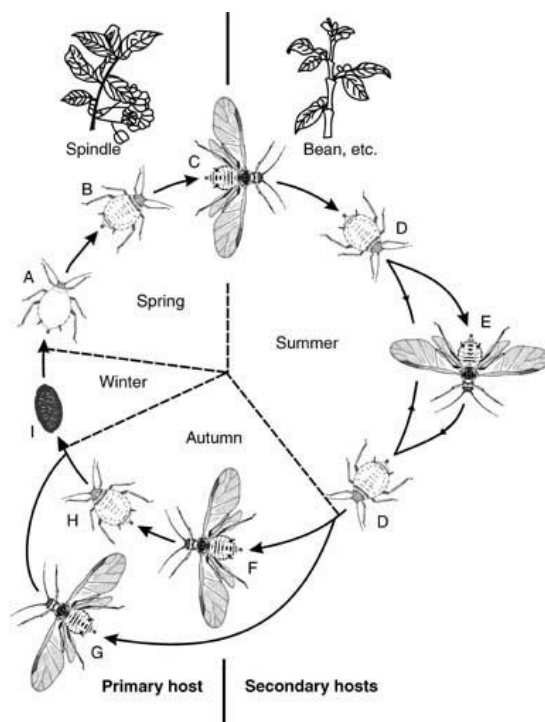


Figure 15. Cycle de vie hétéroecique du puceron noir de la fève.

Le cycle de vie commence avec l'émergence d'une femelle fondatrice aptère au printemps (A), celle-ci se reproduit parthénogénétiquement durant le printemps sur la plante hôte, le fusain d'Europe, et donne naissance aux nymphes matures vivipares (B) qui peuvent être ailées ou aptères. Quand la densité des pucerons atteint un maximum ou s'il y a un manque de nutriments, les nymphes ailées (C) migrent sur les plantes hôtes secondaires. Ensuite se produisent des générations successives de vignoparas aptères (D) ou de vignoparas ailées (E) qui ont une grande capacité de multiplication perdurant jusqu'à l'automne. Au moment où les conditions deviennent défavorables, les migrants de l'automne ou gynopara (F) se déplacent de nouveau vers la plante hôte primaire où se reproduisent les femelles sexuelles ou aptères ovipares (I) par l'accouplement avec des mâles ailés (G). Durant l'hiver, les oeufs (I) sont déposés et restent jusqu'au printemps suivant où le cycle se répète (Dixon, 1998 in Sullivan, 2005).

2.3.7.4 Le miellat chez *Aphis fabae*

D'après l'étude de Fischer et collègues (2005) sur la composition en sucres du miellat de *A. fabae* sur *Tanacetum vulgare*, *Vicia faba*, *Chenopodium album* et *Evonymus europaeus*, le mélézitose est le sucre le plus abondant avec une teneur maximale d'environ 60% par rapport à la quantité totale des sucres. Les autres sucres caractéristiques sont le tréhalose, le glucose et le fructose, tandis que le sucrose, le maltose et l'erlose sont présents en faibles concentrations (Figure 16).

Par rapport à la teneur en acides aminés, le miellat de *A. fabae* est majoritairement composé d'asparagine, de glutamine et de glutamate, représentant entre 86 à 90% de la matière sèche des acides aminés totaux (Hurej et Werf, 1993).

De plus, il est important de mentionner que le puceron noir de la fève *A. fabae* forme régulièrement un mutualisme avec les fourmis (*L. niger*), grâce à la composition du miellat qui attire cette espèce de fourmi (Fischer *et al.*, 2005).

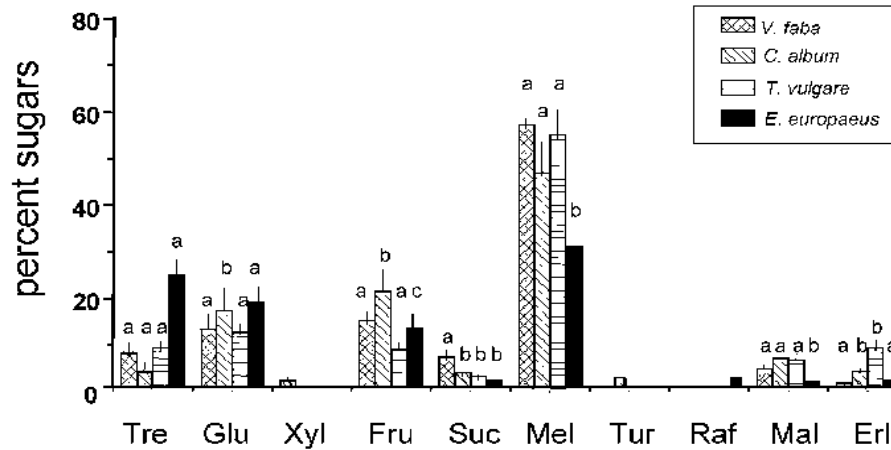


Figure 16. Diversité et abondances relatives des sucres identifiés dans le miellat de *Aphis fabae* sur différentes plantes hôtes
 Tre, trehalose; Glu, glucose; Xyl, xylose; Fru, fructose; Suc, sucrose; Mel, mélézitose; Tur, turanose; Raf, raffinose; Mal, maltose; Erl, erlose (Fischer *et al.*, 2005).

2.4 Les prédateurs

2.4.1 Généralités

Les insectes prédateurs tuent leurs proies en les consommant. Ils exercent une forte pression sur les pucerons, notamment à cause de leur grande capacité à consommer des proies (Hance *et al.*, 2017). Dans certaines familles d'insectes, ce sont les larves et les adultes qui sont prédateurs des pucerons comme c'est le cas chez les coccinelles. Tandis que dans d'autres familles, ce sont seulement les larves qui ont un caractère prédateur, comme les syrphes et les chrysopes (Hance *et al.*, 2017).

Les principaux prédateurs des pucerons sont les coccinelles, avec plusieurs espèces comme: la coccinelle à sept points *Coccinella septempunctata*, la coccinelle à deux points *Adalia bipunctata* et la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis*. Aux coccinelles s'ajoutent la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza*, les chrysopes *Chrysoperla carnea* et les syrphes notamment *E. Balteatus* (Brodeur *et al.*, 2017).

Le degré de spécificité de prédateurs-pucerons varie en fonction des familles et espèces. De plus, il est fonction des comportements des insectes, de la reconnaissance hôte-proie et des mécanismes de défense développés (Hance *et al.*, 2017).

2.4.2 Le modèle de prédateur aphidien : le syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus*

2.4.2.1 Généralités et distribution

Le syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) est l'espèce de syrphe la plus abondante dans les agroécosystèmes et dans les milieux naturels (Tenhumberg and Poehling, 1995). Les larves de *E. balteatus* sont connues pour être aphidiphages et prédatrices de plus de 100 espèces de pucerons (Sadeghi *et al.*, 2014). Par conséquent, c'est un des insectes prédateurs les plus utilisés lors des lâchers dans des serres pour la lutte biologique contre différentes espèces de puceron (van Lenteren, 2012).

Distribution

La présence du syrphe ceinturé a été constatée sur quatre continents : l'Europe, l'Asie, l'Afrique du Nord et l'Océanie à l'exception du continent Américain (CABI,2022). De plus, c'est le prédateur aphidiphage qui est le plus abondant en Europe (Tenhumberg and Poehling, 1995).

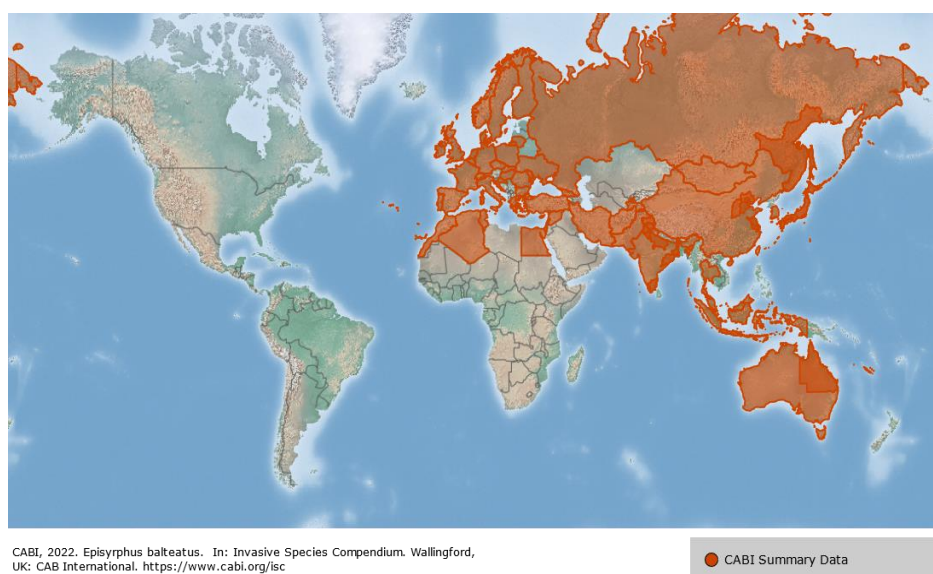


Figure 17. Distribution du syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus* (CABI, 2022)

2.4.2.2 Taxonomie

Domaine: Eukaryota

Règne: Metazoa

Phylum: Arthropoda

Classe: Insecta

Ordre: Diptera

Famille: Syrphidae

Genre: *Episyrphus*

Espèce: *Episyrphus balteatus*

(CABI,2022)

2.4.2.3 Morphologie

Le cycle du développement du syrphe *E. balteatus* comporte 4 stades: oeuf, larve, pupes et adulte (Figure 18).



Figure 18. Cycle de développement du syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus* (A) femelle adulte, (B) femelle en train de pondre, (C) oeufs, (D) troisième stade larvaire, (E) pupes précoces, et (F) pupes tardives (Omkar et Mishra, 2016)

Les œufs sont de couleur blanche et de forme oblongue avec une longueur d'environ 1 mm. (Omkar and Mishra, 2016). Les larves sont apodes, acéphales et vermiformes. Leur couleur caractéristique va du blanc au verdâtre. L'intestin est visible à travers les téguments. La longueur est de 1 à 20 mm et traverse 3 stades larvaires (Omkar et Mishra,

2016), (INRAE, 2014). Les pupes se présentent sous forme de gouttelettes, de couleur marron-orangé pâle au début de la pupaison avec une couleur plus foncée à la fin. Elles mesurent environ 7.5 mm en longueur (INRAE, 2014).

La longueur des adultes varie de 7 à 10 mm. La tête présente des yeux composés dont l'écartement permet de faire la distinction entre mâle et femelle. Les yeux des femelles sont séparés tandis que les yeux des mâles sont jointifs. Le thorax est de couleur noire avec un bouclier marron-jaune. L'abdomen est brillant et de couleur jaune-orange avec en alternance des bandes noires. Les syrphes présentent une paire d'ailes membraneuses avec une *veina spuria* ou fausse veine qui permet de distinguer les syrphes des autres insectes de l'ordre des diptères. Finalement, une autre caractéristique importante est la présence d'un faux bord dans les ailes. De ce fait, les nervures n'atteignent pas l'extrémité des ailes (ARVALIS, sd ; Schulten, 2017).

2.4.2.4 Biologie

Cycle de vie

Les syrphes se reproduisent généralement 13 jours après l'émergence. La ponte est généralement réalisée à proximité des colonies de pucerons. Les œufs ont un temps d'incubation de 2 à 4 jours. S'en suit l'émergence des larves qui passent par 3 stades larvaires. La durée du développement larvaire est d'environ 10 jours. Elles deviennent ensuite des pupes. Enfin, au bout d'environ une dizaine de jours, l'adulte émerge . (Omkar et Mishra, 2016).

Le nombre d'accouplements chez la femelle varie entre 5.4 et 9.2 avec un maximum de 20 accouplements pendant la vie adulte (Tawfik *et al.*, 1974 in Omkar et Mishra, 2016). En outre, la fertilité et le taux de production d'œufs varient avec la taille de la femelle. La fertilité dépend aussi du nombre d'ovarioles, de la biomasse reproductive et du volume de l'abdomen. Les femelles peuvent pondre entre 2000 à 4500 œufs tout au long de leur vie (Branquart et Hemptinne, 2000).

Les syrphes peuvent parcourir de grandes distances pour trouver le lieu le plus souhaitable pour la ponte (Scholz et Poehling, 2000). Cependant, le choix du site d'oviposition est fonction de certains facteurs comme l'environnement, la plante hôte, l'espèce et la disponibilité des pucerons, les substances sémiochimiques perçues et la présence d'autres insectes qui pourraient présenter de la concurrence (Almohamad *et al.*, 2009).

En général, les syrphes ont tendance à pondre près des colonies de pucerons, ceci étant dû à la capacité réduite des larves à se déplacer. Le fait d’avoir des ressources alimentaires à proximité, garantit le succès de la progéniture (Almohamad *et al.*, 2009 ; Scholz et Poehling, 2000) et maximise le fitness des syrphes (Watanabe *et al.*, 2016).

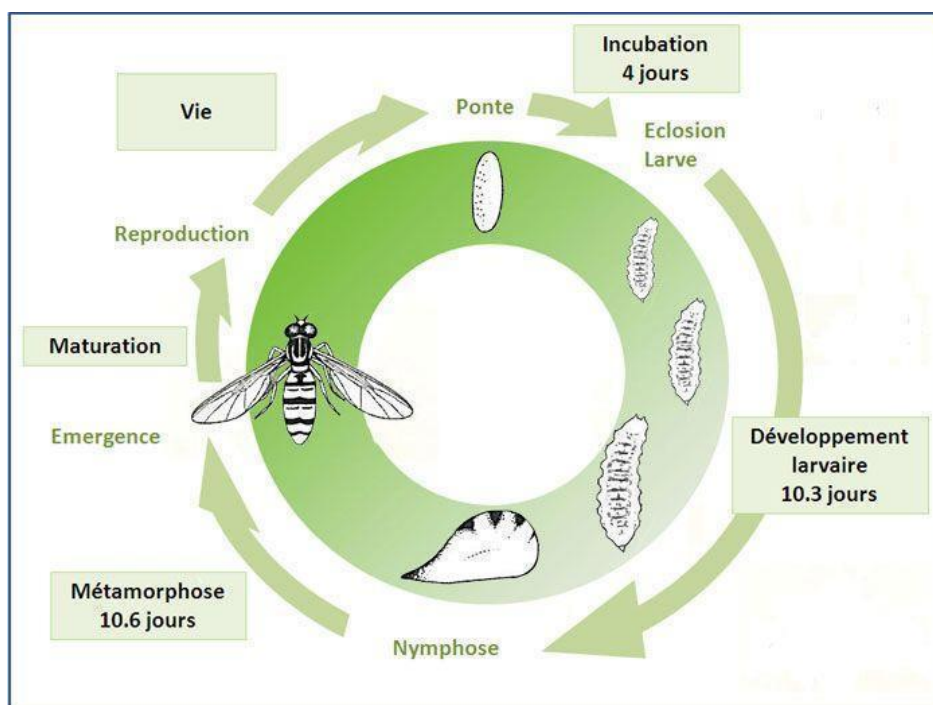


Figure 19. Cycle de vie du syrphe ceinturé *Episyrphus balteatus*
INRAE,2014

Comportement alimentaire

Adultes

Les adultes ont besoin d'une grande quantité d'énergie et de protéines. D'une part, c'est dû à leur type de vol rapide et stationnaire qui consomme une importante quantité d'énergie. D'autre part, les protéines sont indispensables à la maturation du système reproducteur (Almohamad *et al.*, 2009). De ce fait, les syrphes consomment le nectar pour leur apport en hydrates de carbone (Pinheiro *et al.*, 2015 ; Laubertie *et al.*, 2012) et consomment le pollen comme source d'acides aminés et de protéines (Gilbert, 1981 ; Haslett, 1989 ; Lauberti *et al.*, 2012 ; Pinheiro *et al.*, 2013).

Larves

Les larves sont connues pour leur voracité (Tenhumberg, 1995). Elles peuvent consommer jusqu'à 400 pucerons tout au long de leur stade larvaire (Omkar et Mishra,

2016). C'est pourquoi les larves ont besoin de colonies de pucerons à proximité pour répondre à leurs besoins nutritionnels, surtout durant le premier stade larvaire (Omkar et Mishra, 2016).

2.5 Motivation et hypothèse de recherche

La compréhension des dynamiques et relations tritrophiques entre les plantes, les insectes phytophages et les insectes auxiliaires dans les agroécosystèmes est un facteur clé pour la réussite des stratégies de contrôle des ravageurs.

Dans le cadre de l'interaction du puceron noir de la fève et du syrpe ceinturé, des études ont montré l'influence du miellat sur le comportement de *E. balteatus*. C'est le cas de l'étude de Leroy *et al.*, (2014) qui a trouvé une augmentation du comportement de recherche de nourriture des larves de syrpe en présence de miellat. De même l'attraction et le taux d'oviposition des syrpes adultes a été significativement plus importante sur les plantes traitées au miellat (Leroy *et al.*, 2014).

Par conséquent, ce travail cherche à répondre à la question de l'influence du vieillissement du miellat de *A. fabae* sur le comportement du syrpe *E. balteatus* afin de mieux comprendre les dynamiques liées aux substances sémiochimiques caractéristiques de ce dernier.

3. Objectifs

Le présent travail a pour objectif principal d'étudier l'influence du miellat du puceron *A. fabae* sur les comportements du syrpe prédateur *E. balteatus*. Pour ce faire, les manipulations tenteront de répondre à 3 sous - objectifs:

Dans le premier sous-objectif, il s'agira de déterminer si le vieillissement du miellat du puceron *A. fabae* a une influence sur l'attraction des femelles d' *E. balteatus* en expériences en tunnel de vol.

Le deuxième sous-objectif aura pour but d'étudier l'effet du vieillissement du miellat du puceron *A. fabae* sur l'induction de la ponte chez le syrpe *E. balteatus* en expériences en tunnel de vol.

Enfin, le troisième sous-objectif tentera de déterminer quelle est la durée de vieillissement du miellat du puceron *A. fabae* qui présente la plus grande influence sur l'attraction des larves de syrpe *E. balteatus* en expériences de test comportementaux en arènes.

4. Matériels et méthodes

4.1 Description du laboratoire

Les expérimentations ont été conduites au sein du laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de la faculté Gembloux Agro-Bio Tech de l'Université de Liège.

4.2 Gestion des plantes

4.2.1 Culture de fève

La culture de *V. faba* a été effectuée dans le but de produire du matériel végétal pour les élevages en masse des pucerons, la reproduction des syrphes et la conduite des expériences.

Les semis de fève ont été réalisés en bacs et en pots individuels. Le semis en bacs plastiques été réalisé avec 24 graines en conteneurs mesurant (32 x 22 x 6cm) remplis de terreau universel provenant de La Plaine Chassart. Le semis en pots carrés individuels (10 x 8 x 9 cm) a été réalisé avec 4 graines et également remplies de terre universelle. Le cultivar des graines de féverole utilisé est «Grosse ordinaire».

Les semis ont été réalisés chaque semaine à raison de 4 bacs et de 4 à 6 pots individuels.

Les semis ont été placés dans une salle climatisée adaptée pour la culture de plantes. La température était de 23 ± 2 °C, sous une photopériode de 16 heures et avec une humidité relative de $70\% \pm 10\%$.

4.3 Gestion des élevages

4.3.1 Élevages des pucerons

Deux espèces de pucerons ont été utilisées: le puceron noir de la fève *A. fabae* et le puceron vert du pois *A. pisum*. Le puceron noir de la fève a été utilisé pour la production du miellat au cours des expériences. Le puceron vert du pois a été utilisé comme source alimentaire pour l'élevage et la reproduction des syrphes.

L'élevage des deux espèces de pucerons se fait dans des salles d'élevage indépendantes. Les salles sont sous conditions contrôlées à savoir sous une température de 23 ± 2 °C, sous une photopériode de 16 heures et une humidité relative de $70\% \pm 10\%$.

Les pucerons sont élevés sur des plants de féverole semés dans des bacs plastiques et placés dans des cages de nylon de type Bugdom© d'une dimension de 92 x 47.5 x 47.5 cm. . Les plants de féverole sont remplacés et infestés de pucerons toutes les unes à deux semaines en fonction des besoins de matériel biologique pour l'élevage de syrphes, la production du miellat et la conduite des manipulations.

4.3.2 Récolte du miellat du puceron noir de la fève

La méthode de récolte du miellat a été adaptée en fonction des expériences.

Récolte du miellat pour les tests en tunnel de vol

Pour la récolte de miellat, deux bacs de féveroles infestés de pucerons *A. fabae* ont été utilisés. Les bacs ont été placés avec une inclinaison d'environ 90 degrés sur un dispositif en bois spécialement construit pour la récolte du miellat (Figure supplémentaire 4). Ce dispositif permet au miellat de s'écouler et de tomber sur cinq boîtes de Pétri en verre de 20cm de diamètre placées en dessous.

La récolte de miellat s'est poursuivie durant 24 heures. Le temps écoulé, les disques ont été retirés et placés dans la même salle d'élevage dans une cage en contact avec l'air. Le miellat récolté a pu être vieilli durant 48, 72 et 96 heures. Ce n'est qu'après ce temps que le miellat a été récolté.

La récolte du miellat a commencé avec le nettoyage des restes des pucerons ou d'exuvies sur les boîtes avec l'aide d'un pinceau désinfecté à l'éthanol. Ensuite, chaque boîte à été rincé deux fois avec 1 ml d'eau milliQ et un râteau stérile pour étalement. Le liquide récolté a été transféré dans un tube Falcon©. Un échantillon de 3 ml de miellat a ensuite été récupéré dans un contenant avec un spray pour une application sur les plantes pour les tests en tunnel de vol.

Récolte du miellat pour les tests en arène

La procédure de récolte du miellat pour les tests en arène est assez similaire. La différence consiste à utiliser une feuille de papier aluminium à la place des boîtes de Pétri en verre.

Les temps de récolte (24h) et de vieillissement du miellat (48, 72 et 96 heures) sont les mêmes que ceux utilisés lors de la première méthode de récolte.

La feuille de papier aluminium est coupée en cercles de 1 cm de diamètre à l'aide d'un perce-bouchon pour les arènes (24h-48h, 24h-72h, 24h-96h, 48h-76h, ES1-ES2) et d'une perforatrice pour les arènes (48h-96h, 72h-96h).

Le poids de chaque cercle a été enregistré, à l'aide d'une balance VWR modèle LA314i (d= 0.1mg ; Max= 310g), afin d'assurer des quantités similaires sur chaque cercle.

4.3.3 Élevages de syrphes ceinturés

Les syrphes ceinturés *E. balteatus* provenaient de l'élevage du laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de la faculté Gembloux Agro-Bio Tech.

Les adultes ont été placés dans des cages nylon de type Bugdom© de dimensions de 92 x 47.5 x 47.5 cm et dans des cages en bois de dimensions de 113 x 63 x 82 cm, répertoriées comme cages de vol. Les syrphes mâles et femelles ont été maintenus dans des cages séparées.

Les syrphes ont été nourris à volonté avec des boîtes de Pétri enduites d'une couche de miel recouvertes de pollen broyé aussi appelés soleils.

Pour l'hydratation, des abreuvoirs ont été construits avec des boîtes en plastique remplies d'eau dont le couvercle comportait une ouverture suffisamment large pour plonger une éponge. Les soleils et les abreuvoirs ont été remplacés chaque semaine.

Les syrphes adultes ont été élevés dans une pièce avec une température de 22°C à 26°C, sous une photopériode de 16 heures de lumière et avec une humidité relative entre 50% et 75%.

Pour la reproduction des syrphes, 10 femelles d'environ 15 jours à compter de leur émergence, ont été placées dans la cage des mâles durant 24 heures afin d'être fécondées. Ensuite un bac de fèves infestées avec des pucerons *A. pisum* a été placé dans la même cage pendant 24 heures, afin que les femelles puissent pondre dessus.

Le bac de fèves est ensuite placé dans une autre cage dans la salle d'élevage de *A. pisum*. Les larves de syrphes sont alors nourries ad libitum avec le puceron vert du pois. Après leur métamorphose et l'éclosion des imagos, elles ont été à nouveau placées dans les cages de vol.

4.4 Protocoles expérimentaux des tests de comportement

4.4.1 Test de comportement en tunnel de vol

Le dispositif expérimental pour le test de comportement en tunnel de vol a été développé sur base de travaux précédents réalisés dans le laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive du Gembloux Agro-Bio Tech (Hulot, 2020; Contino, 2020; Glacet, 2021).

Le tunnel de vol est un dispositif en plexiglas d'une dimension de 205 x 82 x 60 cm et d'un éclairage Vegeled.

Pour les expériences, deux plants de féverole en pots individuels ont été placés à l'extrémité du tunnel à 22 cm de la paroi et avec 38 cm d'écart entre eux.

Les plants utilisés mesurent environ 25 cm de hauteur avec 2 tiges. Une plante témoin, dite « non traitée » n'a pas été aspergée de miellat, tandis que l'autre plante, la plante dite « traitée », a été aspergée avec 3 ml de miellat frais ou vieilli (24h, 48h, 72h et 96h). Ces temps de vieillissement du miellat sont donc considérés comme les traitements dans la suite de ce travail.

Pour chaque expérience 10 syrphes femelles fécondées, d'environ 15 jours à compter de leur émergence ont été sélectionnées. Les femelles ont été placées dans une boîte à l'autre extrémité du tunnel de vol (Figure 20).

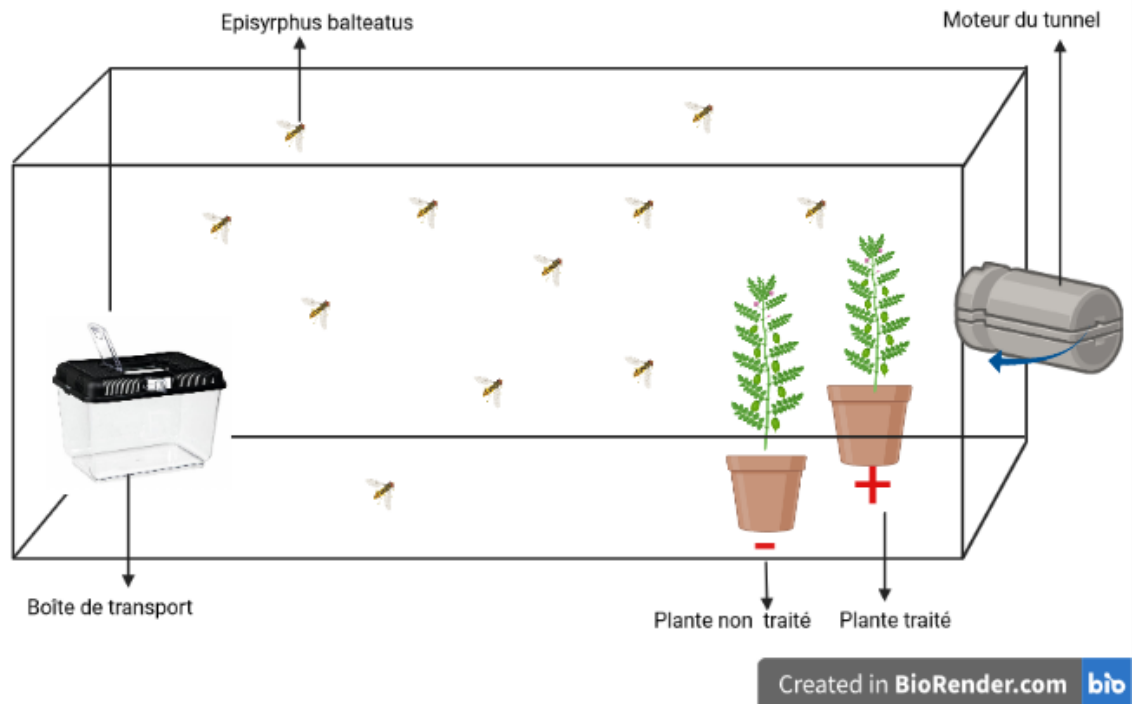


Figure 20. Dispositif expérimental du test de comportement en tunnel de vol
 Du côté du flux d'air deux plantes ont été placées, la plante traitée avec miellat (+) et la plante non traitée (-). À l'autre côté du tunnel, une boîte contenant 10 syrphes femelles a été placée.

La position des syrphes soit sur la plante traitée, soit sur la plante non traitée, a été enregistrée à différents intervalles de temps, soit après 15, 30, 45, 60, 90, 120 et 240 minutes.

A l'issue des 240 minutes, le nombre d'œufs sur chaque plante a été comptabilisé.

Enfin, douze tunnels de vol ont été mis en place, autrement dit trois répétitions par temps de vieillissement du miellat.

4.4.2 Test de comportement en arènes

Le dispositif expérimental pour le test de comportement en arènes a été développé sur adaptation des travaux de (Glacet, 2021 ; Leroy *et al.*, 2014 ; Almohamad *et al.*, 2010 ; Bargen *et al.*, 1998).

Dans cette expérience, des larves de syrphes sont placées face à deux disques recouverts de différentes solutions afin de pouvoir observer sur quelle solution leur choix se porte. Pour cela, les tests ont été menés en boîtes de Pétri stériles de 9 cm de diamètre. Les

boîtes ont été divisées en 3 zones: la zone de départ où la larve a été placée, la zone 1 contenant un type de miellat/solution sucrée et la zone 2 contenant un autre type de miellat/solution sucrée (Figure 21). Les différents traitements testés ont été disposés sur des disques en aluminium de 1 cm de diamètre qui ont eux-mêmes été placés à 1cm du centre et de la paroi de la boîte de pétri. Comme expliqué dans la partie « récolte du miellat », les disques utilisés pour cette expérience ont été pesés après la récolte de manière à ne travailler qu’avec des poids de miellats similaires. La moyenne des poids de disques du miellat utilisés lors des expériences en arènes est de 0.0474 g et 0.0029 g. Pour le groupe contrôle, 2µl de solution de sucrose Sigma© de concentration (10g/100ml d’eau) ont été placés sur les cercles de papier aluminium afin de vérifier l’adéquation du dispositif.

Pour cette expérience, 20 arènes ont été mises en place en fonction de différentes modalités de combinaisons de vieillissement du miellat (Tableau 1.)

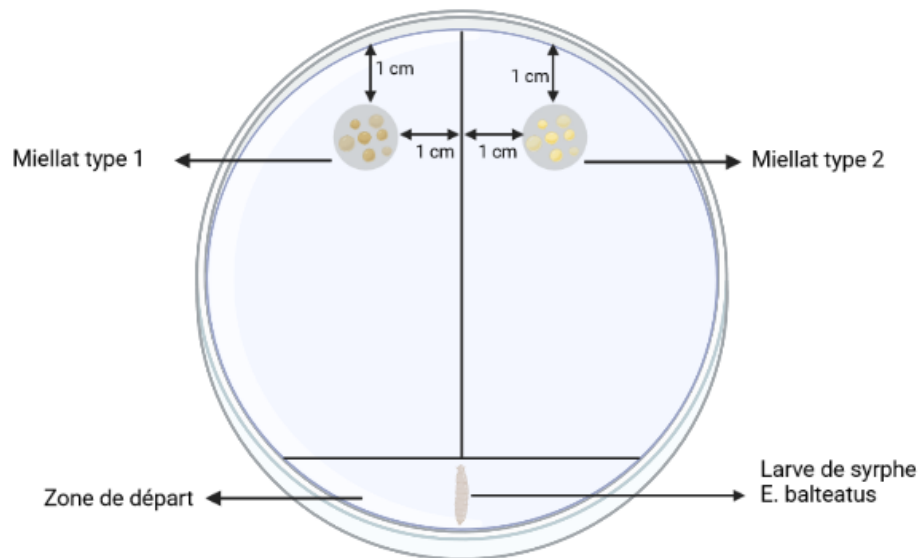
Miellat type 1	Miellat type 2
24 heures de vieillissement	48 heures de vieillissement
24 heures de vieillissement	72 heures de vieillissement
24 heures de vieillissement	96 heures de vieillissement
48 heures de vieillissement	72 heures de vieillissement
48 heures de vieillissement	96 heures de vieillissement
72 heures de vieillissement	96 heures de vieillissement
Solution d’eau et sucrose 1	Solution d’eau et sucrose 2

Tableau 1. Modalités de combinaisons de vieillissement de miellat en test de comportement en arènes

Des larves de *E. balteatus* au troisième stade larvaire (L3), avec une taille de 1 cm de longueur, ont été utilisées pour l’expérience. Pour chaque test de choix, 20 individus ont constitué les répétitions. Les larves ont été isolées et affamées durant 3 heures avant le début de l'expérience.

La position des larves a été enregistrée en différents intervalles de temps, soit 1, 5, 15, 30, 45 et 60 minutes après le début de l'expérience.

L'expérience a été conduite dans la salle d'élevage des syrphes sur des étagères avec une luminosité de $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.



Created in BioRender.com bio

Figure 21. Dispositif expérimental du test de comportement en arènes

4.5 Analyses statistiques

4.5.1 Test de comportement en tunnel de vol

Les analyses statistiques des résultats ont été effectuées avec le logiciel R Studio 4.1.3. Pour la détermination de l'influence du vieillissement du miellat sur l'attraction des femelles de syrphes en tunnel de vol, un modèle général linéaire mixte (GLMM) avec une distribution d'erreur binomiale a été utilisé.

Le package lme4 (Bates, D. 2022, version 1.1-30) a été utilisé. Le facteur temps d'observation et le vieillissement du miellat ont été établies comme facteurs fixes et le facteur date de la manipulation comme aléatoire. Ensuite un analyse de la variance «Anova» avec un test chi carré de Wald (Type II), avec le package car a été réalisé afin de savoir si la variable explicative du modèle, le temps d'observation est significative.

Finally, another general linear mixed model was constructed to analyze the differences in attraction of syrphids between treated and untreated plants, with the factors plant and treatment considered as fixed factors and the date of manipulation as a random factor.

To be able to analyze the effect of the aging of the honeydew on the induction of oviposition in syrphids, a general linear model (GLM) was constructed according to a Poisson error distribution because the variable to be analyzed, the number of eggs, results from a counting process. The factors time and aging of the honeydew were established as fixed factors and the date of manipulation as a random factor. Then, an ANOVA with a Wald chi-squared test (Type II) was performed to evaluate the role of the treatment variable on fecundity. Factors showing significant results then underwent a post-hoc analysis, namely a Dunnett test, to determine significant differences between the mean of control plants and those of treatments.

4.5.2 Test de comportement en arènes

In order to determine the duration of honeydew aging that presents the greatest influence on the attraction of syrphid larvae, a variance analysis was performed for each preference test.

First of all, the proportions of "responding" larvae and "non-responding" larvae were determined. Larvae considered as responding are those that moved to one of the two zones where the honeydew discs were placed. Larvae considered as "non-responding" are those that remained in the starting zone of the arena.

Then, for the responding larvae, a general linear model (GLM) was used to verify if the observation time had an influence on the experience. After, a binomial Chi² test was used, for each preference test, to verify if the data obtained follow a theoretical 50/50 distribution. If that is the case, it means that there is no preference and that the choice of larvae is random.

5. Résultats

5.1 Test de comportement en tunnel de vol

5.1.1 Évaluation de l'effet du vieillissement du miellat du puceron *Aphis fabae* sur l'attraction des femelles d' *Episyrphus balteatus*

Lors de l'analyse statistique réalisée pour déterminer l'influence du vieillissement du miellat sur l'attraction des syrphes femelles, il n'y a pas eu de différences significatives par rapport à l'application des différents traitements ($P = 0.739$). De même, le temps d'observation n'a eu aucun effet significatif par rapport à la répartition des syrphes ($P = 0.523$) (Figure 22).

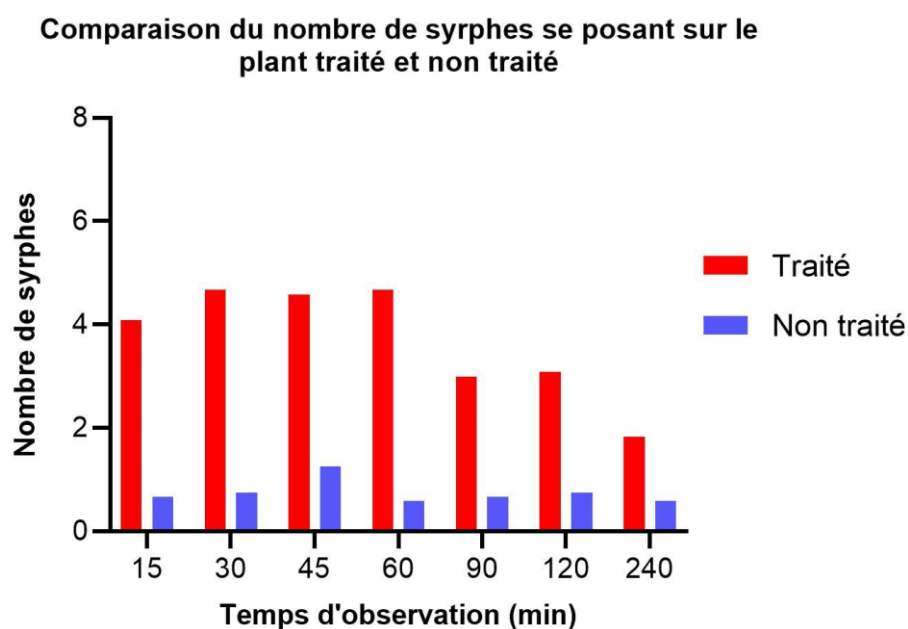


Figure 22. Comparaison du nombre moyen de syrphes se posant sur les plants traités et témoins en fonction du temps d'observation

Néanmoins, quelle que soit la modalité du traitement, les plantes traitées avec miellat, ont toujours attiré un nombre significativement majeur de syrphes en comparaison aux plantes non traitées ($P < 0,0001$) (Figure 23Figure 23).

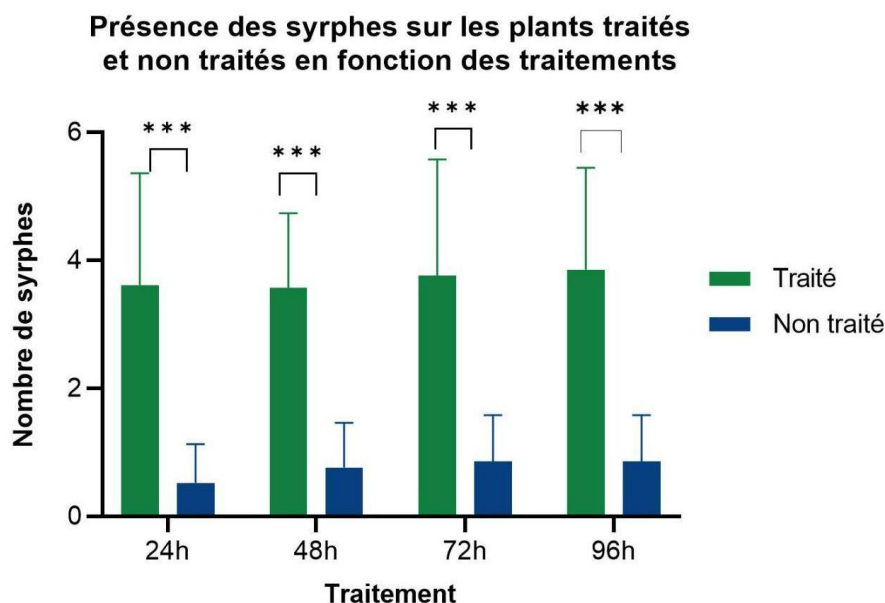


Figure 23. Présence de syrphes sur les plants traités et non traités en fonction du vieillissement du miellat

L'évolution du nombre de syrphes présents sur les plantes traitées avec les différents miellats vieillis (24h, 48h, 72h et 96h) est illustrée à la Figure 24. Le nombre maximal des syrphes présentes sur les plantes traitées n'est pas atteint au même moment selon le type de miellat appliqué. Pour les plantes traitées au miellat de 24h, le nombre maximum est atteint après 60 minutes, pour le miellat de 48h est atteint après 30 et 60 minutes, pour le miellat de 48h après 30 minutes, et pour le miellat de 96h après 60 minutes. Toutefois, dans tous les traitements, le nombre de syrphes diminue après le pic et un déclin est observé à partir du 120 minutes avec le nombre plus faible de syrphes au moment du dernier temps d'observation soit 240 minutes.

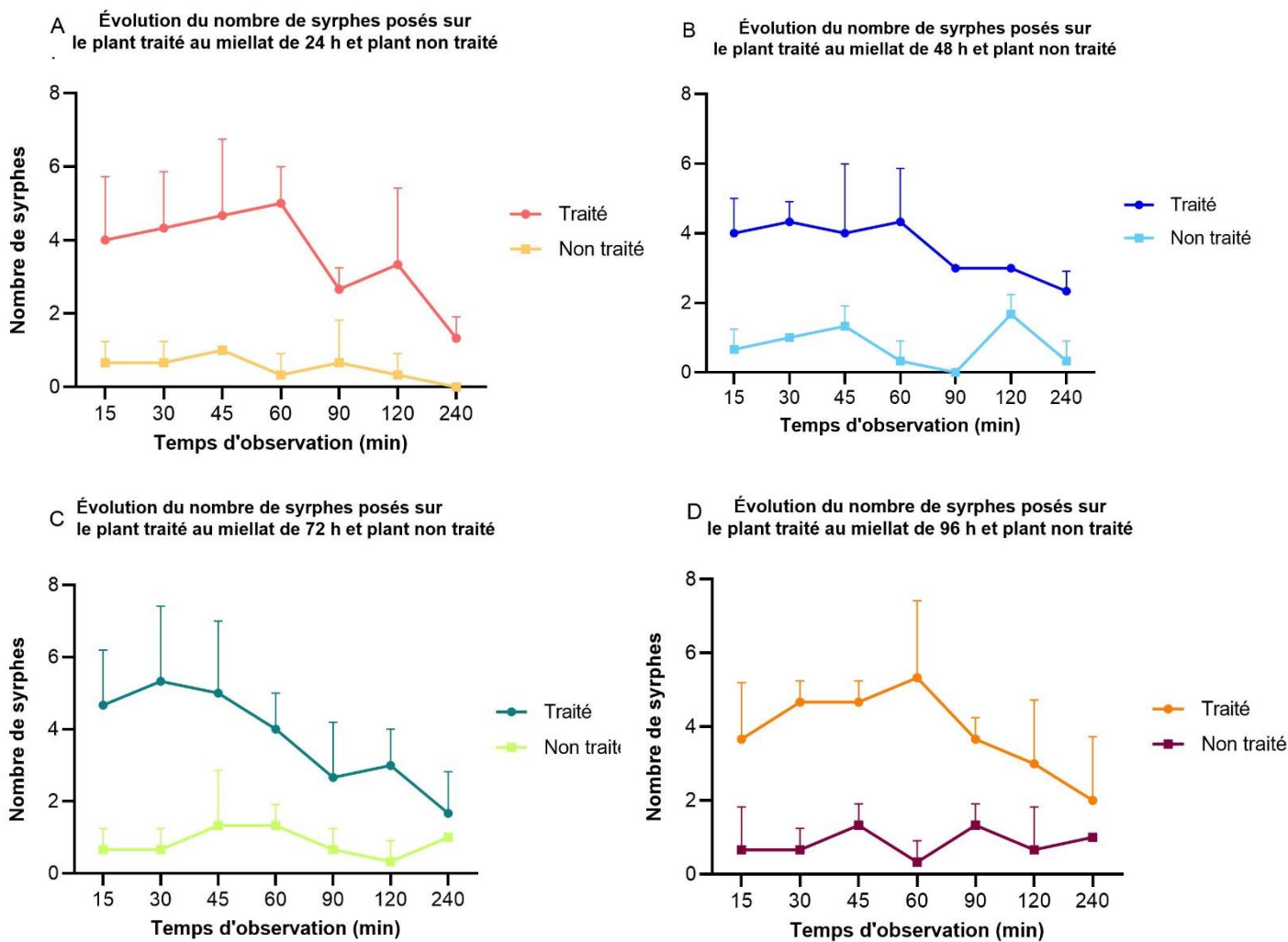


Figure 24. Évolution du nombre de syrphes posés sur les plants traités au miellat (A) Plant traité au miellat de 24 h et plant non traité (témoin) (B) Plant traité au miellat de 48h et plant non traité. (C) Plant traité au miellat de 72h et plant non traité (D) Plant traité au miellat de 96h et plant non traité.

5.1.2 Évaluation de l'effet du vieillissement du miellat du puceron *Aphis fabae* sur l'induction de la ponte chez le syrphe *Episyrphus balteatus*

En ce qui concerne l'effet du vieillissement du miellat sur l'induction de la ponte des syrphes, les traitements au miellat ont un effet significatif ($P < 0.001$) sur le nombre d'œufs déposés par le syrphe *E. balteatus* (Figure 25). Le test post-hoc de comparaison des moyennes a lui permis de mettre en évidence les différences entre le témoin et le vieillissement du miellat. En effet, on peut observer que le miellat vieilli pendant 72h présente la majeure induction de ponte sur les syrphes, suivi par la modalité de 48h et enfin les miellats de 24 et 96 h avec des moyennes équivalentes.

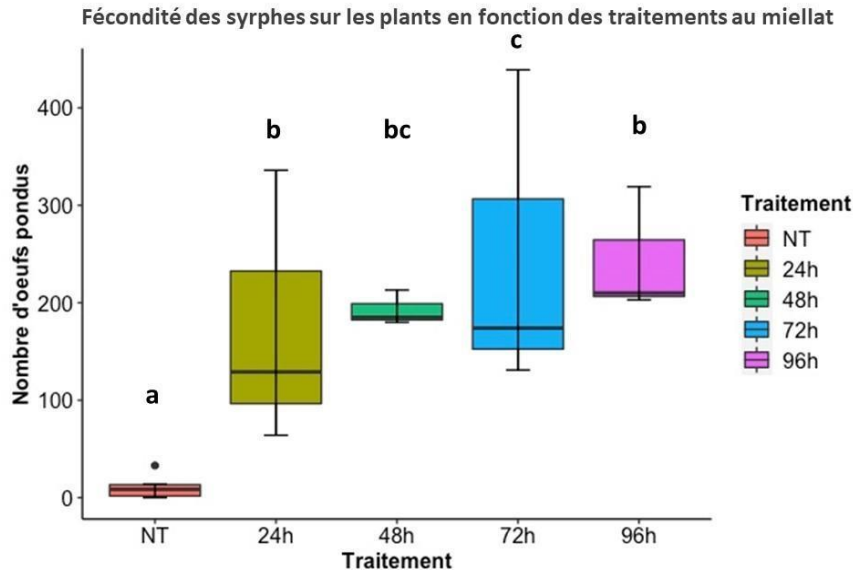


Figure 25. Fécondité des syrphes sur les plantes en fonction du vieillissement du miellat. Les médianes sont représentées par des lignes noires. Les lettres représentent des différences significatives.

5.2 Test de comportement en arènes

5.2.1 Influence du temps de vieillissement du miellat du puceron *Aphis fabae* sur l'attraction des larves de *Episyrphus balteatus*

Dans plusieurs modalités les larves non répondantes, celles qui ne se sont pas déplacées de la zone de départ, ont été le plus nombreuses que le nombre de répondantes (Figure 26).

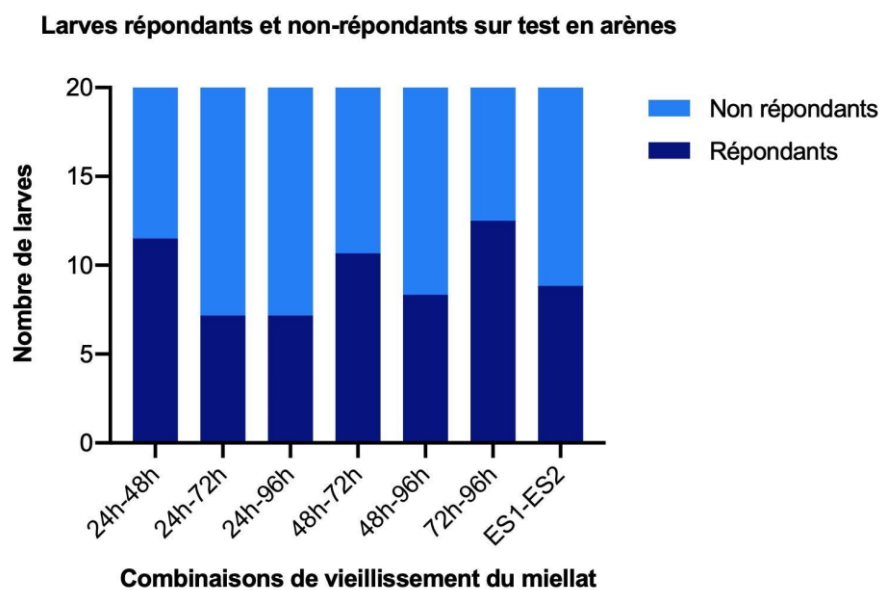


Figure 26. Réponses des larves selon les modalités présentées lors du test de choix en arènes

Lors des tests pour déterminer le temps du vieillissement du miellat du puceron *A. fabae* qui présente la plus grande influence sur l'attraction des syrphes (Figure 27), il n'y a pas eu de différences significatives dans les tests entre combinaisons de miellats de 24h-72h, 24h-96h et la modalité d'eau avec sucrose qui était utilisé comme contrôle. L'hypothèse nulle, de répartition aléatoire a pu être rejetée pour les tests de choix opposant les miellats de 24-48h ($P < 0.001$), 48h-72h ($P < 0.001$), 48h-96h ($P < 0.001$) et 72h-96h ($P < 0,050$). Les modalités de vieillissement ayant montré une préférence significative sont donc le miellat de 24 face à celui de 48h, le miellat de 48h face aux miellats de 72h et 96h et enfin le miellat de 72h face à celui de 96h. De ce fait, on peut établir une sorte de classement ($24h > 48h > 72h > 96h$) entre les modalités de combinaison de miellat où le miellat vieilli. Enfin, le temps d'observation a été un facteur significativement décisif pour les tests de choix opposant les miellats de 24h-96h ($P < 0.001$), 48h-72h ($P < 0.010$) et 72h-96h ($P < 0.001$) (Figure 27).

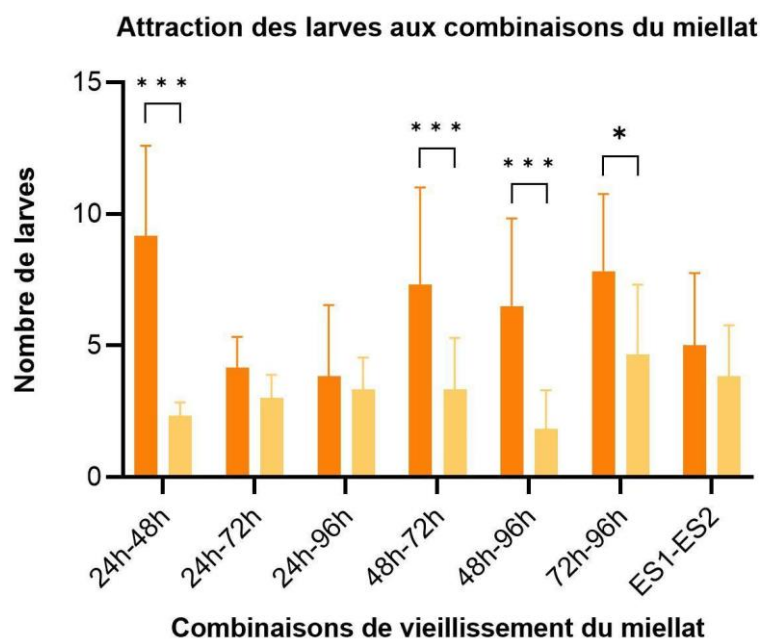


Figure 27. Répartition des larves sur les différentes solutions de miellat présentées lors du test de choix en arènes

6. Discussion

6.1 Test de comportement en tunnel de vol

L'objectif principal de ce travail était d'étudier l'influence du miellat du puceron *A. fabae*, qui avait suivi un processus de vieillissement de 24, 48, 72 et 96 heures, sur les comportements du syrphe prédateur *E. balteatus*. Ceci a été évalué vis-à-vis des adultes avec les expériences de tunnels de vol et vis-à-vis des larves avec les tests en arènes. Les résultats obtenus montrent des différences de comportements tant au niveau des modalités de vieillissement du miellat qu'au niveau des stades de l'insecte.

Les résultats obtenus de l'expérience ont démontré qu'il n'y a pas eu des différences significatives entre les différents vieillissements du miellat sur l'attraction des syrphes adultes. Ces résultats sont en concordance avec l'étude de Glacet, (2020), qui n'a pas trouvé d'effets du miellat de *A. pisum* vieilli pendant 24h, 48h et 96h sur les adultes de syrphe *E. balteatus*. Cette dernière étude a servi de référence pour le présent travail. De plus, selon l'étude de Shaltiel and Ayal, (1998) qui ont évalué l'effet du miellat vieilli du puceron cendré du chou *Brevicoryne brassicae*, l'activité kairomonale du miellat est réduit après 72h et perdue en 2 à 3 jours. Ceci conforte l'idée que le vieillissement du miellat n'augmente pas l'attraction des syrphes. Le miellat a tout de même montré une attraction des adultes significativement plus importante que celle des témoins, en accord avec les différents travaux sur lesquels se basait ce travail. Par exemple, Scholz et Poehling, (2000) ont établi que le miellat de puceron constitue une kairomone qui agit à courte distance pour attirer les syrphes ou encore les nombreux travaux de Leroy et al., (2009) qui ont trouvé que les composés volatils du miellat attirent les insectes auxiliaires aux sources alimentaires et aussi influencent des comportements de recherche et localisation des proies et hôtes. Enfin, Leroy et al, (2014) a aussi trouvé que la vitesse et la mobilité d'*E. balteatus* était significativement supérieur dans des expériences d'application du miellat frais, ce qui entraîne un plus long temps posé sur les plants traités au miellat.

En outre, même si le temps d'observation n'a pas eu d'effets significatifs, le nombre maximal de syrphes répondants est atteint à différents temps d'observation. Le pic est

présent entre 30 et 60 minutes suivi d'une diminution générale à partir du 120 minutes, avec un nombre minimal à la fin de l'expérience. Ce phénomène peut être en lien avec le comportement des syrphes dans le tunnel de vol. Lors du début de l'expérience, les syrphes ont semblé prendre du temps à bouger, sûrement pour s'adapter au nouvel environnement et surtout au flux d'air. De plus, la condition physiologique et d'autres facteurs qui sont propres des individus peuvent influencer leur condition physique. Enfin, il convient de se demander, au vu d'une baisse de réaction à partir de 120 minutes, si le temps d'exposition au flux d'air n'est pas trop long pour les syrphes, qui semblent se fatiguer. La diminution du nombre de répondants à la fin de l'expérience pourrait dès lors être reliée à la fatigue des individus comme à une diminution de relargage des molécules volatiles.

Par rapport à l'évaluation de l'effet du vieillissement du miellat du puceron *A. fabae* sur l'induction de la ponte chez le syrphe *E. balteatus*, on a pu observer des différences entre les miellats vieillis. Le miellat de *A. fabae* qui induit le plus l'oviposition est donc celui de 72h et celui de 24h a l'effet le moins marqué avec celui de 96h. Ces résultats, bien qu'intéressants, ne sont pas les mêmes que ceux obtenus par Glacet, (2020) qui a démontré une induction de la ponte plus importante en présence de miellat de *A. pisum* de 24h.

En général, les résultats de l'effet du miellat sur la fécondité des syrphes sont en concordance avec des études comme celle de Scholz *et al.*, (2000) qui a démontré le rôle kairomonale du miellat comme inducteur de l'oviposition. De plus, Leroy *et al.*, (2011) avait déjà pu identifier des composantes volatiles du miellat de *A. pisum*, 3-méthyle-2-buténal, l'acide 2-méthylbutanoïque et l'acide butanoïque qui induisent l'oviposition. De même, les résultats de Barga *et al.*, (1998) ont trouvé qu'avec plus grande densité des pucerons sur les plantes et donc de miellat, le nombre d'œufs augmentait également.

Afin d'optimiser la conduite des expériences, il serait intéressant d'augmenter le nombre de syrphes utilisés dans les expériences des tunnels de vol et aussi d'augmenter le nombre de réplicats réalisés. De plus, l'utilisation d'un logiciel de tracking (comme les logiciels Noldus Information Technology ou Ethovision) de chaque individu pourra être ajouté dans ce type d'expériences afin de pouvoir comprendre plus précisément le comportement des syrphes.

En outre, il s'avère que l'élevage est plus intensif lors des conduites de tunnels de vols, avec des reproductions plus fréquentes. Les tunnels de vols fatiguent les syrphes qui ne peuvent pas être utilisés trop fréquemment dans ces systèmes. L'utilisation répétée des individus pourrait également mener à une habitude des femelles au dispositif et donc biaiser les résultats. Dans ce cas, ils ont été utilisés deux fois maximum avec un intervalle d'une semaine entre expérimentations. Tout cela fait que les individus utilisables pour les expériences constituent l'élément le plus limitant.

Enfin, on pourra suggérer de modifier certaines conditions d'expérimentation, par exemple; inverser la position des plants et la boîte de transport des syrphes dans le tunnel de vol. Ceci avec l'intention que les syrphes ne soient pas soumis dès le départ au flux d'air à contre courant, le sens du courant d'air par rapport aux plantes pourrait en effet influencer la distribution des composants volatiles dans le tunnel de vol.

6.2 Test de comportement en arènes

Les tests en arènes avaient pour but de mettre en évidence les préférences des larves de syrphes vis-à-vis des différents miellats de *A. fabae*.

D'abord les proportions de larves répondantes et non répondantes ont permis de soulever la question de l'adéquation du dispositif expérimental étant donné le nombre important de larves n'ayant pas bougé à l'issue de l'expérience. Cependant, ces résultats sont similaires à l'étude de Borgen *et al.*, (1998) où 42 de 100 larves utilisées, ne se sont pas déplacées dans les tests en arène. Dans notre cas, ce résultat peut être expliqué par les conditions de laboratoire de l'expérimentation. Le stress généré lors du transfert des larves de la cage d'élevage aux boîtes de Pétri peut avoir influencé la mobilité des larves. La présence de stress peut - être confirmée parce que certaines larves se sont transformées en pupes lors des tests. De plus, les conditions de luminosité dans les étagères où l'expérience a été mise en place ont été de l'ordre de $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ce qui a été nettement plus haute que les $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, celle de l'intérieure de la cage où les larves sont élevées normalement.

En ce qui concerne les préférences des larves pour les différents miellats, il y a eu des différences significatives dans les combinaisons de miellats de 24-48h, 48h-72h, 48h-96h et 72h-96h. Ce qui nous a permis d'établir une sorte de classement (24h > 48h > 72h > 96h) entre les modalités de combinaison de miellat où le miellat frais présente une majeure attraction. Ces résultats peuvent être mis en relation avec ceux de Bargaen *et al.*, (1998) qui a trouvé que les larves au premier stade ont montré des comportements de recherche en courtes distances guidés par les signaux chimiques émises par les pucerons. Ce travail montrait également, que des larves de deuxième et troisième stade larvaire ne répondaient pas dans des tests olfactométriques, ce qui est cohérent avec notre taux important de larves non répondantes..

Dans ce contexte, on tente de proposer quelques possibilités d'amélioration au niveau de la mise en place de l'expérience. Les conditions expérimentales doivent être plus similaires aux conditions de la salle d'élevage de syrphes, surtout par rapport aux conditions de luminosité. De plus, la conduite des expériences doit se faire en deux temps. Tout d'abord, afin d'évaluer l'attraction du miellat vis-à-vis des larves, il conviendrait d'opposer chaque type de miellat avec un témoin. Et en deuxième temps, opposer, comme ici, les différents miellats entre eux. . Finalement, l'utilisation des trois stades larvaires (L1 à L3) pourrait être pertinent afin d'identifier le stade le plus répondant aux stimuli de miellat ou des pucerons, vu que la réponse pourrait être dû aux structures morphologiques des larves pour percevoir les composées volatiles (Bargaen *et al.*, 1998).

7. Conclusions

Le miellat, cette substance riche en sucres, produite par les pucerons était considérée anciennement comme un déchet du métabolisme. A l'heure actuelle, il est reconnu pour son action bénéfique. D'une part comme source alimentaire pour les insectes auxiliaires, d'autre part, pour son rôle kairomonale agissant sur la localisation des proies et hôtes d'auxiliaires de cultures utilisés dans des stratégies de lutte biologique.

Dans cette perspective, ce travail cherchait à étudier l'influence du vieillissement du miellat du puceron *A. fabae* sur les comportements du syrpe prédateur *E. balteatus*. L'expérience de tunnels de vol a permis de conclure que le vieillissement du miellat ne permet pas d'augmenter/de diminuer l'attraction sur des syrpes adultes. Cependant, les vieillissements du miellat ont montré des réponses significativement différentes par rapport à l'induction de la ponte. En effet, le miellat vieilli pendant 72h a présenté le taux d'oviposition le plus élevé.

En outre, les tests de comportement en arènes ont permis d'étudier les préférences des larves de syrpes vis-à-vis des différents miellats. De sorte que les miellats avec un moindre temps de vieillissement semblent être les plus attirants.

Finalement, ces résultats offrent des perspectives intéressantes sur les relations trophiques: plantes- insectes phytophages - insectes prédateurs/parasitoïdes et les substances sémiochimiques émises. Cette étude confirme à nouveau que ces derniers influencent la dynamique des auxiliaires vis-à-vis des pucerons. L'importance de comprendre ces relations complexes et les paramètres qui les conditionnent est évidente pour permettre une avancée dans la lutte contre ces ravageurs majeurs. Le miellat de puceron semble en effet être une piste intéressante pour le développement de produits qui pourraient s'utiliser dans des nouvelles approches de lutte biologique.

8. Références bibliographiques

- Adams, D. and Douglas, A.E. (1997) 'How symbiotic bacteria influence plant utilisation by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*', *Oecologia*, 110(4), pp. 528–532. Available at: <https://doi.org/10.1007/s004420050190>.
- Agrawal, A.A. (2000) 'Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions', *Current Opinion in Plant Biology*, 3(4), pp. 329–335. Available at: [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00089-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00089-3).
- Almohamad, R., Verheggen, F. and Haubruge, E. (2009) 'Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review', *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3). Available at: <https://orbi.uliege.be/handle/2268/81394> (Accessed: 31 March 2022).
- Almohamad, R., Verheggen, F. and Haubruge, E. (2010) 'Intraguild interactions between the predatory hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and the Asian ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Effect of larval tracks', *European Journal of Entomology*, 107, pp. 41–45. Available at: <https://doi.org/10.14411/eje.2010.004>.
- Arakaki, N. and Hattori, M. (1998) 'Differences in the quality and quantity of honeydew from first instar soldier and ordinary morph nymphs of the bamboo aphid, *Pseudoregma koshunensis* (Takahashi)(Homoptera: Aphididae)', *Applied Entomology and Zoology (Japan)* [Preprint]. Available at: <https://scholar.google.com> (Accessed: 8 August 2022).
- ARVALIS, (sd). Les entomophages en grandes cultures: diversité, service rendue et potentialité des habitat. *Episyrphus balteatus*. Available at: <https://www.arvalis-infos.fr>
- Bargen, H., Saudhof, K. and Poehling, H.-M. (1998) 'Prey finding by larvae and adult females of *Episyrphus balteatus*', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87(3), pp. 245–254. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1998.00328.x>.
- Barzman, M. et al. (2015) 'Eight principles of integrated pest management', *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), pp. 1199–1215. Available at: <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0327-9>.
- Blackman, R.L. and Eastop, V.F. (2007) 'Taxonomic issues.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. Wallingford: CABI, pp. 1–29. Available at: <https://doi.org/10.1079/9780851998190.0001>.
- Boedeker, W. et al. (2020) 'The global distribution of acute unintentional pesticide poisoning: estimations based on a systematic review', *BMC Public Health*, 20(1), p. 1875. Available at: <https://doi.org/10.1186/s12889-020-09939-0>.
- Branquart, E. and Hemptinne, J.-L. (2000) 'Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae)', *European Journal of Entomology*, 97(2), pp. 165–170. Available at: <https://doi.org/10.14411/eje.2000.031>.
- Brodeur, J. et al. (2017) 'Predators, parasitoids and pathogens.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 225–261. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0225>.
- Buckley, R.C. (1987) 'Interactions Involving Plants, Homoptera, and Ants', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), pp. 111–135. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.000551>.
- Budenberg, W.J. (1990) 'Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55(2), pp. 139–148. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1990.tb01357.x>.
- Budenberg, W.J. and Powell, W. (1992) 'The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64(1), pp. 57–61. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb01594.x>.
- Burke, G.R. and Moran, N.A. (2011) 'Massive genomic decay in *Serratia symbiotica*, a recently evolved symbiont of aphids', *Genome Biology and Evolution*, 3, pp. 195–208. Available at: <https://doi.org/10.1093/gbe/evr002>.
- CABI, (2022a). Invasive species compendium: *Aphis fabae* (Black bean aphid). Available at: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/6196>
- CABI, (2022b). Invasive species compendium: *Episyrphus balteatus*. Available at: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/21559>
- Castañeda, L.E., Sandrock, C. and Vorburger, C. (2010) 'Variation and covariation of life history traits in aphids are related to infection with the facultative bacterial endosymbiont *Hamiltonella defensa*', *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(1), pp. 237–247. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01416.x>.
- Cloutier, C. (1986) 'Amino acid utilization in the aphid *Acyrtosiphon pisum* infected by the parasitoid *Aphidius smithi*', *Journal of Insect Physiology*, 32(4), pp. 263–267. Available at: [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(86\)90037-5](https://doi.org/10.1016/0022-1910(86)90037-5).

Cloyd, R. (2012) *Indirect Effects of Pesticides on Natural Enemies, Pesticides - Advances in Chemical and Botanical Pesticides*. IntechOpen. Available at: <https://doi.org/10.5772/48649>.

Contino L., 2020. « Etude de l'influence du miellat de deux pucerons *A. fabae* (Scopoli, 1763), *A. pisum* (Harris, 1776) et des composés apparentés produits par la bactérie *S. sciuri* (Kloos, 1976) sur l'oviposition du syrphe *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) et étude de la diversité en syrphes dans des bandes mono-florales au sein d'une culture de blé ». Mémoire de bachelier professionnalisant en agronomie, orientation Technique et gestion horticole. Isia, Gembloux.

Costopoulos, K. *et al.* (2014) 'Aphid facultative symbionts reduce survival of the predatory lady beetle *Hippodamia convergens*', *BMC Ecology*, 14(1), p. 5. Available at: <https://doi.org/10.1186/1472-6785-14-5>.

De Moraes, C., Lewis, W.J. and Tumlinson, J. (2000) 'Examining Plant-Parasitoid Interactions in Tritrophic Systems.', *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29. Available at: <https://doi.org/10.1590/S0301-80592000000200001>.

Douglas, A.E. (1993) 'The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations', *Ecological Entomology*, 18(1), pp. 31–38. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01076.x>.

Douglas, A.E. (1997) 'Provenance, experience and plant utilisation by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83(2), pp. 161–170. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00168.x>.

Douglas, A.E. (2006) 'Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions', *Journal of Experimental Botany*, 57(4), pp. 747–754. Available at: <https://doi.org/10.1093/jxb/erj067>.

Douglas, A.E. and Emden, H.F. van (2017) 'Nutrition and symbiosis.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 114–131. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0114>.

Eleftherianos, I. *et al.* (2008) 'Characterization of the M918T sodium channel gene mutation associated with strong resistance to pyrethroid insecticides in the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulzer)', *Bulletin of Entomological Research*, 98(2), pp. 183–191. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0007485307005524>.

El-Shafie, H.A.F. and Faleiro, J.R. (2017) *Semiochemicals and Their Potential Use in Pest Management, Biological Control of Pest and Vector Insects*. IntechOpen. Available at: <https://doi.org/10.5772/66463>.

Elzen, G.W. and Hardee, D.D. (2003) 'United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service research on managing insect resistance to insecticides', *Pest Management Science*, 59(6–7), pp. 770–776. Available at: <https://doi.org/10.1002/ps.659>.

Emden, H.F. van and Harrington, R. (eds) (2017) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0000>.

Etemadi, F. *et al.* (2019) 'Agronomy, Nutritional Value, and Medicinal Application of Faba Bean (*Vicia faba* L.)', *Horticultural Plant Journal*, 5(4), pp. 170–182. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2019.04.004>.

FAO. 2022. Pesticides use, pesticides trade and pesticides indicators – Global, regional and country trends, 1990–2020. FAOSTAT Analytical Briefs, no. 46. Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0918en>

Faria, C.A., Wäckers, F.L. and Turlings, T.C.J. (2008) 'The nutritional value of aphid honeydew for non-aphid parasitoids', *Basic and Applied Ecology*, 9(3), pp. 286–297. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.02.001>.

Fereres, A., Irwin, M.E. and Kampmeier, G.E. (2017) 'Aphid movement: process and consequences.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 196–224. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0196>.

Field, L.M. *et al.* (2017) 'Aphid genomics and its contribution to understanding aphids as crop pests.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 37–49. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0037>.

Fischer, C.Y. *et al.* (2015) 'Bacteria may enhance species association in an ant-aphid mutualistic relationship', *Chemoecology*, 25(5), pp. 223–232. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00049-015-0188-3>.

Fischer, C.Y. *et al.* (2017) 'Bacteria may contribute to distant species recognition in ant-aphid mutualistic relationships', *Insect Science*, 24(2), pp. 278–284. Available at: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12302>.

Fischer, M.K. *et al.* (2002) 'Age-specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance', *Journal of Insect Physiology*, 48(3), pp. 319–326. Available at: [https://doi.org/10.1016/s0022-1910\(01\)00179-2](https://doi.org/10.1016/s0022-1910(01)00179-2).

Fischer, M.K. and Shingleton, A.W. (2001) 'Host Plant and Ants Influence the Honeydew Sugar Composition of Aphids', *Functional Ecology*, 15(4), pp. 544–550.

Fischer, M.K., Volk, W. and Hoffmann, K.H. (2005) 'Honeydew production and honeydew sugar composition of polyphagous black bean aphid, *Aphis fabae* (Hemiptera Aphididae) on various host plants and implications for ant-attendance', *European Journal of Entomology*, (102), pp. 155–160.

Foster, S.P. *et al.* (2014) 'A mutation (L1014F) in the voltage-gated sodium channel of the grain aphid, *Sitobion avenae*, is associated with resistance to pyrethroid insecticides', *Pest Management Science*, 70(8), pp. 1249–1253. Available at: <https://doi.org/10.1002/ps.3683>.

Francis, F. *et al.* (2005) 'Role of (E)-beta-farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae (Diptera: Syrphidae).', *European Journal of Entomology*, 102(3). Available at: <https://doi.org/10.14411/eje.2005.061>.

Francis, F., Lognay, G. and Haubruge, E. (2004) 'Olfactory Responses to Aphid and Host Plant Volatile Releases: (E)-β-Farnesene an Effective Kairomone for the Predator *Adalia bipunctata*', *Journal of Chemical Ecology*, 30(4), pp. 741–755. Available at: <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000028429.13413.a2>.

Glacet, L. (2021). Analyse de la composition du miellat de pucerons et influence sur le comportement intraguild des prédateurs. Mémoire de Master Bioingénieur en Sciences agronomiques. Gembloux Agro-Bio Tech, Gembloux. Available at: <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/11812>

Gilbert, F.S. (1981) 'Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species', *Ecological Entomology*, 6(3), pp. 245–262. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1981.tb00612.x>.

Goggin, F.L., Quisenberry, S.S. and Ni XinZhi, N.X. (2017) 'Feeding injury.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 303–322. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0303>.

Guerrieri, E. and Digilio, M.C. (2008) 'Aphid-plant interactions: A review', *Journal of Plant Interactions*, 3, pp. 223–232. Available at: <https://doi.org/10.1080/17429140802567173>.

Gullan, P.J. and Martin, J.H. (2009) 'Chapter 244 - Sternorrhyncha: (Jumping Plant-Lice, Whiteflies, Aphids, and Scale Insects)', in V.H. Resh and R.T. Cardé (eds) *Encyclopedia of Insects (Second Edition)*. San Diego: Academic Press, pp. 957–967. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00253-8>.

Guo, J. *et al.* (2017) 'Nine facultative endosymbionts in aphids. A review', *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20(3), pp. 794–801. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.03.025>.

Hance, T., Kohandani-Tafresh, F. and Munaut, F. (2017) 'Biological control.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 448–493. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0448>.

Hansen, L.M., Lorentsen, L. and Boelt, B. (2008) 'How to reduce the incidence of black bean aphid (*Aphis fabae* Scop.) attacking organic growing field beans (*Vicia faba* L.) by growing partially resistant bean varieties and by intercropping field beans with cereals', *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 58(4), pp. 359–364. Available at: <https://doi.org/10.1080/09064710701788844>.

Haslett, J.R. (1989) 'Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies', *Oecologia*, 78(4), pp. 433–442. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF00378732>.

Hendrix, D.L., A, W.Y. and Leggett, J.E. (1992) 'Homopteran honeydew sugar composition is determined by both the insect and plant species', *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 101(1–2), pp. 23–27. Available at: [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(92\)90153-i](https://doi.org/10.1016/0305-0491(92)90153-i).

Hermoso-De-Mendoza, A. *et al.* (2014) *Aphid management, electronico*. Cajamar Caja Rural, pp. 279–302. Available at: <http://redivia.gva.es/handle/20.500.11939/6857> (Accessed: 31 March 2022).

Hjorth, K. *et al.* (2011) 'Pesticide residues in fruits and vegetables from South America – A Nordic project', *Food Control*, 22, pp. 1701–1706. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2010.05.017>.

Hogervorst, P. A. M., Wäckers, F.L. and Romeis, J. (2007) 'Detecting Nutritional State and Food Source Use in Field-Collected Insects that Synthesize Honeydew Oligosaccharides', *Functional Ecology*, 21(5), pp. 936–946.

Hogervorst, Petra A. M., Wäckers, F.L. and Romeis, J. (2007) 'Effects of honeydew sugar composition on the longevity of *Aphidius ervi*', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122(3), pp. 223–232. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00505.x>.

Hulot L., 2020. Etude des effets du miellat et de son microbiote sur le comportement d'oviposition du syrpe *Episyrphus balteatus* (De Geer) et étude de l'impact des bandes fleuries sur les auxiliaires de culture en champ de blé. Mémoire de Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie, Faculté des Sciences, Liège. <http://hdl.handle.net/2268.2/9902>

Hurej, M. and Werf, W.V.D. (1993) 'The influence of black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., and its honeydew on the photosynthesis of sugar beet', *Annals of Applied Biology*, 122(2), pp. 189–200. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1993.tb04026.x>.

INRAE, (2014). Ephytia. Biocontrol. *Episyrphus balteatus*. Cycle, conditions de développement. Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/19677/Biocontrol-Cycle-conditions-de-developpement>

INRAE, (2018a). *Encyclop'Aphid : l'encyclopédie des pucerons*. <https://www6.inrae.fr/encyclopedie-pucerons>. Available at: <https://www6.inrae.fr/encyclopedie-pucerons/Qu-est-ce-qu-un-puceron/Morphologie>

- INRAE, (2018b). *Encyclop'Aphid : l'encyclopédie des pucerons*. Available at: <https://www6.inrae.fr/encyclopedie-pucerons/Especes/Predateurs-insectes/Diptera-Syrphidae/Episyrphus-balteatus>
- Karley, A.J., Douglas, A.E. and Parker, W.E. (2002) 'Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids', *The Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 19), pp. 3009–3018. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.205.19.3009>.
- Khan Mirza, F. *et al.* (2020) 'Enzymes mediating resistance to chlorpyrifos in *Aphis fabae* (Homoptera: Aphididae)', *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 206, p. 111335. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111335>.
- Kirk, W.D.J. (2004) 'Faba bean: *Vicia faba*', *Bee World*, 85(3), pp. 60–62. Available at: <https://doi.org/10.1080/0005772X.2004.11099625>.
- Laubertie, E.A., Wratten, S.D. and Hemptinne, J.-L. (2012) 'The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness', *Biological Control*, 61(1), pp. 1–6. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.12.010>.
- van Lenteren, J.C. (2012) 'The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake', *BioControl*, 57(1), pp. 1–20. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>.
- Leroy, P., Capella, Q. and Haubruge, E. (2009) 'L'impact du miellat de puceron au niveau des relations tritrophiques entre les plantes-hôtes, les insectes ravageurs et leurs ennemis naturels', *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(2). Available at: <https://orbi.uliege.be/handle/2268/36038> (Accessed: 31 March 2022).
- Leroy, P.D., Wathelet, B., *et al.* (2011) 'Aphid-host plant interactions: does aphid honeydew exactly reflect the host plant amino acid composition?', *Arthropod-Plant Interactions*, 5(3), pp. 193–199. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9128-5>.
- Leroy, P.D., Sabri, A., *et al.* (2011) 'Microorganisms from aphid honeydew attract and enhance the efficacy of natural enemies', *Nature Communications*, 2(1), p. 348. Available at: <https://doi.org/10.1038/ncomms1347>.
- Leroy, P.D. *et al.* (2014) 'Aphid honeydew: An arrestant and a contact kairomone for *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) larvae and adults', *European Journal of Entomology*, 111(2), pp. 237–242. Available at: <https://doi.org/10.14411/eje.2014.028>.
- Margni, M. *et al.* (2002) 'Life cycle impact assessment of pesticides on human health and ecosystems', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93(1), pp. 379–392. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00336-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00336-X).
- Minks, A.K. and Harrewijn, P. (1987) *Aphids: their biology, natural enemies, and control*. Amsterdam; New York: Elsevier.
- Mittler, T.E. (1958) 'Studies on the Feeding and Nutrition of *Tuberolachnus Salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae): II. The Nitrogen and Sugar Composition of Ingested Phloem Sap and Excreted Honeydew', *Journal of Experimental Biology*, 35(1), pp. 74–84. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.35.1.74>.
- Moores, G.D., Devine, G.J. and Devonshire, A.L. (1994) 'Insecticide-Insensitive Acetylcholinesterase Can Enhance Esterase-Based Resistance in *Myzus persicae* and *Myzus nicotianae*', *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 49(2), pp. 114–120. Available at: <https://doi.org/10.1006/pest.1994.1038>.
- Nalam, V., Louis, J. and Shah, J. (2019) 'Plant defense against aphids, the pest extraordinaire', *Plant Science*, 279, pp. 96–107. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.04.027>.
- van Neerbos, F.A.C. *et al.* (2020) 'Honeydew composition and its effect on life-history parameters of hyperparasitoids', *Ecological Entomology*, 45(2), pp. 278–289. Available at: <https://doi.org/10.1111/een.12799>.
- Nordlund, D.A. and Lewis, W.J. (1976) 'Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions', *Journal of Chemical Ecology*, 2(2), pp. 211–220. Available at: <https://doi.org/10.1007/bf00987744>.
- Norin, T. (2007) 'Semi-chemicals for insect pest management', *Pure and Applied Chemistry*, 79(12), pp. 2129–2136. Available at: <https://doi.org/10.1351/pac200779122129>.
- Oliver, K.M. *et al.* (2003) 'Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(4), pp. 1803–1807. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.0335320100>.
- Oliver, K.M. *et al.* (2010) 'Facultative Symbionts in Aphids and the Horizontal Transfer of Ecologically Important Traits', *Annual Review of Entomology*, 55(1), pp. 247–266. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085305>.
- Oliver, K.M., Smith, A.H. and Russell, J.A. (2014) 'Defensive symbiosis in the real world – advancing ecological studies of heritable, protective bacteria in aphids and beyond', *Functional Ecology*, 28(2), pp. 341–355. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12133>.

- ONU, 2015. World Population Prospects: The 2015 Revision. *United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division*. Available at: http://esa.un.org/unpd/wpp/Publications/Files/Key_Findings_WPP_2015.pdf.
- Omkar and Mishra, G. (2016) 'Chapter 8 - Syrphid Flies (The Hovering Agents)', in Omkar (ed.) *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. San Diego: Academic Press, pp. 259–279. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803265-7.00008-7>.
- Pickett, J.A. *et al.* (1992) 'The Chemical Ecology of Aphids', *Annual Review of Entomology*, 37(1), pp. 67–90. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.000435>.
- Pickett, J.A., Bruce, T.J.A. and Glinwood, R.T. (2017) 'Chemical ecology.', in H.F. van Emden and R. Harrington (eds) *Aphids as crop pests*. 2nd edn. Wallingford: CABI, pp. 148–172. Available at: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0148>.
- Pickett, J.A. and Griffiths, D.C. (1980) 'Composition of aphid alarm pheromones', *Journal of Chemical Ecology*, 6(2), pp. 349–360. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF01402913>.
- Piffaretti J. (2012) Différenciation génétique et écologique des populations du puceron *Brachycaudus helichrysi* (Hemiptera : Aphididae) : mise en évidence de deux espèces soeurs aux cycles de vie contrastés. Thèse présentée à Montpellier SupAgro pour obtenir le diplôme de doctorat. Montpellier SupAgro. Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociétés, Environnement, SIBAGHE, Montpellier. Available at: <https://hal.inrae.fr/tel-02803893>
- Pinheiro, L. *et al.* (2015) 'Effects of pollen, sugars and honeydew on lifespan and nutrient levels of *Episyrphus balteatus*', *BioControl*, 60, pp. 47–57. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9621-8>.
- Pinheiro, L.A. *et al.* (2013) 'Effect of floral resources on longevity and nutrient levels of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae)', *Biological Control*, 67(2), pp. 178–185. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.07.010>.
- Plant Health Australia Ltd (2015) *Generic contingency plan – Exotic sap-sucking pests of grain* (Version 1, May 2015). Plant Health Australia, Canberra, ACT. Available at: <https://www.planthealthaustralia.com.au/wp-content/uploads/2016/03/Sap-sucking-insect-pests-of-grain-CP.pdf>
- Price, P.W. *et al.* (1980) 'Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1), pp. 41–65. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000353>.
- Russell, J.A. and Moran, N.A. (2006) 'Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), pp. 603–610. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3348>.
- Sadeghi, H. *et al.* (2014) 'Host preferences of aphidophagous hoverflies from field distribution of their larvae', *Egyptian Journal of Biology*, 16, pp. 1–16. Available at: <https://doi.org/10.4314/ejb.v16i1.1>.
- Sandström, J. and Pettersson, J. (1994) 'Amino acid composition of phloem sap and the relation to intraspecific variation in pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) performance', *Journal of Insect Physiology*, 40(11), pp. 947–955. Available at: [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(94\)90133-3](https://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90133-3).
- Sandström, J., Telang, A. and Moran, N.A. (2000) 'Nutritional enhancement of host plants by aphids - a comparison of three aphid species on grasses', *Journal of Insect Physiology*, 46(1), pp. 33–40. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00098-0](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00098-0).
- Schillewaert, S., Vantaux, A., *et al.* (2017) 'The effect of host plants on genotype variability in fitness and honeydew composition of *Aphis fabae*', *Insect Science*, 24(5), pp. 781–788. Available at: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12360>.
- Schillewaert, S., Parmentier, T., *et al.* (2017) 'The influence of facultative endosymbionts on honeydew carbohydrate and amino acid composition of the black bean aphid *Aphis fabae*', *Physiological Entomology*, 42(2), pp. 125–133. Available at: <https://doi.org/10.1111/phen.12181>.
- Scholz, D. and Poehling, H.-M. (2000) 'Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94(2), pp. 149–158. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00615.x>.
- Schulten, A. (2017) *Field Guide to the Robberflies of the Netherlands and Belgium*. Available at: <https://www.nhbs.com/field-guide-to-the-robberflies-of-the-netherlands-and-belgium-book> (Accessed: 15 August 2022).
- Shaltiel, L. and Ayal, Y. (1998) 'The use of kairomones for foraging decisions by an aphid parasitoid in small host aggregations', *Ecological Entomology*, 23(3), pp. 319–329. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00141.x>.
- Shannag, H.-K. and Ababneh, J.A. (2007) 'Effect of Black Bean Aphid, *Aphis fabae* Scopoli, on Productivity of Different Faba Bean Varieties', *Bulletin de la Société entomologique de France*, 112(4), pp. 499–504. Available at: <https://doi.org/10.3406/bsef.2007.16475>.
- Singh, R. and Singh, G. (2021) 'Aphids', in Omkar (ed.) *Polyphagous Pests of Crops*. Singapore: Springer, pp. 105–182. Available at: https://doi.org/10.1007/978-981-15-8075-8_3.

Smith, H.G. and Hallsworth, P.B. (1990) 'The effects of yellowing viruses on yield of sugar beet in field trials, 1985 and 1987', *Annals of Applied Biology*, 116(3), pp. 503–511. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1990.tb06633.x>.

Snyder, W.E. and Ives, A.R. (2003) 'Interactions between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and PEA Aphid Biocontrol', *Ecology*, 84(1), pp. 91–107.

Stenberg, J.A. (2017) 'A Conceptual Framework for Integrated Pest Management', *Trends in Plant Science*, 22(9), pp. 759–769. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.010>.

Sullivan, D.J. (2005) 'Aphids', in *Encyclopedia of Entomology*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 127–146. Available at: https://doi.org/10.1007/0-306-48380-7_252.

Tenhumberg, B. (1995) 'Estimating Predatory Efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in Cereal Fields', *Environmental Entomology*, 24(3), pp. 687–691. Available at: <https://doi.org/10.1093/ee/24.3.687>.

Tenhumberg, B. and Poehling, H.-M. (1995) 'Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: Aspects of their biology and efficacy in different years and regions', *Faculty Publications in the Biological Sciences* [Preprint]. Available at: <https://digitalcommons.unl.edu/bioscifacpub/206>.

Turlings, T.C., Tumlinson, J.H. and Lewis, W.J. (1990) 'Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps', *Science (New York, N.Y.)*, 250(4985), pp. 1251–1253. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.250.4985.1251>.

Turpeau, E. *et al.*, (2011). Les pucerons des grandes cultures. Cycles biologiques et activités de vol. Editions Quae, 135 p., 2011, 978-2-7592-1026-8 978-2-85794-266-5. (hal-02811336)

UNEP (2019) Stockholm Convention on Persistent Organic Pollutant (POPs) Available at: <http://chm.pops.int/TheConvention/ThePOPs/tabid/673/Default.aspx>.

Verheggen, F. (2008) 'Production of alarm pheromone in aphids and perception by ants and natural enemies'. Available at: <https://orbi.uliege.be/handle/2268/32647> (Accessed: 31 March 2022).

Völkl, W. *et al.* (1999) 'Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences', *Oecologia*, 118(4), pp. 483–491. Available at: <https://doi.org/10.1007/s004420050751>.

Vorburger, C., Ganesanandamoorthy, P. and Kwiatkowski, M. (2013) 'Comparing constitutive and induced costs of symbiont-conferred resistance to parasitoids in aphids', *Ecology and evolution*, 3, pp. 706–13. Available at: <https://doi.org/10.1002/ece3.491>.

Wäckers, Felix L. (2005) 'Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources', in F. L. Wäckers, J. Bruin, and P.C.J. van Rijn (eds) *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 17–74. Available at: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.003>.

Wäckers, F.L. (2000) 'Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars', *Oikos*, 90(1), pp. 197–201. Available at: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900124.x>.

Watanabe, H. *et al.* (2016) 'An Attractant of the Aphidophagous Gall Midge *Aphidoletes aphidimyza* From Honeydew of *Aphis gossypii*', *Journal of Chemical Ecology*, 42(2), pp. 149–155. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0666-2>.

Way, M.J. (1963) 'Mutualism Between Ants and Honeydew-Producing Homoptera', *Annual Review of Entomology*, 8(1), pp. 307–344. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.08.010163.001515>.

Webster, B. (2009) *Olfactory basis of host-recognition in the black bean aphid, Aphis fabae*. Ph.D. Imperial College London. Available at: <https://doi.org/10.25560/5272>.

Wilkinson, T. *et al.* (1997) 'Honeydew sugars and osmoregulation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*', *The Journal of Experimental Biology*, 200(Pt 15), pp. 2137–2143. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.200.15.2137>.

Wintermantel, W.M. (2005) 'Co-infection of Beet mosaic virus with Beet Yellowing Viruses Leads to Increased Symptom Expression on Sugar Beet', *Plant Disease*, 89(3), pp. 325–331. Available at: <https://doi.org/10.1094/PD-89-0325>.

Woodring, J. *et al.* (2004) 'Honeydew amino acids in relation to sugars and their role in the establishment of ant-attendance hierarchy in eight species of aphids feeding on tansy (*Tanacetum vulgare*)', *Physiological Entomology*, 29(4), pp. 311–319. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.0307-6962.2004.00386.x>.

Yao, I. and Akimoto, A. (2002) *Flexibility in the composition and concentration of amino acids in honeydew of the drepanosiphid aphid Tuberculatus quercicola*. Available at: <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-2311.2002.00455.x> (Accessed: 8 August 2022).

Yao, I. and Akimoto, S. (2001) 'Ant attendance changes the sugar composition of the honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*', *Oecologia*, 128(1), pp. 36–43. Available at: <https://doi.org/10.1007/s004420100633>.

9. Annexes

9.1 Annexe 1 : Gestion des élevages et dispositifs expérimentaux



Figure supplémentaire 1. Culture de V. faba



Figure supplémentaire 2. Élevage de puceron A. fabae



Figure supplémentaire 3. Élevage de puceron A. Pisum



Figure supplémentaire 4. Récolte du miellat de A. fabae pour les tests en tunnel de vol



Figure supplémentaire 5. Récolte du miellat de A. fabae pour les tests en arène



Figure supplémentaire 6. Élevage du syrphé *E. balteatus* en cage de vol



Figure supplémentaire 7. Réproduction du syrphé *E. balteatus*



Figure supplémentaire 8. Test de comportement en tunnel de vol



Figure supplémentaire 9. Syrphes E. balteatus sur plant de V. faba lors du test de tunnel de vol



Figure supplémentaire 10. Œufs du syrpe *E. balteatus* sur plant de *V. faba* après le test de tunnel de vol



Figure supplémentaire 11. Larves du syrpe *E. balteatus*

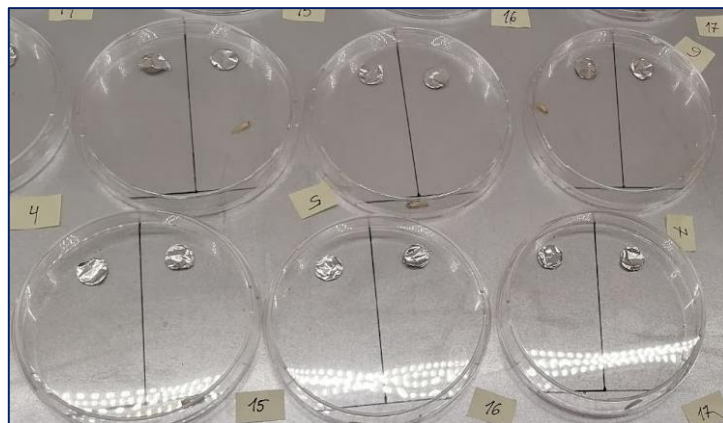


Figure supplémentaire 12. Test de comportement en arènes

9.2 Annexe 2: Analyses statistiques

Anova_Répartition des syrphes en fonction du temps et traitements de miellat			
Facteurs fixes pour GLMM	χ^2	df	P-valeur
Traitement	1.2559	3	0.7396
Temps d'observation	5.159	6	0.5235
Traitement * Temps d'observation	8.0456	18	0.978

Tableau supplémentaire 1. résultat du test Anova χ^2 de Wald (type II) réalisé sur le modèle linéaire généralisé mixte décrivant la répartition des syrphes en fonction du temps et traitements de miellat

Anova_Répartition des syrphes en fonction des traitement et plants traité au miellat et non traité			
Facteurs	Sum sq	df	P-valeur
Traitement	1.16	3	0.8361
Plant	366.1	1	<0.001 ***
Trat*Plant	0.48	2	0.9502

Tableau supplémentaire 2. Résultat du test Anova décrivant la répartition des syrphes en fonction des traitement et plants traité au miellat et non traité

Structuration des moyennes GLMM des syrphes en fonction du traitement et plant traité au miellat et non traité				
Comparaisons	Estimate	SE	df	P-valeur
Traité - Non traité (24h)	3.1	0.365	160	<0.001 ***
Traité - Non traité (48h)	2.81	0.365	160	<0.001 ***
Traité - Non traité (72h)	2.9	0.365	160	<0.001 ***
Traité - Non traité (96h)	3	0.365	160	<0.001 ***

Tableau supplémentaire 3. Résultat des moyennes du modèle linéaire généralisé mixte en fonction du traitement et plant traité au miellat et non traité

Nombre de syrphes en fonction des traitements et temps d'observation					
Traitement	Temps d'observation	Moyenne (Traité)	Ecart type (Traité)	Moyenne (Non traité)	Ecart type (Non traité)
24	15	4	1.73	1	0
	30	4.3	1.53	1	0
	45	4.7	2.08	1	0
	60	5	1	0.33	0.58
	90	2.7	0.58	0.67	1.15
	120	3.3	2.08	1	1
	240	1.3	0.58	0	0
48	15	4	1	0.33	0.58
	30	4.3	0.58	0.67	0.58
	45	4	2	1.33	0.58
	60	4.3	1.53	0.33	0.58
	90	3	0	0	0
	120	3	0	1	1
	240	2.3	0.58	0.33	0.58
72	15	4.7	1.53	0.33	0.58
	30	5.3	2.08	0.67	0.58
	45	5	2	0.67	0.58
	60	4	1	1	1
	90	2.7	1.53	0.67	0.58
	120	3	1	0.33	0.58
	240	1.7	1.15	1	0
96	15	3.7	1.53	1	1
	30	4.7	0.58	0.67	0.58
	45	4.7	0.58	2	1
	60	5.3	2.08	0.67	0.58
	90	3.7	0.58	1.33	0.58
	120	3	1.73	0.67	1.15
	240	2	1.73	1	0

Tableau supplémentaire 4. Moyennes et écart-type du nombre de syrphes présents sur le plant traité et sur le plant non traité en fonction des traitements et temps d'observation

GLMM Nombre d'oeufs pondus en fonction des traitements				
Traitement	Estimate	Erreus std	z value	P-valeur
Intercept	2.0845	0.191	10.92	<0.001 ***
24h	2.9202	0.1747	16.71	<0.001 ***
48h	3.2396	0.1902	17.04	<0.001 ***
72h	3.7205	0.2173	17.12	<0.001 ***
96h	2.8391	0.1534	18.51	<0.001 ***

Tableau supplémentaire 5. Résultat du modèle linéaire généralisé mixte représentant le nombre d'oeufs pondus en fonction des traitements

ANOVA Nombre d'oeufs pondus selon les traitements			
Facteur fixe pour GLMM	χ^2	df	P-valeur
Traitement	1033.5	4	<0.001 ***

Tableau supplémentaire 6. Résultat du test Anova χ^2 de Wald (type II) réalisé sur le modèle linéaire généralisé mixte décrivant la nombre d'oeufs en fonction du traitements au miellat

GLMM Nombre d'oeufs pondus selon les traitements			
Traitement	Moyenne	Écart-type	Groupe
NT	2.08	0.191	a
24h	5	0.221	b
48h	5.32	0.226	bc
72h	5.81	0.238	c
96h	4.92	0.22	b

Tableau supplémentaire 7. Moyennes et écart-types (sidak) du nombre d'oeufs pondus selon les traitements.

Les lettres répartissent les traitements selon des groupes de moyennes équivalentes.

Nombre d'oeufs pondus _ GLMM Structuration des moyennes en fonction des plants traités et non traités				
	diff	lwr.ci	upr.ci	P-valeur
24-temoin	167.0	35.4	298.6	<0.01 **
48-temoin	183.3	51.7	314.9	<0.01 **
72-temoin	238.7	107.1	370.3	<0.001 ***
96-temoin	234.7	103.1	366.3	<0.001 ***

Tableau supplémentaire 8. Structuration des moyennes du nombre d'oeufs pondus en fonction des plants traités et non traités

Structuration des moyennes – GLMM de nombre d'oeufs pondus en fonction des comparaisons des traitements avec le témoin				
Contrast	Moyenne	Écart type	df	p value
24h- témoin	2.9202	0.175	inf	<.0001
48h - témoin	3.2396	0.19	inf	<.0001
48h - 24h	0.3194	0.247	inf	0.8881
72h - témoin	3.7205	0.217	inf	<.0001
72h - 24h	0.8003	0.265	inf	0.0252
72h - 48h	0.4809	0.272	inf	0.5531
96h - témoin	2.8391	0.153	inf	<.0001
96h - 24h	-0.0811	0.227	inf	1
96h - 48h	-0.4005	0.239	inf	0.6256
96h - 72h	-0.8814	0.269	inf	0.0106

Tableau supplémentaire 9. Structuration des moyennes du nombre d'oeufs pondus en fonction des comparaisons traitements avec le témoin

Test de Chi 2 pour les modalités de combinaison de vieillissement du miellat testés			
Modalités	χ^2	df	P-valeur
24h-48h	24.362	1	<0.001 ***
24h-72h	1.1395	1	0.285
24h-96h	0.2093	1	0.647
48h-72h	15.68	1	<0.001 ***
48h-96h	15.68	1	<0.001 ***
72h-96h	4.8133	1	<0.05 *
ES1-ES2	0.92453	1	0.336

Tableau supplémentaire 10. Résultat du Test de Chi 2 pour les modalités de combinaison de vieillissement du miellat testés