

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

**CARACTÉRISATION DE L'ASSEMBLAGE DES
CEUTORHYNCHINAE (COLEOPTERA : CURCULIONIDAE)
ASSOCIÉS AUX BRASSICACÉES, ET DE LEURS
PARASITOÏDES DANS L'AGROÉCOSYSTÈME DU QUÉBEC,
CANADA**

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE

PAR
CLAUDINE DESROCHES

JANVIER 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je remercie premièrement le Conseil Canadien du canola qui a rendu possible la réalisation de ce projet en le finançant. Je souhaite remercier particulièrement mon codirecteur, Éric Lucas, et ma codirectrice, Geneviève Labrie, de leur soutien et leur encadrement, mais aussi de la confiance qu'ils m'ont accordée pour mener à terme ce projet. Je remercie également les étudiants et le personnel du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM pour leur aide dans mon projet, pour les discussions animées et pour les sorties improvisées ou non qui ont transformé collègues en amis.

Je me dois de remercier en outre Patrice Bouchard d'Agriculture Canada, Joseph Moisan-De Serres et Émilien Rodrigue du Laboratoire d'expertise et de diagnostic en phytoprotection (MAPAQ) pour leur aide précieuse dans l'identification des spécimens de charançons et de parasitoïdes. Un grand merci à Jill Vandermeerschen et à Pierre Legendre pour les conseils statistiques.

Merci à ma sœur, Fanny Desroches, pour les illustrations et finalement, merci à ma famille et mes amis pour avoir su me soutenir moralement et m'épauler dans les hauts comme dans les bas survenus au cours de la réalisation du présent mémoire.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été réalisé au laboratoire de lutte biologique de l'UQAM sous la direction d'Éric Lucas et la codirection de Geneviève Labrie (Centre de recherche agroalimentaire de Mirabel). Ce projet a été financé par le Conseil Canadien du Canola en vertu de la requête de l'approvisionnement fiable et durable d'un monde en changement.

Ce mémoire est l'un des volets d'un projet pancanadien dirigé par Hector Cárcamo portant sur la lutte biologique contre le charançon de la silique du canola dans les Prairies. Il comporte quatre chapitres dont deux sont présentés sous forme d'articles scientifiques. Le premier article (chapitre II) a été publié dans le journal *Environmental Entomology* en novembre 2022. Le deuxième article (chapitre III) sera soumis prochainement (hiver 2023) au journal *Annals of the Entomological Society of America*. Les résultats de cette maîtrise ont été diffusés lors du congrès de la Société d'entomologie du Canada à l'automne 2021 ainsi que dans le cadre du congrès de la Société d'entomologie du Québec à l'automne 2020 et 2021.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
RÉSUMÉ.....	xii
ABSTRACT	xiii
CHAPITRE I.....	14
INTRODUCTION	14
1.1 Système biologique.....	14
1.1.1 Les Ceutorhynchinae	14
1.1.2 Les Brassicacées.....	19
1.1.3 Les parasitoïdes associés aux Ceutorhynchinae	24
1.2 Concepts biologiques.....	27
1.2.1 Espèces natives ou indigènes, exotiques (adventives) et envahissantes.	27
1.2.2 Lutte contre les ravageurs	28
1.2.3 Lutte biologique	29
1.3 Portée et objectifs de l'étude	31
CHAPITRE II.....	33
ASSEMBLAGE OF CEUTORHYNCHINAE WEEVILS ASSOCIATED WITH BRASSICACEAE IN QUEBEC (CANADA) AGROECOSYSTEMS	33
2.1 Résumé/Abstract.....	33
2.2 Introduction	36
2.3 Material and methods.....	38
2.3.1 Agricultural landscape	38
2.3.2 Specimens identification.....	41
2.3.3 Data analysis and statistical tests.....	41

2.4	Results.....	44
2.4.1	Composition of the Ceutorhynchinae assemblage in the six regions sampled.....	44
2.4.2	Explanatory variables of Ceutorhynchinae assemblage structure (multivariate regression tree).....	44
2.4.3	Ceutorhynchinae assemblage in presence or absence of marsh yellow cress (MYC)	47
2.4.4	Ceutorhynchinae assemblage in relation to the explanatory variables (canonical redundancy analysis).....	51
2.4.5	Biological associations between Ceutorhynchinae and Brassicaceae	52
2.4.6	Assemblage of Ceutorhynchinae adjacent and not adjacent to canola fields in Chaudière-Appalache and Centre du Québec.....	54
2.5	Discussion	54
2.6	Acknowledgement	59
2.7	References cited.....	59
CHAPITRE III.....		67
TROPIC INTERACTIONS OF CEUTORHYNCHINAE SPP. (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) WITH THEIR HOST PLANTS (BRASSICACEAE) AND THEIR PARASITOIDS IN THE AGROECOSYSTEM OF QUEBEC, CANADA . 67		
3.1	Résumé/Abstract.....	67
3.2	Introduction	70
3.3	Material and methods.....	71
3.3.1	Sampling	71
3.3.2	Emergence boxes.....	72
3.3.3	Parasitoids and weevil identification.....	73
3.4	Results.....	74
3.4.1	<i>Ceutorhynchus</i> and their host plant	75
3.4.2	Weevil and parasitoids densities in relation to host plant.....	76
3.4.3	Parasitoids collected	77
3.4.4	Parasitism of <i>Ceutorhynchus</i>	79
3.4.5	<i>Ceutorhynchus</i> trophic associations	80
3.5	Discussion	84
3.6	Acknowledgements.....	89
3.7	References cited.....	89

CHAPITRE IV	94
CONCLUSION GÉNÉRALE	94
RÉFÉRENCES	102

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 1.1 Cycle de vie du charançon de la silique du canola (CSC), adaptée de « Cabbage seedpod weevil factsheet », par Dossall et al. 2001, Alberta Agriculture, Food and Rural Development Agdex.....	18
Figure 2.1 Sampling locations. In light grey: regions sampled in 2019 and 2020 (Montérégie, Centre du Québec and Chaudière-Appalaches). In dark grey: regions sampled in 2019 (Capitale Nationale, Bas Saint-Laurent, and Saguenay Lac-Saint-Jean). Map from MyMaps of Google Maps	39
Figure 2.2 Multivariate regression tree of Ceutorhynchinae community data and the explanatory variables; MYC = Marsh yellow cress, <i>Rorippa palustris</i> , WM = Wildmustard, <i>Sinapis arvensis</i> , CP = Common pepper grass, <i>Lepidium densiflorum</i> , Canl = Canola, Cerl = Cereal. Multivariate regression three groups sites that resemble each other in their species composition according to different variables. Barplot at the end of each leaf shows the abundances of species, the relative error at the number of sites (n). Statistics at the bottom are the residual error (the reciprocal of R ²), the cross-validated error (CV), and the standard error (SE).....	46
Figure 2.3 Composition of Ceuthorhynchinae assemblage relative abundance in absence and presence of the Brassicaceae marsh yellow cress (MYC), <i>Rorippa palustris</i> . Numbers indicate counts of individuals for each species.....	47

- Figure 2.4 Composition of Ceuthorhynchinae assemblage in Chaudière-Appalaches in 2019 (CH-2019) and 2020 (CH-2020), in Centre du Québec in 2019 (CQ-2019) and 2020 (CQ-2020), and in Montérégie in 2019 (M-2019) and 2020 (M-2020). Numbers indicate counts of individuals for each species..... 49
- Figure 2.5 RDA triplot of type 2 scaling of Ceutorhynchinae community data and explanatory variables: MYC = marsh yellow cress, *Rorippa palustris*, WM = wild mustard, *Sinapis arvensis*, BR = bird rape, *Brassica rapa* syn. *Brassica campestris*, YR= yellow rocket, *Barbarea vulgaris*, WW = wormseed wallflower, *Erysimum cheiranthoides*, TR = tower rockcress, *Arabis glabra*, SP = shepherd’s purse, *Capsella bursa-pastoris*, WR = wild radish, *Raphanus raphanistrum*, S = stinkweed, *Thlaspi arvense*, PB = pennsylvania bittercress, *Cardamine pennsylvanica*, EW = tall wormseed wallflower, *Erysimum hieraciifolium*, CP = common pepper grass, *Lepidium densiflorum*, DM = dog mustard, *Erucastrum gallicum*, and VC = volunteer canola, *Brassica napus*. 52
- Figure 2.6 Trophic associations between adult *Ceutorhynchus* and wild Brassicaceae in Quebec. ‡ = adventive species, △ = native species of North America..... 53
- Figure 2.7 Composition of Ceutorhynchinae assemblage adjacent to canola field and adjacent to other crops. Numbers indicate counts of individuals for each species. 54
- Figure 3.1 Head capsule of parasitized *Ceutorhynchus* larvae collected in a silique of wormseed wallflower, *Erysimum cheiranthoides*..... 74
- Figure 3.2 Occurrence of *Ceuthorhynchus* larvae per Brassicaceae species sampled in 2019 and 2020..... 76

- Figure 3.3 (A) Mean weevil density and mean parasitoids density per box in 2019 and 2020 of Brassicaceae species with standard error. Mean rank of weevil density of *a* differs from mean rank of weevil density of *b*. Mean rank of weevil density of *ab* does not differ from mean rank of weevil density of *a* and *b* ($P < 0.05$). (B) Mean percentage of parasitism per box in 2019 and 2020 of Brassicaceae species with standard error. 78
- Figure 3.4 Composition of the parasitoid assemblage that emerged from Brassicaceae plants collected in 2019 and 2020 in six regions of Quebec (Bas-Saint-Laurent, Capitale-Nationale, Centre-du-Québec, Chaudière-Appalache, Montérégie and Saguenay Lac-Saint-Jean). 79
- Figure 3.5 (A) Mean weevil and parasitoid density per rearing box in 2019 and 2020 for every *Ceutorhynchus* species identified and mean of all samples (*Total*), with standard error. Mean rank of weevil density of *a* is different from mean rank of weevil density of *b*. Mean rank of weevil density of *ab* does not differ from mean rank of weevil density of *a* and *b* ($P < 0.05$). (B) Mean percentage of parasitism per rearing box for every *Ceutorhynchus* species identified in 2019 and 2020, mean of all samples (*Total*) and standard error. 81
- Figure 3.6 Host plant associations of *Ceutorhynchus* and their parasitoids. ‡ = exotic species, Δ = native species of North America 83
- Figure 4.1 Réseau trophique des Brassicacées, *Ceutorhynchus* et parasitoïdes établi avec les méthodes d'échantillonnage par filet fauchoir (Chapitre II) et par récolte des plants dans l'agroécosystème du Québec (Chapitre III). 97

Figure 4.2 Abondance des espèces de *Ceutorhynchus* selon la période d'échantillonnage en 2019 et 2020. Seules les espèces de *Ceutorhynchus* ayant une abondance totale de plus de 10 sont représentées. Période d'échantillonnage : 1; mi-juin, 2; fin juin, 3; début juillet, 4; mi-juillet, 5; fin juillet, 6; début août, 7; fin août99

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
Tableau 1.1 Brassicacées sauvages du Québec étant ou pouvant être des hôtes de Ceutorhynchinae	22
Tableau 2.1 Sites sampled by sweep net in 2019 and 2020 and their ecoregions ¹	43
Tableau 2.2 Ceutorhynchinae species sampled in six regions of Quebec during summer 2019 and 2020 (Chaudière-Appalaches, Centre du Québec, Montérégie, Capitale Nationale, Bas Saint-Laurent, Saguenay Lac-Saint-Jean)	45
Tableau 2.3 Diversity indices of Ceutorhynchinae assemblage in Chaudière-Appalaches, Centre du Québec and Montérégie	50
Tableau 3.1 Parasitoids reared from <i>Ceutorhynchus</i> hosts collected from Brassicaceae plant hosts in 2019 and 2020	82

RÉSUMÉ

La sous-famille des Ceutorhynchinae est un groupe de charançons phytophages très diversifié dans laquelle le genre le plus riche en espèces, *Ceutorhynchus* Germar (Coleoptera : Curculionidae), est principalement associé aux Brassicacées. Certains Ceutorhynchinae, tel que le charançon de la silique du canola (CSC), sont d'importants ravageurs de cultures de Brassicacées, alors que d'autres sont des ennemis naturels de mauvaises herbes. Il y a peu de données et de connaissances fondamentales dans la littérature scientifique sur ce taxon et il est donc difficile d'évaluer les rôles écologiques réels, qu'ils soient bénéfiques ou nocifs de ces espèces. La présente étude a pour objectif i) de caractériser l'assemblage des Ceutorhynchinae adultes associés aux Brassicacées, et ii) d'établir les associations trophiques entre les *Ceutorhynchus*, leurs plantes hôtes, et leurs parasitoïdes dans le paysage agricole du Québec.

Pour répondre au premier objectif, les Ceutorhynchinae ont été échantillonnés dans des zones adjacentes à des champs de canola ou à d'autres cultures dans six régions administratives du Québec au cours des étés 2019 et 2020. Au total, 25 espèces de Ceutorhynchinae ont été collectées et identifiées. L'assemblage varie selon les régions et est soit dominé par le CSC, soit par le charançon indigène *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Les résultats mettent également en évidence de nouvelles associations biologiques entre les charançons et les Brassicacées.

Pour répondre au deuxième objectif, des plants de Brassicacées sauvages ont également été récoltés lors des échantillonnages de 2019 et 2020. Les associations trophiques ont été établies en identifiant les charançons et les parasitoïdes émergeant de ces plants. Cinq *Ceutorhynchus* ont été identifiés provenant de sept espèces de Brassicacées. Des parasitoïdes de la famille des Eulophidae et des Pteromalidae ont également été associés aux espèces de *Ceutorhynchus* identifiées.

L'étude a contribué à enrichir les connaissances fondamentales relatives à l'assemblage des Ceutorhynchinae. Celles-ci sont indispensables à tout projet portant sur la lutte biologique, les invasions biologiques et l'écologie des communautés, mais aussi en matière de conservation de la biodiversité entomofaune dans les agroécosystèmes.

Mots clés : ennemi naturel, réseau trophique, lutte biologique, *Ceutorhynchus* et Pteromalidae.

ABSTRACT

Ceutorhynchinae are a highly diverse phytophagous group of weevils in which the most species rich genus, *Ceutorhynchus* Germar (Coleoptera: Curculionidae), is mainly associated with Brassicaceae. Some Ceutorhynchinae, such as the invasive cabbage seedpod weevil (CSW), are important pests of cultivated Brassicaceae, and others are natural enemies of weeds. There is a lack of data and fundamental knowledge in the scientific literature on this taxon and it is thus difficult to evaluate the real ecological role of those species. This study aims to i) characterize adult Ceutorhynchinae assemblage associated to Brassicaceae and, ii) establish trophic associations between *Ceutorhynchus*, their host plants and their parasitoids in the agricultural landscape of Quebec.

For the first objective, Ceutorhynchinae were sampled in areas adjacent to canola fields or other crops in six administrative regions of Quebec during the summers of 2019 and 2020. A total of 25 Ceutorhynchinae species were collected and identified. The assemblage of Ceutorhynchinae varies regionally and is either dominated by the invasive canola pest CSW or by the native weevil *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Our results also highlight new biological associations between weevils and Brassicaceae.

For the second objective, wild Brassicaceae plants were collected during the sampling of 2019 and 2020. Trophic associations were established by identifying weevils and parasitoids emerging from the collected plants. Five *Ceutorhynchus* were identified from seven species of Brassicaceae. Parasitoids of the Eulophidae and Pteromalidae families were associated with the identified *Ceutorhynchus* species.

The study has contributed to improve the fundamental knowledge relating to the Ceutorhynchinae assemblage. This type of knowledge is essential for all projects on biological control, biological invasions and community ecology, but also for the conservation of entomofauna biodiversity in agroecosystems.

Keywords: Natural enemy, trophic web, biocontrol, *Ceutorhynchus* and Pteromalidae.

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Système biologique

1.1.1 Les Ceutorhynchinae

La sous-famille des Ceutorhynchinae (Coleoptera : Curculionidae) est un groupe de charançons diversifié comportant plus de 1360 espèces décrites mondialement (Colonnelli, 2004). Celles-ci sont principalement associées aux plantes de type mauvaises herbes, rudérales et pionnières (Korotyaev, 2008). La présence de ravageurs Ceutorhynchinae dans les cultures maraîchères et dans les grandes cultures (groupe de plantes pionnières typiques) est attribuable à ce trait. Toutefois, ce trait offre également de larges possibilités pour l'utilisation des Ceutorhynchinae dans une optique de contrôle biologique des mauvaises herbes (Korotyaev, 2008). Les espèces de ce taxon sont généralement des herbivores hautement spécialisés (Colonnelli, 2004; Korotyaev, 2008). Dans la région holarctique, les espèces oligophages sont prédominantes et de nombreuses espèces sont monophages (Korotyaev, 2008).

Bien que la gamme d'hôtes de cette sous-famille soit assez large, les Brassicacées sont les plantes plus courantes et sont des hôtes d'environ 400 espèces de Ceutorhynchinae (Anderson, 2002; Korotyaev, 2008; Letsch et al., 2018). Le genre *Ceutorhynchus*

Germer de la tribu des Ceutorhynchini est le plus important chez les Ceutorhynchinae holarctiques avec 360 espèces connues pour être principalement associées aux Brassicacées (Colonnelli, 2004; Letsch et al., 2018).

La plupart des espèces ont un cycle de vie étroitement lié à leur hôte, les larves se développant et se nourrissant fréquemment dans les tiges, les couronnes radiculaires, les inflorescences ou les fruits des plantes (Anderson, 2002; Boldt & Campobasso, 1981; Mason et al., 2003; Rizza et al., 1980). Les adultes se nourrissent également de leur plante hôte ou d'autres plantes apparentées au printemps, avant la reproduction, et à la fin de l'été, juste après avoir émergé de leurs pupes (Colpetzer et al., 2004; Fox & Dossdall, 2003; Visalakshy, 2007).

D'un point de vue bioéconomique, l'assemblage de Ceutorhynchinae dans les agroécosystèmes est composé de plusieurs groupes : 1. les espèces nuisibles (ravageurs), 2. les espèces bénéfiques (ennemis naturels des ravageurs des plantes qui incluent les agents de lutte biologique), et 3. les espèces neutres (autres espèces indigènes et exotiques associées à d'autres plantes). Au Canada et aux États-Unis, l'assemblage comprend 10 % d'espèces exotiques, et certaines d'entre elles comme *Ceutorhynchus obstrictus* (Marshall), le charançon de la silique, *Ceutorhynchus typhae* (Herbst), *Ceutorhynchus erysimi* (Fabricius) et *Glocianus punctiger* (C.R. Sahlberg) sont maintenant très communes (Korotyaev, 2008). Certaines espèces du genre *Ceutorhynchus* sont d'importants ravageurs de Brassicacées cultivées en particulier dans des cultures de colza et de canola en Amérique du Nord (de Tonnancour et al., 2017; Dossdall et al., 2011; Majka et al., 2007). D'autres sont considérées comme bénéfiques, car elles sont associées aux mauvaises herbes adventives et indigènes. Elles font partie du complexe d'ennemis naturels des mauvaises herbes présent dans les agroécosystèmes et certaines d'entre elles ont été introduites comme agents de lutte biologique contre les mauvaises herbes en Amérique du Nord (Mason et al., 2014; Mason & Gillespie, 2013; Mason & Huber, 2002; Rauth

et al., 2011; Schwarzlaender, 1997). Ces insectes phytophages peuvent jouer un rôle important dans le contrôle des mauvaises herbes au sein des agroécosystèmes. À l'exception des espèces s'attaquant aux cultures et considérées comme nuisibles ou encore des espèces considérées comme agents de lutte biologique, la biologie et l'écologie des Ceutorhynchinae est peu connue et se résume souvent à une liste des plantes hôtes qui leurs sont associées (Stepanović et al., 2016).

Les Ceutorhynchinae ravageurs associés aux cultures de Brassicacées au Québec

Le charançon de la silique du canola (CSC), *Ceutorhynchus obstrictus*, est un important ravageur dans la culture du canola au Canada. On estime les coûts reliés aux dommages causés par ce ravageur à cinq millions \$ CAN par année (Colautti et al., 2006). Ce ravageur natif d'Europe a été observé pour la première fois à Vancouver en 1931 (McLeod, 1962). Le CSC s'est par la suite dispersé vers l'Est, et en 2000 se trouvait dans le sud de l'Alberta ainsi que dans les provinces adjacentes à la Saskatchewan (Cárcamo et al., 2001; Dossall et al., 2001). Il a également été observé au Québec en 2000 (Brodeur et al., 2001). En Français, le CSC est aussi appelé le charançon de la graine du chou. En Europe, certains chercheurs utilisent l'ancien nom scientifique *Ceutorhynchus assimilis* qui prévalait avant les années 2000.

Le charançon de la tige du chou, *Ceutorhynchus pallidactylus* (Marsham), est un ravageur dans les cultures de colza en Europe (Alford et al., 2003; Junk et al., 2012). Celui-ci est également présent au Québec et dans d'autres provinces canadiennes, mais il ne semble pas causer de dommages importants aux cultures de Brassicacées (Bousquet et al., 2013; de Tonnancour et al., 2017).

Le cycle de vie du CSC au Canada est décrit ci-dessous en détail. Bien que les larves des différentes espèces puissent se développer dans diverses parties de la plante hôte, plusieurs Ceutorhynchinae ont un cycle de vie semblable à celui du CSC (Gramig et

al., 2015; Muller, Dosedall, et al., 2011). Les adultes de *C. obstrictus* sexuellement immatures émergent de leur site d'hibernation de la fin mai à la mi-juin, puis se dirigent vers diverses crucifères. Le CSC peut se nourrir de différentes espèces de crucifères, mais il est particulièrement attiré par la moutarde sauvage ainsi que par le canola spontané au printemps (Dosedall & Moisey, 2004). Les adultes se déplacent généralement vers les champs de canola à la mi-juin alors que la culture est au stade bourgeon et/ou début floraison (Cárcamo & Dosedall, 2011). Les charançons se regroupent surtout sur les bords de champs cultivés, de la mi-juin au début juillet. Ils se dispersent de manière plus homogène dans la culture lorsque le canola atteint les stades de floraison plus avancés et de formation des siliques (Dosedall et al., 2006). Les femelles doivent encore se nourrir, pendant deux à trois semaines, de pollen, nectar, bourgeons, fleurs et racèmes provenant de leur plante hôte pour compléter le développement des ovaires; c'est également sur la plante hôte que l'accouplement a lieu (Ni et al., 1990). Les femelles pondent leurs œufs peu après la floraison dans les jeunes siliques en développement (Dosedall & Moisey, 2004; Williams & Free, 1978). Elles libèrent ensuite une phéromone en se balayant l'abdomen sur le lieu de ponte, ce qui dissuade les autres femelles de pondre dans la silique (Ferguson & Williams, 1991). Un seul œuf est généralement pondu par silique, mais il arrive qu'il y en ait deux ou même trois quand le niveau d'infestation du CSC est élevé. La moyenne d'œufs pondus par femelle CSC est de 176 (Marczali et al., 2019).

Les œufs éclosent au bout de six à sept jours et les larves commencent rapidement à se nourrir des graines de canola (Dosedall et al., 2001). La larve se développe en deux à trois semaines à l'intérieur de la silique en passant par trois stades (Haye et al., 2013). Une larve de CSC consomme entre trois à six grains de canola par silique (Williams, 2010), ce qui réduit le rendement de la silique de 18 % (Williams & Free, 1978). Lorsque la larve est prête à passer en nymphose, elle utilise ses pièces buccales pour sortir de la silique puis se laisse tomber au sol et s'y enfonce (Williams, 2010). À la mi-août, soit après deux à quatre semaines passées dans le sol, les nouveaux adultes

émergent. Ceux-ci se nourrissent des siliques en maturation, des fleurs et des pousses secondaires (Doddall et al., 2001) avant de rechercher un site d'hibernation dans la végétation et la litière de feuilles en bordure de champs et dans les forêts avoisinantes (Bonnemaison, 1957; Dmoch, 1965). Les ovaires des femelles ne parviennent pas à maturité et les adultes ne s'accouplent qu'après la diapause hivernale, au printemps (Williams, 2010).

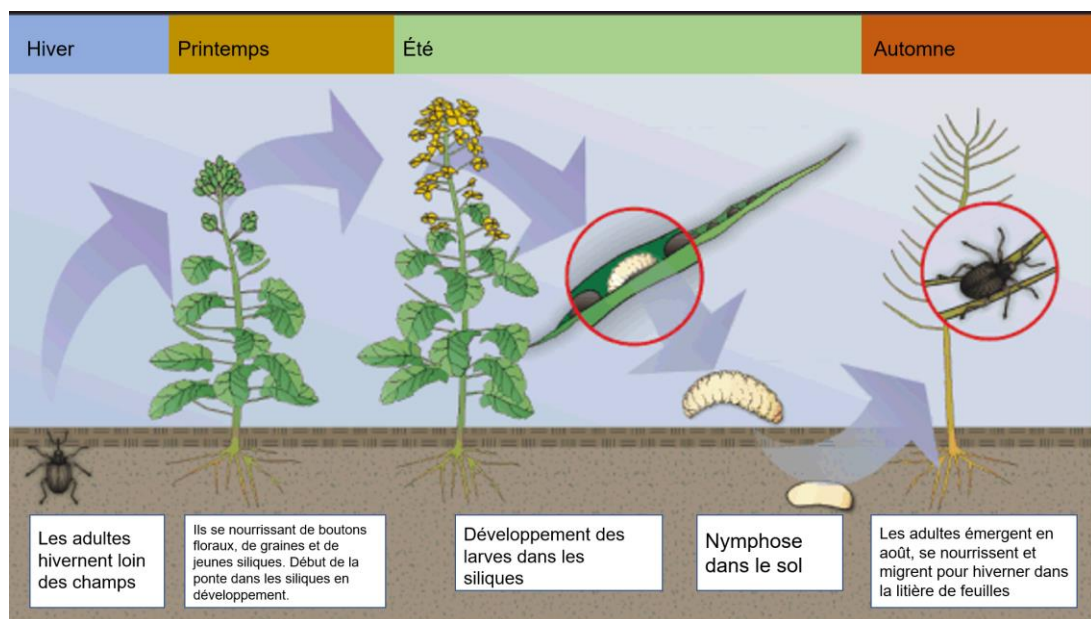


Figure 1.1 Cycle de vie du charançon de la silique du canola (CSC), adaptée de « Cabbage seedpod weevil factsheet », par Doddall et al. 2001, Alberta Agriculture, Food and Rural Development Agdex

Les Ceutorhynchinae associés aux Brassicacées sauvages au Québec

Il y a peu d'étude sur les Ceutorhynchinae en milieu agricole au Québec. Dans une étude portant sur la diversité des Curculionidae dans les vignobles au Québec, Bouchard et al. (2005) ont trouvé 19 espèces de Ceutorhynchinae dont neuf d'entre-elles sont exotiques en Amérique du Nord. Six espèces avaient des Brassicacées comme plante hôte. Le genre *Ceutorhynchus* était le plus important étant représenté par six espèces suivi du genre *Rhinoncus* Schönherr avec quatre espèces. Les espèces

du genre *Rhinoncus* ont principalement des plantes hôtes de la famille des Polygonacées, mais ils sont également associés aux Astéracées et aux Brassicacées (Anderson, 2002; Bouchard et al., 2005).

Une étude par Mason et al. (2014) a recensé des espèces de charançons du genre *Ceutorhynchus* associées à différentes Brassicacées sauvages au Québec et en Ontario. Sur les sept espèces prélevées, quatre sont des espèces exotiques en Amérique du Nord: *Ceutorhynchus erysimi* (Fabricius), *C. pallidactylus*, *Ceutorhynchus rapae* Gyllenhal et *Ceuthorhynchus typhae* (Herbst). Les trois autres espèces prélevées, *Ceutorhynchus americanus* Buchanan, *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley et *Ceutorhynchus omissus* Fall sont des espèces natives et endémiques d'Amérique du Nord (Laffin et al., 2005; Mason et al., 2014).

1.1.2 Les Brassicacées

Les Brassicacées, aussi appelées crucifères, forment une famille de plantes à fleur composée de 372 genres et de 4060 espèces (*The Plant List*, 2013). Ces plantes sont généralement herbacées avec des fleurs disposées en grappes et composées chacune de quatre pétales formant une croix (d'où le nom crucifère). Le fruit est une capsule comportant habituellement deux rangées de graines séparées par une cloison (Eldridge et al., 2016). On le nomme silique lorsqu'il est plus long que large et silicule lorsqu'il est aussi large que long (Marie-Victorin et al., 2001). Pour les fins de cette étude, on distinguera deux grandes catégories : les Brassicacées agricoles et les Brassicacées sauvages.

Les Brassicacées agricoles

Plusieurs légumes crucifères tels que le brocoli, le chou, le chou-fleur et les choux de Bruxelles sont économiquement importants en culture maraîchère, mais on retrouve

aussi plusieurs espèces également importantes en grandes cultures. Au Canada, les trois grandes cultures de crucifères sont le canola, la moutarde et la caméline. Près de 21 millions d'acres, soit approximativement 8,5 millions d'hectares, ont été consacrés à la production de canola en 2019 au Canada (Statistics Canada, 2019), ce qui en fait la Brassicacée la plus cultivée au pays. Le canola est une variété de colza, *Brassica napus* L., mise au point par des croisements traditionnels qui visaient l'obtention d'une plante oléagineuse contenant un taux très faible d'acide érucique, d'acide gadoléique et de glucosinolates (Casséus, 2009), ces deux composés étant considérés indésirables au niveau nutritionnel (Renner et al., 1979).

Le canola est une culture de région froide (Agriculture and Agroalimentaire Canada (AAC), 2005). Sa croissance est favorisée par l'absence de chaleur et d'humidité extrêmes, mais demeure, comme la majorité des crucifères, nettement avantagée par un taux raisonnable de précipitations et des sols ayant une bonne capacité de rétention d'eau (AAC, 2005). D'autres facteurs sont susceptibles d'influer sur sa croissance, dont la concurrence par les repousses spontanées, les maladies et les ravageurs (AAC, 2005).

Au Canada et notamment au Québec, on cultive trois types de canola soit l'Argentin (*Brassica napus*), le plus adapté au Québec, le Polonais (*Brassica rapa*) et le type moutarde brune (*Brassica juncea*). Le canola de printemps cultivé selon la méthode conventionnelle est le plus fréquemment produit au Québec (Zoghلامي et al., 2013). Les semis débutent lorsque la température du sol atteint 5 °C, mais il n'est pas conseillé de semer trop tôt en saison puisque le canola tolère peu les gelées tardives (Sall et al., 2015). La récolte du canola par andainage se fait lorsque 50 à 60% des grains des siliques ont brunis. Ce stade est généralement atteint 85 à 90 jours après les semis (Zoghلامي et al., 2013). Le canola se récolte également debout lorsque les plants mûrent uniformément. Un scellant peut également être appliqué pour empêcher les siliques d'éclater lors de leur maturation ainsi que durant la récolte (Canola Council of Canada, 2019). Au Québec, le canola est surtout cultivé dans le Bas-Saint-Laurent, au

Saguenay-Lac-Saint-Jean, en Chaudière-Appalaches, en Abitibi et dans la région de la Capitale-Nationale, mais on en retrouve aussi au Centre du Québec et en Montérégie (Sall et al., 2015).

Les principaux insectes ravageurs au Québec sont les altises, *Phyllotreta striolata* et *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera : Chrysomelidae), la cécidomyie du chou-fleur, *Contarinia nasturtii* (Diptera : Cecidomyiidae), le méligèthe des crucifères, *Brassicogethes viridescens* (Coleoptera : Nitidulidae), la punaise terne, *Lygus lineolaris* (Hemiptera : Miridae), le CSC et la fausse-teigne des crucifères, *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Plutellidae) (Labrie, 2016; Zoghلامي et al., 2013). Les deux maladies les plus répandues sont la sclérotiniose causée par le champignon *Sclerotinia sclerotiorum* et la hernie des crucifères attribuable à *Plasmodiophora brassicae* (Zoghلامي et al., 2013).

Les Brassicacées sauvages

Les espèces sauvages de Brassicacées sont nombreuses (environ 2000) au Québec (Marie-Victorin et al., 2001). On distingue des espèces natives, adventives et envahissantes. Les espèces visées dans le cadre de ce projet sont des annuelles ou des annuelles hivernantes (Tableau 1.1). Ces dernières forment des rosettes durant l'été ou l'automne qui fleuriront l'année suivante. Leur biologie varie d'une espèce à l'autre (Duval, 2007). Ainsi, on trouve des espèces dont la floraison débute très tôt au printemps, d'autres qui fleurissent de mai à juillet ou au début d'août; certaines espèces à croissance indéterminée peuvent même fleurir en automne (Duval, 2007).

Pour ce projet, les Brassicacées sauvages à l'étude ont été sélectionnées en premier lieu à titre de plante hôte ou d'espèce phylogénétiquement très proche d'une plante hôte d'espèces de charançons appartenant à la sous-famille des Ceutorhynchinae (la sous-famille du CSC). En second lieu, elles ont été sélectionnées pour leur importance et

Tableau 1.1 Brassicacées sauvages du Québec étant ou pouvant être des hôtes de Ceutorhynchinae

<i>Espèce</i>	Nom commun	Statut	Continent d'origine	Effets nuisibles aux cultures	Effet(s) bénéfique(s) sur les cultures et autre utilisation	Biologie et floraison	Référence
<i>Barbarea vulgaris</i>	Barbarée vulgaire	Adventive	Europe	Mauvaise herbe	Sources de pollen et nectar pour les pollinisateurs	Annuelle ou annuelle hivernante fleurit fin avril, début mai	Lavoie et al., 2012; MacDonald & Cavers, 1991
<i>Brassica rapa</i> syn. <i>Brassica campestris</i>	Moutarde des oiseaux	Adventive	Asie et Europe	Mauvaise herbe, toxique pour le bétail		Annuelle, germination tôt en saison, floraison tout au long de la saison	Gouvernement du Canada, 2014; Marie-Victorin et al., 2001
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Bourse à pasteur	Adventive	Europe	Mauvaise herbe, hôte pour maladies et ravageurs	Plante médicinale	Annuelle ou annuelle hivernante, germination tout au long de la saison, mais surtout au printemps, floraison sur toute la saison	Duval, 2007; Grosso et al., 2011; Lavoie et al., 2012
<i>Erucastrum gallicum</i>	Moutarde des chiens	Adventive	Europe	Mauvaise herbe	Réservoir génétique pour amélioration de la culture du canola	Annuelle, germination tôt au printemps, floraison de mi-juillet à début août	Lavoie et al., 2012; Warwick & Wall, 1998
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Vélar fausse giroflée	Adventive	Europe	Mauvaise herbe	Plante médicinale	Annuelle ou annuelle hivernante germination tout au long de la saison	Duval, 2007; Lavoie et al., 2012

Espèce	Nom commun	Statut	Continent d'origine	Effets nuisibles aux cultures	Effet(s) bénéfique(s) sur les cultures et autre utilisation	Biologie et floraison	Référence
<i>Lepidium densiflorum</i>	Lépidie densiflore	Adventive	Asie et Europe	Mauvaise herbe, hôte pour les ravageurs	Les fleurs sont une source de nectar pour les pollinisateurs	Annuelle ou annuelle hivernante, floraison de juin à août	Duval,2007; Marie-Victorin et al., 2001
<i>Raphanus raphanistrum</i>	Radis sauvage	Adventive	Europe	Mauvaise herbe, produit un composé inhibant la germination de d'autres espèces	Les fleurs sont une source de nectar pour les pollinisateurs	Annuelle, germination en mai dans les sols humides, floraison de juin à septembre	Duval,2007; Lavoie et al.,2012; Norsworthy, 2003
<i>Rorippa palustris</i> <i>Syn. Rorippa islandica</i>	Rorippe des marais	Indigène	Amérique du Nord	Mauvaise herbe, hôte pour les ravageurs	Peut être utilisée comme culture piège	Annuelle ou annuelle hivernante floraison tout au long de la saison, mais surtout en juin	Duval, 2007; Gourvement du Canada, 2013
<i>Sinapis arvensis</i>	Moutarde des champs	Adventive	Europe	Mauvaise herbe, effet allélopathique sur d'autres plantes	Source de pollen et de nectars pour insectes bénéfiques	Annuelle, germination tôt en saison, floraison de mai à juillet,	Duval, 2007; Lavoie et al., 2012
<i>Thlaspi arvense</i>	Tabouret des champs	Adventive	Europe	Mauvaise herbe, toxique pour le bétail	Graines peuvent servir à produire une huile	Annuelle ou annuelle hivernante, germination en mai, floraison de mai à octobre	Duval, 2007;Lavoie et al., 2012

leur abondance dans le paysage agricole au Québec. Le tableau 1.1 présente les Brassicacées sauvages qui ont été sélectionnées dans le cadre du projet.

Plusieurs de ces espèces sont considérées comme des mauvaises herbes qui concurrencent les cultures de différentes manières : compétition des ressources, vecteurs de maladies et de ravageurs, sécrétion de composés qui inhibent la germination de la culture principale (Buczacki & Ockendon, 1979; Duval, 2007). Toutefois, d'autres espèces sauvages ont un effet bénéfique sur les cultures et peuvent entre autres servir de source de nourriture aux pollinisateurs (Duval, 2007; Kahuthia-Gathu et al., 2009). Les Brassicacées ne sont pas les mauvaises herbes les plus importantes dans la culture du canola, mais elles représentent une menace particulière, car elles peuvent détériorer ou réduire la qualité du produit final (Asaduzzaman et al., 2020; Canola Council of Canada, n.d.). La contamination du canola par des graines de mauvaises herbes de Brassicacée comme la moutarde des oiseaux, la moutarde des champs et le radis sauvage peut réduire la qualité des produits de canola en augmentant la concentration d'acide érucique dans l'huile et de glucosinolates dans la farine (Blackshaw et al., 2002; Davis et al., 1999; Salisbury et al., 2018). Les mauvaises herbes Brassicacées peuvent également constituer une menace en s'hybridant avec du canola transgénique comme *Brassica napus*, ce qui peut augmenter la valeur adaptative des mauvaises herbes et les rendre plus difficiles à contrôler (Simard et al., 2006; Warwick et al., 2008).

1.1.3 Les parasitoïdes associés aux Ceutorhynchinae

Les parasitoïdes connus étant associés aux espèces de Ceutorhynchinae appartiennent à différentes familles d'hyménoptère soit les Pteromalidae, Eulophidae, Eurytomidae, Eulpermiidae, Chalcididae (Chalcidoidea), Braconidae et Ichneumonidae (Ichneumonoidea) (Doddall et al., 2009; Haye et al., 2015; Mason et al., 2011, 2014;

Muller, Dosdall, et al., 2011; Muller, Mason, et al., 2011). Les parasitoïdes identifiés dans la littérature sont principalement des ectoparasitoïdes s'attaquant au stade larvaire des Ceutorhynchinae.

La majorité des espèces de parasitoïdes associés aux Ceutorhynchinae appartiennent à la famille des Pteromalidae et des Eulophidae (Haye et al., 2015; Mason et al., 2014). Les communautés de parasitoïdes associés aux Ceutorhynchinae ont principalement été étudiées via certaines espèces de charançon ayant une importance économique, tel que certains ravageurs comme le CSC ainsi que certains agents de lutte biologique comme *Hadroplontus litura* (Dosdall et al., 2009; Mason et al., 2011; Muller, Mason, et al., 2011). Les communautés de parasitoïdes associées au genre *Ceutorhynchus* ont toutefois été évaluées en Europe et dans l'Est du Canada (Haye et al., 2015; Mason et al., 2014). Celles-ci diffèrent entre les deux régions.

Dans l'Est du Canada, deux espèces de parasitoïdes exotiques, *Mesopolobus gemellus* et *Trichomalus perfectus*, sont associées à des espèces indigènes de *Ceutorhynchus* en Ontario (Mason et al., 2014). L'une de ces deux espèces, *T. perfectus*, est un important ennemi naturel du CSC en Europe. Ce parasitoïde est présent dans les champs de canola au Québec et en Ontario depuis 2009 (Labrie, 2011; Mason et al., 2011). Sa présence est probablement due à une introduction accidentelle dans l'Est du Canada (Mason et al., 2011). La présence simultanée de plusieurs individus de *T. perfectus* dans une vaste zone indique que l'espèce se propage rapidement dans l'Est du Canada (Haye et al., 2013). De 2009 à 2013, le nombre de sites (culture de canola) au Québec où le parasitoïde est présent a augmenté, passant de 11 à 60 % (Labrie, 2016). Les taux de parasitisme du CSC par *T. perfectus* observés en 2014 variaient entre 13 et 100 %. En présence de parasitoïdes, le nombre de grains consommés par les larves de charançons dans les siliques de canola était réduit de 53 % (Labrie, 2016). *Mesopolobus gemellus* s'attaque également au CSC, mais il est aussi associé à plusieurs espèces de *Ceutorhynchus* (Mason et al., 2011, 2014). Bien qu'elles offrent potentiellement un

contrôle biologique du CSC dans la culture du canola, on ignore l'impact que ces deux espèces peuvent avoir sur les charançons non-cibles et il a été recommandé de suivre ces parasitoïdes exotiques dans l'est du Canada pour surveiller leur propagation et leur impact sur les *Ceutorhynchus* non-cibles (Mason et al., 2014).

Cycle de vie

Il y a peu d'espèces de parasitoïdes associées aux Ceutorynchinae pour lesquelles le cycle de vie a été étudié. Le cycle de vie de *T. perfectus* est décrit ici-bas, mais celui-ci diffère probablement à certains niveaux de celui des autres espèces.

Trichomalus perfectus est un ectoparasitoïde solitaire qui s'attaque aux deuxièmes et troisièmes stades larvaires de ses hôtes (Murchie et al., 1999). Au printemps, les adultes sortent de leur diapause et migrent vers les champs de canola trois à quatre semaines après les charançons, ce qui coïncide en général avec la période où la majorité des charançons atteignent leur troisième et dernier stade larvaire à l'intérieur des siliques (Haye et al., 2013). Les femelles repèrent leurs hôtes en tambourinant avec leurs antennes sur les parois des siliques de canola et en détectant les odeurs des excréments de la larve de charançon (Dmoch, 1998; Dmoch & Rutkowska-Ostrowska, 1978). La femelle perce ensuite la paroi de la silique avec son ovipositeur, injecte un venin qui paralyse l'hôte et dépose un œuf unique à la surface de la larve de charançon. Les œufs éclosent après un à deux jours et la larve du parasitoïde commence immédiatement à se nourrir de la larve de son hôte (Haye et al., 2013). Le parasitoïde consomme la larve au complet, sauf la capsule céphalique (Murchie et al., 1999). La larve du parasitoïde se développe en huit jours à 20°C et requiert un autre 8 à 15 jours à l'intérieur de la silique pour compléter sa nymphose (Williams, 2003; Wogin, 2011). Les adultes émergent par la suite en faisant un trou dans la silique et s'accouplent immédiatement après. Toutefois, la production d'œufs chez les femelles ne commence pas avant le printemps suivant (Haye et al., 2013). Les mécanismes et la biologie de l'hibernation

et de la diapause de *T. perfectus* sont peu connus. Une étude menée en Pologne par Szczepanski en 1972, et citée par Williams (2003) soutient que les adultes hibernent dans les forêts de conifères et sempervirens. En Europe, il n'y a probablement qu'une seule génération de ce parasitoïde par année (Dmoch & Klimek, 1975; Ulber et al., 2010).

1.2 Concepts biologiques

1.2.1 Espèces natives ou indigènes, exotiques (adventives) et envahissantes

Les espèces mentionnées dans les sections précédentes (Brassicacées, charançons et parasitoïdes) ont des statuts différents dans l'agroécosystème du Québec. Il est important de bien définir ces différents statuts et de bien les attribuer aux différentes espèces pour mieux comprendre comment celles-ci interagissent dans le système (Stavert et al., 2017). Une espèce est considérée native ou indigène lorsqu'elle est très bien adaptée à l'environnement abiotique et biotique local (Vermeij, 1996). Une espèce native maintient sa ou ses populations à travers le temps dans une région donnée (European Union, 1979).

Une espèce est qualifiée d'adventive ou d'exotique lorsqu'elle est non native (Wheeler & Hoebeke, 2017). Le terme adventif a une connotation plus neutre qu'exotique et il comprend les espèces intentionnellement et non-intentionnellement introduites (Wheeler & Hoebeke, 2017). Les espèces exotiques, contrairement aux espèces indigènes, sont souvent étrangères à l'écosystème dans lequel elles se trouvent (Hettinger, 2001), et elles ne sont pas aussi bien adaptées à leur environnement. Leur introduction est souvent trop récente pour que l'on ait observé le maintien de leurs populations dans le temps (Richardson et al., 2000).

La définition du terme envahissant varie en écologie d'un chercheur à l'autre (Colautti & MacIsaac, 2004). Néanmoins, une espèce envahissante se distingue par sa tendance à se propager rapidement et par son potentiel à causer des dommages économiques ou environnementaux (Beck et al., 2008; Ehrenfeld, 2010; Pyšek et al., 2004). Le CSC peut donc se qualifier d'espèce envahissante.

1.2.2 Lutte contre les ravageurs

La présence d'espèces envahissantes qui s'attaquent à des ressources ayant notamment une importance économique a favorisé le développement de moyens de lutte contre les ravageurs. Parmi ces moyens, la lutte culturale, la lutte chimique et la lutte biologique sont les plus communs (Abrol, 2014). En agriculture, la lutte chimique consiste à combattre les organismes nuisibles par des produits de synthèse généralement sous forme d'insecticides, de fongicides et d'herbicides (Pimentel, 2002). La lutte chimique comporte plusieurs limites. La récurrence des applications (au sein d'une saison ou d'année en année) et la résistance se développant chez certains insectes et mauvaises herbes empêchent d'offrir des solutions durables et rentables aux producteurs (Beckie & Tardif, 2012; G. M. Gurr et al., 2012; Travlos et al., 2020). Il existe plusieurs cas de résistance aux pyréthrinoïdes, un groupe d'insecticides efficaces contre le CSC (Cárcamo et al., 2005) chez d'importants ravageurs de la famille des Curculionidae tels que le charançon du riz et le charançon du pâturin annuel (Heather, 1986; Ramoutar et al., 2009). On retrouve également des cas de résistance aux herbicides chez des mauvaises herbes brassicacées (Gherekhlou et al., 2016; Walsh et al., 2004). Il a été confirmé par le CÉROM que la moutarde des oiseaux, *Brassica rapa*, est une mauvaise herbe résistante au glyphosate au Québec (Marcoux & Brunelle, 2017). S'ajoute à cela l'impact important que peuvent avoir ces produits sur la santé humaine ainsi que sur l'environnement (Atreya et al., 2011). Le recours aux autres types de lutte peut offrir des solutions aux problèmes associés à la lutte chimique.

1.2.3 Lutte biologique

La lutte biologique implique l'utilisation d'un organisme dans le but de diminuer la densité de population d'un autre organisme (van Lenteren, 2012). Dans ce contexte, l'organisme utilisé se qualifie d'agent de lutte biologique (Cock et al., 2010). Il existe trois types de lutte biologique utilisés en agriculture, soit la lutte classique, la lutte conservatrice et la lutte augmentative (inondative et inoculative) (De Clercq et al., 2011; van Lenteren, 2012).

La lutte biologique classique consiste à introduire un ennemi naturel non indigène à la région d'introduction dans le but de lutter contre un ravageur ou une mauvaise herbe (De Clercq et al., 2011; Kenis, 2019; McFadyen, 1998). Ce type de lutte vise l'établissement permanent d'une population de l'ennemi naturel introduit et une gestion durable de l'organisme nuisible ciblé (De Clercq et al., 2011; Kenis, 2019). La lutte conservatrice, quant à elle, se définit par l'ensemble des actions humaines visant à protéger et à stimuler la performance des prédateurs, parasitoïdes et autres ennemis naturels déjà présents dans la région (Barbosa, 1998; Gurr & Wratten, 2000; McFadyen, 1998). Finalement, la lutte augmentative consiste à produire et relâcher une quantité importante d'ennemis naturels indigènes ou exotiques dans le but de réduire une population ciblée de ravageurs, mais sans que ceux-ci persistent ou s'établissent dans l'environnement (Cock et al., 2010; Collier & Van Steenwyk, 2004). Le principal avantage de la lutte biologique classique est son caractère permanent dans l'écosystème (De Clercq et al., 2011). On estime (van Lenteren et al., 2006) que la lutte biologique classique est utilisée depuis plus de 130 ans. En 2006, on évaluait à l'échelle mondiale que plus de 2000 espèces d'ennemis naturels ont été introduites et ont réduit les populations d'au moins 165 espèces de ravageurs (van Lenteren et al., 2006).

1.2.4 Écologie des communautés

Dans un contexte de lutte biologique, il est nécessaire de comprendre comment les différentes espèces du système visé interagissent entre elles (Chailleux et al., 2014; Holt & Hochberg, 2001). L'écologie des communautés est une branche de l'écologie qui s'intéresse entre autres à ces multiples interactions qui agissent à différents niveaux au sein des réseaux trophiques. Ces interactions peuvent être directes (p. ex. la compétition des ressources) ou indirectes (p. ex. la compétition apparente) (Chailleux et al., 2014). Ces interactions peuvent moduler une population d'insectes phytophages tels que les Ceutorhynchinae à deux niveaux : par la disponibilité des ressources (*bottom-up*) et/ou par la présence et l'abondance de leur ennemis naturels (*top-down*) (Walker & Jones, 2001).

Au niveau le plus élémentaire, l'évaluation de l'importance potentielle des interactions telles que la compétition des ressources et la compétition apparente nécessite des données sur le réseau trophique pour déterminer le nombre d'insectes coexistant sur une même plante hôte et les ennemis naturels partagés (Frank van Veen et al., 2006). Sans une description appropriée du réseau trophique de ces espèces, il est impossible de comprendre la structure de ces communautés d'insectes phytophages (Frank van Veen et al., 2006; M. C. Vidal & Murphy, 2018).

Une application efficace de la lutte biologique, qu'elle soit classique, conservatrice ou augmentative passe par une compréhension des interactions entre les espèces du système visé, et cette compréhension n'est acquise qu'avec une description approfondie des liens trophiques entre lesdites espèces.

1.3 Portée et objectifs de l'étude

D'un point de vue fondamental, il est important d'étudier et de suivre les espèces composant l'assemblage des Ceutorhynchinae, leur(s) hôte(s) et leurs ennemis naturels pour comprendre comment ces communautés sont structurées (Frank van Veen et al., 2006). Il y a peu de données et de connaissances fondamentales dans la littérature scientifique sur ce taxon. Il est donc difficile de tester modèles et hypothèses sur ces espèces. Un groupe aussi riche peut également constituer un assemblage sentinelle pour suivre l'évolution de l'impact d'importants facteurs tels que le réchauffement climatique ou les invasions biologiques (Miličić et al., 2021; Wagner et al., 2021). La surveillance de plusieurs groupes d'insectes est devenue une nécessité dans le contexte de la menace mondiale sur la diversité entomofaune et du changement climatique (Miličić et al., 2021; van Klink et al., 2020). Il est particulièrement pertinent de le faire dans les agroécosystèmes puisque les facteurs liés à l'agriculture ont été identifiés comme les principaux moteurs du déclin des espèces (Raven & Wagner, 2021; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019).

D'un point de vue appliqué, l'étude des interactions et associations entre Brassicacées et Ceutorhynchinae du Québec peut fournir des connaissances utiles dans une perspective de lutte biologique (contrôle des mauvaises herbes par des ennemis naturels ou gestion des ravageurs)(Van Driesche et al., 2008). Afin d'évaluer les rôles écologiques réels de cet assemblage, qu'ils soient bénéfiques ou nocifs, la présente étude s'intéresse également aux liens trophiques entre les charançons et leur parasitoïdes (Norris & Kogan, 2000; Vidal & Murphy, 2018; Vidal, 2003).

L'objectif général de l'étude est donc de caractériser l'assemblage des Ceutorhynchinae associés aux Brassicacées, et de leurs parasitoïdes dans l'agroécosystème du Québec.

Objectif général du Chapitre II. Caractériser l'assemblage des Ceutorhynchinae adultes associés aux Brassicacées

Objectifs spécifiques du Chapitre II :

1. Déterminer la composition spécifique de l'assemblage de charançons dans trois régions de culture du canola ;
2. Identifier les principales variables structurant l'assemblage des Ceutorhynchinae
3. Identifier les associations biologiques entre les espèces de Ceutorhynchinae et les Brassicacées.

Objectif général du Chapitre III. Établir les associations trophiques entre les *Ceutorhynchus*, leurs plantes hôtes, et leurs parasitoïdes dans le paysage agricole du Québec.

Objectifs spécifiques du Chapitre III :

1. Identifier les plantes hôtes des espèces de *Ceutorhynchus* et leur niveau d'infestation
2. Caractériser la composition des guildes de parasitoïdes et déterminer le taux de parasitisme des espèces de *Ceutorhynchus*
3. Décrire le réseau trophique des espèces de *Ceutorhynchus* en relation avec leurs parasitoïdes et plantes hôtes

CHAPITRE II

ASSEMBLAGE OF CEUTORHYNCHINAE WEEVILS ASSOCIATED WITH
BRASSICACEAE IN QUEBEC (CANADA) AGROECOSYSTEMS

Claudine Desroches, Patrice Bouchard, Geneviève Labrie, Éric Lucas

2.1 Résumé/Abstract

La sous-famille des Ceutorhynchinae Gistel (Coleoptera : Curculionidae) est un groupe de charançons phytophages très diversifié dans laquelle le genre le plus riche en espèces, *Ceutorhynchus* Germar (Coleoptera : Curculionidae), est principalement associé aux Brassicacées. Certains Ceutorhynchinae, tel que le charançon de la silique du canola (CSC), sont d'importants ravageurs de cultures de Brassicacées, alors d'autres sont des ennemis naturels de mauvaises herbes et de potentiels agents de lutte biologique. Cette étude a pour but de caractériser l'assemblage des Ceutorhynchinae dans des régions où la culture du canola est présente au Québec. Les Ceutorhynchinae ont été échantillonnés dans des zones adjacentes à des champs de canola ou à d'autres cultures dans six régions administratives du Québec au cours des étés 2019 et 2020. Au total, 25 espèces de Ceutorhynchinae ont été collectées et identifiées. L'analyse canonique et l'arbre de régression multivariée ont révélé que l'assemblage varie selon

les régions et est soit dominé par le ravageur envahissant CSC, soit par le charançon indigène *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Nos résultats mettent également en évidence de nouvelles associations biologiques entre charançons et Brassicacées tel que le CSC et la barbarée vulgaire, *Barbarea vulgaris*, la charançon indigène *Ceutorhynchus pauxillus* Dietz avec la lépidi densiflore, *Lepidium densiflorum*, et entre le charançon indigène *Ceutorhynchus semirufus* LeConte et la cardamine de Pennsylvanie, *Cardamine pensylvanica*. Cette étude fournit également un outil utile pour trouver de nouveaux agents de lutte biologique contre les mauvaises herbes Brassicacées et pour suivre l'évolution de l'abondance et la diversité de ce taxon.

Mots clés : Curculionidae, associations biologiques, ennemi naturel, analyses multivariées, lutte biologique.

Ceutorhynchinae Gistel (Coleoptera: Curculionidae), are a highly diverse phytophagous group of weevils in which the most species rich genus, *Ceutorhynchus* Germar (Coleoptera: Curculionidae), is mainly associated with Brassicaceae. Some Ceutorhynchinae, such as the invasive cabbage seedpod weevil (CSW), *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), are important pests of cultivated Brassicaceae, and others are natural enemies of weeds and potential biological control agents. This study aims to characterize Ceutorhynchinae assemblages in canola growing regions of Quebec. Ceutorhynchinae were sampled in areas adjacent to canola fields or other crops in six administrative regions of Quebec during the summers of 2019 and 2020. A total of 25 Ceutorhynchinae species were collected and identified. Canonical analysis and multivariate regression tree analysis revealed that the assemblage of Ceutorhynchinae varied regionally and was either dominated by the invasive canola pest CSW or by the native weevil *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Our results also highlighted new biological associations between weevils and Brassicaceae like the CSW with the yellow rocket, *Barbarea vulgaris*, native *Ceutorhynchus pauxillus* Dietz with common pepper grass, *Lepidium densiflorum*, and native *Ceutorhynchus semirufus* LeConte with Pennsylvania bittercress, *Cardamine pensylvanica*. This study also provides a useful tool to find new biological control agents against Brassicaceae weeds and to monitor abundance and diversity of this taxon and provide baseline data to assess future impacts of exotic parasitoids of CSW on native weevils.

Key words: Curculionidae, biological association, natural enemy, multivariate analyses, biocontrol

2.2 Introduction

The subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera: Curculionidae) constitutes a group of long-nosed weevils mainly associated with weeds, ruderals and pioneer plants (Korotyaev, 2008). This taxon includes 1362 described species worldwide (Colonnelli, 2004). Although the host range of this subfamily is quite broad, Brassicaceae are the most common hosts plants and host about 400 species of Ceutorhynchinae (Anderson, 2002; Korotyaev, 2008; Letsch et al., 2018). Most species have a life cycle closely linked to their host with the larvae frequently developing and feeding in the stems, crowns, inflorescences, or fruits of plants (Anderson, 2002; Boldt & Campobasso, 1981; Mason et al., 2011; Rizza et al., 1980). Most adults also feed on their host plant or other related plants in the spring, before reproduction, and at the end of summer, just after emerging from their pupae (Colpetzer et al., 2004; Fox & Dossall, 2003; Visalakshy, 2007).

The Holarctic Ceutorhynchinae are mostly represented by the tribe Ceutorhynchini with 360 species of *Ceutorhynchus* Germar known to be predominantly associated with Brassicaceae (Colonnelli 2004, Korotyaev 2008, Letsh et al. 2017). From a bioeconomic point of view, Ceuthorhynchinae assemblage in agroecosystems is composed of several groups: 1. noxious species (pests), 2. beneficial species (natural enemies of plant pests which include bioncontrol agents), and 3. neutral species (other native and adventive species associated with other plants). In Canada and the U.S.A, this sub-family includes 10% of introduced species; some of them like *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), *Ceutorhynchus typhae* (Herbst), *Ceutorhynchus erysimi* (Fabricius) and *Glocianus punctiger* (C.R. Sahlberg) are now very common (Korotyaev, 2008). Some *Ceutorhynchus* species are important pests of cultivated Brassicaceae seed crops such as canola and oriental mustard (Cárcamo & Brandt 2017;

de Tonnancour et al., 2017; Dossall et al., 2011; Majka et al., 2007). Others are regarded as beneficials. Many species of this taxon are known to be associated with adventive and native weeds and are part of the natural enemy complex of weeds present in agroecosystems, and some of them have been introduced as biological control agents against weeds in North America (Mason et al., 2014; Mason & Gillespie, 2013; Mason & Huber, 2002; Rauth et al., 2011; Schwarzlaender, 1997). Those phytophagous insects can play an important role for weed control in agroecosystems.

Brassicaceae are not the most important weeds in canola, but they pose a particular threat, since they can deteriorate or reduce the quality of the end product (Asaduzzaman et al., 2020; Canola Council of Canada, n.d.). Contamination of canola with weed seeds of Brassicaceae like bird rape, *Brassica rapa* (syn. *B. campestris*), wild mustard and wild radish can reduce the quality of canola products by increasing the concentration of erucic acid in the oil and glucosinolates in the meal (Blackshaw et al., 2002; Davis et al., 1999; Salisbury et al., 2018). Brassicaceae weeds can also pose a threat by hybridizing with transgenic canola like *Brassica napus* which can increase weed fitness and make them harder to manage (Simard et al., 2006; Warwick et al., 2008). Brassicaceae weeds are an important resource early in the season for canola pests like the cabbage seedpod weevil (CSW), *C. obstrictus* (Dossall & Moisey, 2004).

Other than economically important species like CSW or biocontrol agents like *Hadroplontus litura* (Fabricius), knowledge about the biology and ecology of Ceutorhynchinae is limited. To our knowledge, there is no study on the assemblage of Ceutorhynchinae associated with Brassicaceae in canola agroecosystems in Quebec and even in Canada. Studying Ceutorhynchinae assemblage in such systems can contribute to identify natural enemies of important Brassicaceae weeds and to better understand their ecology. Presence of exotic parasitoids *Trichomalus perfectus* and *Mesopolobus gemellus* which are natural enemy of the CWS, may also pose a threat to native Ceutorhynchinae species and other species associated with Brassicaceae weeds

(Haye et al., 2015; Mason et al., 2014). It is therefore important to monitor those taxa to assess the impact such exotic parasitoids may have over time on the assemblage. Monitoring the greatest number of insect groups has also become a necessity in the context of the global entomofaunal diversity threat and climate change (Miličić et al., 2021; van Klink et al., 2020; Wagner et al., 2021). It is especially relevant to do so in agroecosystems since factors related to agriculture have been identified as main drivers of species decline (Raven & Wagner, 2021; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019).

The general objective was to characterize the assemblage of Ceutorhynchinae weevils associated with Brassicaceae in the agricultural landscape of Quebec, close to canola fields. More specifically, our objectives were: 1. To determine the specific composition of weevil assemblage in three canola growing regions; 2. To identify the main variables structuring Ceutorhynchinae assemblage and 3. To identify biological associations between Ceutorhynchinae species and Brassicaceae.

2.3 Material and methods

2.3.1 Agricultural landscape

Sampling took place during the summers of 2019 and 2020 in three administrative regions of Quebec, namely Montérégie (M), Centre du Québec (CQ) and Chaudière-Appalaches (CH) (Fig. 2.1). These three regions were sampled seven times in 2019 and seven times in 2020 and were visited from the middle of June to the end of August (Supp. Table S1). Three other regions were sampled in 2019 only. Bas Saint-Laurent (BSL) and Saguenay Lac-Saint-Jean (SLSJ) were sampled twice and the Capitale Nationale (CN) only once (Supp. Table S2.1). Regions and their sampling frequency were chosen for the presence of canola crops and their proximity (Fig. 2.1).

Each of the sampled regions had 8 plots. A plot is defined as borders adjacent to a field crop. Two types of plots were selected: plots directly adjacent to a canola field (*Canola*) and plots adjacent to a field of another crop (*Other*). Plots were each at a minimum distance of 100 meters. There were four *Canola* plots and four *Other* plots per region (Table 2.1).

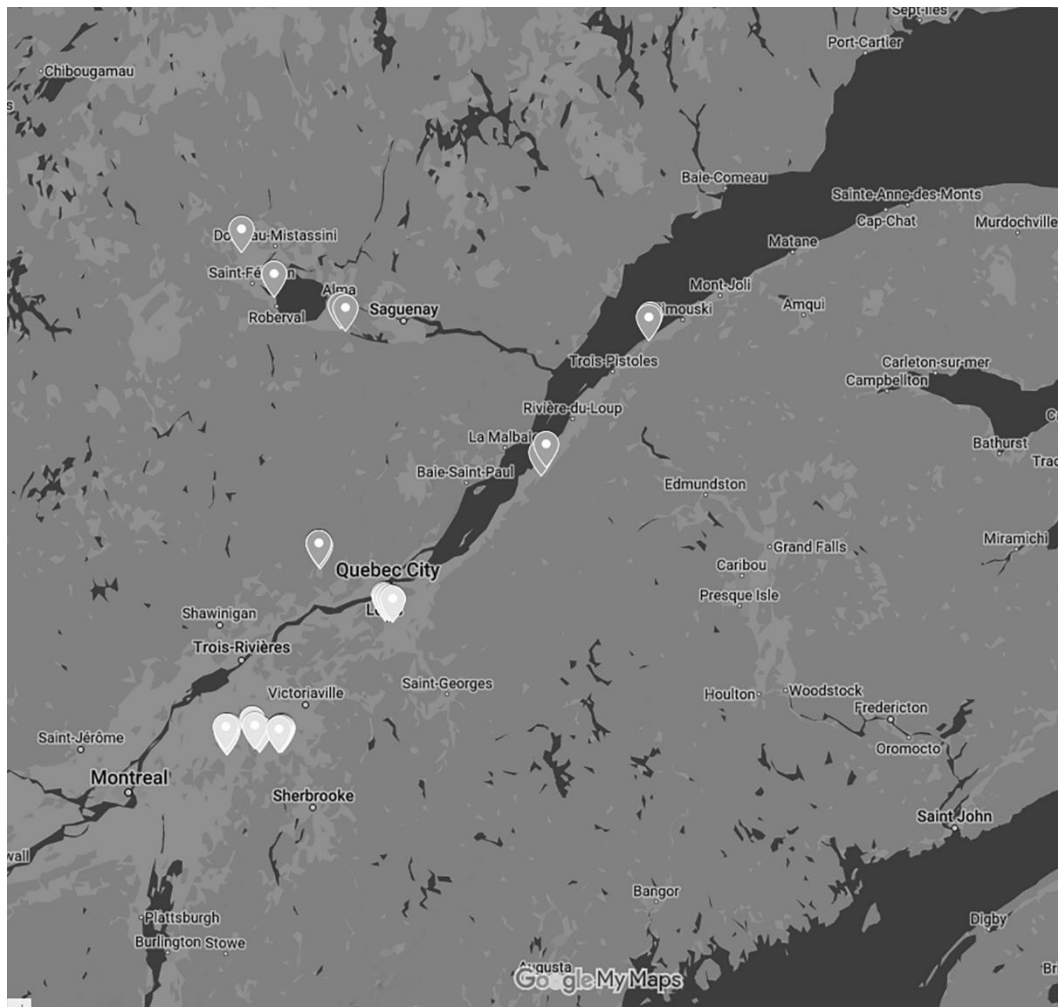


Figure 2.1 Sampling locations. In light grey: regions sampled in 2019 and 2020 (Montérégie, Centre du Québec and Chaudière-Appalaches). In dark grey: regions sampled in 2019 (Capitale Nationale, Bas Saint-Laurent, and Saguenay Lac-Saint-Jean). Map from MyMaps of Google Maps

Every time a plot was visited, two samples were collected per plot to recover specimens of Ceutorhynchinae. Samples were collected by sweep net on transects where plants of the Brassicaceae family were present. For each transect, the adjacent crop and the Brassicaceae species present on the transect were noted. The transects were randomly chosen and different for every visit. The first two locations (corresponding to the transects) found with Brassicaceae plants were sampled. When no Brassicaceae were found on the plot, transects were still randomly sampled on other plants present. Less than 5% of sampled transects had no Brassicaceae present on them. A minimum distance of 50 meters separated the two transects of the same plot.

For the regions sampled in 2019 and 2020 (M, CQ and CH), the samples were collected by taking 15 sweeps per transect. In other regions (BSL, SLSJ and CN), which were visited only once or twice in 2019, samples were collected by taking 25 sweeps per transect. Specimens collected in BSL, SLSJ and CN were not used in the data analyses since the sampling effort was different than in the other three regions.

Explanatory variables collected were the adjacent crop, Brassicaceae species present on the transect, the region and the year (2019 or 2020). Brassicaceae species were identified on the field using the identification guide by Bouchard et al. (1999) or were taken back to the laboratory and identified with identification key of the Flore Laurentienne (Marie-Victorin et al., 2002). Response variables were the abundance of every Ceutorhynchinae species collected in each transect. Diversity indices (richness, Shannon index and Simpson's index of diversity) and their means of rank were calculated with Ceutorhynchinae abundance data. Shannon and Simpson's index were calculated with the function *diversity()* of the *vegan* package in R (version 4.1.1).

2.3.2 Specimens identification

All adults Ceutorhynchinae weevils were sorted for each sample. Representatives of each morphospecies were identified by PB using morphological characters to compare with authoritatively identified individuals in the Canadian National Collection of Insects, Arachnids and Nematodes in Ottawa, Ontario, Canada as well as published resources (e.g., Rheinheimer & Hassler, 2010). All specimens not directly identified by PB were identified by CD. Those identifications were made based on vouchered specimens identified by PB and using the identification key by Anderson, (2002) and Dietz (1896). Vouchered specimens are deposited in the Canadian National Collection of Insects, Arachnids, and Nematodes. All remaining specimens are deposited in the Biocontrol Laboratory at the Université du Québec à Montréal.

2.3.3 Data analysis and statistical tests

All calculation and analysis were performed with R language. Before analyzing assemblage data, abundance of weevil species, Hellinger transformation was applied to Ceutorhynchinae species abundance data. The Hellinger method was chosen because it is suitable for community abundance data (Legendre & Gallagher, 2001). The square root of the relative frequencies of each weevil species is preserved, and it gives low weights to variables with low counts and many zeros which corrects the error that can be caused by multiple zeros (Legendre et al., 2012). Multivariate regression tree (MRT) and redundancy canonical analyses (RDA) were performed with explanatory variables on community abundance data. MRT was used to explore and describe the assemblage of Ceutorhynchinae in relation to explanatory variables stated above. MRT allowed us to detect structure in community abundance data. Terminal groups, called leaves, are composed of subsets of sites that minimize the sum of the squares within each group. The tree is calculated in two steps: 1. Partitioning of the data under constraint and 2. Cross validation and pruning of the tree (Borcard et al., 2011). MRT was performed

using *mypart()* function of the *mypart* package which first produces an interactive graph where one can select how to prune the tree. The tree selected offered a compromise between the lowest cross-validated relative error (CVRE) and the lowest relative error (RE) which is the percentage of variance not explained by the tree. Low CVRE indicates the tree has a good predictive power and low RE indicates the tree has a good descriptive power (Legendre et al., 2012).

Canonical redundancy analysis (RDA) is a multivariate method using a matrix of response variables (Y) with a matrix of explanatory variables (X) (Legendre et al., 2012). RDA was performed using *rda()* function from *vegan* package and the ordination was plotted using *triplot()* function (Borcard et al. 2018). Explanatory variables tested were the same as the ones used in MRT analysis. A global test by permutation was performed on the RDA results with the function *anova()* that relies on a ratio between two measures of variation (Borcard et al. 2018). A second test of all canonical axes by permutation was also applied with the same function. Significant explanatory variables were selected using the function *ordistep()* from *vegan* package. *Ordistep()* selects the variables from the ordination which best explain the variance of the response variables (community data) by building a model using permutation tests. Four RDA were performed to examine correlation between abundance of Ceutorhynchinae and explanatory variables. One RDA was performed for each regions sampled using only the presence of Brassicaceae species as explanatory variables, and one was performed on the overall dataset combining the three regions. Since some species of Ceutorhynchinae and Brassicaceae were not present in the three regions, a RDA for every region allowed us to identify regionally specific associations between weevils and host plants. Four models were built with the function *Ordistep()* to select significant explanatory variables of the global model and for the three models of every regions. Kruskal-Wallis and Wilcoxon's Rank Sum tests were used to evaluate if means of ranks of richness, Shannon index and Simpson's index of diversity were different among regions. This non-parametric test was selected because the distribution of the

data was not normal even when transformations were applied. To characterize aspects of diversity of Ceutorhynchinae species, we elected to calculate multiple diversity indices because of the sensitivity of each to either abundance or rare species (Morris et al. 2014). Kruskal-Wallis and Wilcoxon's Rank Sum tests were selected because distributions among response variables were not normal even when a transformation was applied. Those tests were applied also to other response variables (total abundance, abundance of native species, abundance of some species of Ceutorhynchinae) to test if their means of ranks differ according to different explanatory variables (year of sampling, regions, presence of some Brassicaceae species).

Tableau 2.1 Sites sampled by sweep net in 2019 and 2020 and their ecoregions¹

Administrative region	Ecoregion			Adjacent crop
	Vegetation zone	Vegetation subzone	Bioclimatic domain	
Montérégie (M)	Northern temperate	Hardwood forest	Sugar maple-basswood domain	Canola Soya Cereal Corn
Centre du Québec (CQ)	Northern temperate	Hardwood forest	Sugar maple-basswood domain	Canola Cereal Corn Soya Hay
Chaudière-Appalaches (CH)	Northern temperate	Hardwood forest	Sugar maple-basswood domain and sugar maple-yellow birch domain	Canola Corn Soya
Capital Nationale (CN)	Northern temperate	Hardwood forest	Sugar maple-yellow birch domain	Canola Cereal Hay
Bas Saint-Laurent (BSL)	Northern temperate	Mixed forest	Balsam fir-yellow birch	Canola Corn Hay
Saguenay Lac Saint-Jean (SLSJ)	Northern temperate	Mixed forest	Balsam fir-yellow birch	Canola Cereal Hay

¹ Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles, (2003).

2.4 Results

2.4.1 Composition of the Ceutorhynchinae assemblage in the six regions sampled

A total of 25 species of Ceutorhynchinae distributed in 10 genera and three tribes (Table 2.2) were collected in the six sampled regions during 2019 and 2020. We collected 1195 specimens in 2019 and 429 in 2020. Most species (15) belong to the tribe Ceutorhynchini and 11 of them belong to the genus *Ceutorhynchus*. Approximately 48% of identified species are adventive to North America. Apart from *C. obstructus* (CSW) and *Ceutorhynchys pallidactylus* (Marsham), the cabbage stem weevil, other identified species are not known agricultural pests. Two species, *Glocianus punctiger* and *Hadroplontus litura*, are biocontrol agents introduced in North America (Mason & Huber, 2002; McAvoy et al., 1983) and one, *C. typhae*, is a natural enemy of the Brassicaceae weed shepherd's Purse, *Capsella bursa-pastoris* (Muller et al., 2011).

2.4.2 Explanatory variables of Ceutorhynchinae assemblage structure (multivariate regression tree)

Only 8.9% of the variation of the Ceutorhynchinae community was explained by the selected variables in the multivariate regression tree (Fig. 2). First, the tree partitioned Ceutorhynchinae assemblage according to the presence of marsh yellow cress, which is a known host plant of the native weevil *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Presence of marsh yellow cress (MYC), *Rorippa palustris*, was associated with high abundance of this species of weevil. The tree then partitioned weevil's species by sampling regions. Region of Montérégie (M) was partitioned according to Brassicaceae species; wild mustard (WM), *Sinapis arvensis*, was associated with high abundance of *C. neglectus*, and common pepper grass (CP), *Lepidium densiflorum*, was associated with high abundance of *Ceutorhynchus pauxillus* Dietz.

Tableau 2. 2 Ceutorhynchinae species sampled in six regions of Quebec during summer 2019 and 2020 (Chaudière-Appalaches, Centre du Québec, Montérégie, Capitale Nationale, Bas Saint-Laurent, Saguenay Lac-Saint-Jean)

Tribe	Genera	Species	Status¹⁻²
Ceutorhynchini	<i>Ceutorhynchus</i>	<i>C. americanus</i> Buchanan	Native
		<i>C. bolteri</i> LeConte	Native
		<i>C. erysimi</i> (Fabricius)	Adventive
		<i>C. neglectus</i> Blatchley	Native
		<i>C. obstructus</i> (Marsham)	Invasive (Pest) ³
		<i>C. omissus</i> Fall	Native
		<i>C. oregonensis</i> Dietz	Native
		<i>C. pallidactylus</i> (Marsham)	Adventive (Pest) ⁴
		<i>C. pauxillus</i> Dietz	Native
		<i>C. semirufus</i> LeConte	Native
	<i>C. typhae</i> (Herbst)	Adventive (Natural enemy of weed) ⁵	
	<i>Amalus</i>	<i>A. scortillum</i> (Herbst)	Adventive
	<i>Glocianus</i>	<i>G. punctiger</i> (C.R. Sahlberg)	Adventive (Biocontrol agent) ⁶
	<i>Haropontus</i>	<i>H. litura</i> (Fabricius)	Adventive (Biocontrol agent) ⁷
<i>Nedyus</i>	<i>N. apicalis</i> (Dietz)	Native	
Phytobinii	<i>Pelenomus</i>	<i>P. waltoni</i> (Boheman)	Adventive
	<i>Rhinoncus</i>	<i>R. bruchoides</i> (Herbst)	Adventive
		<i>R. pericarpus</i> (Linnaeus)	Adventive
		<i>R. perpendicularis</i> (Reich)	Adventive
		<i>R. pyrrhopus</i> Boheman	Native
		<i>R. leucostigma</i> Marc	Adventive
Cnemogonini	<i>Acanthoscelidius</i>	<i>A. acephalus</i> (Say)	Native
		<i>A. curtus</i> (Say)	Native
	<i>Parauleutes</i>	<i>P. nebulosus</i> (LeConte)	Native
	<i>Dietzella</i>	<i>D. zimmermannii</i> (Gyllenhal)	Native

¹Bousquet et al., 2013, ²Wheeler & Richard Hoebeke, 2017, ³Dosdall et al., 2009, ⁴Alford et al., 2003, ⁵Muller et al., 2011, ⁶McAvoy et al., 1983, ⁷Mason & Huber, 2002

Regions of Chaudière-Appalaches (CH) and Center du Québec (CQ) were partitioned by the types of crop grown to the sampled transect. Presence of canola near the sampled transect was associated with higher abundance of CSW. Presence of another crop (cereals, hay, corn, and soya) near the sampled transect were associated with lower abundances of CSW.

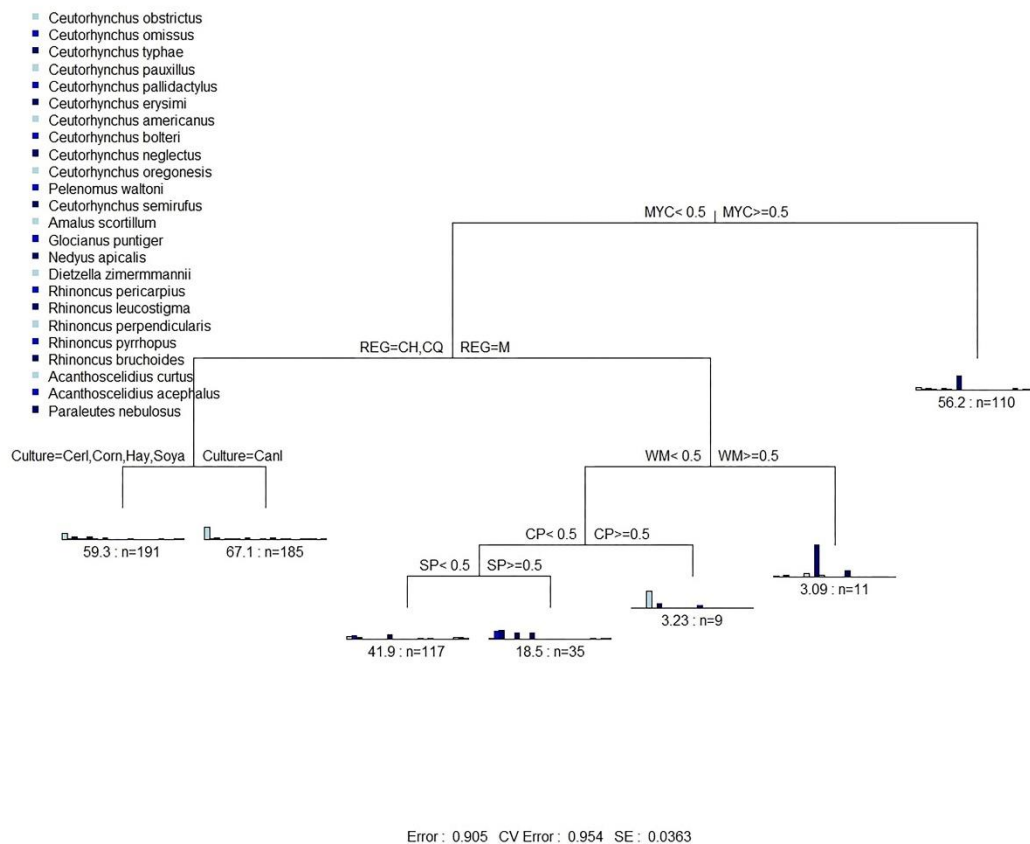


Figure 2.2 Multivariate regression tree of Ceutorhynchinae community data and the explanatory variables; MYC = Marsh yellow cress, *Rorippa palustris*, WM = Wildmustard, *Sinapis arvensis*, CP = Common pepper grass, *Lepidium densiflorum*, Canl = Canola, Cerl = Cereal. Multivariate regression three groups sites that resemble each other in their species composition according to different variables. Barplot at the end of each leaf shows the abundances of species, the relative error at the number of sites (n). Statistics at the bottom are the residual error (the reciprocal of R²), the cross-validated error (CV), and the standard error (SE).

2.4.3 Ceutorhynchinae assemblage in presence or absence of marsh yellow cress (MYC)

A total of 110 transects were sampled in the presence of MYC which represent around 17% of sampled transects. In the absence of MYC, the assemblage of Ceutorhynchinae was dominated by CSW. In the presence of MYC, the assemblage was dominated by native *C. neglectus* (Fig. 3.3). Mean of ranks of relative abundance of CSW was significantly higher in absence of MYC ($H = 33275, p < 0.01$) and mean of ranks of relative abundance of *C. neglectus* was significantly higher in the presence of MYC ($H = 20402, p < 0.001$). Native species represented 50% of weevil total relative abundance in absence of MYC and 80% in presence of MYC. Mean of ranks of relative abundance of native species was also significantly higher in presence of MYC ($H = 18258, p < 0.001$). Assemblage in absence of MYC was composed of 21 species and in presence of MYC, of 19 species. However, mean of ranks of species richness was significantly higher in presence of MYC ($H = 22800, p < 0.001$).

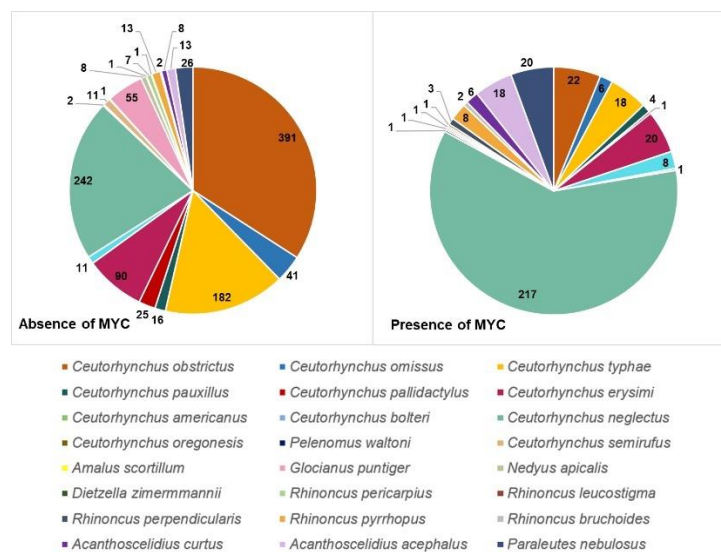


Figure 2.3 Composition of Ceuthorhynchinae assemblage relative abundance in absence and presence of the Brassicaceae marsh yellow cress (MYC), *Rorippa palustris*. Numbers indicate counts of individuals for each species.

All species were found in the three regions except for *H. litura* which was found only in Hébertville, Saguenay. A total of 1510 specimens were collected in these three regions in 2019 and 2020. Total weevil abundance was higher in 2019, with 1081 specimens collected, than in 2020 with 429 individuals. Mean of ranks of abundance of Ceutorhynchinae was higher in 2019 than in 2020 ($H = 65765, p < 0.001$). Native species represented about 45% of total weevil relative abundance. Only one specimen of *Ceutorhynchus bolteri* LeConte, *Amalus scortillum* (Herbst), *Pelenomus waltoni* (Boheman), *Rhinoncus leucostigma* Marc and *Dietzella zimmermanii* (Gyllenhal) were collected. Abundance of other species was highly variable. The most abundant species was the native weevil *C. neglectus* with 459 specimens followed by the canola pest CSW with 413. The adventive *C. typhae* and *C. erysimi* were also relatively abundant with 200 and 110 specimens, respectively. For the 16 species sampled in both years, 14 (87%) of them were more abundant in summer 2019. A total of 21 species were sampled in 2019 and 19 in 2020.

Ceutorhynchinae assemblage differed between regions and year sampled in species composition and abundance (Fig. 3.4). For both years, assemblages of CH and CQ were dominated by the CSW, whereas assemblage of M was dominated by *C. neglectus*. Mean of ranks of native species abundance was significantly higher in M than in CQ and CH ($H = 46.82, p < 0.001$). Some diversity indices calculated differed among regions (Table 2.3). Mean of ranks of species richness differed between regions ($H = 7.97, p < 0.05$). Mean of ranks of richness was significantly higher in M than in CH, but CQ did not differ from the other regions. Mean of ranks of Shannon index did not differ among regions ($H = 3.0284, p = 0.22$). Mean of ranks of Simpon's index of diversity was significantly higher in CQ than in M, but CH did not differ from those regions ($H = 15.354, p < 0.001$).

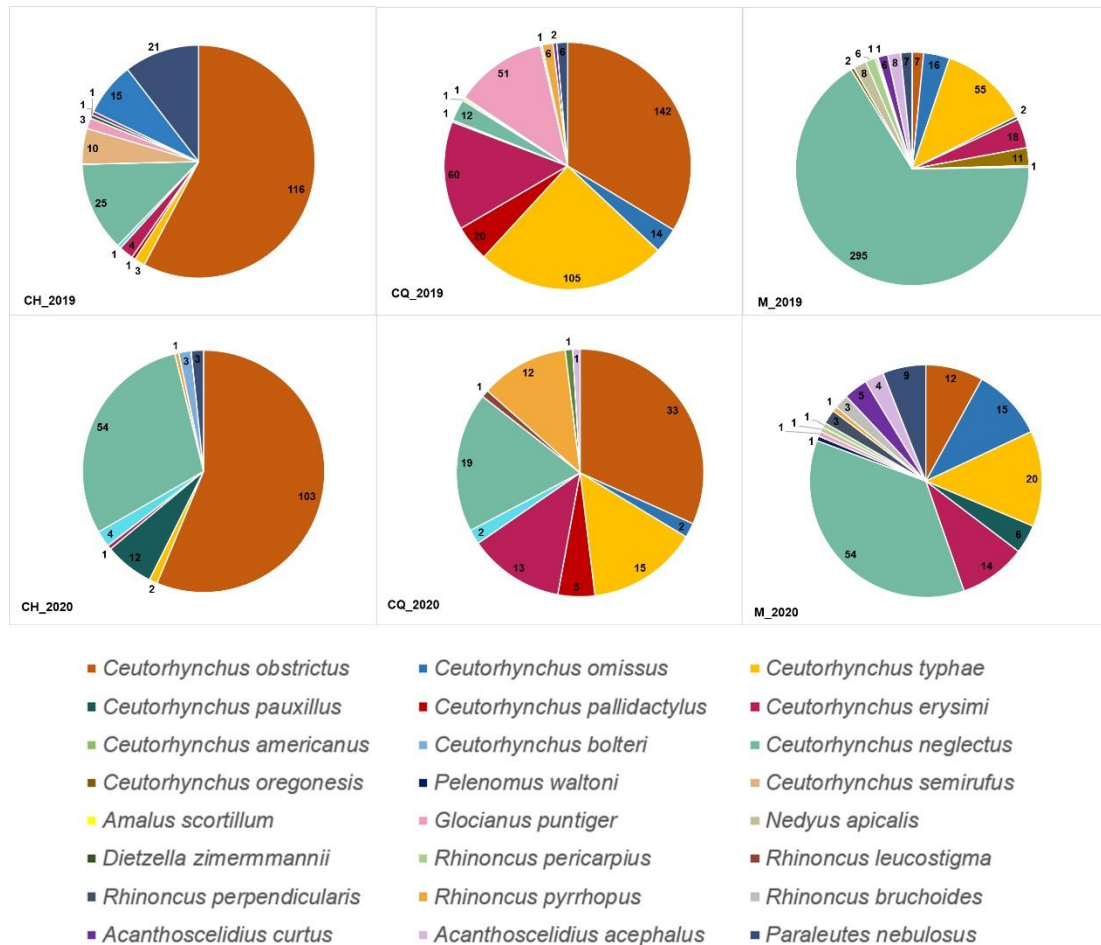


Figure 2.4 Composition of Ceuthorynchinae assemblage in Chaudière-Appalaches in 2019 (CH-2019) and 2020 (CH-2020), in Centre du Québec in 2019 (CQ-2019) and 2020 (CQ-2020), and in Montérégie in 2019 (M-2019) and 2020 (M-2020). Numbers indicate counts of individuals for each species.

CH had the lowest number of species with a total of 14 species (12 in 2019 and 9 in 2020). The CSW represents 57% of total relative abundance. Adventive species which included the CSW represent 61% of total relative abundance in this region. *Ceutorhynchus neglectus* was the most abundant native species in this region, representing 20% of the assemblage. Other important native species in this region assemblage are *Ceutorhynchus semirufus* LeConte, *Acanthoscelidius acephalus* (Say) and *Parauletes nebulosus* (LeConte). The only specimen collected of native weevil *D. zimemmannii* was found in CH.

Tableau 2.3 Diversity indices of Ceutorhynchinae assemblage in Chaudière-Appalaches, Centre du Québec and Montérégie

Region	Total species richness	Mean species richness	Mean Shannon index	Mean Simpson's index of diversity
Chaudière-Appalaches	14	0.539 ^B	0.227 ^A	0.712 ^B
Centre du Québec	17	0.679 ^{AB}	0.295 ^A	0.771 ^B
Montérégie	19	0.849 ^A	0.235 ^A	0.610 ^A

Mean of ranks of A and B differs, mean ranks of A does not differ from mean of ranks of AB and mean of ranks of B does not differ from mean of ranks of AB.

Assemblage of CQ was composed of 14 species in 2019 and 11 species in 2020. Native species represent 15% of specimen total relative abundance in this region. Assemblage of CQ was dominated by CSW which represents about 33% of total relative abundance. Adventive species *C. typhae*, *C. erysimi*, *C. pallidactylus* and *G. punctiger* also contribute considerably to CQ assemblage. The only specimen collected of *A. scortillum* and of *R. leucostigma* were found in CQ. Native species are mostly represented by *C. neglectus*, *Ceutorhynchus omissus* Fall (in 2019) and *Rhinoncus pyrrhopus* Boheman (in 2020).

Region of M has the greater number of species in total and for each year. This assemblage was composed of 19 species in total with 16 species in 2019 and 2020. It is the only region where native species were more abundant than adventive species representing 76% of total relative abundance. *Ceutorhynchus neglectus* represents 58% of total relative abundance. Other important native species in this region were *C. omissus*, *Ceutorhynchus americanus* Buchanan, *Acanthoscelidius curtus* (Say), *A. acephalus* and *P. nebulosus*. Species that were only found in M are *Ceutorhynchus oregonensis* Dietz, *C. bolteri*, *P. waltoni*, *Nedyus apicalis* (Dietz) and *Rhinoncus*

perpendicularis (Reich). No specimen of the adventive pest *C. pallidactylus* was sampled in this region.

2.4.4 Ceutorhynchinae assemblage in relation to the explanatory variables (canonical redundancy analysis)

Ordination produced by the canonical analysis shows relationships between Ceutorhynchinae species and explanatory variables (Fig. 2.5). Global test of the model (explanatory variables in relation to abundance of Ceutorhynchinae species) by permutation was significant ($F = 4.1327, p < 0.001$). Test by axis also revealed that the three first axis were significant ($F_{axis1} = 48.1295, p < 0.001$; $F_{axis2} = 25.1537, p < 0.001$ and $F_{axis3} = 11.9378, p < 0.01$). Since axis 1 and 2 had the smallest p value, RDA results were plotted on those two axes (Fig. 2.5). The model presented in the triplot ordination (Fig. 2.5) is thus significant for axis 1 and 2. Variables selected by the function *ordistep()* which explains most the variation in Ceutorhynchinae community data were the same when method *forward* and *both* were used. Variables selected by this function were: region sampled, year sampled, presence of canola field adjacent to the sampled transect, and Brassicaceae species *R. palustris* (MYC), *S. arvensis* (WM), *C. bursa-pastoris*, *Raphanus raphanistrum* (wild radish), *Arabis glabra* (tower rockcress), *Barbarea vulgaris* (yellow rocket), *L. densiflorum* (CP) and *Erysimum hieraciifolium* (tall wormseed mustard). Canonical analysis confirmed that variables selected by MRT (MYC, regions, presence of canola field adjacent to transect, WM and CP) significantly influenced the variation of Ceuthorhynchinae assemblage.

associated with *R. palustris* (MYC) but was also associated with *S. arvensis* (WM), *A. glabra*, and bird rape, *Brassica rapa*. *Ceutorhynchus americanus* was also associated with MYC and WM. Canola pests, *C. obstrictus* and *C. pallidactylus* were associated with *R. raphanistrum*.

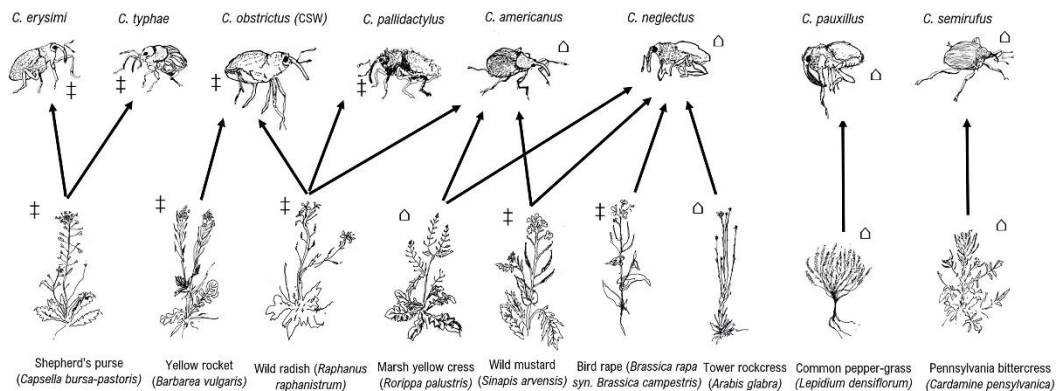


Figure 2.6 Trophic associations between adult *Ceutorhynchus* and wild Brassicaceae in Quebec. ‡ = adventive species, △ = native species of North America.

RDA performed for each region also revealed additional associations between Ceutorhynchinae and Brassicaceae. In CH, *C. obstrictus* was also associated with *B. vulgaris*, and native weevils *C. americanus* and *C. semirufus* were associated with *Cardamine pensylvanica* (Pennsylvania bittercress) and *E. hiercaifolium*. In CQ, *C. pallidactylus* and *C. obstrictus* were associated with *B. vulgaris*. In M, adventive *C. typhae* and *C. erysimi*, and native *C. omissus* were associated with *C. bursa-pastoris* and *Erysimum cheiranthoides* (wormseed wallflower). The native weevil *C. pauxillus* was also associated with the native weed *L. densiflorum* in this region. This association was also uncovered by the multivariate regression three analysis (MRT) (Fig. 2.2).

2.4.6 Assemblage of Ceutorhynchinae adjacent and not adjacent to canola fields in Chaudière-Appalache and Centre du Québec

Assemblage of Ceutorhynchinae in border of canola field are dominated by CSW (Fig. 2.7). Mean ranks of CSW was significantly higher in transect adjacent to canola field than in transect adjacent to other crops ($H = 20194$, $p < 0.001$).

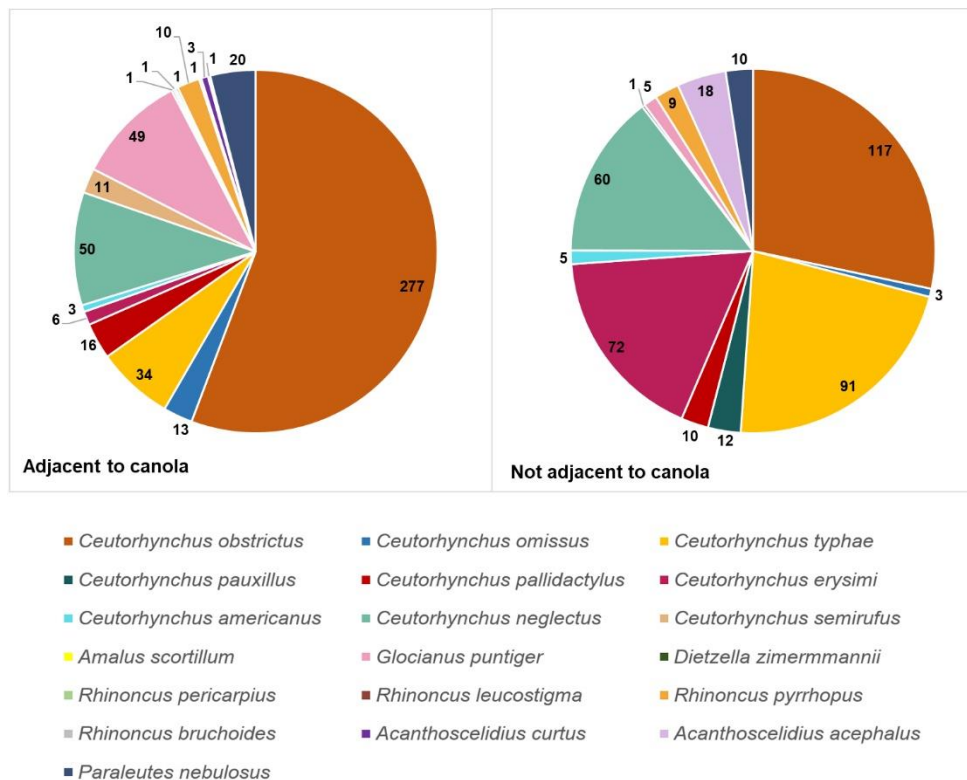


Figure 2.7 Composition of Ceutorhynchinae assemblage adjacent to canola field and adjacent to other crops. Numbers indicate counts of individuals for each species.

2.5 Discussion

Our study characterizes for the first time weevil assemblage in canola growing regions of Quebec. Furthermore, the main variables structuring this Ceutorhynchinae assemblage mostly linked to cruciferous plants were determined. Those variables are

Brassicaceae species, regions and presence/absence of canola. Finally, biological associations between Ceutorhynchinae species and Brassicaceae were confirmed or established for new ones. Composition of adult Ceutorhynchinae assemblage associated with Brassicaceae was determined for the first time in the canola agroecosystem of Quebec. This assemblage was dominated by *Ceutorhynchus* species which are known to be associated with Brassicaceae. Canola pest CSW and native *C. neglectus* were the two most abundant species. Bouchard et al. (2005) studied weevil diversity in vineyards of Quebec over 3 years (1997 to 1999) and identified 19 species of Ceutorhynchinae. Ceutorhynchinae assemblage of canola agroecosystem shares 12 species in common with vineyards. No specimens of CSW were identified by Bouchard et al. (2005) and *C. neglectus* was not one of the most abundant species of Ceutorhynchinae in this crop. Vineyards Ceutorhynchinae assemblage were dominated by *Rhinoncus bruchoides* (Herbst), *Rhinoncus castor* (Fabricius), *A. scortillum* and *C. erysimi*. Those species are also part of the assemblage of canola agroecosystem, but apart for *C. erysimi*, they were not abundant in the present assemblage. Mason et al. (2014) surveyed *Ceutorhynchus* species only in canola growing regions of Quebec from 2006 to 2011. Mason et al. (2014) also sampled canola growing regions in Québec. Seven species of *Ceutorhynchus* were collected by Mason et al. (2014). Only one of those species, *Ceutorhynchus rapae* (Gyllenhal), was not part of the assemblage of the present study. The presence of CSW was not reported by Mason et al. (2014), but was reported in canola fields, field margins and other weedy patches in Quebec by Mason et al. (2003). Two species, *C. pauxillus* and *C. semirufus*, identified in the assemblage have never been reported in previous studies (Bouchard et al., 2005; Mason et al., 2003, 2014).

Ceutorhynchinae assemblage is structured by the presence of the different species of Brassicaceae, the region sampled, the presence of canola field adjacent to the sampled transect and the sampling year. Presence of marsh yellow cress (MYC) was identified by the multivariate regression three (MRT) as the most important factor influencing

the variation of Ceutorhynchinae assemblage. The importance of MYC in structuring this assemblage can be attributed to the fact that it constitutes one of the host plants of *C. neglectus*, the most abundant weevil species of the assemblage (Anderson, 1997; Mason et al., 2014). Ceutorhynchinae assemblage also varied between regions. Regions of Center du Québec (CQ) and Chaudière-Appalaches (CH) were dominated by CSW and adventive species whereas region of Montérégie (M) was dominated by native weevil *C. neglectus* and other native species. Presence of many different species of wild Brassicaceae also influenced Ceutorhynchinae assemblage structure even in regions dominated by CSW (Fig 2.2, Fig. 2.4 and Fig. 2.5). Many of those Brassicaceae are host plants or food sources for species of Ceutorhynchinae and thus influence their abundance as shown by the canonical analysis. Not all weevil species identified were associated with Brassicaceae. We identified associations only between adult *Ceutorhynchus* species and wild Brassicaceae. Brassicaceae associated with *Ceutorhynchus* species may not always be their main host plants, but they are most likely at least a food source for the associated weevil. Regarding pest weevils, associations identified can be considered in pest management program. Association between the *B. vulgaris*, and the canola pest CSW is reported for the first time here. *Barbarea vulgaris* is one of the first wild Brassicaceae to flourish in the season, providing an early food source for CSW near canola fields. *Raphanus raphanistrum* was associated with both canola pests, CSW and *C. pallidactylus*. It is considered an important weed in canola agroecosystems and can also provide a food source during the season for both weevil pests (Mason et al., 2003).

Presence of canola adjacent to the transect sampled also influenced significantly the Ceutorhynchinae assemblage. In the two regions with high relative abundance of CSW (CQ and CH), presence of canola was significantly associated with higher abundance of CSW. In Montérégie, total relative abundance of CSW was low and presence of canola was not a significant variable influencing CSW abundance. Total area of canola grown, the history of canola culture (year at which the culture was first cultivated) of

the region or other landscape variables may also influence abundance of CSW (Lucas & Maisonhaute, 2014). Total area of canola cultivated in 2019 and 2020 in Montérégie was lower than in Centre du Québec and Chaudière-Appalaches (data from La Financière Agricole, Gouvernement du Québec). The main difference observed in the assemblage between sampling years is the abundance of weevil species. Composition between years varies for rarer species with lower total abundance. Average temperature was higher and total precipitation was lower in May and June of 2020 compared to May and June of 2019 (Government of Canada, 2021). We observed that sampling sites (field borders) were very dry in 2020 during June. It is possible that the different climate of 2020 has influenced weevil abundance directly or indirectly through climate effects on plants (Barnett & Facey, 2016; Jamieson et al., 2012).

Considering weevil species that are natural enemies of weeds, we identified associations between four *Ceutorhynchus* and Brassicaceae weeds. Our study generated relevant knowledge about these species which can be considered as potential biological control agents. Specificity is an important criterion for selecting a biocontrol agent against weed (Heimpel & Mills, 2017; Van Driesche et al., 2008). Adventive weevils *C. typhae* and *C. erysimi* are quite specific in their host plant associations with *C. bursa-pastoris*, and they are not known to be important pest in this system. They are also associated with *E. cheiranthoides* in Chaudière-Appalache, but the RDA triplot (Fig. 2.5) shows they are more strongly associated with *C. bursa-pastoris*. Native weevils *C. neglectus* and *C. americanus* are generalist species associated with native and adventive Brassicaceae. Association between the abundant *C. neglectus* and the native *A. glabra* is also reported for the first time in this study. This native species is not regarded yet as a pest in Eastern Canada, but it has been identified as a minor pest of canola by Dodsall et al. (1999) in Western Canada. Thus, it would be relevant to monitor this species in Eastern Canada especially in canola fields. The rarer species, *C. americanus* is a generalist species and associated with three species of Brassicaceae considered as weeds in the agroecosystems of Quebec (Duval, 2007). A new

association between native *C. pauxillus* and native weed *L. densiflorum* was also identified. The host plant of this weevil species is unknown, but specimens have been sampled on *Erysimum* and *Brassica* plants (de Tonnancour et al., 2017). Regarding other Ceutorhynchinae species that are not categorized as pests or natural enemies of weeds, we identified an association between native weevil *C. semirufus* and *C. pennsylvanica*, and adult specimens have been previously sampled on other cardamine species (Iowa State University), but its hostplant is unknown. Despite the absence of economical value of both the weevil and the plant, this is the first mention of a new trophic interaction.

In this study, collection of exhaustive field data, and multivariate community analysis revealed many relationships between Brassicaceae species and *Ceutorhynchus* assemblage that have not been reported before. The characterization of the assemblage intended in this project is also a way of contributing to monitor the abundance and the diversity of Ceutorhynchinae populations, two criteria relevant to monitor in a context of biodiversity threat and climate change (Forister et al., 2019; Montgomery et al., 2021). The identified variables structuring Ceutorhynchinae assemblages and the biological associations identified between *Ceutorhynchus* and Brassicaceae provided a starting point to conduct second-line studies that aim to test specific hypothesis, study more complex ecological interactions or select a biological control agent against Brassicaceae weeds. Furthermore, trophic associations shown in this study (Fig. 2.6) allow to predict the impact of releases of the selected biocontrol agent. Considering Ceutorhynchinae pests, characterization of their trophic interactions with their host plants and their natural enemies (parasitoids) would provide valuable information in identifying and choosing new biocontrol agents against the CWS in the main canola growing regions of Canada like the Prairies.

2.6 Acknowledgement

This work was supported financially through the Canola Agri-Science Cluster of Agriculture and Agri-Food Canada and the Canola Council of Canada Activity 16A (ASC-02) Led by Hector Carcamo under the request of Sustainable, Reliable Supply of a Changing World. The authors would like to thank Pierre Legendre, professor at the Université de Montréal, and Jill Vandermeerschen, research officer at the Université du Québec à Montréal for their support in the statistical analysis, students, and professionals of the Laboratoire de lutte biologique de l'UQAM for their support on the project, and Fanny Desroches for *Ceutorhynchus* and Brassicaceae drawings included in the publication.

2.7 References cited

- Alford, D. V., Nilsson, C., and Ulber, B. 2003. Insect pests of oilseed rape crops. In D. V. Alford (ed.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (pp. 9–42). Blackwell Science Ltd. United States. <https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch2>
- Anderson, R. S. 1997. Weevils (Coleoptera: Curculionoidea, excluding Scolytinae and Platypodinae) of the Yukon. *Insects of the Yukon* (pp. 523–562). Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Canada
- Anderson, R. S. 2002. Curculionidae, pp. 722–815. In JR, Ross H. Arnett, Michael C. Thomas, Paul E. Skelley, J. Howard Frank (eds.), *American Beetles Volume 2*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Asaduzzaman, M., Pratley, J. E., Luckett, D., Lemerle, D., and Wu, H. 2020. Weed management in canola (*Brassica napus* L): A review of current constraints and future strategies for Australia. *Arch. Agron. Soil Sci.*, 66: 427–444. <https://doi.org/10.1080/03650340.2019.1624726>

- Barnett, K. L., and Facey, S. L. 2016. Grasslands, invertebrates, and precipitation: A review of the effects of climate change. *Front. Plant Sci.*, 7:1196. doi: 10.3389/fpls.2016.01196
- Blackshaw, R. E., Lemerle, D., Mailer, R., and Young, K. R. 2002. Influence of wild radish on yield and quality of canola. *Weed Sci.*, 50: 344–349.
- Boldt, P. E., and Campobasso, G. 1981. Biology of two weevils, *Ceutorhynchus trimaculatus* and *Trichosirocalus horridus*, on *Carduus* spp. in Europe. *Environ. Entomol.*, 10: 691–696. <https://doi.org/10.1093/ee/10.5.691>
- Borcard, D., Gillet, F., and Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Bouchard, C. J., Néron, R., Guay, L., and Centre ARICO (Québec). 1999. *Guide d'identification des mauvaises herbes du Québec*. Conseil des Productions végétales du Québec, QC, Canada.
- Bouchard, P., Lesage, L., Goulet, H., Bostanian, N. J., Vincent, C., Zmudzinska, A., and Lasnier, J. 2005. Weevil (Coleoptera: Curculionoidea) diversity and abundance in two Quebec vineyards. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 98: 565–574. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0565:WCCDAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0565:WCCDAA]2.0.CO;2)
- Bousquet, Y., Bouchard, P., Davies, A., and Sikes, D. 2013. Checklist of beetles (Coleoptera) of Canada and Alaska. Second edition. *ZooKeys*, 360: 1–44. <https://doi.org/10.3897/zookeys.360.4742>
- Canola Council of Canada. n.d. Weed management. *Canola Encyclopedia*. Available online: <https://www.canolacouncil.org/canola-encyclopedia/weeds/weed-management/> (accessed 24 December 21).
- Cárcamo, H. and Brandt, R. 2017. Cabbage seedpod weevil management. In V.P. Gadi Reddy (ed.), *Integrated management of insect pests on canola and other brassica oilseed crops*. (pp. 77-87). CABI, Boston, MA.
- Colonnelli, E. 2004. *Catalogue of Ceutorhynchinae of the world, with a key to genera (Coleoptera: Curculionidae)*. Argania Ed, Barcelona, Spain.

- Colpetzer, K., Hough-Goldstein, J., Harkins, K. R., and Smith, M. T. 2004. Feeding and oviposition behavior of *Rhinoncomimus latipes* Korotyaev (Coleoptera: Curculionidae) and its predicted effectiveness as a biological control agent for *Polygonum perfoliatum* L. (Polygonales: Polygonaceae). *Environ. Entomol.*, 33: 990–996. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.990>
- Davis, J. B., Brown, J., Brennan, J. S., and Thill, D. C. 1999. Predicting decreases in canola (*Brassica napus* and *B. rapa*) oil and meal quality caused by contamination by Brassicaceae Weed Seeds. *Weed Technol.*, 13:239–243. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00041671>
- de Tonnancour, P., Anderson, R. S., Bouchard, P., Chantal, C., Dumont, S., and Vigneault, R. 2017. New Curculionoidea (Coleoptera) records for Quebec, Canada. *ZooKeys*, 681: 95–117. <https://doi.org/10.3897/zookeys.681.12469>
- Dietz, W. G. 1896. Revision of the genera and species of Ceutorhynchini inhabiting north america. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 23: 387–480.
- Dosdall, L. M., Cárcamo, H., Olfert, O., Meers, S., Hartley, S., and Gavloski, J. 2011. Insect invasions of agroecosystems in the western Canadian prairies: Case histories, patterns, and implications for ecosystem function. *Biol. Invasions*, 13: 1135–1149. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9951-8>
- Dosdall, L. M., Gibson, G. A. P., Olfert, O. O., and Mason, P. G. 2009. Responses of Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitoids to invasion of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in western Canada. *Biol. Invasions*, 11: 109–125. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9323-1>
- Dosdall, L. M., McFarlane, M., and Palaniswamy, P. 1999. Biology and larval morphology of *Ceutorhynchus neglectus* (Coleoptera: Curculionidae), a minor pest of canola (Brassicaceae) in western Canada. *Can. Entomol.*, 131: 231-242.
- Dosdall, L. M., and Moisey, D. W. A. 2004. Developmental biology of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), in spring canola, *Brassica napus*, in Western Canada. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97: 458–465. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2004\)097\[0458:DBOTCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[0458:DBOTCS]2.0.CO;2)
- Duval, J. 2007. Moyens de lutte contre les crucifères annuelles en production biologique. *Agri-Réseau*. Available online: <https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/72303/moyens-de-lutte->

contre-les-cruciferes-annuelles-en-production-biologique?sort=8 (assessed 08 June 21).

Forister, M. L., Pelton, E. M., and Black, S. H. 2019. Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now. *Conservation Science and Practice*, 1:e80. <https://doi.org/10.1111/csp2.80>

Fox, A. S., and Dossdall, L. M. 2003. Reproductive biology of *Ceutorhynchus obstructus* (Coleoptera: Curculionidae) on wild and cultivated Brassicaceae in southern Alberta. *J. Entomol. Sci.*, 38: 533–544. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-38.4.533>

Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles. 2003. Vegetation Zones and Bioclimatic Domains in Québec. Available online: www.mrn.gouv.qc.ca (accessed 11 August 22).

Government of Canada. 2021. Historical Data. *Environment and Natural Resources*. Available online: https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html (accessed 23 April 22).

Haye, T., Mason, P. G., Gillespie, D. R., Miall, J. H., Gibson, G. A. P., Diaconu, A., Brauner, A. M., and Kuhlmann, U. 2015. Determining the host specificity of the biological control agent *Trichomalus perfectus* (Hymenoptera: Pteromalidae): the importance of ecological host range. *Biocontrol Sci Technol.*, 25: 21–47. <https://doi.org/10.1080/09583157.2014.945900>

Heimpel, G. E., & Mills, N. J. 2017. *Biological Control Ecology and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Iowa State University. Species *Ceutorhynchus semirufus*. *BugGuide*. Available online <https://bugguide.net/node/view/880831> (accessed 26 April 22).

Jamieson, M. A., Trowbridge, A. M., Raffa, K. F., and Lindroth, R. L. 2012. Consequences of climate warming and altered precipitation patterns for plant-insect and multitrophic interactions. *Plant Physiol.*, 160: 1719–1727. <https://doi.org/10.1104/pp.112.206524>

Korotyaev, B. A. 2008. Geographical distribution of the weevil subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae). *Entomol. Rev.*, 88: 928–947. <https://doi.org/10.1134/S0013873808080071>

- Legendre, P., & Gallagher, E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129: 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Legendre, P., Loic F. J. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*, 3rd ed. Elsevier Science, United States of America.
- Letsch, H., Gottsberger, B., Metzl, C., Astrin, J., Friedman, A. L. L., McKenna, D. D., and Fiedler, K. 2018. Climate and host-plant associations shaped the evolution of ceutorhynch weevils throughout the Cenozoic. *Evolution*, 72: 1815–1828. <https://doi.org/10.1111/evo.13520>
- Lucas, É., and Maisonhaute, J.-É. 2014. Paysage et services écosystémiques, une nouvelle dimension dans la lutte aux insectes nuisibles. *Agriculture et paysage, Aménager autrement les territoires ruraux* (pp. 175–196). Presses de l'Université de Montréal, Montréal, Canada.
- Majka, C. G., Anderson, R. S., and McCorquodale, D. B. 2007. The weevils (Coleoptera: Curculionidae) of the Maritime Provinces of Canada, II: New records from Nova Scotia and Prince Edward Island and regional zoogeography. *Can. Entomol.*, 139: 397–442. <https://doi.org/10.4039/n06-021>
- Marie-Victorin, Brouillet, L., Rouleau, E., Goulet, I., & Hay, S. 2002. *Flore laurentienne 3eme* (ed). Presses de l'Université de Montréal, Montréal, Canada.
- Mason, P. G., Baute, T., Olfert, O., and Roy, M. 2003. Cabbage seepod weevil, *Ceuthorrhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Quebec. *J. Entomol. Soc. Ont.*, 134: 107–113.
- Mason, P. G., and Gillespie, D. R. (Eds.). (2013). *Biological control programmes in Canada, 2001-2012*. CABI, Oxford, United Kingdom.
- Mason, P. G., and Huber, J. T. (Eds.). (2002). *Biological control programmes in Canada, 1981-2000*. CABI Pub, Oxford, United Kingdom.
- Mason, P. G., Miall, J. H., Bouchard, P., Brauner, A., Gillespie, D. R., and Gibson, G. A. P. 2014. The parasitoid communities associated with *Ceutorhynchus* species (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Québec, Canada. *Can. Entomol.*, 146: 224–235. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.65>

- Mason, P. G., Miall, J. H., Bouchard, P., Gillespie, D. R., Broadbent, A. B., and Gibson, G. A. P. 2011. The parasitoid communities associated with an invasive canola pest, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), in Ontario and Quebec, Canada. *Can. Entomol.*, 143: 524–537. <https://doi.org/10.4039/n11-041>
- McAvoy, T. J., Kok, L. T., and Trumble, J. T. 1983. Biological studies of *Ceutorhynchus punctiger* (Coleoptera: Curculionidae) on dandelion in Virginia. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76: 671–674. <https://doi.org/10.1093/aesa/76.4.671>
- Miličić, M., Popov, S., Branco, V. V., and Cardoso, P. 2021. Insect threats and conservation through the lens of global experts. *Conserv. Lett.*, 14:e12814. <https://doi.org/10.1111/conl.12814>
- Montgomery, G. A., Belitz, M. W., Guralnick, R. P., and Tingley, M. W. 2021. Standards and best practices for monitoring and benchmarking insects. *Front. Ecol. Evol.*, 8: 579193. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.579193>
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller, C., Obermaier, E., Prati, D., Socher, S. A., Sonnemann, I., Wäschke, N., Wubet, T., Wurst, S., and Rillig, M. C. 2014. Choosing and using diversity indices: Insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecol. Evol.*, 4: 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Muller, F. J., Dosedall, L. M., Mason, P. G., and Kuhlmann, U. 2011. Larval phenologies and parasitoids of two seed-feeding weevils associated with hoary cress and shepherd's purse (Brassicaceae) in Europe. *Can. Entomol.*, 143: 399–410. <https://doi.org/10.4039/n11-020>
- Rauth, S. J., Hinz, H. L., Gerber, E., and Hufbauer, R. A. 2011. The benefits of pre-release population genetics: A case study using *Ceutorhynchus scrobicollis*, a candidate agent of garlic mustard, *Alliaria petiolata*. *Biol. Control.*, 56: 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.015>
- Raven, P. H., and Wagner, D. L. 2021. Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 118: e2002548117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002548117>
- Rheinheimer, J., and Hassler, M. 2010. *Die Rüsselkäfer Baden-Württembergs* (1. Aufl). Verlag Regionalkultur. Crossref.

- Rizza, A., Buckingham, G., and Pecora, P. 1980. Host Specificity studies on *Ceutorhynchus maculaalba*, a potential candidate for the biological control of opium poppy. *Environ. Entomol.*, 9: 681–688. <https://doi.org/10.1093/ee/9.5.681>
- Salisbury, P. A., Potter, T. D., Gurung, A. M., Mailer, R. J., and Williams, W. M. 2018. Potential impact of weedy Brassicaceae species on oil and meal quality of oilseed rape (canola) in Australia. *Weed Res.*, 58: 200–209. <https://doi.org/10.1111/wre.12296>
- Sánchez-Bayo, F., and Wyckhuys, K. A. G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.*, 232: 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Schwarzlaender, M. 1997. Bionomics of *Mogulones cruciger* (Coleoptera: Curculionidae), a below-ground herbivore for the biological control of hound's-tongue. *Environ. Entomol.*, 26: 357–365. <https://doi.org/10.1093/ee/26.2.357>
- Simard, M.-J., Légère, A., and Warwick, S. I. 2006. Transgenic *Brassica napus* fields and *Brassica rapa* weeds in Quebec: Sympatry and weed-crop in situ hybridization. *Can. J. Bot.*, 84: 1842–1851. <https://doi.org/10.1139/b06-135>
- Van Driesche, R., Hoddle, M., and Center, T. D. 2008. *Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to biological control* (1st ed). Blackwell Pub, Oxford, United Kingdom.
- van Klink, R., Bowler, D. E., Gongalsky, K. B., Swengel, A. B., Gentile, A., and Chase, J. M. 2020. Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, 368: 417–420. <https://doi.org/10.1126/science.aax9931>
- Visalakshy, G. 2007. Biological studies on *Ceutorhynchus portulacae*, a potential natural enemy of the purslane weed *Portulaca oleracea*. *BioControl*, 52: 619–628. <https://doi.org/10.1007/s10526-006-9041-5>
- Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., and Stopak, D. 2021. Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 118: e2023989118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>
- Warwick, S. I., Légère, A., Simard, M.-J., and James, T. 2008. Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population. *Mol. Ecol.*, 17: 1387–1395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03567.x>

Wheeler, A. G., and Richard Hoebeke, E. 2017. Adventive (non-native) insects and the consequences for science and society of species that become invasive. In R. G. Foottit & P. H. Adler (Eds.), *Insect Biodiversity* (pp. 641–711). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch21>

CHAPITRE III

TROPHIC INTERACTIONS OF CEUTORHYNCHINAE SPP. (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) WITH THEIR HOST PLANTS (BRASSICACEAE) AND THEIR PARASITOIDS IN THE AGROECOSYSTEM OF QUEBEC, CANADA

Claudine Desroches, Geneviève Labrie, Joseph Moisan-De Serres, Émilien Rodrigue
and Éric Lucas

3.1 Résumé/Abstract

Ceutorhynchus Germar (Coleoptera: Curculionidae) est le genre le plus diversifié de la sous-famille des Ceutorhynchinae. La majorité des espèces sont associées avec des Brassicacées. L'assemblage des *Ceutorhynchus* dans l'agroécosystème du Québec est composé de ravageurs du canola, d'ennemis naturels des mauvaises herbes Brassicacées et d'espèces associées à des plantes non cultivées et à des plantes qui ne sont pas des mauvaises herbes. Cette étude a pour but d'établir les associations trophiques des *Ceutorhynchus* avec leurs plantes hôtes et leurs parasitoïdes dans le

paysage agricole du Québec, afin d'évaluer les rôles écologiques réels bénéfiques ou nocifs de l'assemblage. Des plants de Brassicacées ont été récoltés dans des zones adjacentes à des champs de canola ou à d'autres cultures dans six régions administratives du Québec au cours des étés 2019 et 2020. Des associations trophiques ont été établies en identifiant les espèces de *Ceutorhynchus* et leurs parasitoïdes émergeant des Brassicacées récoltées. Les cinq espèces de *Ceutorhynchus* ont été identifiées comme hôtes des familles de parasitoïdes Pteromalidae et Eulophidae. À partir des espèces de *Ceutorhynchus* identifiées, deux groupes fonctionnels ont été distingués : les ennemis naturels des mauvaises herbes et les ravageurs agricoles. L'espèce exotique, *Erysimum cheiranthoides*, la vélar fausse giroflée a été identifiée comme une nouvelle plante hôte du ravageur du canola, *Ceutorhynchus obstructus* (Marsham), et l'arabette glabre, *Arabis glabra*, une Brassicacée indigène a été identifiée comme une nouvelle plante hôte du charançon indigène *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Les associations entre le charançon exotique *Ceutorhynchus typhae* (Herbst) et un parasitoïde du genre *Elachertodomyia* sont également signalées pour la première fois. Finalement, le parasitoïde exotique, *Trichomalus perfectus*, un important ennemi naturel de *C. obstructus* a été identifié émergeant des charançons *C. neglectus* et *C. typhae*.

Mots clés : ennemi naturel, plante-insecte interaction, charançon, réseau trophique, Pteromalidae.

Ceutorhynchus Germar (Coleoptera: Curculionidae) is the largest genus of Ceutorhynchinae. Most species are associated with Brassicaceae. The *Ceutorhynchus* assemblage in Quebec agroecosystems is composed of canola pests, natural enemies of Brassicaceae, and other species associated with non-crop and non-weed plants. This study aimed to establish trophic associations of *Ceutorhynchus* with their host plants and their parasitoids in the agricultural landscape of Quebec, in order to assess the actual beneficial or noxious ecological roles of the assemblage. Brassicaceae plants were collected in areas adjacent to canola fields or other crops in six administrative regions of Quebec during the summers of 2019 and 2020. Trophic associations were established by identifying *Ceutorhynchus* species and their parasitoids emerging from the collected Brassicaceae. Five *Ceutorhynchus* species were collected and identified as host of parasitoids in the families Pteromalidae and Eulophidae. Two functional groups were distinguished: natural enemies of weeds and agricultural pests. The exotic wormseed wallflower, *Erysimum cheiranthoides* was identified as a new host plant of the invasive canola pest *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), and the native tower rockcress, *Arabis glabra*, was identified as a new host plant of the native *Ceutorhynchus neglectus* Blatchley. Association between the exotic *Ceutorhynchus typhae* (Herbst) and a parasitoid of the genus *Elachertodomyia* is also reported for the first time. Finally, *Ceutorhynchus neglectus* and *C. typhae* hosted the exotic parasitoid *Trichomalus perfectus*, an important natural enemy of *C. obstrictus*.

Key words: Natural enemy, plant-insect interactions, weevil, trophic web and Pteromalidae.

3.2 Introduction

Ceutorhynchus Germar (Coleoptera: Curculionidae) are phytophagous weevils mostly associated with Brassicaceae (Korotyaev, 2008). They are the largest genus of Ceutorhynchinae representing about a quarter of all known species of this sub-family (Letsch et al., 2018). In the Holarctic region, 360 species of *Ceutorhynchus* have been reported (Colonnelli, 2004). The majority of *Ceutorhynchus* species lay eggs in pods (siliques), stems, or root crowns of their host plants, where the larvae will develop prior to pupation in the soil (Anderson, 2002; Mason et al., 2014).

There are few studies on the trophic relationships and ecology of the *Ceutorhynchus* assemblage in Eastern Canada. In a fundamental point of view, it is important to study and follow these abundant species, their host(s), and their natural enemies to understand how these communities are structured (Frank van Veen et al., 2006). Furthermore, such a rich group may constitute a sentinel assemblage for recording large factors such as global warming impact, or biological invasion (Miličić et al., 2021; Wagner et al., 2021).

From an applied perspective, in the agroecosystem of Quebec, the *Ceutorhynchus* assemblage included canola pests, natural enemies of Brassicaceae weeds, and other species associated with non-crop and non-weed plants (Desroches et al. 2022). Studying herbivore-plant interactions of this taxon can then provide useful insight into a biocontrol perspective (control of weeds by natural enemies) (Van Driesche et al., 2008). In order to assess the actual beneficial or noxious ecological roles of the assemblage, the study should include trophic interactions between *Ceutorhynchus* and higher trophic level composed mainly of parasitoids (Norris & Kogan, 2000; M. C. Vidal & Murphy, 2018; S. Vidal, 2003).

In Eastern Canada, the parasitoids community associated with *Ceutorhynchus* has only been studied by Mason et al. (2011, 2014). Two exotic parasitoids species, *Mesopolobus gemellus* and *Trichomalus perfectus*, are associated with native species of *Ceutorhynchus* in Ontario and tracking these exotic parasitoids in Eastern Canada to monitor their spread and impact on non-target *Ceutorhynchus* has been recommended (Mason et al., 2014).

The main objective of the present study was to establish trophic associations of *Ceutorhynchus* with their host plants and their parasitoids in the agricultural landscape of Eastern Canada. More specifically, our objectives were to: 1. Identify *Ceutorhynchus* host plant and level of infestation, 2. Characterize the composition of their parasitoid guilds and determine levels of parasitism of the different *Ceutorhynchus* species, and 3. Describe the trophic web, linking *Ceutorhynchus* species to their parasitoids and host plants.

3.3 Material and methods

3.3.1 Sampling

Brassicaceae plants were collected during summers 2019 and 2020 in six regions of Eastern Canada (Quebec): Montérégie (M), Centre-du-Québec (CQ) and Chaudière-Appalaches (CH), Bas-Saint-Laurent (BSL), Saguenay Lac-Saint-Jean (SLSJ) and the Capitale-Nationale (CN). Those regions were visited 2 to 5 times per year. Plants were collected from the middle of June to end of August in 2019. Sinceno parasitoids emerged from plants collected in June 2019, in 2020, plants were only collected from the beginning of July to the end of August. Brassicaceae plants were collected in borders near canola fields, either beside canola fields or other crop.

Brassicaceae plants were collected at 8 different sites per region. Each region had 4 sites bordering canola fields and 4 sites bordering other crops. For every site and at every visit, the first five plants observed of any Brassicaceae species observed were collected. Not all species of Brassicaceae were collected in every site and every region. In some sites (around 25%), no Brassicaceae plants were found.

3.3.2 Emergence boxes

Brassicaceae collected were put into cardboard emergence boxes of 35 x 27 x 16 cm. Plants of the same species collected at the same site and date were put together in emergence box. The number of plants per box were noted and the total number of siliques were counted before introduction into the emergence box. The boxes had an opening leading into a transparent plastic container in which the emerging parasitoids were collected and counted. The boxes were checked 2 to 3 times a week for 60 days to collect parasitoids. After 60 days, the boxes were opened. Weevil larvae were counted, the number of holes in siliques, stems and root crowns were counted. Parts of the plants with holes were dissected. If a head capsule was present (the remains of parasitized weevil larvae), it was retrieved and preserved in 70% alcohol (Fig 3.1). Presence of a head capsule also confirmed that the hole had been made by a parasitoid. Weevils and parasitoids were preserved in 70% alcohol. For each box, a quarter of the siliques were dissected, with a minimum of 25 and a maximum of 250 siliques. The presence of weevil larva, meconium, head capsule or dead parasitoids not emerged was also noted. Larvae, head capsule and non-emerged parasitoids were preserved in 70% alcohol for molecular identification.

Weevil density per plant was calculated by counting the total number of holes in siliques, stems and root crowns. Parasitoid density was calculated by counting the number of parasitoid holes. Percentage of parasitism was calculated using the total

number of parasitoid holes divided by the total number of holes (weevil and parasitoids holes) in each of siliques, stems and root crowns counted. For each parasitoid counted, remains of weevil larvae like the head capsule were found in the associated plant of the rearing box. Nonparametric Kruskal-Wallis and Wilcoxon's Rank Sum tests were used to test if weevil density, parasitoids density and percentage of parasitism significantly differ among Brassicaceae species and among weevil species.

3.3.3 Parasitoids and weevil identification

The Laboratoire d'expertise et de diagnostic en phytoprotection (LEDP) of the Ministry of Agriculture and Agrifood of Quebec identified the parasitoids and larvae collected. Parasitoids were identified using mostly morphological criteria and identification keys (Gibson *et al.*, 1997). Damaged specimens of parasitoids were subjected to DNA barcoding. DNA extraction was performed using the DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen, Hilden, Germany) following the manufacturer's protocol. Following DNA extraction, amplification of the COI gene was conducted with primers LCO1490 and HCO2198 in reactions containing: 25.00 µl Invitrogen Platinum Hot Start PCR 2× MasterMix, 19.00 µl H₂O, 0.5 µl 10 µM forward primer, 0.5 µl 10 µM reverse primer, and 5 µl template DNA. Thermal cycler conditions were: 95°C for 3 min, 45 cycles of 95°C for 45 s, 53°C for 45 s, and 72°C for 45 s, and a final extension of 72°C for 3 min. Amplification success was verified using QIAxcel Advanced System (Qiagen). Purification and Sanger Sequencing were completed at the SANGER Sequencing Platform of the CHU de Québec-Université Laval Research Center on a ABI 3730xl DNA Analyzer. The sequences were trimmed, aligned, and assembled using Geneious v2021.2.1. We were not able to identify all the specimens of parasitoids even with molecular analysis. Some of them were too damaged. Weevil larvae and head capsules were identified using molecular analysis with the same protocol as described above.

Given the large number of larvae and head capsules collected, not all larvae and head capsules samples were sent for molecular analysis.



Figure 3.1 Head capsule of parasitized *Ceutorhynchus* larvae collected in a silique of wormseed wallflower, *Erysimum cheiranthoides*

3.4 Results

A total of 712 plants from 12 Brassicaceae species were collected in 2019 and 2020 and were distributed in 266 emergence boxes. *Ceutorhynchus* were present in 105 boxes (39.5%), but larvae only emerged in 78 boxes (29%) and parasitism was observed in 34 boxes (13%). We were able to identify the *Ceutorhynchus* species in 53 of the 105 boxes that contained weevil larvae. Five species of *Ceutorhynchus* were identified: *C. omissus*, *C. neglectus*, *C. typhae*, *C. erysimi* and *C. obstrictus*. All weevil species were collected from boxes in both years except for *C. erysimi* which was identified only in 2019. Only one *Ceutorhynchus* species was present per box, except for one box in which two species were present, *C. omissus* and *C. neglectus*. We obtained only one identification match for head capsules.

3.4.1 *Ceutorhynchus* and their host plant

Not all species of Brassicaceae were infested by *Ceutorhynchus*. No *Ceutorhynchus* were found in plant of stinkweed, *Thlaspi arvense* L., yellow rocket, *Barbarea vulgaris*, common pepper grass, *Lepidium densiflorum*, and tall wormseed wallflower, *Erysimum hieraciifolium*. The proportion of Brassicaceae species associated with identified *Ceutorhynchus* varied according to weevil species (Fig. 3.2). All identified *Ceutorhynchus* larvae were directly retrieved from emergence boxes containing only one species of Brassicaceae. With the exception of head capsule samples, all weevil larvae sent for identification came from plants where exit holes of weevil larvae were observed. Most identified specimens of *C. neglectus*, about 65%, were retrieved from marsh yellow cress, *Rorippa palustris*. This weevil was also retrieved from shepherd's purse, *Capsella bursa-pastoris*, wormseed wallflower and tower rockcress, *Arabis glabra*. Exit holes of weevil larvae were observed from the three Brassicaceae species mentioned above from which *C. neglectus* larvae were identified. The only head capsule of *C. neglectus* identified was retrieved from wild mustard, *Sinapis arvensis*, but no exit hole of weevil larvae were observed from this plant. All identified specimens of *C. omissus* were collected from wormseed wallflower, *Erysimum cheiranthoides*. Most identified specimens of *C. typhae*, about 90%, were retrieved from shepherd's purse, and one was retrieved from wormseed wallflower. Only one specimen of *C. erysimi* was identified and was retrieved from shepherd's purse. Identified specimens of the canola pest, *C. obstrictus*, were retrieved from three different species of Brassicaceae: bird rape, *Brassica rapa* (syn. *Brassica campestris*), wild radish, *Raphanus raphanistrum*, and wormseed wallflower.

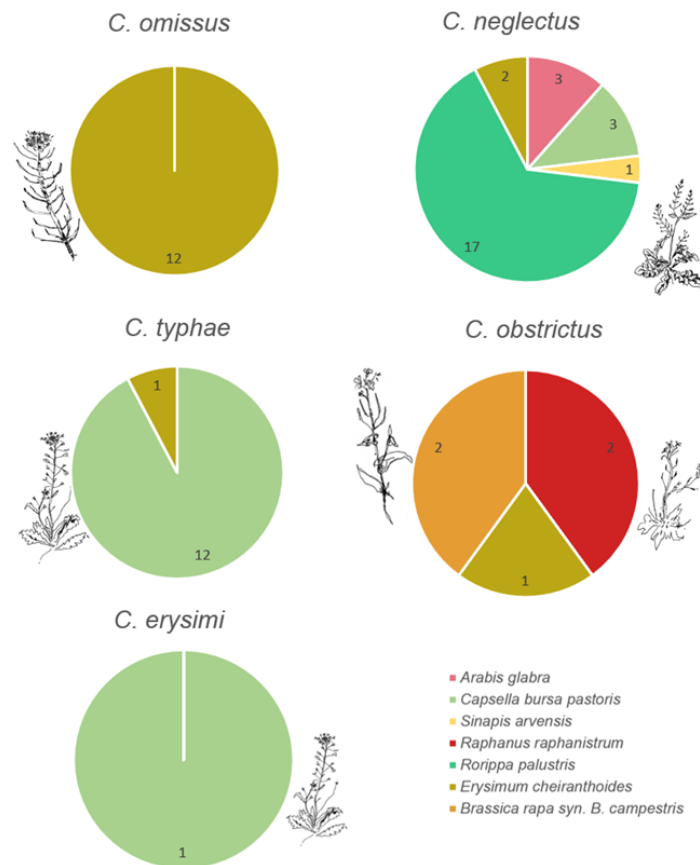


Figure 3.2 Occurrence of *Ceuthorynchus* larvae per Brassicaceae species sampled in 2019 and 2020

3.4.2 Weevil and parasitoids densities in relation to host plant

Mean rank of weevil density significantly differs between host plants ($X^2 = 15.43$, $p < 0.05$ (Fig. 3.3A)). Mean rank of weevil density only significantly differs between plants of marsh yellow cress and wormseed wallflower. The highest mean weevil density is associated to marsh yellow cress, followed by weevil mean density associated with tower rockcress, *A. glabra*. Mean rank of parasitoid density does not vary significantly between Brassicaceae species ($X^2 = 9.88$, $p = 0.2$ (Fig. 3.3A)). Mean rank of parasitism does not vary significantly between Brassicaceae species, ($X^2 = 14.05$, $p = 0.051$ (Fig. 3.3B)). Wild mustard, Shepherd's purse and wormseed wallflower have the highest

average percentage of parasitism (between 26 and 33%) and marsh yellow cress has the lowest (around 4%). Means calculated in Fig 3.3 are based on small samples sizes and should be interpreted and considered with caution.

3.4.3 Parasitoids collected

A total of 146 parasitoids were collected from the boxes and 112 of them (75%) were identified at least to the family level (Fig. 3.4 and Table 3.1). Parasitoids identified belong to two family of Hymenoptera: Pteromalidae and Eulophidae. *Necremnus duplicatus* was the only species identified belonging to the Eulophidae family. All specimens of *N. duplicatus* emerged from the same box. *Chlorocytus*, *Pteromalus*, *Trichomalus* and *Elachertodomyia* are genus belonging to the Pteromalidae family. *Pteromalus* was the most abundant genera representing 50% of all identified parasitoids. The 55 specimens were collected from 24 different samples ranging from 1 to 11 individuals per sample. *Chlorocytus* is the second most abundant genera representing about 27% of all identified parasitoids, but individuals were only collected from 4 different samples. Number of specimens per sample ranged from 1 to 15.

Only two specimens of *Trichomalus perfectus* were collected (one in 2019 and one in 2020). *Trichomalus perfectus* is an important natural enemy of the canola pest *C. obstrictus*. This parasitoid represents 2% of parasitism cases of all identified parasitoids. All specimens of *Trichomalus* combined represent around 3.5% of parasitism cases if excluding non-identified parasitoids.

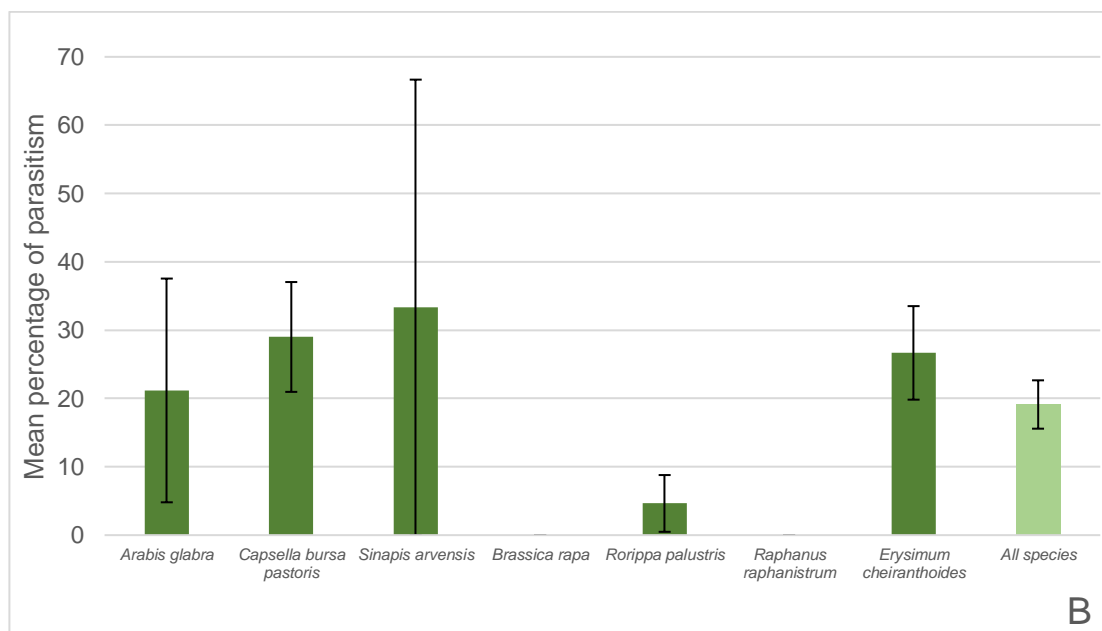
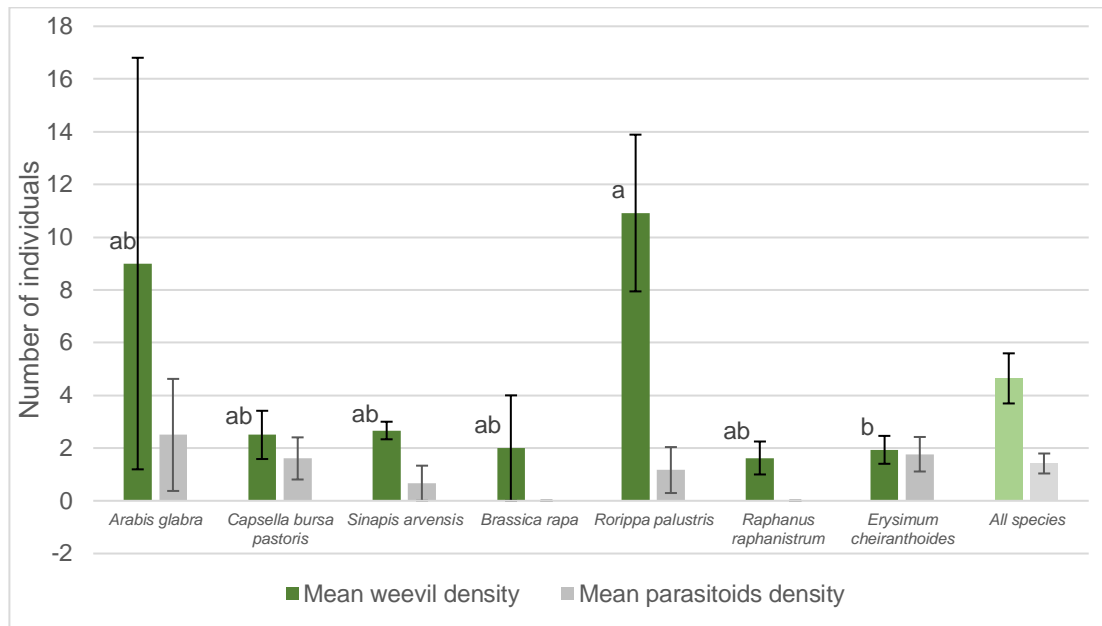


Figure 3.3 (A) Mean weevil density and mean parasitoids density per box in 2019 and 2020 of Brassicaceae species with standard error. Mean rank of weevil density of *a* differs from mean rank of weevil density of *b*. Mean rank of weevil density of *ab* does not differ from mean rank of weevil density of *a* and *b* ($P < 0.05$). (B) Mean percentage of parasitism per box in 2019 and 2020 of Brassicaceae species with standard error.

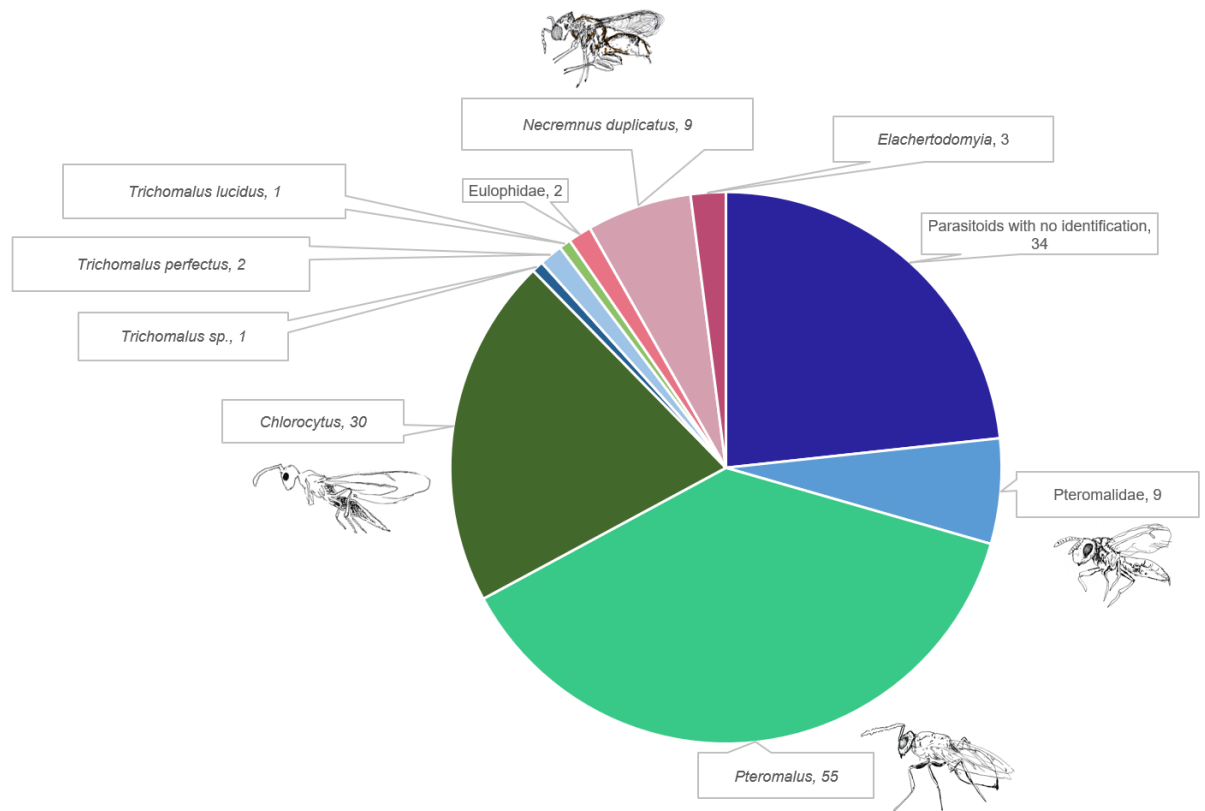


Figure 3.4 Composition of the parasitoid assemblage that emerged from Brassicaceae plants collected in 2019 and 2020 in six regions of Quebec (Bas-Saint-Laurent, Capitale-Nationale, Centre-du-Québec, Chaudière-Appalache, Montérégie and Saguenay Lac-Saint-Jean).

3.4.4 Parasitism of *Ceutorhynchus*

Mean weevil density varies significantly between species ($X^2 = 19.88$, $p < 0.005$ (Fig. 3.5A)). Mean weevil density of *C. erysimi* was not included in the Kruskal-Wallis test since only one sample was identified with this species. Native *C. neglectus* has the highest mean weevil density per sample. Mean *C. neglectus* density is significantly different from the weevil density of samples with no identification of weevil. The canola pest, *C. obstrictus* has the smallest mean weevil density per sample. Not all

Ceutorhynchus species identified were parasitized. Mean parasitoid density did not significantly vary between weevil species, ($X^2 = 8.24$, $p = 0.14$ (Fig. 3.5A)). No parasitism was observed in samples containing identified specimens of *C. erysimi* and *C. obstrictus*. Mean parasitism does not vary significantly between weevil species, ($X^2 = 7.32$, $p = 0.2$ (Fig. 3.5B)). Total mean percentage parasitism of all samples (with and without identification) is higher than mean parasitism of *C. neglectus*, but lower than mean parasitism of *C. omissus* and *C. typhae*. Means calculated in Fig 3.4 are based on small samples sizes and should be interpreted and considered with caution.

3.4.5 *Ceutorhynchus* trophic associations

For most identified parasitoids, we were able to identify their putative host (Fig. 3.6 and Table 3.1). The native weevil *C. neglectus* was identified as the putative host of all Pteromalidae genera, except the genus *Elachertodomyia*. It is also the only *Ceutorhynchus* species that was associated with *Necremnus duplicatus* from the Eulophidae family. All specimens of *N. duplicatus* emerged from one box containing marsh yellow cress. Four *Pteromalus* species were recovered from *C. neglectus*. Those *Pteromalus* specimens emerged from marsh yellow cress, tower rockcress, wormseed wallflower and wild mustard and were present in 23% of all samples where *C. neglectus* was present. One *Chlorocytus* was recovered from *C. neglectus* that emerged from marsh yellow cress. The other 12 specimens of *Chlorocytus* were recovered from *C. neglectus* that emerged from one sample of tower rockcress. One specimen of *T. perfectus* and one specimen of *Trichomalus lucidus* were recovered from *C. neglectus* that emerged from wild mustard and marsh yellow cress respectively. A total of 13 parasitoids from *C. neglectus* reared from three different samples were not identified.

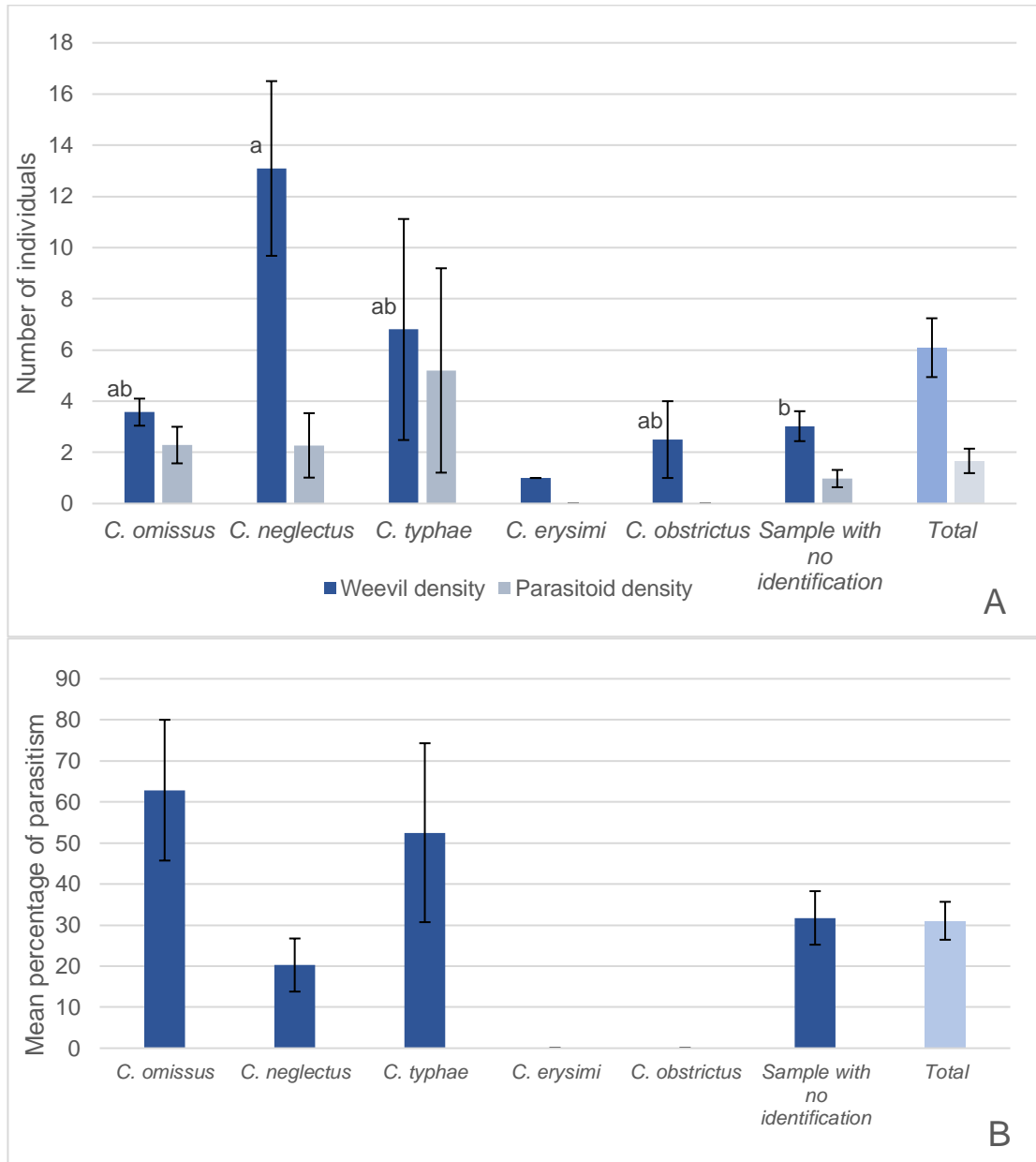


Figure 3.5 (A) Mean weevil and parasitoid density per rearing box in 2019 and 2020 for every *Ceutorhynchus* species identified and mean of all samples (*Total*), with standard error. Mean rank of weevil density of *a* is different from mean rank of weevil density of *b*. Mean rank of weevil density of *ab* does not differ from mean rank of weevil density of *a* and *b* ($P < 0.05$). (B) Mean percentage of parasitism per rearing box for every *Ceutorhynchus* species identified in 2019 and 2020, mean of all samples (*Total*) and standard error.

Tableau 3.1 Parasitoids reared from Ceutorhynchus hosts collected from Brassicaceae plant hosts in 2019 and 2020

	<i>C. neglectus</i>			<i>C. omissus</i>	<i>C. typhae</i>	Unidentified <i>Ceutorhynchus</i>			
	<i>Rorippa Palustris</i> Marsh yellow cress	<i>Sinapis Arvensis</i> Wild mustard	<i>Erysimum Cheiranthoides</i> Wormseed mustard	<i>Arabis glabra</i> Tower rockcress	<i>Erysimum Cheiranthoides</i> Wormseed mustard	<i>Capsella bursa-pastoris</i> shepherd's purse	<i>Rorippa Palustris</i> Marsh yellow cress	<i>Capsella bursa-pastoris</i> shepherd's purse	<i>Erysimum cheiranthoides</i> Wormseed mustard
Pteromalidae									
<i>Chlorocythus</i> species	1			12		15			2
<i>Pteromalus</i> species	1	1	1	1	11	7	1	4	22
<i>Trichomalus lucidus</i> (Walker)	1								
<i>Trichomalus perfectus</i> (Walker)		1				1			
<i>Trichomalus</i> species								1	
Unidentified <i>Pteromalidae</i> species					2				7
<i>Elachertodomyia</i> species						3			
Eulophidae									
<i>Necremnus duplicatus</i> Gahan	9								
Unidentified <i>Eulophidae</i> species								2	

Native *C. omissus* yielded 12 specimens of Pteromalidae of which 10 belong to the genus *Pteromalus*. Four parasitoids recovered from this weevil were not identified. They were collected from 3 different samples. All parasitoids recovered from *C. omissus* that emerged from the exotic weed wormseed wallflower. *Pteromalus* were yield in 58% of samples where *C. omissus* was identified.

Parasitoids from the Pteromalidae and Eulophidae were reared from weevil species associated with weeds. The exotic weevil *C. erysimi* did not yielded any parasitoids,

but only one specimen of this weevil species was identified. The exotic weevil *C. typhae* yielded a total of 26 specimens of Pteromalidae. They were all collected from the exotic weed shepherd's purse and a total of 7 *Pteromalus* were reared from 3 different samples representing 23% of all samples with *C. typhae*. Fifteen specimens of *Chlorocyclus* that were reared from *C. typhae* were collected from the same sample. Three *Elachertodomyia* from one sample and one *T. perfectus* from another sample were also reared from *C. typhae*. Two parasitoids associated with *C. typhae* could not be identified.

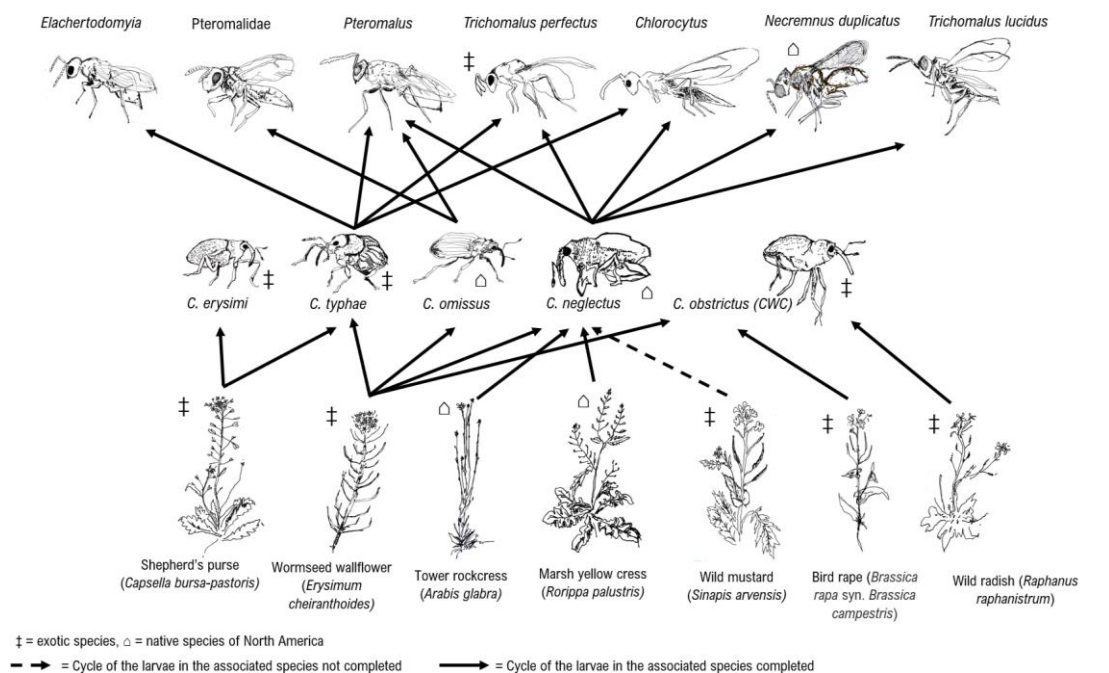


Figure 3.6 Host plant associations of *Ceutorhynchus* and their parasitoids. ‡ = exotic species, △ = native species of North America

The canola pest, *C. obstrictus* did not yield any parasitoids and no parasitism was observed in sample in which this species was identified. The unidentified *Trichomalus* species was collected from shepherd's purse, but no weevil species was identified from

this sample. Four specimens of *Pteromalus* and two specimens of Eulophidae were also collected from the same sample.

3.5 Discussion

Ceutorhynchus species identified in Brassicaceae plants are all species that are known to be present in Quebec agroecosystems (Desroches et al. 2022). Except for *C. erysimi* larvae which feed in the root crown, all larvae of weevil species identified feed in siliques. Larvae of the native *Ceutorhynchus americanus* and exotic *Ceutorhynchus pallidactylus* are present in some regions of Quebec and are known to feed in stems of marsh yellow cress, wild mustard and/or wild radish, (Mason et al. 2014, Desroches et al. 2022), but they were not identified in this study. Both species have lower relative abundance and are considered rarer species in the agroecosystem of Quebec than the *Ceutorhynchus* species identified in this study (Desroches et al. 2022). This study confirms previous associations between *Ceutorhynchus*, their host plant, and their parasitoids but also reports new ones. Assemblages of parasitoids observed in this study differed between year 2019 and 2020. Only specimens of *Pteromalus* and *T. perfectus* were collected in both years. The overall assemblage observed is dominated by specimens of *Pteromalus* and *Chlorocytus*. Mean percentage of parasitism varied between 20% and 63% according to weevil species and total mean percentage of parasitism was 31%.

From the assemblage of *Ceutorhynchus* species identified, two functional groups can be distinguished: natural enemies of weeds and agricultural pests. The first group is composed of the native *C. omissus* and *C. neglectus*, and the exotic *C. typhae* and *C. erysimi* which are part of the guild of natural enemies of Brassicaceae weeds found in agroecosystems of Quebec. Although their relative abundance varies among regions, they are common species found in agroecosystems (Desroches et al. 2022).

The native weevil *C. neglectus* was collected from five different host plants and can thus be considered as a narrow generalist (Van Driesche et al., 2008). A new association was observed between *C. neglectus* and the native tower rockcress, *A. glabra*. Exit holes were observed in siliques of tower rockcress, meaning *C. neglectus* larvae were able to complete their development in this host plant. Tower rockcress is not considered as a weed in Quebec agroecosystem (Marie-Victorin et al., 2001). This weevil was also associated with exotic weeds shepherd's purse and wormseed wallflower from which exit holes were also observed. This weevil was also associated with wild mustard, *S. arvensis*, but since the larvae was parasitized and no exit hole of weevil larvae was observe, we cannot assume *C. neglectus* was able to complete its larval development in this plant species. *Ceutorhynchus neglectus* was the only weevil species identified that has both native and exotic host plants. Highest densities of this weevil were observed in marsh yellow cress and tower rockcress, its native host plants.

Ceutorhynchus neglectus was associated to the greatest number of parasitoids taxon (5) from the Pteromalidae and the Eulophidae family. Most parasitoids specimens associated with *C. neglectus* were *Chlorocytus*, but *Pteromalus* were found in the greatest number of samples. This weevil was associated with the Holarctic *T. lucidus*, the exotic *T. perfectus*, and the native species *N. duplicatus*.

The native *C. omissus* was associated with one host plant, the exotic weed wormseed wallflower, *E. cheiranthoides*. Previous studies and our results showed that *C. omissus* is a specialist on this host plant in Quebec agroecosystem (Mason et al. 2014, Desroches, unpublished data). This weevil hosted only parasitoids from the Pteromalidae family. This weevil also had the greatest proportion of parasitism cases associated with *Pteromalus*.

The exotic *C. erysimi* was retrieved from the root crown of Shepherd's purse, *C. bursa pastoris*, its known host plant (Mason et al. 2014). Only one specimen was identified, and no parasitism was observed in the associated sample.

The exotic weevil *C. typhae* was associated with two host plants: exotic weed wormseed wallflower, and Shepherd's purse. Association between wormseed wallflower and *C. typhae* is reported for the first. Since only one identified specimen of *C. typhae* was collected from this host plant, this insect-host plant association may be incidental. The host plant associations of *C. erysimi* and *C. typhae* were restricted to one or two host with a more significant association for one of them, making those weevil species more specialist than generalist. Being specialist and already relatively abundant in the agroecosystem of Quebec (Bouchard et al., 2005; Mason et al., 2014), these two species are interesting candidates for the biological control of exotic weed Shepherd's purse. It would be however important to consider the impact of parasitoids on those species if their potential as biocontrol agents is further investigated. Mean percentage of parasitism of *C. typhae* was around 50% which could negatively influence the control this species can provide on weeds (Van Driesche & Hoddle, 2016).

Ceutorhynchus typhae hosted parasitoids from the Pteromalidae and Eulophidae families. Association between *C. typhae* and *Elachertodomyia* the Pteromalidae, was observed for the first time in Eastern Canada, and, to our knowledge, it has not been reported elsewhere in the literature. Although the greatest number of parasitoids associated with this weevil were *Chlorocytus*, *Pteromalus* were found in more samples.

The second functional group is only composed of the cabbage seedpod weevil, *C. obstrictus*, an important pest in canola (Brodeur et al., 2001; Mason et al., 2003). Larvae of *C. obstrictus* completed their development in two exotic weeds: bird rape, *B. rapa* (also known as turnip rape), and wormseed wallflower. Larvae of *C. obstrictus* were also retrieved from silique of wild radish, *R. raphanistrum*, but not exit hole was

observed from these plants. Association between *C. obstrictus* and wild radish has been reported in Quebec by Mason et al. (2003). Association between bird rape and *C. obstrictus* has been observed (Kovács et al., 2013) but was never reported in Quebec before. Although bird rape is the same species as polish type canola (*B. rapa*), it has not been improved to be cultivated and is considered as a weed in Quebec (Simard et al., 2021). Polish type canola is not cultivated in Quebec. Bird rape was an effective trap crop in Alberta (Cárcamo et al. 2007), but did not prove to be effective to manage the cabbage seedpod weevil and other *Ceutorhynchus* pest that are found in rapeseed in other studies (Barari et al., 2005; Buechi, 1990). Wormseed wallflower has never been reported before as a host plant of *C. obstrictus*. Since only one specimen was reared from wormseed wallflower, the association between *C. obstrictus* and this Brassicaceae may be incidental. This weevil is known to feed on volunteer canola and other wild Brassicaceae in spring, but as our results and other studies show, it can also complete its development in other wild Brassicaceae species (Doddall & Moisey, 2004; Cárcamo et al., 2007; Mason et al., 2003). The presence of host plants other than canola suggest that crop rotation may not be sufficient to manage populations of *C. obstrictus* and weed management should be considered (Kumar et al., 2021). However, wild Brassicaceae may be an important resource for insect pollinators and further assessment of the abundance of *C. obstrictus* and its impact should be made before implementing control of these wild Brassicaceae.

No parasitoids were collected from samples with *C. obstrictus*. In western Canada, *C. obstrictus* was parasitized by *Trichomalus lucidus*, *Chlorocytus* sp and *Pteromalus* sp. in canola fields which are species and genus also present in Quebec (Doddall et al., 2009). Although no parasitism on *C. obstrictus* was observed in areas bordering canola and other crops, it is possible that this weevil is parasitized by some of these parasitoids in canola fields. Two specimens of *T. perfectus*, an important natural enemy of *C. obstrictus* (Veromann 2010, Haye et al. 2018), were identified, but were reared from other *Ceutorhynchus* species. This parasitoid was abundant in many canola fields of

Quebec in 2019 and 2020 adjacent to sampling sites where wild Brassicaceae were collected. (D'Ottavio, personal communications). Since *T. perfectus* is not abundant in areas adjacent or near canola field, those areas where alternative host plants are present may serve as a refuge for *C. obstrictus* (Mulatu et al., 2004). The cabbage seedpod weevil is thus free from its natural enemies in those areas while other *Ceutorhynchus* species are sometimes highly parasitized (Jeffries & Lawton, 1984). This situation could bring a selective advantage to *C. obstrictus*. Since *T. perfectus* has been reported in 2009 emerging from canola siliques of Ontario and Quebec, concerns about its impact on non-target weevil species have been raised (Haye et al., 2013, 2015; Labrie, 2011; Mason et al., 2011). Our results show that *T. perfectus* is quite rare in the parasitoids assemblage associated with *Ceutorhynchus*, but it can attack native weevil like *C. neglectus* and other natural enemies of weeds like *C. typhae*. The exotic parasitoid *Mesopolobus gemellus* was a dominant species in the parasitoid assemblage observed by Mason et al. (2014) from 2006 to 2011 in Quebec and Ontario, but no specimens of this species were identified in this study.

Previous studies have found a greater diversity of parasitoids associated with *Ceutorhynchus*, but those studies used different methods and areas sampled, and time frame of the sampling differed (Mason et al., 2011, 2014). It is therefore difficult to compare previous studies with ours. To have a complete, optimal and objective portrait, the study should be extended over a greater number of years and the sampling effort should be intensified.

The characterization of trophic associations of *Ceutorhynchus*, their host plants and their parasitoids allowed us to identify new associations and confirmed some that had been already observed. Determination of parasitoids assemblages enabled us to observe the spread and abundance of exotic parasitoids. This characterization provided useful insight and tools in identifying new potential biological control agents against Brassicaceae weeds and managing the canola pest *C. obstrictus* in relation to its

association with wild Brassicaceae. The issue of pest weevils in Brassicaceae crops (camelina, mustard and canola) cannot be resolved without an extensive understanding of the distribution of wild Brassicaceae, and the abundance and distribution of associated *Ceutorhynchus* weevils and their parasitoids.

3.6 Acknowledgements

This work was supported by the Canola Council of Canada (ASC-02) under the request of Sustainable, Reliable Supply of a Changing World. This study is part of pan-Canadian project on biological control of the cabbage seedpod weevil directed by Hector Caracamo. The authors would like to thank Marie D'Ottavio, Jérémie Pelletier, Maxime Dubé and all the other students, and professionals of the Laboratoire de lutte biologique de l'UQAM for their support on the project, Fanny Desroches for *Ceutorhynchus*, Brassicaceae and parasitoids drawings included in the publication, and all the farmers who allowed us to have access to the fields for sample collection.

3.7 References cited

- Anderson, R. S. (2002). Curculionidae. In *American Beetles Volume 2* (pp. 722–815). CRC Press.
- Barari, H., Cook, S. M., Clark, S. J., & Williams, I. H. (2005). Effect of a turnip rape (*Brassica rapa*) trap crop on stem-mining pests and their parasitoids in winter oilseed rape (*Brassica napus*). *BioControl*, 50(1), 69–86. <https://doi.org/10.1007/s10526-004-0895-0>
- Bouchard, P., Lesage, L., Goulet, H., Bostanian, N. J., Vincent, C., Zmudzinska, A., & Lasnier, J. (2005). Weevil (Coleoptera: Curculionoidea) Diversity and Abundance in Two Quebec Vineyards. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(4), 565–574. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0565:WCCDAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0565:WCCDAA]2.0.CO;2)

- Brodeur, J., Leclerc, L.-A., Fournier, M., & Roy, M. (2001). Cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae): new pest of canola in northeastern North America. *The Canadian Entomologist*, 133(5), 709–711.
<https://doi.org/10.4039/Ent133709-5>
- Buechi, R. (1990). Investigations on the use of turnip rape as trap plant to control oilseed rape pests. *Bulletin of the International Union of Biological Sciences, West Palearctic Regional Section*, 13, 32–29.
- Cárcamo, H. A., Dunn, R., Dosdall, L. M., & Olfert, O. (2007). Managing cabbage seedpod weevil in canola using a trap crop—A commercial field scale study in western Canada. *Crop Protection*, 26(8), 1325–1334.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.11.007>
- Colonnelli, E. (2004). *Catalogue of Ceutorhynchinae of the world, with a key to genera (Coleoptera: Curculionidae)*. Argania Ed.
- Desroches, C., Bouchard, P., Labrie, G., & Lucas, E. (2022). Assemblage of Ceutorhynchinae Weevils Associated With Brassicaceae in Quebec (Canada) Agroecosystems. *Environmental Entomology*, nvac097.
<https://doi.org/10.1093/ee/nvac097>
- Dosdall, L. M., & Moisey, D. W. A. (2004). Developmental Biology of the Cabbage Seedpod Weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), in Spring Canola, *Brassica napus*, in Western Canada. *Annals of the Entomological Society of America*, 97(3), 458–465.
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2004\)097\[0458:DBOTCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[0458:DBOTCS]2.0.CO;2)
- Dosdall, L. M., Gibson, G. A. P., Olfert, O. O., & Mason, P. G. (2009). Responses of Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitoids to invasion of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in western Canada. *Biological Invasions*, 11(1), 109–125. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9323-1>
- Driesche, R., & Hoddle, M. (2016). Non-target effects of insect biocontrol agents and trends in host specificity since 1985. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 11(044).
<https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201611044>
- Frank van Veen, F. J., Morris, R. J., & Godfray, H. C. J. (2006). Apparent Competition, Quantitative food webs, and the Structure of phytophagous

insect communities. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 187–208.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151120>

Haye, T., Mason, P. G., Dosdall, L. M., & Kuhlmann, U. (2013). *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), Cabbage Seedpod Weevil (Coleoptera: Curculionidae). In P. G. Mason & D. R. Gillespie (Eds.), *Biological Control Programmes in Canada 2001-2010* (1st ed., pp. 119–128). CABI.

Haye, T., Mason, P. G., Gillespie, D. R., Miall, J. H., Gibson, G. A. P., Diaconu, A., Brauner, A. M., & Kuhlmann, U. (2015). Determining the host specificity of the biological control agent *Trichomalus perfectus* (Hymenoptera: Pteromalidae): the importance of ecological host range. *Biocontrol Science and Technology*, 25(1), 21–47.
<https://doi.org/10.1080/09583157.2014.945900>

Jeffries, M. J., & Lawton, J. H. (1984). Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23(4), 269–286. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00145.x>

Korotyaev, B. A. (2008). Geographical distribution of the weevil subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae). *Entomological Review*, 88(8), 928–947. <https://doi.org/10.1134/S0013873808080071>

Kovács, G., Kaasik, R., Metspalu, L., Williams, I. H., Luik, A., & Veromann, E. (2013). Could *Brassica rapa*, *Brassica juncea* and *Sinapis alba* facilitate the control of the cabbage seed weevil in oilseed rape crops? *Biological Control*, 65(1), 124–129. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.01.011>

Kumar, S., Bhowmick, M. K., & Ray, P. (2021). Weeds as alternate and alternative hosts of crop pests. *INDIAN JOURNAL OF WEED SCIENCE*, 53(1), 14–29. <https://doi.org/10.5958/0974-8164.2021.00002.2>

Labrie, G. (2011). *Quelle biodiversité dans la canola!*

Letsch, H., Gottsberger, B., Metzl, C., Astrin, J., Friedman, A. L. L., McKenna, D. D., & Fiedler, K. (2018). Climate and host-plant associations shaped the evolution of ceutorhynch weevils throughout the Cenozoic. *Evolution*, 72(9), 1815–1828. <https://doi.org/10.1111/evo.13520>

- Marie-Victorin, Brouillet, L., Rouleau, E., Goulet, I., & Hay, S. (2001). *Flore laurentienne*. Presses de l'Université de Montréal.
- Mason, P. G., Baute, T., Olfert, O., & Roy, M. (2003). Cabbage Seepod Weevil, *Ceuthorrhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Quebec. *Journal of the Entomological Society of Ontario*, 134, 107–113.
- Mason, P. G., Miall, J. H., Bouchard, P., Brauner, A., Gillespie, D. R., & Gibson, G. A. P. (2014). The parasitoid communities associated with *Ceutorhynchus* species (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 146(2), 224–235. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.65>
- Mason, P. G., Miall, J. H., Bouchard, P., Gillespie, D. R., Broadbent, A. B., & Gibson, G. A. P. (2011). The parasitoid communities associated with an invasive canola pest, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), in Ontario and Quebec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 143(5), 524–537. <https://doi.org/10.4039/n11-041>
- Miličić, M., Popov, S., Branco, V. V., & Cardoso, P. (2021). Insect threats and conservation through the lens of global experts. *Conservation Letters*, 14(4). <https://doi.org/10.1111/conl.12814>
- Mulatu, B., Applebaum, S. W., & Coll, M. (2004). A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space. *Oikos*, 107(2), 231–238. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13157.x>
- Muller, F. J., Dodsall, L. M., Mason, P. G., & Kuhlmann, U. (2011). Larval phenologies and parasitoids of two seed-feeding weevils associated with hoary cress and shepherd's purse (Brassicaceae) in Europe. *The Canadian Entomologist*, 143(4), 399–410. <https://doi.org/10.4039/n11-020>
- Norris, R. F., & Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, 48(1), 94–158. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2000\)048\[0094:IBWAPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2000)048[0094:IBWAPA]2.0.CO;2)
- Simard, M.-J., Laforest, M., Martin, S., Cuerrier, M.-E., Miville, D., Marcoux, J., & Flores-Meja, S. (2021). Malherbologie, Bulletin d'information No 5: Distribution de la moutarde des oiseaux résistante au glyphosate au Québec. *Agri Réseau*. <https://www.agrireseau.net/documents/106928/malherbologie->

bulletin-d_information-no-5-distribution-de-la-moutarde-des-oiseaux-
resistante-au-glyphosate-au-quebec?a=1&r=moutarde+des+oiseaux

- Van Driesche, R., Hoddle, M., & Center, T. D. (2008). *Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to biological control* (1st ed). Blackwell Pub.
- Vidal, M. C., & Murphy, S. M. (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology Letters*, *21*(1), 138–150.
<https://doi.org/10.1111/ele.12874>
- Vidal, S. (2003). Identification of Hymenopterous Parasitoids Associated with Oilseed Rape Pests. In D. V. Alford (Ed.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (pp. 161–180). Blackwell Science Ltd.
<https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch11>
- Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2023989118.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude avait pour objectif de caractériser l'assemblage des Ceutorhynchinae associés aux Brassicacées dans l'agroécosystème du Québec et leurs ennemis naturels. Au Chapitre II, l'assemblage a entre autres été caractérisé en établissant la composition spécifique des espèces présentes dans l'agroécosystème pour six régions administratives du Québec où la culture du canola est présente. Les abondances relatives des espèces pour trois des régions visitées ont également été comparées. L'assemblage global identifié dans ce chapitre est dominé par les espèces du genre *Ceutorhynchus*, genre qui est connu pour être associé aux Brassicacées. La détermination de cet assemblage a en outre procuré des données sur la diversité et la spatio-temporalité de celui-ci. L'analyse de l'assemblage global de ces trois régions à l'aide des tests d'arbres multivariés et d'analyse canonique de redondance ont permis d'identifier les variables structurant ces assemblages et d'identifier des associations biologiques entre certains Ceutorhynchinae et Brassicacées.

Les assemblages observés dans les trois régions échantillonnées (Montérégie, Chaudières-Appalaches et Centre du Québec) sont dominés par le charançon de la silique du canola (CSC), *C. obstrictus*, ou par le charançon indigène *C. neglectus*. Les trois principales variables contribuant à structurer l'assemblage global sont la présence de différentes espèces de Brassicacées, la région et la présence de canola dans les

champs adjacents à la zone échantillonnée. Au niveau des Brassicacées, la présence de la rorippe des marais, *R. palustris*, représente le facteur principal expliquant la variation de l'assemblage global. Cette espèce est l'une des plantes hôtes de *C. neglectus*, le charançon le plus abondant de l'assemblage global. Ensuite, pour le second facteur, la variation régionale, les régions du Centre du Québec et de Chaudière-Appalaches sont dominées par le CSC et d'autres espèces de charançons exotiques. Dans ces deux régions, la présence du canola adjacent à la zone échantillonnée est également associée à une abondance plus élevée du CSC. La région de la Montérégie est quant à elle dominée par *C. neglectus* et la variation de l'assemblage est principalement expliquée par la présence de certaines espèces de Brassicacées.

Il y a peu de littérature portant sur les variables qui influencent la structure et la variation des assemblages de Ceutorhynchinae en paysage agricole. Les variables identifiées dans cette étude n'expliquent qu'une partie de la variation de l'assemblage, mais elles offrent plusieurs pistes intéressantes pour mieux comprendre la variation et la structure de cet assemblage. Par exemple, l'abondance et la distribution des Brassicacées pourraient s'avérer être un facteur influençant la structure de l'assemblage des Ceutorhynchinae, puisque leur présence seule explique déjà une partie de la variation de l'abondance des charançons. La présence du canola adjacent à la zone échantillonnée explique en partie la variation de l'abondance du CSC dans deux des trois régions échantillonnées. L'importante variation de l'abondance du CSC entre les régions n'a pu être expliquée par les analyses effectuées, mais certaines variables telles que la superficie de canola cultivée, l'historique et la région de culture ainsi que l'effet du paysage, pourraient influencer son abondance et modifier la structure des assemblages de charançons (Lucas & Maisonhaute, 2014; Rossetti et al., 2019).

Les plantes hôtes de certaines espèces de *Ceutorhynchus* ont été identifiées au Chapitre III en identifiant les larves de charançons émergeant des différentes Brassicacées récoltées. La guildes de parasitoïdes émergeant de ces plants a également été

caractérisée dans ce chapitre. De plus, le dénombrement des trous d'émergences des larves de charançons et des parasitoïdes a permis de calculer les taux d'infestation moyens et le taux de parasitisme par espèce de Brassicacées et par espèce de charançons. Les associations biologiques et relations trophiques ont été établies avec l'analyse de l'assemblage globale (Chapitre II) et avec l'identification de l'ensemble des plants récoltés, des larves de *Ceutorhynchus*, et des parasitoïdes qui en ont émergé (Chapitre III) (Fig. 4.1).

L'intérêt de caractériser un tel assemblage et son réseau trophique se manifeste à plusieurs niveaux, soit appliqué, théorique et fondamental. En ce qui a trait au niveau appliqué, la caractérisation des liens trophiques peut servir directement au développement d'applications concrètes en matière de gestion des ravageurs et de lutte biologique (Willis & Memmott, 2005). Les connaissances acquises sur les associations du ravageur (CSC) offrent de nouveaux éclairages notamment sur son utilisation des ressources printanières (p. ex. la Barbarée vulgaire) et sur ses plantes hôtes alternatives au canola (dont la moutarde des oiseaux résistante au glyphosate). En outre, aucun parasitisme n'a été observé pour le CSC lorsqu'il se développe sur ces plantes hôtes alternatives. Notre hypothèse est que la présence de ces plantes offrirait un refuge où ce ravageur serait ainsi à l'abri de ses parasitoïdes. Les différentes associations du CSC avec ces espèces de mauvaises herbes (barbarée vulgaire, moutarde des oiseaux, radis sauvage et vélar fausse giroflée) montrent que la gestion et le contrôle de ces Brassicacées devraient faire partie des stratégies pour lutter contre le CSC au Québec.

En ce qui concerne les possibilités relatives à la lutte biologique, le réseau trophique a révélé plusieurs associations entre les charançons indigènes ou exotiques et les mauvaises herbes Brassicacées, ce qui a permis de déterminer une guildes d'ennemis naturels des mauvaises herbes Brassicacées dans l'agroécosystème Québécois. Cette guildes se compose d'espèces exotiques assez spécifiques (*C. typhae* et *C. erysimi*) ainsi que d'espèces indigènes spécifiques (*C. omissus*) et généralistes (*C. americanus* et *C.*

neglectus). Cette guildes, maintenant établie, représente un point de départ nécessaire pour favoriser les ennemis naturels des mauvaises herbes Brassicacées qui la composent dans un contexte de lutte biologique conservative. De plus, l'identification d'espèces spécifiques à une plante ainsi que d'espèces généralistes ouvre la voie à la découverte d'agents potentiels de lutte biologique. En plus du réseau trophique, l'étude a permis de recueillir des données sur les taux d'infestations des espèces de Brassicacées par les différentes espèces de *Ceutorhynchus*. Ce type de données terrain donne un portrait partiel de l'étendue des dommages que peuvent causer les espèces de *Ceutorhynchus* identifiées, ce qui pourrait s'ajouter aux éléments pris en compte dans le choix d'un agent de lutte ou dans la mise en place de mesures visant à favoriser la guildes d'ennemis naturels des mauvaises herbes Brassicacées identifiées.

Plusieurs associations entre des *Ceutorhynchus* et des parasitoïdes ont aussi été établies (Fig. 4.1). Certaines espèces de *Ceutorhynchus* sont associées à plusieurs genres ou même familles (Pteromalidae et Eulophidae) de parasitoïdes alors que d'autres n'ont été associées à aucun parasitoïde. Les populations d'insectes herbivores peuvent fluctuer selon la disponibilité des ressources ou l'abondance des ennemis naturels, d'où la nécessité de comprendre le type de forces le plus déterminant (*bottom-up* ou *top-down*) sur les espèces en cause (Vidal & Murphy, 2018). Cette compréhension passe, d'une part, par une connaissance du réseau trophique tel qu'établi dans la présente étude et, d'autre part, par une évaluation de l'importance relative des interactions entre ces espèces qui a été obtenue via la mesure des taux d'infestation des Brassicacées et des taux de parasitisme (Frank van Veen et al., 2006; Willis & Memmott, 2005). L'impact des ennemis naturels, tels que les parasitoïdes associés au *Ceutorhynchus* identifiés dans cette étude (Fig 4.1), sur les insectes herbivores, est un facteur majeur à considérer pour prédire le succès d'un programme de lutte biologique ou intégré (Jacob, 2003).

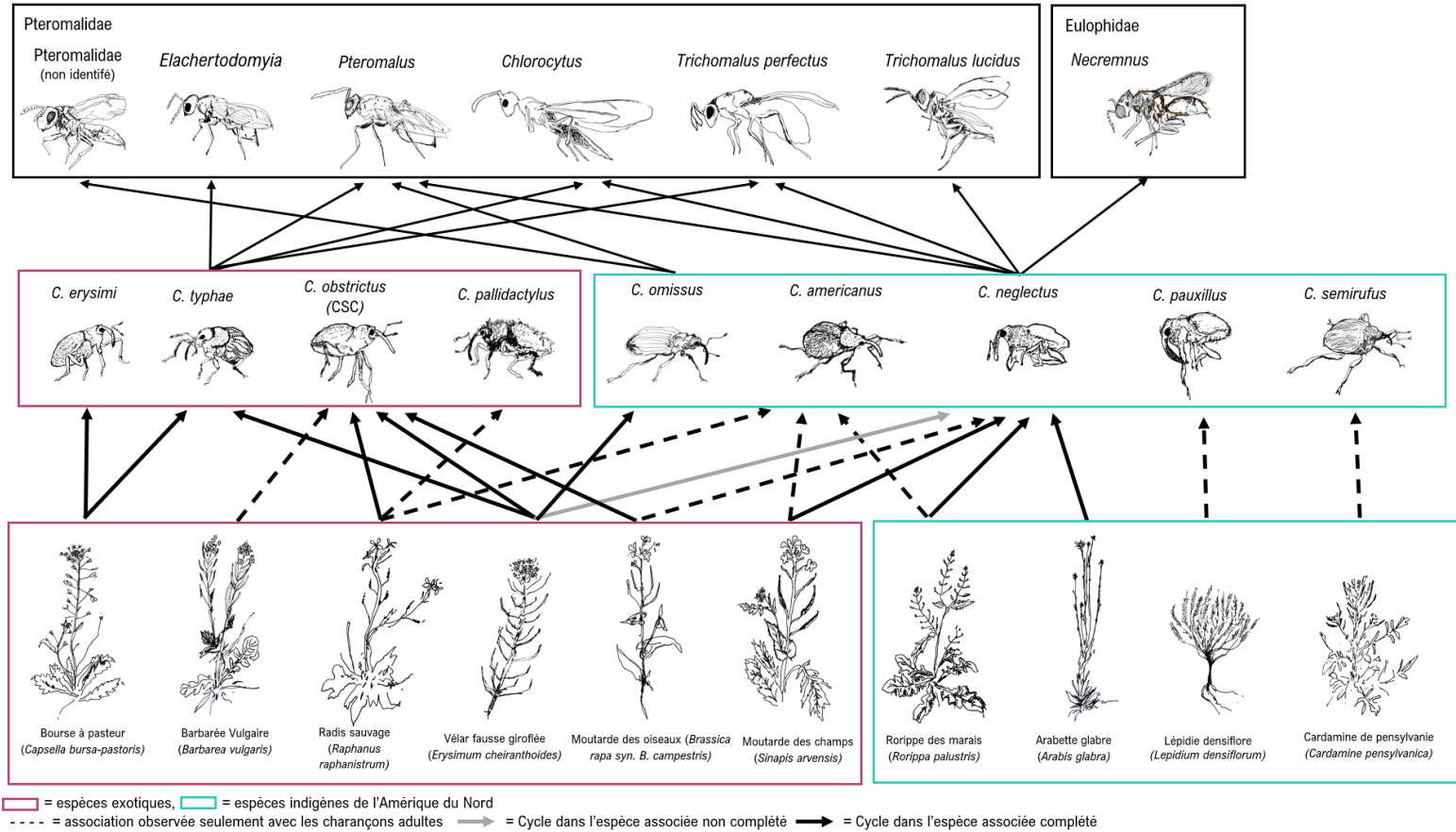


Figure 4.1 Réseau trophique des Brassicacées, *Cetorhynchus* et parasitoïdes établi avec les méthodes d'échantillonnage par filet fauchoir (Chapitre II) et par récolte des plants dans l'agroécosystème du Québec (Chapitre III).

L'identification des parasitoïdes associés à des insectes herbivores tels que les *Ceutorhynchus* permet aussi d'identifier certains ennemis naturels de ravageurs comme le CSC et de mesurer l'impact que ceux-ci pourraient avoir sur des herbivores non-cibles. La présente étude a ainsi permis d'effectuer un suivi des parasitoïdes exotiques *T. perfectus* et *M. gemellus*. Ces deux espèces, s'attaquant également au CSC, ont été récoltées par Mason et al. (2014) dans l'Est du Canada et émergeaient d'espèces de *Ceutorhynchus*. Les données de chapitre III montrent que ces deux espèces sont peu présentes en bordures de cultures au Québec. Les données ont aussi permis d'identifier deux espèces de *Ceutorhynchus* pouvant être des hôtes pour *T. perfectus*.

Bien que non abordée dans les chapitres II et III, la caractérisation des Ceutorhynchinae a aussi permis de récolter des données sur la variation de l'abondance des espèces de charançons dans le temps (de juin à août) (Fig 4.2). Ces données offrent un portrait global des périodes d'activité plus ou moins importantes des différentes espèces en bordure des champs et trouvent leur utilité autant pour la gestion de ravageurs que pour l'application de la lutte biologique.

Au niveau théorique, la caractérisation de l'assemblage des Ceutorhynchinae offre aussi la possibilité de tester des hypothèses liées aux invasions biologiques ou à l'écologie des communautés. Les espèces de charançons exotiques composant le réseau trophiques ne sont associées qu'à des Brassicacées exotiques et les charançons indigènes sont associés aux Brassicacées exotiques et indigènes (Fig. 4.1). L'établissement de plantes exotiques peut favoriser l'invasion et l'établissement de certains insectes herbivores exotiques (Rodriguez-Saona, 2018; Sakata & Craig, 2021). Ces relations trophiques permettent donc de dresser questions et hypothèses à tester sur les espèces invasives et exotiques et sur le rôle que les plantes exotiques qui leur sont associées ont pu jouer dans leur établissement. Le suivi d'un assemblage dans le temps offre la possibilité de suivre l'évolution des différentes associations entre les espèces

exotiques (plantes et herbivores) et de tester éventuellement les hypothèses et modèles théoriques émis. Le suivi dans le temps et la caractérisation d'un assemblage incluant les relations trophiques sur plusieurs niveaux (ressources, herbivores et ennemis naturels) sont indispensables pour prendre en considération l'ensemble des impacts liés à une invasion biologique, mais aussi pour comprendre et évaluer les interactions écologiques entre les espèces (Chailleux et al., 2014; Ehrenfeld, 2010).

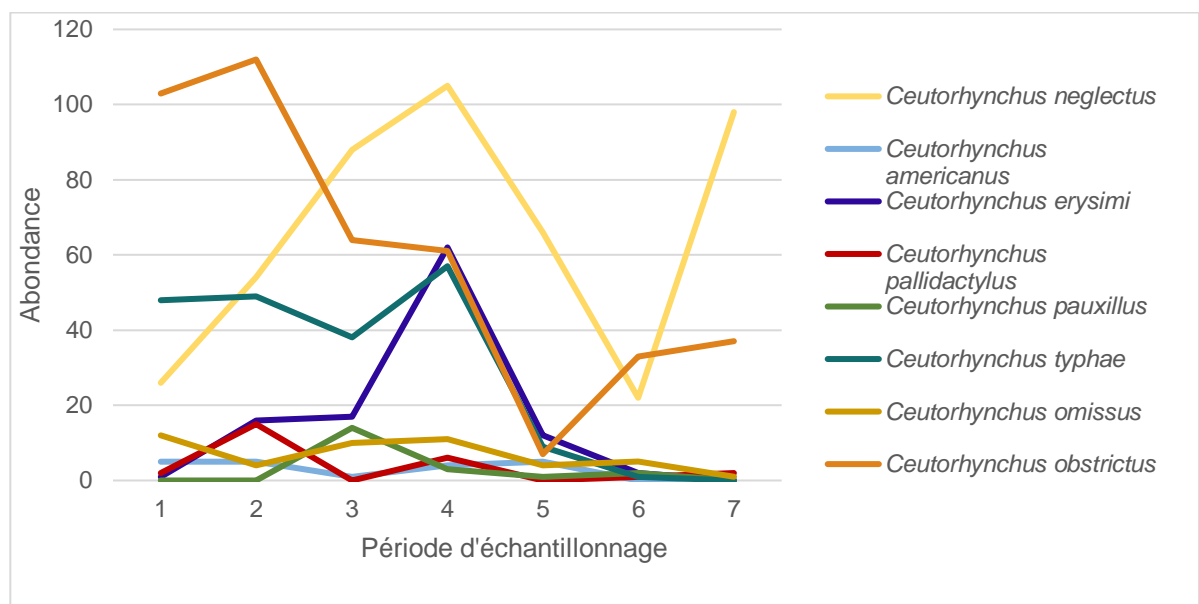


Figure 4.2 Abondance des espèces de *Ceutorhynchus* selon la période d'échantillonnage en 2019 et 2020. Seules les espèces de *Ceutorhynchus* ayant une abondance totale de plus de 10 sont représentées. Période d'échantillonnage : 1; mi-juin, 2; fin juin, 3; début juillet, 4; mi-juillet, 5; fin juillet, 6; début août, 7; fin août.

La présente étude a contribué à enrichir les connaissances fondamentales relatives à l'assemblage des Ceutorhynchinae, Brassicacées et parasitoïdes dans l'agroécosystème du Québec. La caractérisation approfondie des Ceutorhynchinae, un taxon méconnu, a fourni des données auparavant inexistantes sur les variables qui structurent leur assemblage, leur relation trophiques, leur période d'activité et leurs parasitoïdes. Ces données offrent un point de départ pour des études de deuxième ligne visant à répondre à des questions de recherche ou à tester des hypothèses précises. Tel que mentionné

plus haut, les connaissances fondamentales acquises dans cette étude sont indispensables à tout projet portant sur la lutte biologique, les invasions biologiques et l'écologie des communautés, mais aussi en matière de conservation de la biodiversité entomofaune dans les agroécosystèmes. Les changements climatiques, la perte d'habitat due à la conversion de celui-ci pour l'agriculture ainsi que la pollution, principalement celle causée par les pesticides et les engrais de synthèse, sont trois principaux facteurs responsables du déclin entomofaune mondial (Miličić et al., 2021; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Pour suivre l'impact de ces facteurs sur les communautés d'insectes, il est essentiel de suivre des assemblages sur plusieurs années. C'est pourquoi, ce mémoire se conclut en soulignant la nécessité de financer et de réaliser davantage ce genre d'études et de suivis.

RÉFÉRENCES

- Abrol, D. P. (2014). *Integrated pest management: Current concepts and ecological perspective*. <http://site.ebrary.com/lib/umontreal/detail.action?docID=10753293>
- Agriculture and Agroalimentaire Canada. (2005). Profil de la culture du canola au Canada. *Programme de Réduction Des Risques Liés Aux Pesticides - Centre Pour La Lutte Antiparasitaire*.
- Alford, D. V., Nilsson, C., & Ulber, B. (2003). Insect Pests of Oilseed Rape Crops. In D. V. Alford (Ed.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (pp. 9–42). Blackwell Science Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch2>
- Anderson, R. S. (2002). Curculionidae. In *American Beetles Volume 2* (pp. 722–815). CRC Press.
- Asaduzzaman, M., Pratley, J. E., Luckett, D., Lemerle, D., & Wu, H. (2020). Weed management in canola (*Brassica napus* L): A review of current constraints and future strategies for Australia. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 66(4), 427–444. <https://doi.org/10.1080/03650340.2019.1624726>
- Atreya, K., Sitaula, B. K., Johnsen, F. H., & Bajracharya, R. M. (2011). Continuing Issues in the Limitations of Pesticide Use in Developing Countries. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 24(1), 49–62. <https://doi.org/10.1007/s10806-010-9243-9>
- Barbosa, P. (1998). Agroecosystems and conservation biological control. In *Conservation Biological Control* (pp. 39–54). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50049-9>
- Beck, K. G., Zimmerman, K., Schardt, J. D., Stone, J., Lukens, R. R., Reichard, S., Randall, J., Cangelosi, A. A., Cooper, D., & Thompson, J. P. (2008). Invasive Species Defined in a Policy Context: Recommendations from the Federal Invasive Species Advisory Committee. *Invasive Plant Science and Management*, 1(4), 414–421. <https://doi.org/10.1614/IPSM-08-089.1>

- Beckie, H. J., & Tardif, F. J. (2012). Herbicide cross resistance in weeds. *Crop Protection*, 35, 15–28. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.12.018>
- Blackshaw, R. E., Lemerle, D., Mailer, R., & Young, K. R. (2002). Influence of wild radish on yield and quality of canola. *Weed Science*, 50(3), 344–349. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0344:IOWROY\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0344:IOWROY]2.0.CO;2)
- Boldt, P. E., & Campobasso, G. (1981). Biology of Two Weevils, *Ceutorhynchus trimaculatus* and *Trichosirocalus horridus*, on *Carduus spp.* in Europe. *Environmental Entomology*, 10(5), 691–696. <https://doi.org/10.1093/ee/10.5.691>
- Bonnemaison, L. (1957). Le charançon des siliques (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.) biologie et méthode de lutte. *Annales Des Épiphytes*, 4, 387–543.
- Bouchard, P., Lesage, L., Goulet, H., Bostanian, N. J., Vincent, C., Zmudzinska, A., & Lasnier, J. (2005). Weevil (Coleoptera: Curculionidae) Diversity and Abundance in Two Quebec Vineyards. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(4), 565–574. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0565:WCCDAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0565:WCCDAA]2.0.CO;2)
- Bousquet, Y., Bouchard, P., Davies, A., & Sikes, D. (2013). Checklist of beetles (Coleoptera) of Canada and Alaska. Second edition. *ZooKeys*, 360, 1–44. <https://doi.org/10.3897/zookeys.360.4742>
- Brodeur, J., Leclerc, L.-A., Fournier, M., & Roy, M. (2001). Cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae): new pest of canola in northeastern North America. *The Canadian Entomologist*, 133(5), 709–711. <https://doi.org/10.4039/Ent133709-5>
- Buczacki, S. T., & Ockendon, J. G. (1979). Preliminary observations on variation in susceptibility to clubroot among collections of some wild crucifers. *Annals of Applied Biology*, 92(1), 113–118. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1979.tb02963.x>
- Canola Council of Canada. (n.d.). Weed management. *Canola Encyclopedia*. Retrieved 24 December 2021, from <https://www.canolacouncil.org/canola-encyclopedia/weeds/weed-management/>
- Canola Council of Canada. (2019). *Harvest management*. <https://www.canolacouncil.org/canola-encyclopedia/managing-harvest/harvest-management/#harvesting-canola>

- Cárcamo, H. A., Dossdall, L., Dolinski, M., Olferts, O., & Byers, J. R. (2001). The cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae)—A review. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 98, 201–210.
- Cárcamo, H. A., Dossdall, L. M., Johnson, D., & Olfert, O. (2005). Evaluation of foliar and seed treatments for control of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in canola. *The Canadian Entomologist*, 137(4), 476–487.
<https://doi.org/10.4039/n04-081>
- Casséus, L. (2009). *Le canola: Un cas de réussite* [Statistique Canada].
<https://www150.statcan.gc.ca/n1/fr/pub/96-325-x/2007000/article/10778-fra.pdf?st=HvQkie0H>
- Chailleux, A., Mohl, E. K., Teixeira Alves, M., Messelink, G. J., & Desneux, N. (2014). Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: Potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems: NE-mediated indirect interactions among prey species for biocontrol in agroecosystems. *Pest Management Science*, 70(12), 1769–1779. <https://doi.org/10.1002/ps.3916>
- Cock, M. J. W., van Lenteren, J. C., Brodeur, J., Barratt, B. I. P., Bigler, F., Bolckmans, K., Cônsoli, F. L., Haas, F., Mason, P. G., & Parra, J. R. P. (2010). Do new Access and Benefit Sharing procedures under the Convention on Biological Diversity threaten the future of biological control? *BioControl*, 55(2), 199–218.
<https://doi.org/10.1007/s10526-009-9234-9>
- Colautti, R. I., Bailey, S. A., van Overdijk, C. D. A., Amundsen, K., & MacIsaac, H. J. (2006). Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions*, 8, 45–59.
- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define ‘invasive’ species: Defining invasive species. *Diversity and Distributions*, 10(2), 135–141.
<https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>
- Collier, T., & Van Steenwyk, R. (2004). A critical evaluation of augmentative biological control. *Biological Control*, 31(2), 245–256.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.05.001>
- Colonnelli, E. (2004). *Catalogue of Ceutorhynchinae of the world, with a key to genera* (Coleoptera: Curculionidae). Argania Ed.

- Colpetzer, K., Hough-Goldstein, J., Harkins, K. R., & Smith, M. T. (2004). Feeding and Oviposition Behavior of *Rhinoncomimus latipes* Korotyaev (Coleoptera: Curculionidae) and Its Predicted Effectiveness as a Biological Control Agent for *Polygonum perfoliatum* L. (Polygonales: Polygonaceae). *Environmental Entomology*, 33(4), 990–996. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.990>
- Davis, J. B., Brown, J., Brennan, J. S., & Thill, D. C. (1999). Predicting Decreases in Canola (*Brassica napus* and *B. rapa*) Oil and Meal Quality Caused by Contamination by Brassicaceae Weed Seeds. *Weed Technology*, 13(2), 239–243. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00041671>
- De Clercq, P., Mason, P. G., & Babendreier, D. (2011). Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl*, 56(4), 681–698. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9372-8>
- de Tonnancour, P., Anderson, R. S., Bouchard, P., Chantal, C., Dumont, S., & Vigneault, R. (2017). New Curculionoidea (Coleoptera) records for Quebec, Canada. *ZooKeys*, 681, 95–117. <https://doi.org/10.3897/zookeys.681.12469>
- Dmoch, J. (1965). The dynamics of a population of the cabbage seedpod weevil (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.) and the development of winter rape. Part I. *Ekologia Polska-Seria A*, 13, 249–287.
- Dmoch, J. (1998). Kairomones and searching behavior of *Trichomalus perfectus* Walker. *IOBC/Wprs Bulletin Integrated Control in Oilseed Crops*, 21(5), 171–176.
- Dmoch, J., & Klimek, G. (1975). Badania nad pasożytami chowacza podobnika (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.). III. Obserwacje nad biologią *Trichomalus perfectus* (Wlaker). *Roczniki Nauk Rolniczych Seria*, 5, 125–136.
- Dmoch, J., & Rutkowska-Ostrowska, Z. (1978). Host-finding and Host-acceptance Mechanism in *Trichomalus perfectus* Walker (Hymenoptera, Pteromalidae). *Bulletin de l'Académie Polonaise Des Sciences*, 26(5), 317–323.
- Dosdall, L. M. & Cárcamo, H. A., (2011). Biology and Integrated Management of the Cabbage Seedpod Weevil in Prairie Canola Crops. *Prairie Soils & Crops Journal*, 4, 14–23.
- Dosdall, L. M., Cárcamo, H., Olfert, O., Meers, S., Hartley, S., & Gavloski, J. (2011). Insect invasions of agroecosystems in the western Canadian prairies: Case histories,

- patterns, and implications for ecosystem function. *Biological Invasions*, 13(5), 1135–1149. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9951-8>
- Dosdall, L. M., Gibson, G. A. P., Olfert, O. O., & Mason, P. G. (2009). Responses of Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitoids to invasion of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in western Canada. *Biological Invasions*, 11(1), 109–125. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9323-1>
- Dosdall, L. M., Moisey, D., Cárcamo, H., & Dunn, R. (2001). *Cabbage seedpod weevil factsheet*. *Alberta Agriculture, Food and Rural Development Agdex 622-21*. [https://www1.agric.gov.ab.ca/\\$department/deptdocs.nsf/all/agdex2538/\\$file/622-21.pdf?OpenElement](https://www1.agric.gov.ab.ca/$department/deptdocs.nsf/all/agdex2538/$file/622-21.pdf?OpenElement)
- Dosdall, L. M., & Moisey, D. W. A. (2004). Developmental Biology of the Cabbage Seedpod Weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), in Spring Canola, *Brassica napus*, in Western Canada. *Annals of the Entomological Society of America*, 97(3), 458–465. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2004\)097\[0458:DBOTCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[0458:DBOTCS]2.0.CO;2)
- Dosdall, L. M., Ulmer, B. J., Gibson, G. A. P., & Cárcamo, H. A. (2006). The spatio-temporal distribution dynamics of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), and its larval parasitoids in canola in western Canada. *Biocontrol Science and Technology*, 16(10), 987–1006. <https://doi.org/10.1080/09583150600828320>
- Duval, J. (2007). Moyens de lutte contre les crucifères annuelles en production biologique. *Agri-Réseau*.
- Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 59–80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650>
- Eldridge, T., Łangowski, Ł., Stacey, N., Jantzen, F., Moubayidin, L., Sicard, A., Southam, P., Kennaway, R., Lenhard, M., Coen, E. S., & Østergaard, L. (2016). Fruit shape diversity in the Brassicaceae is generated by varying patterns of anisotropy. *Development*, 143(18), 3394–3406. <https://doi.org/10.1242/dev.135327>
- European Union. (1979). *Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats (Bern Convention)*. The Council of Europe, Bern, Germany.

- Ferguson, A. W., & Williams, I. H. (1991). Deposition and longevity of oviposition-detering pheromone in the cabbage seed weevil. *Physiological Entomology*, *16*(1), 27–33. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1991.tb00540.x>
- Fox, A. S., & Dosdall, L. M. (2003). Reproductive Biology of *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae) on Wild and Cultivated Brassicaceae in Southern Alberta. *Journal of Entomological Science*, *38*(4), 533–544. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-38.4.533>
- Frank van Veen, F. J., Morris, R. J., & Godfray, H. C. J. (2006). Apparent Competition, Quantitative Food Webs, and the Structure of Phytophagous Insect Communities. *Annual Review of Entomology*, *51*(1), 187–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151120>
- Gherekhloo, J., Oveisi, M., Zand, E., & De Prado, R. (2016). A Review of Herbicide Resistance in Iran. *Weed Science*, *64*(4), 551–561. <https://doi.org/10.1614/WS-D-15-00139.1>
- Gouvernement du Canada. (2013). *Système canadien d'information sur la biodiversité*. <https://www.cbif.gc.ca/fra/banque-d-especes/brassicacees-du-canada/liste-de-noms-acceptes/rorippa-palustris/?id=1370403266071>
- Gouvernement du Canada. (2014). *Système canadien d'information sur la biodiversité*. <https://www.cbif.gc.ca/fra/banque-d-especes/systeme-canadien-d-information-sur-les-plantes-toxiques/toutes-les-plantes-nom-scientifique/brassica-campestris/?id=1370403266789>
- Gramig, G. G., Burns, E. E., & Prischmann-Voldseth, D. A. (2015). Predicting Developmental Timing for Immature Canada Thistle Stem-Mining Weevils, *Hadroplontus litura* (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology*, *44*(4), 1085–1094. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv089>
- Grosso, C., Vinholes, J., Silva, L. R., Pinho, P. G. de, Gonçalves, R. F., Valentão, P., Jäger, A. K., & Andrade, P. B. (2011). Chemical composition and biological screening of *Capsella bursa-pastoris*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, *21*(4), 635–643. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2011005000107>
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Snyder, W. E. (2012). *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*. John Wiley & Sons. <http://public.eblib.com/choice/publicfullrecord.aspx?p=881734>

- Gurr, G., & Wratten, S. (Eds.). (2000). *Biological Control: Measures of Success*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0>
- Haye, T., Mason, P. G., Dossall, L. M., & Kuhlmann, U. (2013). *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), Cabbage Seedpod Weevil (Coleoptera: Curculionidae). In P. G. Mason & D. R. Gillespie (Eds.), *Biological Control Programmes in Canada 2001-2010* (1st ed., pp. 119–128). CABI.
- Haye, T., Mason, P. G., Gillespie, D. R., Miall, J. H., Gibson, G. A. P., Diaconu, A., Brauner, A. M., & Kuhlmann, U. (2015). Determining the host specificity of the biological control agent *Trichomalus perfectus* (Hymenoptera: Pteromalidae): the importance of ecological host range. *Biocontrol Science and Technology*, 25(1), 21–47. <https://doi.org/10.1080/09583157.2014.945900>
- Heather, N. W. (1986). Sex-linked resistance to pyrethroids in *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Stored Products Research*, 22(1), 15–20. [https://doi.org/10.1016/0022-474X\(86\)90041-X](https://doi.org/10.1016/0022-474X(86)90041-X)
- Hettinger, N. (2001). Exotic Species, Naturalisation, and Biological Nativism. *Environmental Values*, 10(2), 193–224. <https://doi.org/10.3197/096327101129340804>
- Holt, R. D., & Hochberg, M. E. (2001). Indirect interactions, community modules and biological control: A theoretical perspective. In E. Wajnberg, J. K. Scott, & P. C. Quimby (Eds.), *Evaluating indirect ecological effects of biological control. Key papers from the symposium 'Indirect ecological effects in biological control', Montpellier, France, 17-20 October 1999* (pp. 13–37). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994536.0013>
- Jacob, H. S. (Ed.). (2003). *Improving of the selection, testing and evaluation of weed biological control agents: Proceedings of the CRC for Australian weed management biological control of weeds symposium and workshop; September 13, 2002, University of Western Australia, Perth, Western Australia*. CRC for Australian Weed Management.
- Junk, J., Eickermann, M., Görden, K., Beyer, M., & Hoffmann, L. (2012). Ensemble-based analysis of regional climate change effects on the cabbage stem weevil (*Ceutorhynchus pallidactylus* (Mrsh.)) in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *The Journal of Agricultural Science*, 150(2), 191–202. <https://doi.org/10.1017/S0021859611000529>

- Kahuthia-Gathu, R., Löhr, B., Poehling, H. M., & Mbugua, P. K. (2009). Diversity, distribution and role of wild crucifers in major cabbage and kale growing areas of Kenya. *Bulletin of Entomological Research*, 99(3), 287–297. <https://doi.org/10.1017/S0007485308006305>
- Kenis, M. (2019). *Guide to the classical biological control of insect pests in planted and natural forests*.
- Korotyaev, B. A. (2008). Geographical distribution of the weevil subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae). *Entomological Review*, 88(8), 928–947. <https://doi.org/10.1134/S0013873808080071>
- Labrie, G. (2011). *Quelle biodiversité dans la canola!*
- Labrie, G. (2016). *Lutte intégrée contre les insectes ravageurs du canola au Québec [Powerpoint presentation]*.
- Laffin, R. D., Dossdall, L. M., & Sperling, F. A. H. (2005). Population Structure of the Cabbage Seedpod Weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera Curculionidae): Origins of North American Introductions. *Environmental Entomology*, 34(2), 504–510. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.2.504>
- Lavoie, C., Saint-Louis, A., Guay, G., & Groeneveld, E. (2012). Les plantes vasculaires exotiques naturalisées: Une nouvelle liste pour le Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 136(3), 6–32. <https://doi.org/10.7202/1009237ar>
- Letsch, H., Gottsberger, B., Metzl, C., Astrin, J., Friedman, A. L. L., McKenna, D. D., & Fiedler, K. (2018). Climate and host-plant associations shaped the evolution of ceutorhynch weevils throughout the Cenozoic. *Evolution*, 72(9), 1815–1828. <https://doi.org/10.1111/evo.13520>
- Lucas, É., & Maisonhaute, J.-É. (2014). Paysage et services écosystémiques, une nouvelle dimension dans la lutte aux insectes nuisibles. In *Agriculture et paysage, Aménager autrement les territoires ruraux* (pp. 175–196). Presses de l'Université de Montréal.
- MacDonald, M. A., & Cavers, P. B. (1991). The biology of Canadian weeds.: 97. *Barbarea vulgaris* R.Br. *Canadian Journal of Plant Science*, 71(1), 149–166. <https://doi.org/10.4141/cjps91-016>

- Majka, C. G., Anderson, R. S., & McCorquodale, D. B. (2007). The weevils (Coleoptera: Curculionoidea) of the Maritime Provinces of Canada, II: New records from Nova Scotia and Prince Edward Island and regional zoogeography. *The Canadian Entomologist*, 139(3), 397–442. <https://doi.org/10.4039/n06-021>
- Marcoux, A., & Brunelle, F. (2017). Confirmation de la résistance de la moutarde des oiseaux (*Brassica rapa* L.) au glyphosate. *Agri Réseau*. chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.agrireseau.net/documents/Document_96227.pdf
- Marczali, Z., Keszthelyi, S., Nadasy, M., Budai, P., & Lehoczky, E. (2019). Study on weevil pests of oilseed rape at Keszthely, Hungary. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 75(3), 323–328.
- Marie-Victorin, Brouillet, L., Rouleau, E., Goulet, I., & Hay, S. (2001). *Flore laurentienne*. Presses de l'Université de Montréal.
- Mason, P. G., Baute, T., Olfert, O., & Roy, M. (2003). Cabbage Seedpod Weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Quebec. *Journal of the Entomological Society of Ontario*, 134, 107–135.
- Mason, P. G., & Gillespie, D. R. (Eds.). (2013). *Biological control programmes in Canada, 2001-2012*. CABI.
- Mason, P. G., & Huber, J. T. (Eds.). (2002). *Biological control programmes in Canada, 1981-2000*. CABI Pub.
- Mason, P. G., Miall, J. H., Bouchard, P., Brauner, A., Gillespie, D. R., & Gibson, G. A. P. (2014). The parasitoid communities associated with *Ceutorhynchus* species (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 146(2), 224–235. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.65>
- Mason, P. G., Miall, J. H., Bouchard, P., Gillespie, D. R., Broadbent, A. B., & Gibson, G. A. P. (2011). The parasitoid communities associated with an invasive canola pest, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), in Ontario and Quebec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 143(5), 524–537. <https://doi.org/10.4039/n11-041>
- McFadyen, R. E. C. (1998). Biological Control of Weeds. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 369–393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.369>

- McLeod, J. H. (1962). Cabbage seedpod weevil—*Ceutorhynchus assimilis* (Payk.) Curculionidae. In H. C. Coppel (Ed.), *A Review of Biological Control Attempts Against Insects and Weeds in Canada* (pp. 5–6). Commonwealth Agricultural Bureau (CAB).
- Miličić, M., Popov, S., Branco, V. V., & Cardoso, P. (2021). Insect threats and conservation through the lens of global experts. *Conservation Letters*, *14*(4). <https://doi.org/10.1111/conl.12814>
- Muller, F. J., Dossall, L. M., Mason, P. G., & Kuhlmann, U. (2011). Larval phenologies and parasitoids of two seed-feeding weevils associated with hoary cress and shepherd's purse (Brassicaceae) in Europe. *The Canadian Entomologist*, *143*(4), 399–410. <https://doi.org/10.4039/n11-020>
- Muller, F. J., Mason, P. G., Dossall, L. M., & Kuhlmann, U. (2011). European ectoparasitoids of two classical weed biological control agents released in North America. *The Canadian Entomologist*, *143*(2), 197–210. <https://doi.org/10.4039/n10-057>
- Murchie, A. K., Williams, I. H., & Perry, J. N. (1999). Edge distributions of *Ceutorhynchus assimilis* and its parasitoid *Trichomalus perfectus* in a crop of winter oilseed rape (*Brassica napus*). *BioControl*, *44*(4), 379–390. <https://doi.org/10.1023/A:1009997917947>
- Ni, X., McCaffrey, J. P., Stoltz, R. L., & Harmon, B. L. (1990). Effects of Postdiapause Adult Diet and Temperature on Oogenesis of the Cabbage Seedpod Weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Economic Entomology*, *83*(6), 2246–2251. <https://doi.org/10.1093/jee/83.6.2246>
- Norris, R. F., & Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, *48*(1), 94–158. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2000\)048\[0094:IBWAPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2000)048[0094:IBWAPA]2.0.CO;2)
- Norsworthy, J. K. (2003). Allelopathic Potential of Wild Radish (*Raphanus raphanistrum*). *Weed Technology*, *17*(2), 307–313. [https://doi.org/10.1614/0890-037X\(2003\)017\[0307:APOWRR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0890-037X(2003)017[0307:APOWRR]2.0.CO;2)
- Pimentel, D. (Ed.). (2002). *Encyclopedia of Pest Management (Print)*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/NOE0824706326>

- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M., & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *TAXON*, *53*(1), 131–143. <https://doi.org/10.2307/4135498>
- Ramoutar, D., Alm, S. R., & Cowles, R. S. (2009). Pyrethroid Resistance in Populations of *Listronotus maculicollis* (Coleoptera: Curculionidae) From Southern New England Golf Courses. *Journal of Economic Entomology*, *102*(1), 388–392. <https://doi.org/10.1603/029.102.0150>
- Rauth, S. J., Hinz, H. L., Gerber, E., & Hufbauer, R. A. (2011). The benefits of pre-release population genetics: A case study using *Ceutorhynchus scrobicollis*, a candidate agent of garlic mustard, *Alliaria petiolata*. *Biological Control*, *56*(1), 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.015>
- Raven, P. H., & Wagner, D. L. (2021). Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2002548117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002548117>
- Renner, R., Innis, S. M., & Clandinin, M. T. (1979). Effects of High and Low Erucic Acid Rapeseed Oils on Energy Metabolism and Mitochondrial Function of the Chick. *The Journal of Nutrition*, *109*(3), 378–387. <https://doi.org/10.1093/jn/109.3.378>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, *6*(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Rizza, A., Buckingham, G., & Pecora, P. (1980). Host Specificity Studies on *Ceutorhynchus maculaalba*, a Potential Candidate for the Biological Control of Opium Poppy. *Environmental Entomology*, *9*(5), 681–688. <https://doi.org/10.1093/ee/9.5.681>
- Rodriguez-Saona, C. (2018). Biological Control: Ecology and Applications. *American Entomologist*, *64*(1), E2–E2. <https://doi.org/10.1093/ae/tmy017>
- Rossetti, M. R., Rösch, V., Videla, M., Tschardtke, T., & Batáry, P. (2019). Insect and plant traits drive local and landscape effects on herbivory in grassland fragments. *Ecosphere*, *10*(5). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2717>

- Sakata, Y., & Craig, T. P. (2021). An exotic herbivore reinforces competition between exotic and native plants. *Journal of Ecology*, *109*(7), 2740–2753. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13686>
- Salisbury, P. A., Potter, T. D., Gurung, A. M., Mailer, R. J., & Williams, W. M. (2018). Potential impact of weedy Brassicaceae species on oil and meal quality of oilseed rape (canola) in Australia. *Weed Research*, *58*(3), 200–209. <https://doi.org/10.1111/wre.12296>
- Sall, D., Québec (Province), & Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation. (2015). *Monographie de l'industrie des grains au Québec*. <http://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/2481487>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Schwarzlaender, M. (1997). Bionomics of *Mogulones cruciger* (Coleoptera: Curculionidae), a Below-Ground Herbivore for the Biological Control of Hound's-Tongue. *Environmental Entomology*, *26*(2), 357–365. <https://doi.org/10.1093/ee/26.2.357>
- Simard, M.-J., Légère, A., & Warwick, S. I. (2006). Transgenic *Brassica napus* fields and *Brassica rapa* weeds in Quebec: Sympatry and weed-crop in situ hybridization. *Canadian Journal of Botany*, *84*(12), 1842–1851. <https://doi.org/10.1139/b06-135>
- Statistics Canada. (2019). *Principal field crop areas, June 2019*. <https://www150.statcan.gc.ca/n1/daily-quotidien/190626/dq190626b-eng.htm>
- Stavert, J. R., Pattermore, D. E., Gaskett, A. C., Beggs, J. R., & Bartomeus, I. (2017). Exotic species enhance response diversity to land-use change but modify functional composition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1860), 20170788. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0788>
- Stepanović, S., Kosovac, A., Krstić, O., Jović, J., & Toševski, I. (2016). Morphology versus DNA barcoding: Two sides of the same coin. A case study of *Ceutorhynchus erysimi* and *C. contractus* identification: Morphology vs. DNA barcoding. *Insect Science*, *23*(4), 638–648. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12212>
- The Plant List*. (2013). <http://www.theplantlist.org>

- Travlos, I., de Prado, R., Chachalis, D., & Bilalis, D. J. (2020). Editorial: Herbicide Resistance in Weeds: Early Detection, Mechanisms, Dispersal, New Insights and Management Issues. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 213. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00213>
- Ulber, B., Williams, I. H., Klukowski, Z., Luik, A., & Nilsson, C. (2010). Parasitoids of Oilseed Rape Pests in Europe: Key Species for Conservation Biocontrol. In I. H. Williams (Ed.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (pp. 45–76). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_2
- Van Driesche, R., Hoddle, M., & Center, T. D. (2008). *Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to biological control* (1st ed). Blackwell Pub.
- van Klink, R., Bowler, D. E., Gongalsky, K. B., Swengel, A. B., Gentile, A., & Chase, J. M. (2020). Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, 368(6489), 417–420. <https://doi.org/10.1126/science.aax9931>
- 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), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
- van Lenteren, J. C., Bale, J., Bigler, F., Hokkanen, H. M. T., & Loomans, A. J. M. (2006). Assessing Risks of Releasing Exotic Biological Control Agents of Arthropods Pests. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 609–634. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151129>
- Vermeij, G. J. (1996). An agenda for invasion biology. *Biological Conservation*, 78(1–2), 3–9. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00013-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00013-4)
- Vidal, M. C., & Murphy, S. M. (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(1), 138–150. <https://doi.org/10.1111/ele.12874>
- Vidal, S. (2003). Identification of Hymenopterous Parasitoids Associated with Oilseed Rape Pests. In D. V. Alford (Ed.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (pp. 161–180). Blackwell Science Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch11>
- Visalakshy, G. (2007). Biological studies on *Ceutorhynchus portulacae*, a potential natural enemy of the purslane weed *Portulaca oleracea*. *BioControl*, 52(5), 619–628. <https://doi.org/10.1007/s10526-006-9041-5>

- Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2023989118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>
- Walker, M., & Jones, T. H. (2001). Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. *Oikos*, *93*(2), 177–187. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930201.x>
- Walsh, M. J., Powles, S. B., Beard, B. R., Parkin, B. T., & Porter, S. A. (2004). Multiple-herbicide resistance across four modes of action in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). *Weed Science*, *52*(1), 8–13. <https://doi.org/10.1614/WS-03-016R>
- Warwick, S. I., Légère, A., Simard, M.-J., & James, T. (2008). Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population. *Molecular Ecology*, *17*(5), 1387–1395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03567.x>
- Warwick, S. I., & Wall, D. A. (1998). The biology of Canadian weeds. 108. *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz. *Canadian Journal of Plant Science*, *78*(1), 155.
- Wheeler, A. G., & Richard Hoebeke, E. (2017). Adventive (Non-Native) Insects and the Consequences for Science and Society of Species that Become Invasive. In R. G. Footitt & P. H. Adler (Eds.), *Insect Biodiversity* (pp. 641–711). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch21>
- Williams, I. H. (2003). Parasitoids of Cabbage Seed Weevil. In D. V. Alford (Ed.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (pp. 97–112). Blackwell Science Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch6>
- Williams, I. H. (Ed.). (2010). *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5>
- Williams, I. H., & Free, J. B. (1978). The Responses of the Pollen Beetle, *Meligethes aeneus*, and the Seed Weevil, *Ceuthorrhynchus assimilis*, to Oil-Seed Rape, *Brassica napus*, and Other Plants. *Journal of Applied Ecology*, *15*(3), 761–774.
- Willis, A. J., & Memmott, J. (2005). The potential for indirect effects between a weed, one of its biocontrol agents and native herbivores: A food web approach. *Biological Control*, *35*(3), 299–306. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.07.013>

Wogin, M. J. (2011). *Competition between Parasitoids of the Cabbage Seedpod Weevil: Effets on Sex ratios and Consequences for Biological Control*. Simon Fraser University.

Zoghalmi, S., Bergeron, M., Moore, H., Labrie, G., Pageau, D., Robert, L., Tardif, É., & Tremblay, G. (2013). *Guide de Production du Canola*.