UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

# LE PARASITOÏDE *TRICHOMALUS PERFECTUS* : INLUENCE DU CONTEXTE SPATIAL ET RÉSISTANCE AU FROID EN VUE DE LÂCHERS CONTRE LE CHARANÇON DE LA SILIQUE DANS LE CANOLA

THÈSE

# PRÉSENTÉE

# COMME EXIGENCE PARTIELLE DU

# DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

# MARIE D'OTTAVIO

FEVRIER 2025

## UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL Service des bibliothèques

### Avertissement

La diffusion de cette thèse 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.12-2023). 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

Tout d'abord, un immense merci à mon directeur de thèse, Eric Lucas, pour m'avoir permis de vivre cette aventure de quelques années à l'autre bout de l'océan Atlantique. Je te remercie tout particulièrement pour m'avoir toujours poussée et encouragée à aller plus loin, pas seulement dans le cadre du doctorat, mais aussi pour les expériences parallèles (enseignement, stage, collaboration...). Merci également pour m'avoir laissé une grande liberté d'organisation, pour ta confiance, pour toutes nos discussions, ton exigence, ta vivacité d'esprit scientifique, tes idées et ton écoute. Un immense merci à ma co-directrice de thèse, Geneviève Labrie, pour m'avoir également permis de vivre cette aventure. Je te remercie particulièrement pour ton soutien constant, pour toutes nos discussions, ta confiance, ton écoute, ton côté rassurant et ta vivacité d'esprit scientifique. Tu m'as inspirée par tes capacités à communiquer et à t'impliquer dans de nombreux projets parallèles.

Je remercie le Canola Council of Canada et Agriculture et Agroalimentaire Canada pour le financement de ce projet de doctorat. Merci également à Héctor Cárcamo de porter le projet pancanadien dans lequel s'insère ce projet de doctorat.

Je tiens à remercier les trois autres membres évaluateurs de ma thèse, Steven Kembel, Christine Noronha et Julien Saguez pour le temps qu'ils ont consacré à l'évaluation de ma thèse et de ma soutenance, ainsi que pour leurs commentaires très bénéfiques.

Je remercie par ailleurs Aurélien Stirnemann car mon immigration au Canada a été bien plus simple grâce à toi. De plus, mon expérience dans l'enseignement a débuté à tes côtés, et évidemment ton aide lors d'une partie de mon terrain de doctorat a été très appréciée. Ce terrain aurait d'ailleurs été bien plus difficile sans Claudine Desroches, une organisatrice d'une grande efficacité. Merci à toi pour cette collaboration, ton aide et tous ces moments partagés au chalet. Jérémie Pelletier complète cette collaboration. Merci pour ton aide, ton attitude détendue et ton engagement sans faille à travailler dans la bonne humeur. Je remercie aussi Julie-Eléonore Maisonhaute et Jennifer De Almeida qui m'ont respectivement aidée dans les analyses paysagères et l'identification de parasitoïdes. Je tiens également à remercier tou.te.s mes (ancien.ne.s) collègues du Laboratoire de lutte biologique qui m'ont aidée, que ce soit pour une étape spécifique du doctorat, plusieurs étapes ou pour lâcher prise : Marc Fournier toujours prêt pour aider et efficace à plein de niveaux, Paula Cabrera, Jonathan Bernardo-Santos, Didier Labarre, Alice De Donder, Yacine Ouattara, Audrey Lafrenaye qui a notamment pris les dernières données de mon doctorat alors que je commençais un stage en Italie, Mireia Solà Cassi, Pierre Royer, Jessee Tinslay, Arlette Fauteux, Noémie Gonzalez, Cyrane Pouët qui m'a notamment apporté une aide précieuse lors de la mise en page (qui me paralysait presque) de cette thèse, Thomas Dumais, Samuel Dumais, Fazia Berkani, Audrey Cécyre, Kim Langlois et Paula Molina.

Je remercie également plusieurs personnes extérieures au Laboratoire de lutte biologique qui m'ont apporté leur soutien à différentes étapes de ce doctorat : Mathieu Lemieux, Alice Dubois, Mélanie Dominique, Louis Astorg, Maxime Dubé, Guillaume Robillard, Rosaly Legault, Sébastien Boquel, Maxime Fraser Franco, Mélanie Desrochers, Jill Vandermeerschen, Sylvain Dallaire, Annie-Eve Gagnon, Patrice Bouchard, Roberto Meseguer Rosagro, Alexandre Levi-Mourao. Enfin, je remercie ma famille proche, mes colocataires d'ici (ancien.ne.s et actuel.le.s), des ami.e.s et d'autres (ancien.ne.s) collègues de l'UQAM ou d'ailleurs (université de Milan, autres centres de recherches) qui m'ont soutenue ou permis de décompresser tout au long de ce chapitre de vie. Enfin, merci la vie !

# DÉDICACE

Je dédie cette thèse à la Marie D'Ottavio de 17 ans qui se disait que d'arriver jusqu'à la Maîtrise universitaire serait probablement mission impossible.

### **AVANT-PROPOS**

Cette présente thèse est le résultat d'un projet de doctorat mené au Laboratoire de lutte biologique de l'Université du Québec à Montréal (UQAM), sous la supervision de Eric Lucas (directeur, UQAM) et Geneviève Labrie (co-directrice, Centre de recherche agroalimentaire de Mirabel, CRAM). Ce projet est inclus dans un plus vaste projet pancanadien dirigé par le Dr. Héctor Cárcamo, à la demande de Sustainable, Reliable Supply of a Changing World, et financé par le groupe Canola Agri-Science d'Agriculture et Agroalimentaire Canada et par le Canola Council of Canada (numéro d'activité 16A et numéro de projet ASC-02).

Le sujet de la thèse porte sur les effets du contexte spatial (local et paysager) sur le parasitoïde *Trichomalus perfectus*, l'analyse de sa résistance au froid, et l'optimisation de sa collecte et de sa conservation en vue de son lâcher pour contrôler un ravageur du canola, le charançon de la silique *Ceutorhynchus obstrictus*. Il s'agit du septième objectif du projet pancanadien. Les six autres objectifs sont de (i) déterminer l'efficacité de *T. perfectus* pour contrôler *C. obstrictus* ainsi que l'impact économique du parasitisme et du ravageur sur la production de canola au Québec ; (ii) identifier et évaluer les risques environnementaux des charançons non-cibles s'attaquant aux plantes Brassicacés et à leurs parasitoïdes non-cibles potentiels dans les Prairies ; (iii) évaluer sur le terrain l'impact environnemental de *T. perfectus* sur les charançons non-cibles de *T. perfectus* en Ontario ; (v) affiner le modèle climatique CLIMEX actuel afin d'améliorer sa prédiction de l'établissement potentiel de *T. perfectus* dans d'autres régions du Canada ; (vi) faire une révision des pratiques agricoles dans les Prairies qui pourraient influencer l'établissement de *T. perfectus* et son succès potentiel pour contrôler *C. obstrictus*. L'objectif ultime de l'ensemble du projet pancanadien est de déterminer si l'introduction de *T. perfectus* dans les Prairies est souhaitable, puisque le ravageur *C. obstrictus* est présent mais pas le parasitoïde.

Trois des chapitres de cette thèse représentent des articles publiés ou soumis pour publication dans des revues scientifiques (chapitres 2 à 4). Le chapitre 2 analysant les effets du paysage sur le parasitisme de *T. perfectus* et sur son hôte *C. obstrictus* a été publié dans la revue *Insects* en mars 2023. Le chapitre 3 portant sur la résistance au froid de *T. perfectus* et la comparaison de celle-ci avec celle de son hôte a été publié par la revue *Journal of Thermal Biology* en août 2024. Quant au chapitre 4, portant sur l'optimisation des méthodes de collecte et de conservation en laboratoire de *T. perfectus* afin d'effectuer son lâcher dans le canola pour contrôler *C. obstrictus*, il a été accepté pour publication dans la revue *Entomologia Experimentalis et Applicata* en février 2025. Cette thèse inclus également deux annexes qui représentent

chacune un article. L'annexe A est un article résultant d'une collaboration avec Sébastien Boquel, chercheur au Centre de recherche sur les grains (CÈROM). Il fait un état des lieux de la distribution et du parasitisme des parasitoïdes de *C. obstrictus* sur presque une décennie au Québec. Il a été accepté pour publication dans la revue *Crop Protection* en février 2025. Enfin, l'annexe B est un article lié à une conférence qui a eu lieu en Italie du 07 au 10 juin 2022. Il analyse les effets globaux du paysage sur *C. obstrictus* et a été publié par la revue *IOBC/WPRS Bulletin* en juin 2022.

Chapitre 2 : D'Ottavio, M., Boquel, S., Labrie, G., et Lucas, E. (2023). Landscape effects on the cabbageseedpod weevil, Ceutorhynchus obstrictus (Coleoptera: Curculionidae), and on its parasitoid, Trichomalusperfectus(Hymenoptera: Pteromalidae), in canola. Insects, 14(4), 327.https://doi.org/10.3390/insects14040327

Chapitre 3: D'Ottavio, M., Labrie, G., et Lucas, E. (2024). How do outside-hosts-overwintering parasitoids, at the adult stage, cope with cold? *Journal of Thermal Biology*, *124*, 103940. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103940

**Chapitre 4** : D'Ottavio, M., Labrie, G., et Lucas, E. (sous presse). Optimizing field collection and laboratory conservation of the parasitoid *Trichomalus perfectus* before release against the cabbage seedpod weevil *Ceutorhynchus obstrictus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*.

Annexe A : Boquel, S., D'Ottavio, M., De Almeida, J., Latraverse, A., Labrie, G., et Lucas, E. (sous presse). Distribution and parasitism rate of cabbage seedpod weevil parasitoids over almost a decade in Quebec (Canada). *Crop protection*.

Annexe B : D'Ottavio, M., Boquel, S., Labrie, G., et Lucas, E. (2022). Landscape effects on the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*, on canola in Quebec (Canada). *IOBC/WPRS Bulletin*, *156*, 77-81.

# TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACE       iv         AVANT-PROPOS       v         LISTE DES FIGURES       xii         LISTE DES TABLEAUX       xv         RÉSUMÉ       xvii         ABSTRACT       xix         CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1       Mise en contexte et problématique.         1.1       Colar et canola         1.1.1       Colar et canola         1.1.2       Charançon de la silique         1.1.3       Trichomatus perfectus         2       1.1.4         1.1.1       Conclastances         4       1.2.1.1         2.1.1.3       Propriétés et biologique         4       1.2.1.1         2.1.1.1       Orgingue et phénologie         3       1.2.1.1.2         2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques         3.1.1.4       Intérés du projologie         3.1.1.1       Ravageurs         3.1.1.1       Ravageurs         4.2.1.2.1       Cycle biologique et niche écologique         4.1.1.1.4       Ravageurs         3.1.1.1       Ravageurs         4.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique         8       1.2.1.2.4	REMERCIEMENTS ii
AVANT-PROPOS       v         LISTE DES FIGURES.       xii         LISTE DES TABLEAUX       xv         RÉSUMÉ.       xvii         ABSTRACT       xix         CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1       Mise en context et problematique.         1.1.1       Colarançon de la silique.         1.1.2       Charançon de la silique.         1.1.3 <i>Drichomalus perfectus</i> .         2       1.1.4         Intrérêts du projet de recherche.         3       1.2         État des connaissances         4       1.2.1.1         Origine, taxonomie et morphologie.         4       1.2.1.1.2         Cycle biologique et phénologie         5       1.2.1.1.4         Ravageurs       6         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie.         8       1.2.1.2.2         Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie.         8       1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique         11       1.2.1.2.6       Lutte culturale         12.1.2.1       Taxonomie et morphologie.       12         12.1.2.6.1       Lutte culturale	DÉDICACEiv
LISTE DES FIGURES       xii         LISTE DES TABLEAUX       xv         RÉSUMÉ       xvii         ABSTRACT       xix         CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1 Mise en contexte et problématique.       1         1.1.2 Charançon de la silique       1         1.1.3 Trichomalus perfectus       2         1.1.4 Intérêts du projet de recherche       3         1.2 État des connaissances       4         1.2.1.1 Corlae, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1 Corlae, taxonomie et morphologie       5         1.2.1.1 Corlae, taxonomie et morphologie       6         2.1.1.4 Intérêts du projet de recherche       8         1.2.1.1 Corlae, taxonomie et morphologie       8         1.2.1.1 Canola       6         2.1.1.3 Propriétés et besoins physico-chimiques       6         2.1.1.4 Ravageurs       7         1.2.1.2 Charançon de la silique       8         1.2.1.2 Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2 Taxonomie et morphologie       10         1.2.1.2 Taxonomie et morphologie       12         1.2.1.4 Dommages causés au canola       11         1.2.1.2 Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2 A Méthodes de lutue	AVANT-PROPOSv
LISTE DES TABLEAUX       xv         RÉSUMÉ       xvii         ABSTRACT       xix         CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1       Mise en contexte et problématique       1         1.1.2       Charançon de la silique       1         1.1.3       Trichomalus perfectus       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1.1       Conola       4         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2       Cycle biologique et niché écologique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       10         1.2.1.2       Charançon de la silique       11         1.2.1.2       Charançon de la silique       12         1.2.1.2       Charançon de la silique       12         1.2.1.2       Charançon de la silique       12         1.2.1.2       Charançe de de ins	LISTE DES FIGURES xii
RÉSUMÉ       xvii         ABSTRACT       xix         CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1       Mise en context et problématique       1         1.1.1       Colarançon de la silique       1         1.1.2       Charançon de la silique       1         1.1.3       Trichomalus perfectus       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1.1       Origine, taxonomic et morphologie       4         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.2       Cycle biologique et niché écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niché écologique       8         1.2.1.2.3       Distribution en Amérique du Nord       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       12         1.2.1.2.6.2       Lutte chimique	LISTE DES TABLEAUX
ABSTRACT       xix         CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1       Mise en contexte et problématique       1         1.1.1       Colza et canola       1         1.1.2       Charançon de la silique       1         1.1.3 <i>Trichomalus perfectus</i> 2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique       4         1.2.1.1       Congine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.4       Ravageurs       6         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écolgique       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.5       Survillance et dépistage       12         1.2.1.2.6	RÉSUMÉ xvii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION       1         1.1       Mise en contexte et problématique       1         1.1.1       Colza et canola       1         1.1.2       Charançon de la silique       1         1.1.3       Trichomalus perfectus       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Crycle biologique et morphologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       10         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       12         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1	ABSTRACT xix
1.1       Mise en contexte et problématique.       1         1.1.1       Colza et canola.       1         1.1.2       Charançon de la silique.       1         1.1.3       Trichomalus perfectus.       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche.       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique.       4         1.2.1.1       Concla.       4         1.2.1.1       Congine, taxonomie et morphologie       5         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.3       Distribution en Amérique du Nord       10         1.2.1.2.4       Méthodes de lutte       12         1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6.1	CHAPITRE 1 INTRODUCTION
1.1.1       Colza et canola       1         1.1.2       Charançon de la silique       1         1.1.3       Trichomalus perfectus       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique       4         1.2.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       10         1.2.1.2       Charançon de la silique       10         1.2.1.2       Charançon de la silique       12         1.2.1.2       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11	1.1 Mise en contexte et problématique1
1.1.2       Charançon de la silique       1         1.1.3       Trichomalus perfectus       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique       4         1.2.1       Canola       4         1.2.1       Canola       4         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la vorde       10         1.2.1.2       Distribution en Amérique du Nord       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       12         1.2.1.2.6.2       Lutte chimique       13         1.2.1.2.6.3       Lutte chimique       13         1.2.1.3.1       Trakonomie et morphologie       <	1.1.1 Colza et canola1
1.1.3       Trichomalus perfectus       2         1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique       4         1.2.1       Canola       4         1.2.1.1       Conjeine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.3       Distribution en Amérique du Nord       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       12         1.2.1.2.6.2       Lutte culturale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte chimique       12         1.2.1.3.1	1.1.2 Charançon de la silique1
1.1.4       Intérêts du projet de recherche       3         1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique       4         1.2.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6       Méthodes de lutte       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       13         1.2.1.2.6.2       Lutte culturale       13         1.2.1.3.1       Taxonomie et morphologie	1.1.3 <i>Trichomalus perfectus</i>
1.2       État des connaissances       4         1.2.1       Système biologique       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.6       Méthodes de lutte       12         1.2.1.2.6       Méthodes de lutte       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       13         1.2.1.2.6.2       Lutte culturale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte toilogique       17         1.2.1.3.1       Taxonomi	1.1.4   Intérêts du projet de recherche
1.2.1       Système biologique       4         1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.3       Distribution en Amérique du Nord       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       12         1.2.1.2.6.2       Lutte culturale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte toilogique       17         1.2.1.3.1       Taxonomie et morphologie       17         1.2.1.3.2       Cycle biologique et niche écologique       17         1.2.1.2.6.3       Lutte toilourale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte culturale       13         1.2.1.3.1       Taxonomie et morphologie       17         1.2.1.	1.2 État des connaissances
1.2.1.1       Canola       4         1.2.1.1.1       Origine, taxonomie et morphologie       4         1.2.1.1.2       Cycle biologique et phénologie       5         1.2.1.1.3       Propriétés et besoins physico-chimiques       6         1.2.1.1.4       Ravageurs       7         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Charançon de la silique       8         1.2.1.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.1       Taxonomie et morphologie       8         1.2.1.2.2       Cycle biologique et niche écologique       8         1.2.1.2.3       Distribution en Amérique du Nord       10         1.2.1.2.4       Dommages causés au canola       11         1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       12         1.2.1.2.6.2       Lutte chimique       13         1.2.1.2.6.3       Lutte dulturale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte biologique       17         1.2.1.3.1       Taxonomie et morphologie       17         1.2.1.3.2       Cycle biologique et niche écologique       17         1.2.1.3.3       Parasitisme non-cible et compétition       18 <td>1.2.1 Système biologique</td>	1.2.1 Système biologique
1.2.1.1.1Origine, taxonomie et morphologie41.2.1.1.2Cycle biologique et phénologie51.2.1.1.3Propriétés et besoins physico-chimiques61.2.1.1.4Ravageurs71.2.1.2Charançon de la silique81.2.1.2.1Taxonomie et morphologie81.2.1.2.2Cycle biologique et niche écologique81.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique et niche écologique141.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Méthodes de lutte biologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique20	1.2.1.1 Canola
1.2.1.1.2Cycle biologique et phénologie51.2.1.1.3Propriétés et besoins physico-chimiques61.2.1.1.4Ravageurs71.2.1.2Charançon de la silique81.2.1.2.1Taxonomie et morphologie81.2.1.2.2Cycle biologique et niche écologique81.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique et niche écologique171.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique20	1.2.1.1.1 Origine, taxonomie et morphologie
1.2.1.1.3Proprietes et besoins physico-chimiques61.2.1.1.4Ravageurs71.2.1.2Charançon de la silique81.2.1.2Charançon de la silique81.2.1.2.1Taxonomie et morphologie81.2.1.2.2Cycle biologique et niche écologique81.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique et niche écologique171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique20	1.2.1.1.2 Cycle biologique et phénologie
1.2.1.1.4Ravageurs1.2.1.2Charançon de la silique81.2.1.2.1Taxonomie et morphologie81.2.1.2.2Cycle biologique et niche écologique81.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique1412.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique	1.2.1.1.3 Proprietes et besoins physico-chimiques
1.2.1.2Charançon de la sinque	1.2.1.1.4 Kavageurs
1.2.1.2.1Taxonomic et nichi photogie81.2.1.2.2Cycle biologique et niche écologique81.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique141.2.1.3.4Trichomalus perfectus171.2.1.3.5Distribution au Canada191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique20	1.2.1.2 Charançon de la sinque
1.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.3Distribution en Amérique du Nord101.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique141.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.2.1 Taxonomic et morphologie
1.2.1.2.4Dommages causés au canola111.2.1.2.5Surveillance et dépistage121.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique141.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Méthodes de lutte biologique201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1 2 1 2 3 Distribution en Amérique du Nord
1.2.1.2.5       Surveillance et dépistage       12         1.2.1.2.6       Méthodes de lutte       12         1.2.1.2.6.1       Lutte chimique       12         1.2.1.2.6.2       Lutte culturale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte culturale       13         1.2.1.2.6.3       Lutte biologique       14         1.2.1.3       Trichomalus perfectus       17         1.2.1.3.1       Taxonomie et morphologie       17         1.2.1.3.2       Cycle biologique et niche écologique       17         1.2.1.3.3       Parasitisme non-cible et compétition       18         1.2.1.3.4       Influence d'insecticides       19         1.2.1.3.5       Distribution au Canada       20         1.2.2       Concepts biologiques et écologiques       20         1.2.2.1       Invasion biologique       20         1.2.2.2       Méthodes de lutte biologique       22	1.2.1.2.4 Dommages causés au canola
1.2.1.2.6Méthodes de lutte121.2.1.2.6.1Lutte chimique121.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique141.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.2.5 Surveillance et dépistage
1.2.1.2.6.1       Lutte chimique	1.2.1.2.6 Méthodes de lutte
1.2.1.2.6.2Lutte culturale131.2.1.2.6.3Lutte biologique141.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.2.6.1 Lutte chimique
1.2.1.2.6.3Lutte biologique141.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.2.6.2 Lutte culturale
1.2.1.3Trichomalus perfectus171.2.1.3.1Taxonomie et morphologie171.2.1.3.2Cycle biologique et niche écologique171.2.1.3.3Parasitisme non-cible et compétition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.2.6.3 Lutte biologique
1.2.1.3.1Taxonomie et morphologie	1.2.1.3 <i>Trichomalus perfectus</i>
1.2.1.3.2Cycle biologique et niche ecologique	1.2.1.3.1 Taxonomie et morphologie
1.2.1.3.3Parasitisme non-cible et competition181.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.3.2 Cycle biologique et niche ecologique
1.2.1.3.4Influence d'insecticides191.2.1.3.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.3.5 Parasiusme non-cible el competition
1.2.1.5.5Distribution au Canada201.2.2Concepts biologiques et écologiques201.2.2.1Invasion biologique201.2.2.2Méthodes de lutte biologique22	1.2.1.3.4 Influence a insecuences
1.2.2       Invasion biologique	1.2.2. Concepts biologiques et écologiques 20
1.2.2.2 Méthodes de lutte biologique	1.2.2.1 Invasion biologiques and coologiques 20
	1.2.2.2 Méthodes de lutte biologique

1.2.2.2.1 Lutte biologique conservative	22
1.2.2.2.2 Lutte biologique augmentative : inoculative	23
1.2.2.2.3 Lutte biologique augmentative : inondative	24
1.2.2.2.4 Lutte biologique classique	25
1.2.2.3 Effets du contexte spatial sur les insectes et la lutte biologique	25
1.2.2.3.1 Échelle paysagère	25
1.2.2.3.1.1 Composition du paysage	26
1.2.2.3.1.1.1 Éléments composants les paysages	27
1.2.2.3.1.1.2 Paysages complexes	27
1.2.2.3.1.1.3 Paysages simplifiés	30
1.2.2.3.1.2 Configuration du paysage	31
1.2.2.3.1.2.1 Aires et formes d'habitats et ratio périmètre/aire (densité de bordures)	32
1.2.2.3.1.2.2 Fragmentation et isolement d'habitats	33
1.2.2.3.1.2.3 Connectivité	34
1.2.2.3.2 Échelle locale : effet bordure	34
1.2.2.3.2.1 Définition, mécanismes et interaction	34
1.2.2.3.2.2 Effet bordure impliquant des forêts et autres habitats : généralités	35
1.2.2.3.2.3 Effet bordure impliquant des cultures	36
1.2.2.3.3 Effet du contexte spatial sur <i>C. obstrictus</i> et sa lutte biologique	37
1.2.2.4 Le froid et les insectes	40
1.2.2.4.1 Généralités	40
1.2.2.4.2 Acclimatation	40
1.2.2.4.3 Tolérance au gel	41
1.2.2.4.4 Evitement du gel, point de surfusion et température létale la plus basse	42
1.2.2.4.5 Point de surfusion en lien avec la masse corporelle, la taille et l'acclimatation	43
1.2.2.4.6 Hibernation et résistance au froid des parasitoïdes	44
1.2.2.4.7 Comparaison de la résistance au froid entre parasitoïdes et hôtes	45
1.2.2.4.8 Résistance au froid de <i>C. obstrictus</i> et <i>T. perfectus</i>	45
1.2.2.5 Méthodes de collecte d'ennemis naturels	46
1.2.2.5.1 Generalités sur la collecte dans les agroécosystèmes	46
1.2.2.5.2 Collecte d'ennemis naturels sur la vegetation et volants	46
1.2.2.5.3 Collecte de parasitoides hymenopteres	
1.2.2.5.4 Collecte de parasitoides hymenopteres dans le colza	48
1.2.2.6 Elevage d'ennemis naturels	
1.2.2.6.1 Generalites, gestion de la diete et autres dells	49
1.2.2.6.2 Elevage de parasitoides avec gestion de la diete et autres dens	50
1.2.2.7 Conservation au froid d'ennemis natureis	50
1.2.2.7.1 Generalites	50
1.2.2.7.2 Les effets de la temperature, de la durée et de la diete sur les ennemis natureis	51
1.2.2.7.5 La conservation au froid et l'impact de la durée sur les parasitoïdes	32
1.2.2.7.4 L'impact de l'humidite relative sur les parasitoides	33
1.2.2.8 Elevage et conservation au froid de <i>1. perfectus</i>	
1.3 Objectifs et hypothèses de recherche	53
<ul> <li>1.3.1 Objectif 1 : Évaluation du contexte paysager sur <i>C. obstrictus</i> et son parasitoïde <i>T. perfec</i></li> <li>1.3.2 Objectif 2 : Analyse de la résistance au froid de <i>C. obstrictus</i> et de son parasitoïde <i>T. perf</i></li> </ul>	etus54
1.3.3 Objectif 3 : Optimisation des méthodes de collecte et de conservation du parasitoïde <i>T. perfectus</i> pour son lâcher afin de contrôler les populations de <i>C. obstrictus</i>	57 58

## CHAPITRE 2 LANDSCAPE EFFECTS ON THE CABBAGE SEEDPOD WEEVIL, *CEUTORHYNCHUS OBSTRICTUS* (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE), AND ON ITS PARASITOID, *TRICHOMALUS PERFECTUS* (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE), IN CANOLA

	60
2.1 Introduction	62
2.2 Materials and Methods	64
2.2.1 Sampling methods: Sweep nets for the CSW and pod collection for <i>T. perfe</i>	<i>ectus</i> 64
2.2.2 Emergence boxes (CSW and parasitoids)	65
2.2.3 Landscape predictors measures	
2.2.4 Statistical analysis	67/
2.3 Results	68
2.3.1 Overall situation	
2.3.2 CSW abundance and infestation	
2.3.5 <i>Trichomatus perjectus</i> parasitism rate	/1
2.4 Discussion	73
2.4.1 Landscape effects on CSW infestation and abundance	74
2.4.2 Landscape effects on <i>I. perfectus</i> parasitism rate	/3
2.5 Conclusions	77
2.6 Supplementary materials	78
2.7 Author contributions	79
2.8 Funding	
2.9 Data availability statement	79
2.10 Asknowledgments	
2.11 Conflicts of interest	80
2.12 References	80
CHAPITRE 3 HOW DO OUTSIDE-HOSTS-OVERWINTERING PARASITOIDS.	AT THE ADULT
STAGE, COPE WITH COLD?	
3.1 Introduction	
3.2 Materials and Methods	86
3.2.1 Insect sampling and emergence hoxes	
3.2.2 Insect rearing	
3.2.3 SCP testing	
3.2.4 LLT testing	
3.2.5 Statistical analysis	
3.3 Results	90
3.3.1 SCP and sex of the HOST	90
3.3.2 SCP and acclimation periods	90
3.3.3 SCP and acclimation temperatures	
3.3.4 Correlation between SCP and weight	94
3.3.5 Survival rates comparison, LLT, and SCP	95
3.4 Discussion	96

3.5 Conclusions	100
3.6 Funding	100
3.7 Ethical committee statement	100
3.8 CRediT authorship contribution statement	101
3.9 Declaration of competing interest	101
3 10 Acknowledgments	101
3.11 Appendices	101
	102
3.12 Data availability	102
3.13 References	102
CHAPITRE 4 OPTIMIZING FIELD COLLECTION AND LABORATORY CONSERVATION OF	THE
SEEDPOD WEEVIL CEUTORHYNCHUS OBSTRICTUS	103
4.1 Introduction	105
4.2 Materials and Methods	108
4.2.1 Maximizing parasitoid collection: sampling methods	108
4.2.2 Maximizing parasitoid collection: simpling methods	109
4.2.2.1 Local scale	109
4.2.2.2 Landscape scale	110
4.2.3 Maximizing parasitoid conservation: laboratory conditions	111
4.3 Results	112
4.3.1 Maximizing parasitoid collection: sampling methods	112
4.3.2 Maximizing parasitoid collection: sites	113
4.3.2.1 Local scale: Cabbage seedpod weevil (CSW) abundance	113
4.3.2.2 Local scale: Trichomalus perfectus abundance	114
4.3.2.3 Local scale: Trichomalus perfectus sex ratio	115
4.3.2.4 Landscape scale: Trichomalus perfectus abundance	116
4.3.2.5 Landscape scale: Trichomalus perfectus sex ratio	118
4.3.2.6 Landscape scale: Redundancy analysis (RDA)	118
4.3.3 Maximizing parasitoid number conservation: laboratory conditions	119
4.4 Discussion	121
4.4.1 Maximizing parasitoid collection: sampling methods	122
4.4.2 Maximizing parasitoid collection: sites	122
4.4.2.1 Local scale	122
4.4.2.2 Landscape scale	123
4.4.3 Maximizing parasitoid number conservation: laboratory conditions	123
4.4.4 Further investigations	124
4.5 Conclusion	125
4.6 Author contributions	125
47 Acknowledgements	126
4.9 Conflict of interest statement	120
4.8 Conflict of interest statement	126
4.9 Data availability statement	126

4.10	Supporting information	127
4.11	References	132
CHA	APITRE 5 CONCLUSION	133
5.1	Grandes cultures, lutte biologique et canola	133
5.2	Agents de lutte biologique dans le canola, objectifs et synthèse des résultats de la thèse	133
5.3	État des lieux de T. perfectus et C. obstrictus au Québec (objectif 1 et annexe A)	134
5.4	Objectif 1 : Paramètres paysagers et T. perfectus	135
5.5	Objectif 2 : Résistance au froid chez T. perfectus et son hôte C. obstrictus	137
5.6	Objectif 2 : Piste potentielle concernant les sites d'hibernation	138
5.7	Objectif 3 : Méthodes de collecte et de conservation de <i>T. perfectus</i>	139
5.8	Lien entre les objectifs 1, 2 et 3 et implications possibles	144
5.9	Charançons non-cibles et T. perfectus	145
5.10	Climat et relation C. obstrictus-T. perfectus	145
5.11	Conditions agronomiques et T. perfectus	146
5.12	Quel type de lutte biologique à considérer dans l'est canadien versus dans les Prairies ?	147
5.13	Apport de la thèse et conclusion finale	148
ANN	JEXE A DISTRIBUTION AND PARASITISM RATE OF CABBAGE SEEDPOD WEEVIL	
PAR	ASITOIDS OVER ALMOST A DECADE IN QUEBEC (CANADA)	149
ANN OBS	NEXE B LANDSCAPE EFFECTS ON THE CABBAGE SEEDPOD WEEVIL, <i>CEUTORHYNCHU</i> TRICTUS, ON CANOLA IN QUEBEC (CANADA)	US 170
BIBI	LIOGRAPHIE	176

# **LISTE DES FIGURES**

Figure 1.1 : Représentation des huit stades de croissance du canola (modifié de Canola Encyclopedia, 2020).
Figure 1.2: Accouplement de <i>C. obstrictus</i> sur une fleur de canola. Marie D'Ottavio, 2019
Figure 1.3 : Trous d'émergence de C. obstrictus dans des siliques de canola. Marie D'Ottavio, 20199
Figure 1.4 : Profils d'une femelle et d'un mâle de <i>T. perfectus</i> . Marie D'Ottavio, 2019 17
Figure 1.5 : Schéma modifié de Sinclair <i>et al.</i> (2015) sur les types de résistance au froid d'insectes selon leur SCP et LLT50
Figure 1.6 : Schéma d'une boîte d'émergence. Marie D'Ottavio, 2019
Figure 1.7 : Organigramme du projet doctoral selon ses objectifs
Figure 2.1: Distribution of the 140 sampled canola fields in eight Quebec regions (from 47°25'44.4" N, 79°27'42.1" W to 48°24'14.5" N, 67°24'9.9" W), from 2015 to 2020
Figure 2.2: (a) Mean proportions (%) of landscape elements per landscape combining all years and regions. Undifferentiated crops (8.21%), mixed crops (1.65%) and other crops (1.86%) are included in other cultivated areas. Forests (14.76%), aquatic areas (1.23%), shrublands (1.48%) and bogs (0.82%) are included in semi-natural habitats; (b) mean proportions (%) of cereal crops per landscape combining all years and regions
Figure 2.3: Relation between CSW abundance (average number) and CSW infestation rate (mean in %).71
Figure 2.4: Landscape predictors: (a) % of cereals and (b) % of roads, with significant effects on CSW infestation rate from 2015 to 2020 in eight Quebec regions. Gray areas represent 95% confidence intervals (CI)
Figure 2.5: Relation between <i>T. perfectus</i> parasitism rate (mean in %) and CSW infestation rate (mean in %).
Figure 2.6: Landscape predictors: (a) Hedgerows length; (b) distance to water; (c) % of roads; (d) Shannon index (total); (e) mean perimeter/area ratio of crops; (f) % of hay/pastures; (g) % of soybean, with significant effects on <i>T. perfectus</i> parasitism rate from 2015 to 2020 in eight Quebec regions. Gray areas represent 95% confidence intervals (CI)
Figure 2.7:Relation between <i>T. perfectus</i> parasitism rate (mean in %) and CSW abundance (average number).
Figure 3.1: Rearing set-up for OHOP
Figure 3.2: A type T thermocouple in contact with an OHOP after measuring its SCP
Figure 3.3: Mean SCP comparison between three different acclimation periods (five, 15, and 25 days) at 5 °C for the HOST (orange) and the OHOP (blue). Mean SCP comparison between the HOST and the

- Figure 4.4: Relationship between the period (days) and the survival probability of *Trichomalus perfectus* in the laboratory regarding five conservation treatments: P = proteins in the diet, NP = no protein in the diet, two temperatures (5 and 10°C), and two relative humidity (RH) treatments (percentage ranges: 30- 50 and 70-90%). Solid curves represent conservation treatments without protein whereas colored dashed curves represent conservation treatments with proteins. Colored areas around each

# LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1: Synthèse d'effets d'éléments paysagers sur les insectes et la lutte biologique.       28
Tableau 1.2 : Synthèse des effets du contexte spatial sur C. obstrictus et sa lutte biologique
Table 2.1: Detailed information about landscape predictors measured. Numbers within brackets represent the number of landscape predictors measured and listed in the details column. Underlined predictors are those tested in the statistical analysis. Grey background is to highlight/differentiate more easily the two different kind of columns "Landscape Predictor" related to "Details". <sup>1</sup> <i>S</i> represents the upper limit of summation, <i>i</i> represents the index of summation, and <i>pi</i> represents the proportion of each landscape element (top formula) or the proportion of each crop (bottom formula)
Table 2.2: Summary of abundances, infestation and parasitism rates of pests and parasitoids from 2015 to 2020combining all regions. <sup>1</sup> Five canola fields in Capitale-Nationale region, with a high cabbage seedpod weevil (CSW) abundance, were spatially close. <sup>2</sup> Some sampling sometimes showed a high parasitism rate but almost no emergence holes (CSW and parasitoids)
Table 2.3: Final models representing the effects of landscape predictors on (i) CSW infestation rate (data were arcsine-square-root transformed) and on (ii) CSW abundance (data were log-transformed)78
Table 2.4: Final model representing effects of landscape predictors on <i>T. perfectus</i> parasitism rate79
Table 3.1: Mean SCP, minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean were measured for HOST females and males (n = 30)
Table 3.2: Minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean were measured at each acclimation periodat 5 °C for the HOST and the OHOP91
Table 3.3: Minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean were measured at each acclimation temperature for the HOST and the OHOP. The low group (LG, n = 14) and high group (HG, n = 15) for the HOST at 20 °C correspond to the bimodal distribution
Table 3.4: SCP mean, minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean measured for (i) HOST (n = 58)and (ii) OHOP (n = 22) used for LLT measures
Table 3.5: Comparison of the six dose-response models for OHOP. The numbers in parentheses indicate the number of parameters. The final selected model for OHOP is in bold
Table 3.6: Comparison of the six dose-response models for HOST. The numbers in parentheses indicate thenumber of parameters. The final selected model for HOST is in bold
Table 4.1: The linear mixed model (LMM) with the dependent variable cabbage seedpod weevil abundance (chi-squared transformed)
Table 4.2: Pairwise comparison of the adjacent environments using estimated marginal means and applying a Bonferroni correction, with the dependent variable cabbage seedpod weevil abundance
Table 4.3: The linear mixed model with the dependent variable <i>Trichomalus perfectus</i> sex ratio (log-transformed)

Table 4.4: The linear model with the dependent variable Trichomalus perfectus abundance (log-transformed)
Table 4.5: Cox model of <i>Trichomalus perfectus</i> survival according to different conservation treatments (two options for diet, temperature, and relative humidity)
Table 4.6: The generalized linear mixed model (GLMM) with a Poisson distribution with the dependent variable <i>Trichomalus perfectus</i> abundance
Table 4.7: The linear model (LM) with the dependent variable <i>Trichomalus perfectus</i> abundance (log-transformed)
Table 4.8: The linear model (LM) with the dependent variable Trichomalus perfectus sex ratio (log-transformed)
Table 4.9: Contribution of each environmental variable in the redundancy analysis (RDA)
Table 4.10: Partitioning of variance of the redundancy analysis (RDA), where environmental variables explained 35.9% of the total variance of biological variables
Table 4.11: Contribution of each redundancy analysis (RDA) axis, where the first two axes (RDA1 and RDA2) contribute the most to the RDA model
Table 4.12: Schoenfeld test of the Cox model, where the proportional hazard assumption is supported, as indicated by the non-significant Schoenfeld test results for each covariate and the overall Schoenfeld test
Table 4.13: Dunn test, with a Bonferroni correction, comparing <i>Trichomalus perfectus</i> final survival rates of the five treatments

# RÉSUMÉ

Le charançon de la silique, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera : Curculionidae), est un insecte ravageur paléarctique infestant les cultures de colza. Il a été accidentellement introduit au Canada en 1931 à Vancouver puis s'est ensuite répandu dans le reste de l'Amérique du Nord, causant des dégâts aux cultures de canola *Brassica napus* L. (Brassicales : Brassicaceae). En Europe, *C. obstrictus* est l'hôte de plusieurs parasitoïdes, parmi lesquels *Trichomalus perfectus* (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) est particulièrement dominant et efficace. En 2009, *T. perfectus* a été découvert parasitant *C. obstrictus* au Québec et en Ontario. Il est toutefois absent des Prairies canadiennes, où environ 99 % du canola est cultivé. Ce projet de doctorat est crucial pour valider l'objectif ultime d'un large projet pancanadien auquel il appartient, qui consiste en l'introduction de *T. perfectus* dans les Prairies pour contrôler les populations de *C. obstrictus*.

Aucune étude n'a évalué l'impact paysager uniquement sur *T. perfectus*, rien n'est connu sur sa résistance au froid et il n'existe pas d'élevage actuellement en raison de nombreux défis. Les objectifs de ce projet de doctorat sont donc triples : (i) évaluer les effets du paysage sur *C. obstrictus* et son parasitoïde *T. perfectus* ; (ii) analyser la résistance au froid de *T. perfectus* et la comparer à celle de *C. obstrictus*, et (iii) optimiser les méthodes de collecte de *T. perfectus* sur le terrain et de conservation en laboratoire, avant d'effectuer son lâcher dans le canola afin de contrôler *C. obstrictus*.

Les résultats de l'objectif 1 ont montré que le taux d'infestation et l'abondance de *C. obstrictus* sont plus élevés lorsqu'il y a davantage de routes et de cultures céréalières au sein du paysage, dans un rayon de 500 m. Le taux de parasitisme de *T. perfectus* est quant à lui plus faible lorsque la longueur de haies et la distance entre le champ de canola et une zone aquatique sont plus élevées dans le paysage. Le taux de parasitisme augmente cependant lorsque la diversité du paysage, le ratio périmètre/aire moyen des cultures, et les proportions de foin/pâturage et de soya sont plus élevés. Ces quatre conditions paysagères sont donc à recommander aux agronomes et producteurs afin de favoriser le contrôle de *C. obstrictus* par *T. perfectus* dans le canola.

Les résultats de l'objectif 2 ont montré que l'adulte *T. perfectus*, hibernant hors de son hôte *C. obstrictus*, est plus résistant au froid que celui-ci. En effet, le parasitoïde a un point de surfusion (supercooling point, SCP) plus bas ainsi qu'une température létale minimale (lower lethal temperature, LLT) plus basse que ceux de son hôte. De plus, une durée d'acclimatation plus longue abaisse significativement le SCP de *T. perfectus*, mais pas celui de *C. obstrictus*. Le SCP moyen de *C. obstrictus* ne descend pas en-dessous de -20°C, alors qu'il atteint en moyenne -23,20°C pour *T. perfectus* lorsque la température d'acclimatation est de 5°C et la durée d'acclimatation de 25 jours. Enfin, les deux espèces emploient la même stratégie de résistance au froid : l'évitement du gel. Le SCP de *T. perfectus* est effectivement très proche de sa LLT50, avec des valeurs -19,57°C et -19,20°C respectivement, de même que le SCP et la LLT50 de *C. obstrictus*, qui sont de -17,59°C et -16,80°C.

Les résultats de l'objectif 3 ont révélé que la collecte de siliques permet d'obtenir plus d'individus de *T. perfectus* que le filet fauchoir. Par ailleurs, d'un point de vue local, cette collecte peut être effectuée le long de toutes les bordures de canola, sans cibler un environnement adjacent particulier, et jusqu'à une distance de 5 m à partir des bordures. D'un point de vue paysager, un paysage plus diversifié, corrélé à la présence d'au moins huit éléments, permet de collecter davantage d'individus de *T. perfectus*. Ce résultat est en accord avec ce qui a été trouvé dans l'objectif 1. Les parasitoïdes femelles collectées précédemment dans les champs de canola ont un meilleur taux de survie lorsqu'elles sont nourries avec du miel dilué (sans

protéine) et conservées au laboratoire, pendant au moins trois mois, à 5°C et à une humidité relative (HR) entre 30 et 50 %.

En conclusion, d'une part, les paysages plus diversifiés, avec un ratio périmètre/aire moyen des cultures plus élevé, ainsi qu'avec des proportions plus importantes de champs de foin/pâturage et de soya favorisent le parasitoïde *T. perfectus*. D'autre part, les résultats sur sa résistance au froid démontrent qu'il survit mieux au froid que son hôte et donc qu'il pourra survivre à l'hiver des Prairies. Enfin, il faut utiliser la méthode de collecte des siliques en bordure des champs de canola pour obtenir le maximum d'individus de *T. perfectus*, puis les nourrir avec du miel dilué, les conserver à 5°C et à une HR entre 30 et 50 %, avant leurs lâchers dans le canola.

Mots clés : Trichomalus perfectus, Ceutorhynchus obstrictus, canola, lutte biologique, paysage, froid, collecte, conservation

## ABSTRACT

The cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae), is a Palaearctic pest that infests canola crops. It was accidentally introduced to Canada in 1931 in Vancouver and later spread across North America, causing damage to canola crops *Brassica napus* L. (Brassicales: Brassicaceae). In Europe, *C. obstrictus* hosts several parasitoids, among which *Trichomalus perfectus* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) is particularly dominant and effective. In 2009, *T. perfectus* was discovered parasitizing *C. obstrictus* in Quebec and Ontario. However, it is absent from the Canadian Prairies, where about 99% of canola is grown. This PhD project is crucial for validating the ultimate goal of a large-scale pancanadian project to introduce *T. perfectus* into the Prairies to control *C. obstrictus* populations.

No study has yet evaluated the landscape impact solely on *T. perfectus*, little is known about its cold hardiness, and there is currently no rearing program due to several challenges. The objectives of this PhD project are therefore threefold: (i) to assess the effects of landscape on *C. obstrictus* and its parasitoid *T. perfectus*; (ii) to analyze the cold hardiness of *T. perfectus* and compare it to that of *C. obstrictus*; and (iii) to optimize field collection methods and laboratory conservation of *T. perfectus*, before its release in canola fields to control *C. obstrictus*.

Results for objective 1 showed that infestation rates and the abundance of *C. obstrictus* were higher in landscapes with more roads and cereal crops within a 500 m radius. The parasitism rate of *T. perfectus*, on the other hand, was lower in landscapes with longer hedgerows and greater distances between canola fields and aquatic areas. However, parasitism rates increased when the landscape diversity, the average perimeter-to-area ratio of crops, and the proportions of hay/pasture and soybean were higher. These four landscape conditions should be recommended to agronomists and producers to favor *T. perfectus* control of *C. obstrictus* in canola fields.

Results for objective 2 revealed that the adult *T. perfectus*, which overwinters outside its host *C. obstrictus*, is more cold-hardy than the weevil. The parasitoid has a lower supercooling point (SCP) and a lower lower lethal temperature (LLT) than its host. Furthermore, a longer acclimation period significantly lowers the SCP of *T. perfectus*, but not that of *C. obstrictus*. The mean SCP of *C. obstrictus* does not drop below -20°C, while it reaches an average of -23.20°C for *T. perfectus* when acclimated at 5°C for 25 days. Both species employ the same cold hardiness strategy: freeze avoidance. The SCP of *T. perfectus* is very close to its LLT50, with values of -19.57°C and -19.20°C, respectively, and the SCP and LLT50 of *C. obstrictus* are - 17.59°C and -16.80°C.

Results for objective 3 showed that collecting pods yielded more *T. perfectus* individuals than using sweeping nets. Locally, pod collection can be done along all the canola field edges, without targeting a specific adjacent environment, up to a distance of 5 m from the field edges. From a landscape perspective, more diverse landscapes, with at least eight elements present, allow for a greater collection of *T. perfectus* individuals. This finding is consistent with the results of objective 1. Female parasitoids previously collected in canola fields had a better survival rate when fed diluted honey (without protein) and stored in the laboratory at 5°C with relative humidity (RH) between 30% and 50% for at least three months.

In conclusion, more diverse landscapes, with higher average perimeter-to-area ratios of crops and higher proportions of hay/pasture and soybean fields, promote *T. perfectus*. Additionally, the cold hardiness results show that *T. perfectus* survives better than its host in cold conditions and is therefore likely to survive the

Prairie winters. Finally, the pod collection method along canola field edges should be used to collect the maximum number of *T. perfectus* individuals, followed by feeding them diluted honey and storing them at  $5^{\circ}$ C and 30-50% RH, before their release in canola fields.

Keywords: *Trichomalus perfectus*, *Ceutorhynchus obstrictus*, canola, biological control, landscape, cold, collection, conservation

# CHAPITRE 1 INTRODUCTION

#### 1.1 Mise en contexte et problématique

#### 1.1.1 Colza et canola

Le canola, *Brassica napus* L. (Brassicales : Brassicaceae), est la contraction entre Canada et « ola » (signifiant « huile » en latin) (Canola Encyclopedia, 2024) et il s'agit d'une plante oléagineuse, tout comme le colza dont il est issu. En 1956, les qualités nutritionnelles de l'huile de colza ont été remises en cause. Dans les années 1960, deux chercheurs canadiens, B. R. Stefansson et R. K. Downey, développèrent donc des variétés de colza allégées en acide érucique produisant une huile alimentaire plus saine. En 1974, B. R. Stefansson mis au point la première variété à la fois pauvre en acide érucique (dans l'huile) et en glucosinolates (dans le tourteau) (Barthet, 2013 ; ACIA, 2017). Le canola est depuis plusieurs décennies une plante largement cultivée en Amérique du Nord (Rieger *et al.*, 2002).

A l'échelle mondiale, le colza est la deuxième plus grande culture d'oléagineux (derrière le soya). En 2023, sa production atteignit 88,76 millions de tonnes métriques (MTM), où l'Europe (20 MTM) est suivie par le Canada (18,80 MTM) (USDA, 2024). Au Canada, le canola est actuellement en tête des cultures d'oléagineux (8 906 000 ha ensemencés) et c'est la deuxième plus grande culture derrière le blé (10 831 700 ha ensemencés). Les provinces des Prairies sont les plus productives (17 844 515 tonnes métriques) (Statistique Canada, 2024). Au Québec, la superficie consacrée à la culture du canola est actuellement de 15 500 ha, avec une production de 35 894 tonnes métriques. Cependant, le rendement a déjà chuté dans les Prairies : - 14,32 % entre 2017 (2367 kg/ha) et 2024 (2028 kg/ha). C'est aussi le cas au Québec : - 6,32 % entre 2017 (2500 kg/ha) et 2024 (2342 kg/ha) (Statistique Canada, 2024). Cette baisse de rendement est largement liée à des ravageurs de cultures tels que la cécidomyie du choufleur, le méligèthe des crucifères (Tremblay et al., 2011; Boquel, 2021) et le charançon de la silique, ravageur abondant depuis ces dernières années (Brodeur et al., 2001 ; Mason et al., 2014 ; Gariepy et al., 2024).

### 1.1.2 Charançon de la silique

Le charançon de la silique, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham, 1802) (Coleoptera : Curculionidae), est indigène d'Europe Centrale et du Nord. Il est oligophage et ravageur de plantes Brassicacées (anciennement nommées Crucifères), dont particulièrement le canola et le colza (Dmoch, 1965 ; Buntin *et al.*, 1995 ; Dosdall *et al.*, 2001). Ce ravageur colonise les régions productrices

d'oléagineux en Europe (Scarisbrick et Daniels, 1986), de la Méditerranée à la Scandinavie, depuis le début du XIXème siècle (Baker, 1936 ; Bonnemaison, 1957 ; Dmoch, 1965). En Europe et en Amérique du Nord, il est devenu le plus important ravageur des cultures de colza et de canola (Kuhlmann *et al.*, 2002). C'est en 1931 que *C. obstrictus* fut accidentellement introduit en Amérique du Nord (Vancouver), probablement via le commerce international (importation de plantes et graines) (McLeod, 1962 ; Cárcamo *et al.*, 2001). Sa présence au Québec (dans le Sud) et en Ontario a été détectée au tout début des années 2000 (Brodeur *et al.*, 2001). Il est finalement devenu un ravageur important du canola dans les Prairies puis l'ensemble du Canada. En effet, les coûts annuels de l'industrie du canola au Canada sont d'environ 5 M \$ pour contrôler cet insecte, essentiellement en utilisant des insecticides (Haye *et al.*, 2013 ; Hussain *et al.*, 2023). Ainsi, trouver des solutions dans l'Est canadien particulièrement liées à la lutte biologique par des parasitoïdes permettrait d'étendre ces solutions jusque dans les Prairies. Des études en Europe ont démontré l'efficacité du parasitoïde *Trichomalus perfectus* dans la lutte contre le charançon de la silique (Haye *et al.*, 2010 ; Williams, 2010 ; Kovács *et al.*, 2013).

### 1.1.3 Trichomalus perfectus

Trichomalus perfectus (Walker, 1835) (Hymenoptera : Pteromalidae) est un parasitoïde oligophage de quelques espèces de charancons du genre *Ceutorhynchus*, notamment de *C. obstrictus*. Indigène d'Europe, il y a été étudié pendant au moins 15 ans pour évaluer son efficacité en tant qu'agent de lutte biologique (Mason et al., 2017). Ce parasitoïde est largement présent et dominant en Europe, dans les pays où les cultures de colza prédominent. Au Royaume-Uni et en Allemagne, T. perfectus représentait il y a plus de 25 ans respectivement 99 % (Murchie, 1996) et entre 84 % et 95 % (Ulber et Vidal, 1998) des parasitoïdes de C. obstrictus. Depuis ces dernières années, il représente presque 90 % des parasitoïdes de C. obstrictus Allemagne (Haye et al., 2015) et au Danemark (Langer V. et Jensen, 2024). Il est également efficace en Estonie, avec un taux de parasitisme de 61 % sur C. obstrictus (Kovács et al., 2013). D'après son efficacité, sa forte répartition et son abondance, T. perfectus serait possiblement efficace en tant qu'agent de lutte biologique au Canada (Kuhlmann et al., 2002). Il a déjà été introduit en petits effectifs en Colombie Britannique en 1949 pour tenter de contrôler les populations de C. obstrictus, mais il ne s'y est pas établi (McLeod, 1951). Sa présence a plus tard été découverte au Québec et en Ontario où il a probablement été introduit accidentellement (via le commerce international de produits agricoles) au début des années 2000 (Mason et al., 2011). C'est seulement en 2009 que le parasitisme de T. perfectus sur C. obstrictus a été rapporté au Québec et en Ontario (Labrie, 2011, données non publiées; Mason et al., 2011), mais ce parasitoïde est actuellement absent du reste de l'Amérique du Nord (Mason et al., 2011). Cependant, Haye et al. (2018), qui ont utilisé des analyses bioclimatiques en Europe en étudiant la distribution, l'abondance

et la phénologie du parasitoïde, ont montré qu'il s'agissait plutôt d'une espèce « nordique » et qu'il pourrait donc potentiellement s'établir dans les Prairies. Cela est aussi ce qui est suggéré par Gariepy *et al.* (2024).

## 1.1.4 Intérêts du projet de recherche

Ce projet de doctorat est inclus dans un plus vaste projet pancanadien dont l'objectif ultime serait d'introduire le parasitoïde *T. perfectus* dans les Prairies. Cette introduction permettrait d'y réduire les populations de *C. obstrictus* (Gillespie *et al.*, 2019). Toutefois, avant de pouvoir introduire *T. perfectus* dans les Prairies, il est nécessaire de confirmer le niveau de faisabilité de ses lâchers au Québec et en Ontario et d'étudier quelles conditions les favoriseraient. Ce projet de doctorat consiste globalement à évaluer les effets du contexte spatial (local et paysager) sur *T. perfectus*, analyser sa résistance au froid, collecter le maximum d'individus puis les conserver au mieux, en vue de leurs lâchers pour contrôler *C. obstrictus* dans le canola.

Le premier objectif de ce doctorat est d'évaluer l'effet de variables paysagères sur le taux de parasitisme de *T. perfectus* au Québec à partir d'échantillonnages dans des champs de canola. Comprendre les effets de ces variables sur son taux de parasitisme permettra de choisir des paysages optimisant l'activité de *T. perfectus*. Cela permettra également de préconiser certains types d'aménagements au sein d'agroécosystèmes, notamment en amont de ses lâchers dans l'Est canadien et de sa potentielle introduction dans les Prairies. Actuellement, il est admis que sa distribution spatiale est fortement corrélée à celle du charançon de la silique au sein des cultures de colza en Europe (Williams et Ferguson, 2010). Seules trois études en Europe ont cependant étudié l'effet de variables paysagères sur *C. obstrictus*, le taux de parasitisme global sur ce ravageur et l'abondance globale de ses parasitoïdes, mais pas sur *T. perfectus* particulièrement (Kovács *et al.*, 2019 ; Langer V. et Jensen, 2024 ; Sulg *et al.*, 2024). Nous ne savons rien au Canada sur les variables paysagères influençant *T. perfectus* et son taux de parasitisme, ni sur celles influençant *C. obstrictus* et son taux d'infestation.

Le deuxième objectif de ce doctorat consiste à analyser en laboratoire la résistance au froid de *T. perfectus*, hibernant hors de son hôte *C. obstrictus* (Alford G. V. *et al.*, 1995 ; Williams, 2010), et à la comparer à celle de son hôte. En raison des hivers longs et rigoureux dans les Prairies, parfois plus que dans l'Est canadien (Climate Data, 2024 ; Environnement et ressources naturelles, 2024), il est essentiel de déterminer leur température létale minimale ainsi que l'impact de températures et durées d'acclimatation sur leur capacité de survie, au travers de mesures des points de surfusion. De plus, comparer le point de surfusion et la température létale minimale de *C. obstrictus*, présent dans les Prairies, à ceux de *T. perfectus* permettrait de déterminer si celui-ci est aussi ou plus résistant au froid et donc capable de survivre à l'hiver des Prairies. Les mesures de points de surfusion et températures létales minimales permettront de cibler la

stratégie de *C. obstrictus* et *T. perfectus* face au froid, et de déterminer s'ils pourraient hiberner dans des paysages et habitats (Est canadien et Prairies), exposés à des températures plus froides. Nous en savons peu sur l'hibernation de ces deux espèces et nous ne savons rien de la résistance au froid de *T. perfectus*, Toutefois, plusieurs individus survivent aux hivers de l'Est canadien depuis quelques années.

Le troisième objectif de ce doctorat vise à optimiser les méthodes de collecte et de conservation en laboratoire de *T. perfectus*, afin d'effectuer ses lâchers dans le canola pour contrôler *C. obstrictus*. A ce jour, les tentatives d'élevage fonctionnel de *T. perfectus* n'ont pas abouti. En effet, cet élevage implique des défis considérables tels que le maintien constant en vie d'un système tritrophique (canola – charançons – parasitoïdes), une diète adaptée à *T. perfectus* lorsqu'il ne se nourrit pas de *C. obstrictus* dans son cycle biologique, des conditions d'accouplement idéales maximisant la descendance de parasitoïdes femelles. Ainsi, une alternative serait pour la première étape de trouver la meilleure méthode d'échantillonnage de *T. perfectus* et les meilleures zones d'échantillonnage dans un contexte local et paysager. La deuxième étape serait de trouver les conditions de conservation maintenant le mieux en vie les parasitoïdes échantillonnés sur le terrain afin qu'il y en ait suffisamment à lâcher dans le canola au printemps.

Les trois objectifs de ce doctorat combinent l'exploration de notions fondamentales et appliquées, indispensables en vue de confirmer la faisabilité de lâchers de *T. perfectus* dans le canola et la pertinence de son introduction potentielle dans les Prairies.

- 1.2 État des connaissances
- 1.2.1 Système biologique
- 1.2.1.1 Canola

#### 1.2.1.1.1 Origine, taxonomie et morphologie

Les plantes du genre *Brassica* font partie des plus anciennes cultivées. Des traces écrites remonteraient à environ 1 500 ans avant Jésus-Christ (Prakash, 1980). C'est *a priori B. rapa*, historiquement, qui a la plus large répartition. Elle était présente du Nord de l'Europe jusqu'à la Chine et la Corée il y a environ 2 000 ans (Hedge, 1976). *Brassica napus* s'est développée en région méditerranéenne et y a été cultivée. Sa production a sans doute débuté en Europe au Moyen Âge, où l'huile était utilisée pour les lampes à huile (Raymer, 2002). Les quatre espèces du genre *Brassica* les plus cultivées sont *B. napus*, *B. rapa*, *B. juncea* et *B. oleracea*. *Brassica napus* (génome : 2n = 38, AACC) et *B. juncea* (génome : 2n = 36, AABB) sont respectivement nées de croisements entre *B. oleracea* (génome : 2n = 18, CC) et *B. rapa* (génome : 2n = 20, AA), puis entre *B. nigra* (génome : 2n = 16, BB) et *B. rapa* (Labana et Gupta, 1993).

*Brassica napus* a été rapportée au Canada (Nouveau-Brunswick) en 1874 (Mulligan, 2002). Depuis plusieurs années, il existe trois variétés de canola de printemps canadien : le type argentin (*B. napus*), le type polonais (*B. rapa*) et le type moutarde (*B. juncea*). Au Québec est en Ontario, le type argentin est le mieux adapté (climat frais ou chaud) et donc le plus cultivé. *Brassica rapa* est largement produite dans l'ensemble du Canada, tandis que *B. juncea* y est peu cultivée (Sovero, 1993). Quant aux variétés de canola d'automne, elles résistent mal au gel (Holmes, 1980). Plusieurs cultivars (variétés sélectionnées et développées, ou issues de croisements entre variétés d'une même espèce) sont cultivés dans l'Ouest canadien et les hybrides (chacun résultant du croisement entre deux espèces du genre *Brassica*) de canola regroupent 70 % de superficies ensemencées en canola. Au Québec, ces hybrides regroupent plus de 95 % de superficies ensemencées (Zoghlami *et al.*, 2013).

Le canola possède des fleurs jaunes en grappes, chacune constituée de quatre sépales, et la corolle se compose de quatre pétales jaunes disposés en croix. Les racines sont pivotantes permettant de faire des réserves glucidiques. La tige possède des ramifications qui prennent naissance à l'aisselle des feuilles supérieures et qui se terminent par une inflorescence. La tige de *B. napus* peut mesurer de 75 à 175 cm et celle de *B. rapa* de 50 à 125 cm. Les feuilles sont alternes, sessiles, lancéolées, avec un limbe découpé, de couleur vert foncé à bleuâtre foncé, glabres et peuvent porter quelques poils épars. Les siliques sont les fruits déhiscents, remplis de 15 à 40 graines (Canola Encyclopedia, 2024).

### 1.2.1.1.2 Cycle biologique et phénologie

Le canola a un meilleur rendement lorsqu'il est cultivé dans des zones où généralement la température et le taux d'humidité ne sont pas extrêmes. En moyenne, *B. napus* a besoin de 105 jours de culture, alors que *B. rapa* nécessite 88 jours de culture (ACIA, 2017). La croissance du canola s'effectue en huit stades principaux (Figure 1.1), mais le code BBCH distingue neuf stades (Canola Encyclopedia, 2024).



Figure 1.1 : Représentation des huit stades de croissance du canola (modifié de Canola Encyclopedia, 2020).

#### 1.2.1.1.3 Propriétés et besoins physico-chimiques

La plupart des cultivars sont résistants aux herbicides tels que le glyphosate (Roundup Ready, organisme génétiquement modifié (OGM)), le glufosinate (Liberty Link, OGM) et l'imazéthapir (Clearfield, obtenu par mutation). Le canola biologique exclut toutefois tous les cultivars génétiquement modifiés et les semences traitées (enrobage des graines par des pesticides pour lutter contre les ravageurs et maladies). La fertilisation au Canada est généralement effectuée au printemps (même pour le canola d'automne), où les besoins sont comblés par l'apport d'engrais minéraux ou l'épandage de fumier organique (au stade quatre à cinq feuilles). L'apport doit idéalement fournir 40 % des besoins en azote (N) et 100 % des besoins en phosphore (P) et potasse. Il est recommandé d'appliquer entre 80 et 120 kg N/ha et le faire de manière fractionnée peut augmenter le rendement. Le canola a également besoin de soufre (S) et bore (B). Le S permet la synthèse de protéines. Dans l'Ouest canadien, un ratio N:S de 5:1 est souvent considéré. L'ajout de B (1 à 2 kg/ha) favorise le rendement, diminue l'effet d'échaudage (stress thermique lié à la chaleur et/ou à la sécheresse) et élimine des symptômes de carence. Le canola de printemps requiert un travail du sol automnal, suivi d'un travail du sol minimal au printemps suivant. La fertilisation du canola d'automne doit être fractionnée pour garantir la survie hivernale. Un sol de type loam limono-argileux, bien drainé, humide en profondeur et avec un pH optimum relativement neutre (entre 6 et 7) est l'idéal pour le rendement du canola. Lors du semis, ce sol doit avoir une température minimale de 5°C afin de favoriser la germination,

à une température idéale de l'air de 10°C (Zoghlami *et al.*, 2013). La température optimale de croissance est légèrement inférieure à 20°C (ACIA, 2017). Il est recommandé de semer de 5 à 7 kg/ha de graines pour obtenir une population de 80 à 100 plants/m<sup>2</sup>. Une population trop faible engendrerait de gros plants à maturité potentiellement retardée. Une population trop élevée favoriserait le développement de la maladie sclérotiniose (Zoghlami *et al.*, 2013). Il faut effectuer une rotation du canola de quatre ans au minimum, en incluant des espèces qui ne sont pas hôtes de mêmes maladies, tel que le blé. Cette rotation permet aussi d'éviter l'accumulation de mauvaises herbes, de pathogènes et d'insectes ravageurs (ACIA, 2017).

#### 1.2.1.1.4 Ravageurs

Le canola est l'hôte de plusieurs insectes ravageurs au Canada. Les thrips (Thysanoptera : Thripidae) entraînent la déformation des siliques lorsqu'ils s'en nourrissent (Canola Encyclopedia, 2024). La mouche des racines, Delia radicum (Diptera : Anthomyiidae), se loge dans les racines des plants à divers stades de croissance. Ces plants peuvent devenir vert pâle, rabougris et flétris. Les adultes de la punaise terne, Lygus lineolaris (Hemiptera : Miridae), percent les tissus avec leur rostre et sucent les sucs à la base des bourgeons et des fleurs, blanchissant en moins de 24h et tombant peu de temps après. Des lésions, sous forme de cloques brunes, apparaissent sur les tiges et siliques. De plus, les femelles pondent dans les tiges et les feuilles et la nymphe s'en nourrit. Les larves d'altises du navet et des crucifères, Phyllotreta cruciferae et P. striolata (Coleoptera : Chrysomelidae), se développent sur les racines puis les adultes s'alimentent sur les cotylédons en laissant des trous. La fausse-teigne des crucifères, Plutella xylostella (Lepidoptera : Plutellidae), est transportée par les vents début mai. Les œufs sont pondus vers la mi-mai et 21 jours plus tard, les larves se nourrissent surtout de feuilles, mais également de boutons floraux et siliques. Les trous qu'elles font sont irréguliers, la face inférieure de la feuille est lacérée et présente de petites galeries blanches. Ces larves retardent la maturité des plants et le développement de la culture est inégal. Le méligèthe des crucifères, Brassicogethes viridescens (Coleoptera : Nitidulidae), pond à l'intérieur des boutons floraux, les larves se nourrissent principalement de pollen et les adultes de pollen et nectar. La forme et la taille des inflorescences et siliques sont alors irrégulières (Tremblay et al., 2011). La cécidomyie du chou-fleur, Contarinia nasturtii (Diptera : Cecidomyiidae), est présente dans les champs de canola du Québec depuis 2009 et cause des pertes de rendement depuis 2013. Une femelle peut pondre une grappe de 2 à 50 œufs en une fois sur la surface d'un plant (sur les bourgeons, jeunes feuilles ou boutons floraux) et dans les méristèmes apicaux. Les larves émergent trois jours après la ponte puis se nourrissent des tissus végétaux (Lefebvre et Gagnon, 2017). Il y a finalement le charançon de la silique qui peut causer des dommages importants (parfois plus de 25 % de siliques endommagées, qui est le seuil de dommages) dans le canola (Canola Encyclopedia, 2024).

### 1.2.1.2 Charançon de la silique

#### 1.2.1.2.1 Taxonomie et morphologie

Pendant presque deux siècles, le charançon de la silique avait pour nom scientifique Ceutorhynchus assimilis (Paykull, 1792) (Pope, 1977), mais invalide selon le Code International de Nomenclature Zoologique. En raison d'une confusion taxonomique, Colonnelli (1993) a ensuite montré que Ceutorhynchus pleurostigma (Marsham, 1802) était en réalité C. assimilis, Il remplaça alors le nom d'espèce C. assimilis par C. obstrictus, dès lors devenu le véritable nom scientifique. En Europe, C. obstrictus est communément appelé le charançon du navet ou des graines. L'adulte mesure de 3 à 4 mm, est de couleur gris mat-noir, a un long rostre, étroit et courbé vers le bas lui permettant de percer et d'aspirer la sève au niveau des boutons floraux. Ses élytres sont également noirs (Hoffmann A., 1951 ; Tremblay et al., 2011). Sa couleur, son funicule à sept segments, ses fémurs postérieurs non dentés et ses simples griffes tarsales facilitent la distinction de cette espèce. Le mâle a une dépression concave bien plus large sur le dernier segment abdominal ventral comparé à la femelle qui a une dépression peu profonde et parfois ressemblant à une « fente ». Le mâle a par ailleurs une projection en forme d'épine au sommet du tibia moyen postérieur dont la femelle est démunie (Hussain et al., 2023). L'œuf est très petit, ovale et blanc opaque. La larve de couleur blanche mesure entre 3 et 5 mm, forme un « C », est dépourvue d'yeux et de pattes et a des mandibules plus longues que larges. La pupe mesure 2 mm de long et passe d'une couleur blanche à jaune. (Hoffmann A., 1951; Tremblay et al., 2011).

#### 1.2.1.2.2 Cycle biologique et niche écologique

Il s'agit d'une espèce univoltine (une génération par an) et son développement complet (de l'œuf à l'adulte) s'effectue entre un et deux mois selon la température en Europe et au Canada (Bonnemaison, 1957 ; Dosdall et Moisey, 2004). Les adultes, capables de se déplacer très efficacement en vol, se dispersent sur plusieurs kilomètres d'avril à juin, à condition que la température minimale soit de 15°C (Dmoch, 1965 ; Williams, 2010), et peuvent ainsi parcourir plusieurs kilomètres en une année (Tansey *et al.*, 2010a). Au Canada, les adultes immatures sexuellement émergent de leur hibernation (souvent à partir de la litière) de courant mai à la mi-juin (Ulmer et Dosdall, 2006), recherchent des bourgeons et feuilles de crucifères (mauvaises herbes telles que la bourse-àpasteur *Capsella bursa-pastoris* L. (Medik), le tabouret des champs



Figure 1.2: Accouplement de *C. obstrictus* sur une fleur de canola. Marie D'Ottavio, 2019.

*Thlaspi arvense* L., la moutarde sauvage *Sinapis arvensis* L.), puis migrent dans les cultures de canola en commençant par les bordures en début de floraison, où ils se nourrissent pendant plusieurs semaines (Dosdall et Moisey, 2004). Les adultes localisent les cultures grâce à des indices visuels et olfactifs (Tansey

*et al.*, 2010b) et la qualité de la nourriture influence beaucoup leur capacité de reproduction (Haye *et al.*, 2010). L'accouplement a lieu sur le canola en fleurs (Figure 1.2) et les femelles se nourrissent de bourgeons, fleurs et siliques durant deux à trois semaines. Cela leur permet de développer leurs ovules, à une température idéale entre 15 et 20°C, avant de pondre leurs œufs dans les siliques (Ni *et al.*, 1990). Blake *et al.* (2010) ont montré qu'il existerait une interaction azote (N)-soufre (S) : la femelle préfère se nourrir et pondre dans le canola ayant un taux élevé en S, lié à une augmentation en composés glucosinolates (Zhao F. *et al.*, 1994), mais faible en N. La larve se développe moins vite si le taux en N est élevé



Figure 1.3 : Trous d'émergence de *C. obstrictus* dans des siliques de canola. Marie D'Ottavio, 2019.

(Blake et al., 2011). Lorsque la plupart des plantes sont encore en fleurs, la femelle crée un trou avec ses pièces buccales dans une silique et y pond un unique œuf (Dosdall et Moisey, 2004). Au cours de sa vie, elle peut pondre un peu plus de 300 œufs (Haye et al., 2010), mais en considérant l'impact de son âge, Gillespie et al. (2019) ont estimé qu'elle pondrait environ 256 œufs. A l'aide de son ovipositeur elle brosse ensuite la surface de la silique, relâchant une phéromone qui empêche une prochaine ponte (Kozlowski et al., 1983; Dosdall et Cárcamo, 2011). Toutefois, lorsque les champs sont très infestés, il arrive que certaines siliques renferment deux à trois œufs (Kozlowski et al., 1983; Cárcamo et al., 2001). Bonnemaison (1957) a associé le succès d'oviposition à la longueur de la silique : la plupart des œufs sont pondus si la longueur de la silique est située entre 40 et 60 mm (Dosdall et Moisey, 2004) ou si son diamètre est supérieur à 2 mm (Dmoch, 1965). La larve émergeant de l'œuf passe par trois stades, entre deux à quatre semaines selon la température, pendant lesquels elle se nourrit de trois à six graines (entre juillet et septembre). Dans les Prairies, le développement du premier stade larvaire est plus important lorsque les graines dans les siliques les plus basses grossissent. Une fois arrivées à leur taille maximale, le développement du second stade larvaire s'enclenche. Enfin, lorsque les siliques les plus basses sont vertes, le troisième stade larvaire domine. A terme, la larve crée un trou dans la paroi de la silique (Figure 1.3), se laisse tomber au sol et termine sa nymphose dans un cocon dans le sol, à une profondeur d'environ 2 cm. Selon la température et entre 9 et 30 jours après la nymphose, l'adulte émerge (Bonnemaison, 1957; Dmoch, 1965; Dosdall et McFarlane, 2004). Cette émergence s'effectue vers la mi-août où les adultes se nourrissent des siliques à maturation tardive et des fleurs des pousses secondaires (Dosdall et al., 2001). En se nourrissant, ils font également des réserves de graisses avant d'hiberner en début d'automne (Doucette, 1947). Leur diapause obligatoire est d'au moins 16 semaines à 4°C (Ni et al., 1990) et ils dépendent d'habitats semi-naturels (tels que des forêts

et des haies) pour leur hibernation (Alford D. V. *et al.*, 2003). En Europe, ils hibernent sous la litière de zones boisées et en bordures de champs (Dmoch, 1965). D'après Ulmer et Dosdall (2006), ils hiberneraient dans les premiers 5 cm du sol sous la litière, aux niveaux de bordures de champs ou d'abris d'arbres en Alberta. D'ailleurs, les adultes émergent surtout de sites abrités (arbres et arbustes). Dans le Sud du Canada (particulièrement dans les Prairies), ils hiberneraient dans des micro-habitats (litière arboricole), où les températures sont rarement létales (Cárcamo *et al.*, 2009).

#### 1.2.1.2.3 Distribution en Amérique du Nord

Ceutorhynchus obstrictus a été introduit accidentellement en 1931 à Vancouver (McLeod, 1962; Cárcamo et al., 2001), s'est ensuite répandu dans les cultures de radis et de moutarde (Brassica campestris L.) en 1935, dans l'État de Washington (Baker, 1936), puis dans les cultures de canola (McCaffrey et al., 1986). Il s'est bien installé dans l'Oregon en 1936 (Crowell, 1952) puis s'est très vite répandu à travers le Nord-Ouest des USA et de la Colombie Britannique (Carlson et al., 1951), et à travers le Nord-Ouest du Pacifique en 1946 (Crowell, 1952). Au début des années 1990, il a été retrouvé en Okanagan et dans les Vallées de Creston (Colombie Britannique) (Cárcamo et al., 2001), en Californie et dans le Sud-Est des États-Unis (Brodeur et al., 2001), en Géorgie (Buntin, 1990; Buntin et Raymer, 1994) et au Tennessee (Boyd et Lentz, 1994). Il a été observé au Sud de l'Alberta (Lethbridge) en 1995 (Butts et Byers, 1996), de nouveau en Colombie Britannique en 1997 et au Sud-Ouest de la Saskatchewan en 2000 pour y devenir un ravageur du canola (Brodeur et al., 2001). En 2000, des centaines de milliers d'hectares à travers l'Alberta présentaient des densités au niveau ou au-delà du seuil économique d'application d'insecticides (Dosdall et al., 2001). De 1997 à 2000, il s'est répandu en moyenne de 55 km/an vers le Nord et l'Est canadien. En Ontario il a été trouvé sur le canola et la moutarde sauvage en 2001 puis 2002, dans respectivement 28 et 38 % des sites échantillonnés. Au Nord de Guelph les populations sont les plus abondantes, mais elles sont rares de l'Est de Pickering à la frontière Ontario - Québec. En 2000, au Québec, la présence de C. obstrictus fut détectée pour la première fois dans divers champs de canola en fleurs fin juin dans les régions de la Chaudière-Appalaches et du Centre-du-Québec (Brodeur et al., 2001). Il a aussi été trouvé sur de la moutarde sauvage et du radis sauvage (Raphanus raphanistrum L.) en 2001 et 2002, dans respectivement 66 et 78 % des sites échantillonnés. D'après Mason et al. (2003), C. obstrictus est très bien installé au Québec et en Ontario, mais davantage de champs de canola sont infestés au Québec (72 %) comparés à l'Ontario (44 %). A la fin des années 2010, il s'est davantage répandu au Manitoba. Finalement, sa large répartition au Canada et son abondance pouvant dépasser 90 individus pour 25 coups de filet fauchoir dans les Prairies fait de lui un ravageur majeur du canola (Hussain et al., 2023). La population d'Alberta pourrait être originaire de migrants en provenance de la Colombie Britannique ou du Montana. Les populations du Québec et d'Ontario seraient quant à elles originaires de l'Est des États-Unis (Laffin et al., 2005). *Ceutorhynchus obstrictus* a dû s'installer d'abord en Ontario, puis au Sud du Québec (Mason *et al.*, 2003). Toutes les populations sont génétiquement similaires en Amérique du Nord, excepté au Québec. La composition génétique des populations dans cette province serait en fait due à deux introductions : la plus ancienne détectée en Colombie Britannique similaire aux populations d'Angleterre et de Finlande, et la seconde similaire aux populations de Suède et de Russie (Laffin *et al.*, 2005). Dosdall *et al.* (2009) ont révélé l'importante élasticité de l'aire de répartition de *C. obstrictus* au cours des années. Des modèles bioclimatiques, engendrerait un élargissement considérable de son aire de répartition. Il pourrait même être présent dans des régions exemptes de production agricole (Olfert et Weiss, 2006). D'autant plus qu'une température plus élevée augmente la dispersion et la hauteur de vol de *C. obstrictus*. Il pourrait donc se retrouver plus au nord des Prairies, où le canola est aussi cultivé (Merkosky *et al.*, 2024).

#### 1.2.1.2.4 Dommages causés au canola

En Europe et dans le Nord-Ouest des USA, *C. obstrictus* infeste surtout le colza/canola d'automne, mais l'étude de Dosdall et Moisey (2004) a montré que dans les Prairies il se développe efficacement dans le canola de printemps. Les larves et adultes de *C. obstrictus* causent divers dommages dans le colza/canola, diminuant le rendement et donc engendrant des pertes économiques (Coutin *et al.*, 1974) lorsqu'il y a plus de 25 % de siliques endommagées (Buntin, 1999 ; Cárcamo *et al.*, 2017). Ce sont les larves qui en se nourrissant des graines causent le plus de dommages : entre 5 et 35 % de perte de rendement en Amérique du Nord, dépendamment de la densité de larves, de la localisation et des dates de semis (McCaffrey *et al.*, 1986 ; Buntin, 1999 ; Cárcamo *et al.*, 2001 ; Cárcamo et Brandt, 2017 ; Cárcamo *et al.*, 2019). Le poids des graines peut ainsi être réduit de 16 % (Buntin, 1999). Un adulte réduit la teneur en huile, le poids des graines et leur germination (Buntin *et al.*, 1995). En étant sur un plant de colza en Europe il peut entraîner une perte de rendement d'environ 4 % (Williams, 2010). De plus, en se nourrissant avant la ponte, les femelles ont un impact négatif sur le nombre de siliques par plant (Dosdall *et al.*, 2001). Les dégâts peuvent être amplifiés par l'éclatement prématuré des siliques infestées. Cependant, les plants de canola tolèrent mieux l'infestation du charançon de la silique lorsque leur densité est de seulement 13 plants/m<sup>2</sup> car ils développent plus de branches et de siliques que lorsque leur densité est plus élevée (Cárcamo, données non publiées).

Au Québec, la baisse de rendement peut également résulter d'une combinaison d'impacts de *C. obstrictus* et d'autres insectes ravageurs du canola, tels que la cécidomyie du chou-fleur et le méligèthe des crucifères, pendant la floraison. De plus, selon certaines conditions d'humidité, des agents pathogènes fongiques peuvent affecter la culture à cause des trous creusés par *C. obstrictus* dans les parois des siliques (Dosdall *et al.*, 2001 ; Tremblay *et al.*, 2011 ; Boquel, 2021).

### 1.2.1.2.5 Surveillance et dépistage

De préférence, la surveillance doit être effectuée dès l'apparition des premiers boutons floraux et se poursuivre jusqu'à la fin de la floraison. Le filet fauchoir est utilisé pour le dépistage de *C. obstrictus*, lorsque la floraison des plants de canola atteint entre 10 et 20 %, en effectuant 50 coups de filet fauchoir dans cinq stations aléatoires (10 coups par station) du champ de canola. A chaque station, les adultes retrouvés dans le filet fauchoir sont comptés, puis la moyenne est calculée. Dès que les siliques sont matures, ou rapidement après l'andainage (coupe des plants et rassemblement en rangées pour les laisser sécher avant la récolte), elles sont inspectées afin d'anticiper des pertes économiques potentielles. Ainsi, 200 siliques sont collectées sur l'ensemble de la longueur et de la largeur du champ de canola, puis inspectées pour déterminer combien présentent des trous d'émergence. La valeur obtenue est divisée par deux afin de calculer le pourcentage de siliques endommagées (Tremblay *et al.*, 2011 ; Boquel, 2021).

#### 1.2.1.2.6 Méthodes de lutte

Les luttes culturale, mécanique (comme le désherbage) et biologique sont de plus en plus étudiées, mais la lutte chimique reste malheureusement majoritairement utilisée pour contrôler le charançon de la silique (Dosdall et Mason, 2010 ; Hussain *et al.*, 2023).

#### 1.2.1.2.6.1 Lutte chimique

L'intervention chimique dans le canola s'effectue si l'on dénombre de 25 à 40 C. obstrictus pour 10 coups de filet fauchoir lorsque la floraison se situe entre 10 et 20 % (Dosdall et al., 2006a ; Cárcamo et al., 2019; Canola Encyclopedia, 2024). L'utilisation d'une large gamme d'insecticides foliaires pyréthroïdes est la méthode chimique la plus efficace pour réduire les dommages engendrés par C. obstrictus en Europe (Williams, 2010) et au Canada (Cárcamo et al., 2005). Des cas de résistance de ce ravageur aux pyréthroïdes ont toutefois été rapportés en Allemagne et en Pologne (Heimbach et Muller, 2013 ; Brandes et Heimbach, 2018 ; Zamojska et al., 2018). Il est recommandé d'effectuer la pulvérisation foliaire de ces insecticides lorsque 70 % des plants de canola possèdent un minimum de 3 à 10 fleurs ouvertes afin de limiter l'impact sur les espèces non-cibles tels que les parasitoïdes et les pollinisateurs (Dosdall et al., 2001 ; Canola Encyclopedia, 2024). Autrement dit, il vaut mieux pulvériser du début au milieu de la floraison durant le pic d'infestation de C. obstrictus (Williams, 2010). Au Canada, les insecticides foliaires généralement pulvérisés pour le contrôle de C. obstrictus sont des pyréthroïdes : Decis (ingrédient actif: Deltaméthrine), Matador (ingrédient actif: Lambda-cyhalothrine), Silencer et Voliam Xpress (ingrédients actifs : Chlorantraniliprole et Lambda-cyhalothrine) (Canola Encyclopedia, 2024 ; SAgE pesticides, 2024; Merkosky et al., 2024). Environ 404 686 ha sont pulvérisés d'insecticides chaque année en Alberta et en Saskatchewan afin de limiter les pertes de rendement du canola (Dosdall et al., 2001). Si la pulvérisation d'insecticides est faite au début de la migration d'insectes, il y aura généralement moins d'effets sur les parasitoïdes migrant plus tardivement. En effet, dans le temps, l'efficacité des intrants chimiques appliqués décroît (Dent, 2000). Aussi, éviter de pulvériser après la floraison, lorsque les parasitoïdes sont les plus actifs, est une méthode qui s'est avérée être efficace et viable économiquement pour contrôler des populations de C. obstrictus au Royaume-Uni (Alford D. V. et al., 1996). Récemment en Allemagne, il a été montré qu'appliquer les insecticides néonicotinoïdes (Biscaya et Mospilan SL) et pyréthroïde (Mavrik Vita) pendant la floraison du canola n'a pas réduit le taux d'infestation de C. obstrictus comparé à un traitement sans insecticide (Hausmann et Brandes, 2022). Par ailleurs, le traitement des semences avec des néonicotinoïdes, même si moins efficace que la pulvérisation foliaire (Cárcamo et al., 2005; Dosdall, 2009), est souvent préféré car l'insecticide cible plus spécifiquement le ravageur (Dent, 2000). L'étude de Dosdall (2009) a mis en évidence que traiter les semences avec la clothianidine et l'imidaclopride réduit respectivement de 52 et 39 % les populations de C. obstrictus, affectant négativement le développement pré-imaginal. Toutefois, il n'y a pas d'effet de l'imidaclopride couplé à un gradient de fertilisation de N (Briar et al., 2019). Au Québec, afin de lutter contre le charançon de la silique, le canola est essentiellement traité par pulvérisations foliaires de pyréthroïdes synthétiques. Les matières actives sont la lambdacyhalothrine et la deltaméthrine, concernant les pyréthroïdes, ou encore le chlorantraniliprole (groupe des diamides) et le cyantraniliprole (groupe des ryanoïdes). Les applications sont faites entre le bourgeonnement et le début de la floraison (10 à 20 %) des plants de canola, avant que les femelles pondent (SAgE pesticides, 2024).

#### 1.2.1.2.6.2 Lutte culturale

Etant donné que l'adulte *C. obstrictus* se concentre d'abord et essentiellement en bordures du canola (Ferguson *et al.*, 2000 ; Dosdall *et al.*, 2006a), une méthode de culture piège en bordure a été testée par Cárcamo *et al.* (2007). Le cultivar *B. rapa* était semé en périphérie (bande-piège) de *B. napus. Brassica rapa* fleurit environ une semaine avant *B. napus*, attirant ainsi de nombreux adultes. Des insecticides sont alors pulvérisés sur *B. rapa* afin de freiner la migration de ces derniers dans le champ de canola. Cette stratégie fonctionne bien lorsque les champs forment un carré de 1,6 x 1,6 km mais elle est inefficace si les champs sont trop petits, étroits et surtout si la densité d'adultes dépasse le seuil économique d'intervention (Cárcamo *et al.*, 2007 ; Dosdall et Cárcamo, 2011). Les cultures pièges permettent de réduire les dépenses en pulvérisation d'insecticides et de maintenir les populations d'ennemis naturels et autres insectes bénéfiques du canola. Lorsque le semis du canola est effectué tardivement durant le printemps, le taux d'infestation et les dommages causés par *C. obstrictus* sont moins importants (Dosdall *et al.*, 2006a). Les adultes émergeants au printemps seraient attirés plus tôt par les cultures pièges. Le semis de certains champs de canola plus tardif au printemps a un autre avantage puisque la densité de *C. obstrictus* devient plus

importante dans les champs semés plus tôt. Cela permet de limiter les méthodes de contrôle du ravageur dans les champs semés plus tard (Cárcamo et al., 2019). Par ailleurs, la moutarde blanche (Sinapis alba) est résistante au charançon de la silique (Doucette, 1947 ; Cárcamo et al., 2007 ; Kovács et al., 2013 ; Merkosky et al., 2024) a priori en raison des trichomes (poils) présents sur les siliques et les bourgeons. Tansey (2009) a mis en évidence que le croisement entre S. alba et le canola au Canada favorise la résistance face à la nutrition et à la ponte de C. obstrictus. Les femelles évitent de se nourrir et de pondre, mais si elles le font, le développement des œufs est réduit et les larves sont moins nombreuses, plus légères et prennent plus de temps pour se développer. Le génotype résistant développé induit une résistance antibiotique et antixénotique face à C. obstrictus : modification de son comportement induisant une acceptation retardée et/ou finalement le rejet de la plante en tant qu'hôte (Panda et Khush 1995). D'une part, les odeurs émises par le génotype résistant attirent moins C. obstrictus que les odeurs émises par le génotype non résistant. Plus particulièrement, ceci s'explique par la présence trois fois et demie moins élevée du composé 2phényléthyl-glucosinolate et à la présence environ trois fois plus élevée du composé 1-methoxy-3indolyméthyl-glucosinolate, connu pour repousser C. obstrictus (Tansey et al., 2010b). D'autre part, les fleurs du génotype résistant réfléchissent moins le jaune que celles du génotype non résistant. En effet, les femelles C. obstrictus sont attirées par les longueurs d'onde du jaune et de l'ultraviolet des fleurs. Ainsi, lorsque des plants du génotype résistant sont intercalés entre des rangées de génotype non résistant, la présence de C. obstrictus et sa ponte sont réduites dans le champ de canola (Tansey et al., 2011). Une étude en Europe a par ailleurs montré que semer du canola donnant des fleurs jaunes en périphérie d'un champ de canola semé donnant des fleurs blanches (cultivar) limite les dommages causés par C. obstrictus. Il n'y a cependant pas de cultivar de canola donnant des fleurs blanches commercialisé au Canada (Hovorka et al., 2021; Merkosky et al., 2024). Enfin, si les semis sont effectués vers la fin avril plutôt que vers la mi-mai et à un taux inférieur à 3-5 kg/ha, alors les taux d'infestation de C. obstrictus sont réduits (Dosdall et al., 2006b).

## 1.2.1.2.6.3 Lutte biologique

Lorsque les larves de *C. obstrictus* tombent au sol pour finir leur nymphose, elles sont exposées à de potentiels prédateurs. Haye *et al.* (2010) ont montré qu'en Suisse, sur une période de trois années consécutives, 34 à 45 % des larves matures n'ont pas pu effectuer leur nymphose, et 26 à 34 % des pupes sont mortes. Ils suggèrent qu'elles ont été consommées par des prédateurs généralistes au sol tels que des carabes (Coleoptera : Carabidae). En Europe, l'analyse du contenu intestinal de deux espèces de carabes (*Harpalus affinis* (Schrank) et *H. rufipes* (De Geer) a révélé qu'ils se nourrissaient de larves de *C. obstrictus* (Schlein *et al.*, 2006). Gillespie *et al.* (2019) suggèrent aussi que des prédateurs au sol (carabes et araignées Lycosidae) consomment des larves et pupes de *C. obstrictus* au Canada. Par ailleurs, dans le but de trouver

des plantes hôtes secondaires, Kovács *et al.* (2017) ont mis en évidence en Estonie que, malgré une abondance faible de *C. obstrictus* sur sept espèces de Brassicacées, il a été parasité sur six d'entre elles. Le taux de parasitisme est élevé en moyenne (entre 33,7 et 70,8 %) et le plus élevé sur le radis (*Raphanus sativus*), d'où la pertinence et l'utilité de parasitoïdes dans un programme de lutte biologique pour contrôler *C. obstrictus*.

Au Canada, c'est en 1943 que des parasitoïdes furent utilisés pour la première fois afin de réduire les dommages engendrés par C. obstrictus, grâce à un projet coopératif entre le laboratoire Field Crop Insect (Agassiz en Colombie Britannique) et le laboratoire Dominion Parasite (Belleville, Ontario) (McLeod, 1951). Certains parasitoïdes sont supposément associés à C. obstrictus en Colombie Britannique, en Alberta, en Saskatchewan, en Ontario et au Québec tels que Conura albifrons (Walsh) (Hymenoptera : Chalcididae), Necremnus tidius (Walker) (Hymenoptera : Eulophidae), Eurytoma tylodermatis (Hymenoptera: Eurytomidae), Mesopolobus morvoides (Gibson) (Hymenoptera: Pteromalidae) et Trichomalus lucidus (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) (Haye et al., 2013). Dans les Prairies, au moins 14 espèces de parasitoïdes, surtout indigènes tels que T. lucidus et N. tidius, peuvent s'attaquer à C. obstrictus et plus de 90 % des cas de parasitisme sont causés par des ectoparasitoïdes Chalcidoidea (Haye et al., 2013; Merkosky et al., 2024). Toutefois, ces parasitoïdes ne sont pas suffisamment efficaces pour réguler ses populations (Dosdall et al., 2006a) et limiter les pertes économiques (Dosdall et al., 2009). En effet, le taux de parasitisme global sur C. obstrictus par ces parasitoïdes est souvent inférieur à 15 % (Dosdall et al., 2006a ; Dosdall et al., 2009). Cela pourrait être dû au fait que les parasitoïdes indigènes d'Amérique du Nord n'ont pas co-évolué avec C. obstrictus, lequel y a été introduit accidentellement, et n'ont donc pas adapté leur parasitisme en conséquence. Les parasitoïdes européens de C. obstrictus seraient ainsi probablement plus efficaces que les parasitoïdes d'Amérique du Nord pour contrôler C. obstrictus (Gibson et al., 2005 ; Dosdall et al., 2006a). En Europe, C. obstrictus est l'hôte d'au moins 31 espèces de parasitoïdes, essentiellement des ectoparasitoïdes larvaires (Ulber et al., 2010). Généralement, le taux de parasitisme larvaire de C. obstrictus engendre de 45,5 à 51,9 % de mortalité saisonnière (Haye et al., 2010). Il est d'environ 70 % en moyenne au Danemark (Langer V. et Jensen, 2024), dépasse parfois 70 % en Suède, en Allemagne et au Royaume-Uni (Ulber et al., 2010) et varie en moyenne de 76 à 94 % en Estonie (Veromann et al., 2013). Plus récemment en Estonie, Kovács et al. (2019) ont calculé un taux de parasitisme variant de 8,3 à 87 % (moyenne de 55 %). Microctonus melanopus (Ruthe) (Hymenoptera : Braconidae) peut être abondant localement et parasite C. obstrictus adulte (Bonnemaison, 1957), alors que les Mymaridae attaquent surtout les œufs mais ils ont une importance assez négligeable en termes de lutte biologique (Williams, 2003).
Trois espèces dominantes ont finalement été détectées en Europe : *T. perfectus, Mesopolobus morys* (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) et *Stenomalina gracilis* (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) (Ulber *et al.*, 2010). Ces trois espèces sont efficaces et clés dans la lutte biologique contre *C. obstrictus* en Europe (Williams, 2006). *Trichomalus perfectus* est généralement dominant pour parasiter *C. obstrictus* et clairement dominant en Allemagne et au Danemark, constituant presque 90 % des parasitoïdes (Haye *et al.*, 2015 ; Langer V. et Jensen, 2024). Il est également dominant et efficace au Royaume-Uni (Murchie, 1996) et en Estonie (Veromann *et al.*, 2010 ; Kovács *et al.*, 2019). Son taux de parasitisme atteint jusqu'à 61 % en Estonie (Kovacs *et al.*, 2013). Ainsi, *T. perfectus, M. morys* et *S. gracilis* ont été introduits d'Angleterre en Colombie Britannique en 1949 en tant qu'agents de lutte biologique de *C. obstrictus* (McLeod, 1962), mais seul *S. gracilis* s'est répandue en Amérique du Nord (Gibson *et al.*, 2006). Ceci est sans doute lié aux montagnes de Colombie Britannique qui agissent comme barrières naturelles et produisent, au travers des effets du climat, de larges gammes de températures et de précipitations. Elles freineraient alors la distribution de certaines espèces de parasitoïdes (McLeod, 1951).

En Ontario et au Québec, Mesopolobus gemellus (Baur et Muller) (Hymenoptera : Pteromalidae), parasitoïde qui s'attaque à l'ensemble des espèces du genre Ceutorhynchus (dont C. obstrictus), est abondant (Mason et al., 2011). Au Québec, T. lucidus est un parasitoïde abondant dans le canola et Trichomalus perfectus est présent depuis 2009 dans l'Est canadien (Labrie, 2011, données non publiées ; Mason et al., 2011). Les taux de parasitisme des parasitoïdes de l'Est canadien sont relativement faibles en moyenne, de 18 % (Mason et al., 2011), sans doute car l'abondance de T. perfectus n'est pas assez élevée (Mason, 2012, données non publiées). Toutefois, certains taux de parasitisme regroupant l'ensemble des espèces de parasitoïdes peuvent être supérieurs à 18 % en Ontario (Gariepy, 2019 ; données non publiées) et au Québec (Labrie et al., 2016; données non publiées). En Ontario, T. perfectus parasite davantage C. obstrictus que les autres parasitoïdes (Gariepy, 2019; données non publiées) et il est aussi arrivé que certains taux de parasitisme de T. perfectus dépassent 18 % au Québec (Létourneau et al., 2012; données non publiées; Labrie et al., 2016 ; données non publiées). Dans tous les cas, depuis l'arrivée de T. perfectus au Québec, l'abondance de C. obstrictus dans les champs de canola a diminué (Labrie et al., 2019; données non publiées). Selon Haye et al. (2015) et Gillespie et al. (2019), l'introduction ailleurs en Amérique du Nord d'une espèce de parasitoïde clé de *C. obstrictus* en provenance d'Europe permettrait de diminuer les risques associés à ce ravageur et de réduire les coûts de gestion. Plus spécifiquement, T. perfectus est l'espèce la plus favorable à une introduction dans les Prairies car en plus d'être clé en Europe, elle est déjà bien présente dans l'Est canadien.

# 1.2.1.3 Trichomalus perfectus

## 1.2.1.3.1 Taxonomie et morphologie

Selon Delucchi et Graham (1956) *T. perfectus* avait probablement été incorrectement identifié sous le nom de *Trichomalus fasciatus* (Thompson) (Hymenoptera : Pteromalidae), un parasitoïde de *C. obstrictus* connu en Europe. Initialement en 1949, on pensait avoir introduit en Colombie Britannique *T. fasciatus*, que Graham renomma *Trichomalus lucidus* (Walker), mais il s'agissait de *T. perfectus* (Walker) (Gibson *et al.,* 2005 ; 2006). Ces erreurs sont dues à la difficulté d'identification des espèces du genre *Trichomalus*, l'un des plus complexes de la famille des Pteromalidae. La tête et le thorax de *T. perfectus* sont métalliques,

rouge-bronze avec quelques iridescences vertes, tandis que les pattes sont de couleur brun pâle à jaune pâle dont leur base (coxa) est très poilue. La femelle est plutôt rouge-bronze alors que le mâle est plutôt vert. Il a également les antennes plus longues et les pattes plus claires que la femelle (Muller *et al.*, 2007 ; Figure 1.4). La longueur du corps mesure entre 2 et 3 mm chez la femelle et entre 1 et 2 mm chez le mâle. De plus, chez la femelle, la longueur de la veine marginale mesure de 1,35 à 1,5 fois celle de la veine stigmale, tandis que chez le mâle elle mesure de1,1 à 1,4 fois cette longueur (Muller *et al.*, 2007). La nervure basale de l'aile antérieure porte une rangée complète de cils (Delucchi et de Vere Graham, 1956). Le clypéus (partie inférieure de la face) a des stries bien marquées (Williams,



Figure 1.4 : Profils d'une femelle et d'un mâle de *T. perfectus*. Marie D'Ottavio, 2019.

2010). Enfin, l'abdomen, environ deux fois plus long que large, ne dépasse pas la longueur de la tête et du thorax réunis (Muller *et al.*, 2007).

# 1.2.1.3.2 Cycle biologique et niche écologique

*Trichomalus perfectus* est un ectoparasitoïde univoltin et spécifique des larves d'espèces du genre *Ceutorhynchus* se nourrissant de crucifères ayant des siliques relativement grosses, ce qui en fait un hyménoptère oligophage (Haye *et al.*, 2015). Le parasitoïde adulte commence à voler à partir de ses zones d'hibernation lorsque la température moyenne dépasse 14°C et se déplace dans le canola lorsque la température dépasse 17°C (Johnen *et al.*, 2010). Cette migration est étroitement synchronisée avec le développement des larves de *C. obstrictus* : les pics d'abondance de *T. perfectus* en champs se situent entre deux et quatre semaines après l'immigration de l'adulte *C. obstrictus*. Toutefois, le parasitisme de ce ravageur n'est pas corrélé à la position des siliques infestées sur le plant ni à la densité d'hôtes (Ulber et Vidal, 1998 ; Ferguson *et al.*, 2000). En effet, *T. perfectus* localise efficacement son hôte car son taux de parasitisme peut être élevé, même si la densité de *C. obstrictus* est faible (Murchie et Williams, 1998 ;

Williams, 2003). La femelle tapote ses antennes, munies de chimiorécepteurs, sur les parois de la silique pour détecter la présence d'une larve de C. obstrictus grâce aux odeurs de ses excréments (Dmoch, 1998). Lorsqu'une larve est détectée, essentiellement du second ou troisième stade larvaire (Haye et al., 2015), cette femelle va d'abord prélever son hémolymphe. En effet, étant synovigénique, elle doit continuer à se nourrir afin de pouvoir produire des œufs tout au long de sa vie d'adulte, car l'apport en nutriments supplémentaires est essentiel à cette production d'œufs. La femelle construit alors un tube d'alimentation traversant le corps de la larve à partir du trou d'oviposition dans la paroi de la silique. La larve finit par mourir. Après s'être nourrie, elle fait frétiller son abdomen et introduit son ovipositeur à l'intérieur d'une autre silique en transperçant sa paroi, paralyse la nouvelle larve avec du venin et pond un unique œuf sur sa surface ou dans ses excréments à proximité. L'œuf éclot après un à quatre jours, puis la larve du parasitoïde se développe en se nourrissant de son hôte durant 7 à 10 jours. Son développement complet dure de deux à trois semaines. La larve du parasitoïde est un idiobionte solitaire : elle peut empêcher le développement de la larve du charançon en l'immobilisant, avant de commencer à s'en nourrir et avant sa décoloration progressive. Elle finit par la manger complètement par grignotage, à l'exception de sa capsule céphalique et de sa peau. Dès lors, sa métamorphose s'établit à côté des restes de l'hôte sans formation de cocon. Le stade nymphal dure entre 8 et 15 jours à l'intérieur de la silique (Alford G. V. et al., 1995; Williams, 2010). Devenu adulte, le parasitoïde crée par mâchage un trou - souvent plus petit et au bord de découpe plus net que celui formé par la larve de C. obstrictus (Hausmann et Brandes, 2022) - dans la surface de la silique puis la quitte avant la récolte. Les adultes de la nouvelle génération s'accouplent dès leur émergence et peuvent être présents dans les champs de canola jusqu'à la récolte. Toutefois, les femelles ne produisent pas d'œufs avant le printemps suivant et hiberneraient dans des zones protégées comme sous la litière, dans des crevasses ou les feuilles de plantes sempervirentes (gardent leurs feuilles toute l'année), alors que les mâles meurent (Alford G. V. et al., 1995; Williams, 2010). D'après Dmoch (1965) et Dmoch et Klimek (1975), T. perfectus pourrait hiberner sous la litière de zones boisées, dans la végétation vivace ou les bordures de champs. Enfin, Szczepanski (1972) a trouvé plusieurs individus T. perfectus dans des forêts de pins en Pologne du début de la saison de croissance à la mi-mai, puis de la fin juillet à la fin de l'été. Il suggérait ainsi que le parasitoïde hibernerait dans la forêt de pins sous la litière.

### 1.2.1.3.3 Parasitisme non-cible et compétition

Bien que *T. perfectus* parasite essentiellement *C. obstrictus*, des associations avec d'autres charançons du genre *Ceutorhynchus* en Europe ont été rapportées (Klander, 2001 ; Muller *et al.*, 2011 ; Haye *et al.*, 2015). En effet, *T. perfectus* peut parasiter et se développer à partir de *Ceutorhynchus typhae* (Herbst), *C. constrictus* (Marsham), *C. turbatus* (Schultze), *C. pallidactylus* (Marsham) et *C. cardariae* (Korotyaev) (Haye *et al.*, 2015). En Amérique du Nord, il existe 68 espèces du genre *Ceutorhynchus* (Korotyaev et

Anderson, 2002) qui pourraient potentiellement être parasitées par *T. perfectus*. L'étude de Haye *et al.* (2015) a montré que *T. perfectus* peut parasiter et se développer à partir de quatre espèces de charançons non-cibles endémiques à l'Amérique du Nord : *Ceutorhynchus americanus* (Buchanan), *C. omissus* (Fall), *C. neglectus* (Blatchley) et *C.* sp. nr. *nodipennis* (Dietz). Toutefois, un unique individu *T. perfectus* a émergé de *C. omissus* après la récolte de plantes adventices en Ontario et au Québec (Mason *et al.*, 2014 ; Haye *et al.*, 2015), et *C. obstrictus* reste le charançon le plus parasité par *T. perfectus* (Haye *et al.*, 2015). Plus récemment en 2019, il a été découvert que *T. perfectus* peut davantage parasiter *C. omissus* que *C. neglectus* en Ontario (Gariepy *et al.* 2024). Au Québec, il ne parasite presque pas d'autres charançons associés à des crucifères adventices de bordures de cultures au Québec. En effet, seulement deux *T. perfectus* sur 112 parasitoïdes ont émergé des charançons *C. neglectus* et *C. typhae* (Desroches *et al.*, 2023a). L'étude de Wogin (2011) n'a trouvé aucune preuve attestant que les femelles de *T. perfectus* évitent le super-parasitisme ou un multiparasitisme. Néanmoins, si leur parasitisme est limité par une quelconque compétition avec d'autres ectoparasitoïdes, l'absence d'autres compétiteurs européens potentiels en Amérique du Nord pourrait engendrer un taux de parasitisme par *T. perfectus* très élevé. Ce serait une raison de plus en faveur de l'introduction de ce parasitoïde dans les Prairies.

### 1.2.1.3.4 Influence d'insecticides

En Europe, le taux de parasitisme par *T. perfectus* est négativement affecté par l'insecticide organophosphoré triazophos à la fin de la floraison par la mort des adultes. L'insecticide pyréthroïde alphacyperméthrine n'a quant à lui pas d'impact négatif notable sur *T. perfectus*, qu'il soit pulvérisé pendant ou après la floraison. Cela serait probablement dû à l'absence de chevauchement temporel entre la pulvérisation et l'abondance de *T. perfectus* (Murchie *et al.*, 1997). Il faut toutefois privilégier la pulvérisation de pyréthroïdes avant le pic d'immigration de *T. perfectus*. Ainsi, éviter l'utilisation d'insecticides foliaires après la floraison, lorsque les parasitoïdes sont les plus actifs, favorise le maintien des populations de *T. perfectus* (Alford D. V. *et al.*, 1996). Une étude en France a montré que pulvériser des insecticides dans les bordures de champs de colza lorsque *C. obstrictus* y est concentré permet de protéger la culture et de maintenir les populations de parasitoïdes dans le reste de la culture (Jourdheuil *et al.*, 1974). Plus récemment la floraison du canola a significativement réduit le taux de parasitisme de *C. obstrictus* par *T. perfectus*. Il n'y a par ailleurs pas d'effet de la technique d'application, pulvérisation conventionnelle vers les fleurs ouvertes ou gouttière ciblant les parties inférieures du plant, pendant la floraison du canola sur l'émergence de *T. perfectus* (Hausmann et Brandes, 2022).

## 1.2.1.3.5 Distribution au Canada

En 1949, l'introduction de T. perfectus en Colombie Britannique n'a pas fonctionné, sans doute en raison de faibles effectifs lâchés : 108 individus à Dewdney et 90 individus à Sardis (McLeod, 1951). Ce parasitoïde est présent en Ontario (initialement découvert à Ottawa) et au Québec depuis 2009 (Mason et al., 2011). Il a été observé dans trois régions du Québec : au Centre-du-Québec depuis 2009 (initialement à St-Célestin et Ste-Eulalie), puis en Mauricie et en Capitale-Nationale (bordure Nord du fleuve St-Laurent) en 2010 (Labrie, 2011, données non publiées). Il s'agit des zones où C. obstrictus a été découvert pour la première fois au Québec (Brodeur et al., 2001) et où les populations les plus importantes ont été observées (Couture et Parent, 2010, données non publiées). La présence de T. perfectus a ensuite été rapportée dans d'autres régions du Québec : Montérégie, Estrie, Chaudière-Appalaches, Bas-Saint-Laurent, Saguenay-Lac-Saint-Jean et Abitibi-Témiscamingue (Labrie et al., 2016; données non publiées). Son absence du Sud-Ouest de l'Ontario (Mason et al., 2011) et de l'Ouest canadien (Dosdall et al., 2009) atteste de son introduction adventive dans l'Est canadien, probablement en lien avec la seconde invasion de C. obstrictus au Québec (Mason et al., 2011). Il est toutefois certain que T. perfectus est établi au Québec et qu'il se disperse dans plusieurs régions. A partir d'une étude européenne, il est dominant au nord du 50° de latitude, faisant de lui une espèce plutôt « nordique » (Haye et al., 2018). Cette latitude correspond approximativement à l'emplacement des cultures de canola au Canada (Geodatos, 2024).

## 1.2.2 Concepts biologiques et écologiques

# 1.2.2.1 Invasion biologique

Une espèce exotique envahissante désigne une invasion biologique, qu'elle soit naturelle ou causée par les humains (Carlton, 1996), dans le contexte de la production et de la consommation, en raison de la transformation et de la fragmentation des habitats ou du déplacement de biens et de personnes (Mack *et al.*, 2000). Une espèce exotique envahissante a été introduite, est installée, naturalisée, se propage au-delà de son habitat initial et son impact est à considérer sérieusement (Beck *et al.*, 2008). Il a récemment été démontré que le coût de gestion des dommages causés par les invasions biologiques est comparable à celui de la gestion des risques naturels (incendies de forêts, sécheresses, inondations...) (Turbelin *et al.*, 2023). D'ailleurs, ces risques peuvent favoriser les invasions en transformant le paysage et modifiant donc les conditions environnementales. Il y a par exemple création de niches vacantes sujettes à des occupations par des espèces exotiques envahissantes (Diez *et al.*, 2012). Ces espèces, pouvant être des arthropodes, peuvent être menaçantes pour les écosystèmes, les habitats et les espèces indigènes (Beck *et al.*, 2008 ; Kenis *et al.*, 2009), et représentent des facteurs clés du changement environnemental (Vitousek *et al.*, 1997). Elles peuvent effectivement entrer en compétition avec ou se nourrir d'espèces indigènes, perturber le cycle biologique d'autres organismes de l'écosystème et altérer certains processus écologiques tels que la

productivité primaire et secondaire, l'hydrologie, le cycle des nutriments, le développement du sol et les réseaux trophiques (Vitousek, 1986 ; Asner et Vitousek, 2005 ; Van Wilgen, 2009 ; Veldtman *et al.* 2011 ; Ziska *et al.*, 2011). Ces espèces peuvent par ailleurs faciliter une seconde invasion et ses impacts connexes (O'Dowd *et al.*, 2003), changer des trajectoires évolutives d'espèces (Strauss *et al.*, 2006) en entraînant, par exemple, l'hybridation (McDonald *et al.*, 2008), ou encore modifier des aspects fondamentaux de la vie humaine tels que l'accès à la nourriture, la santé, les relations sociales, la sécurité et la liberté (Mooney, 2005 ; Binimelis *et al.*, 2007 ; Cuthbert *et al.*, 2023). Ainsi, elles peuvent engendrer des pertes ou altérations de biens (produits de l'agriculture, de la forêt et de la pêche) et services (eau potable, stabilisation du climat, culture, loisirs, pollinisation et lutte biologique) (Colautti *et al.*, 2006).

De nombreux herbivores introduits ont un impact négatif sur les cultures. Effectivement, Pimentel (2002) a montré que des ravageurs exotiques peuvent engendrer des baisses de rendement de 960 M \$/an dans les cultures des îles Britanniques. Par ailleurs, aux États-Unis, les coûts annuels associés aux ravageurs exotiques de cultures sont estimés à 13,9 Md \$ pour les pertes et les dommages causés, et à 500 M \$ pour leur contrôle (Pimentel et al., 2005). Plus récemment, il a été montré que les coûts liés à la gestion d'invasions biologiques touchent essentiellement le système agricole aux États-Unis et en Russie (Kirichenko et al., 2021; Fantle-Lepczyk et al., 2022). Le coût total lié à la gestion d'insectes envahissants de 1960 à 2020 est estimé à 126,42 Md \$ aux États-Unis (Fantle-Lepczyk et al., 2022). En Russie, sur un total de 72 espèces envahissantes excluant les mammifères et organismes aquatiques, 37 sont des insectes (dominés par 12 coléoptères et 11 lépidoptères). Par exemples, Agrilus planipennis (Fairmaire) (Coleoptera : Buprestidae) et Cydalima perspectalis (Walker) (Lepidoptera : Crambidae) font partie des insectes envahissants causant le plus de dommages (Kirichenko et al., 2021). De 2007 à 2019, le coût total associé à leur gestion est de 16,44 Md \$. En France, les arthropodes se situent derrière les plantes en termes de gestion d'espèces envahissantes. Le coût total associé à la gestion d'arthropodes envahissants, particulièrement d'insectes, de 1993 à 2018 est de 466 M \$ (Renault et al., 2021). Au Canada, un rapport a montré que les dépenses des municipalités, surtout en lien avec le contrôle et la gestion de ravageurs exotiques, s'élèvent à une estimation annuelle moyenne de presque 83 M \$. La grande majorité de ces dépenses sont liées à A. planipennis, soit environ 80 M \$ (Vyn, 2022). Entre 2012 et 2023, quatre nouveaux ravageurs exotiques se sont établis au Canada : la mouche européenne des cerises, la pyrale du buis, le charançon des fleurs du fraisier et la tordeuse méditerranéenne de l'œillet (ECCC, 2024). D'après Kenis et al. (2009) il y a 54 espèces d'insectes dans le monde qui ont un impact écologique évident, dont 28 insectes herbivores. Le contrôle d'une espèce exotique envahissante est un bien public global et international. Toutefois, s'il n'y a pas d'efforts coordonnés de plusieurs pays, ce contrôle sera insuffisant pour protéger les intérêts publics (Perrings et al., 2002).

L'introduction d'arthropodes exotiques peut à l'inverse avoir un impact positif sur l'économie ou l'environnement. C'est par exemple le cas d'agents de lutte biologique (prédateurs et parasitoïdes) capables de contrôler avec succès des insectes ravageurs. Ils permettent de réduire les pertes de rendement et de limiter l'utilisation de pesticides (Kenis et Branco, 2010). En effet, l'étude de Kenis et Branco (2010) présente une liste de 217 espèces d'arthropodes non indigènes d'Europe qui sont de bons agents de lutte biologique de ravageurs de plantes ou de produits stockés en Europe. Parmi ces agents, on trouve les parasitoïdes, principalement issus de la super-famille des Chalcidoidea, ainsi que les prédateurs appartenant essentiellement à la famille des Coccinellidae. Bien que la coccinelle asiatique, Harmonia axyridis (Pallas), originaire de l'Est asiatique et introduite aux États-Unis depuis 1916 pour lutter contre les pucerons dans des cultures (Gordon, 1985; Koch et Galvan, 2008), soit efficace, elle est extrêmement vorace et se reproduit facilement, prenant ainsi le dessus sur d'autres prédateurs aphidiphages (Michaud, 2000). Effectivement, au travers de la prédation intraguilde et de la compétition pour la nourriture, elle peut remplacer les coccinelles indigènes (Koch et Galvan 2008). Ainsi, la distinction entre l'agent de lutte biologique et l'espèce exotique envahissante est étroite dans ce cas (Roy et al., 2006). Il est aussi possible que des ennemis naturels attaquent des organismes non-cibles, mais les effets négatifs à grande échelle sur les écosystèmes sont rares (Jennings et al., 2017). Néanmoins, instaurer un programme de lutte biologique pour réguler les populations de ravageurs exotiques envahissants dans les agroécosystèmes reste indispensable.

## 1.2.2.2 Méthodes de lutte biologique

La lutte biologique est définie par l'utilisation d'organismes vivants - parasitoïdes, prédateurs ou pathogènes - diminuant l'abondance ou les dommages engendrés par les populations d'un organisme ravageur (Eilenberg *et al.*, 2001). Il existe quatre stratégies principales de lutte biologique.

### 1.2.2.2.1 Lutte biologique conservative

L'environnement, plus particulièrement l'habitat d'un ennemi naturel et/ou les pratiques agronomiques sont modifiés dans le but d'améliorer la survie et/ou les capacités physiologiques et comportementales (*e.g.* ses activités) de cet ennemi naturel. Ces modifications fournissent des ressources alimentaires et des refuges à proximité des cultures ou au sein des cultures nécessaires aux ennemis naturels (Van Driesche et Bellows, 1996 ; Barbosa, 1998). Plus spécifiquement, la lutte biologique conservative peut être considérée selon deux approches : (i) l'ingénierie écologique des agroécosystèmes en améliorant l'environnement au bénéfice des ennemis naturels, et (ii) l'utilisation d'insecticides de façon qu'ils aient un impact plus important sur les ravageurs que sur leurs ennemis naturels (Van Emden, 2022). La première approche consiste à fournir des fleurs (apport en pollen et nectar) aux ennemis naturels, augmenter la biodiversité végétale afin de favoriser la présence de proies/hôtes alternatifs lorsque la proie/l'hôte

principal(e) est peu présent(e), assurer la présence d'autres proies/hôtes lorsque l'ennemi naturel requiert différentes espèces dans son cycle de vie, créer un microclimat plus frais. La deuxième approche peut sembler contre-intuitive et n'est parfois pas considérée comme étant de la lutte biologique conservative. Elle consiste à utiliser un insecticide (partiellement) sélectif, l'appliquer à une dose réduite, à un moment précis et au niveau d'une zone précise afin de cibler davantage le ravageur que l'ennemi naturel (Van Emden, 2022). Il y a deux échelles importantes dans la lutte biologique conservative : l'échelle locale considérant le champ cultivé et les habitats adjacents, et l'échelle paysagère englobant plusieurs cultures et zones non cultivées, qu'elles soient proches ou éloignées de la culture ciblée (Begg *et al.*, 2017). Certaines méthodes ont été testées à l'échelle locale : la réduction du labour, l'utilisation de biopesticides (insecticides de composition microbienne), ou encore la diversification des habitats en introduisant une autre culture ou de la végétation, à l'intérieur ou autour des cultures (Orr et Fox, 2012). Introduire des habitats semi-naturels favorise les ennemis naturels en leur fournissant d'autres ressources alimentaires, des abris face aux perturbations et à la prédation, un meilleur microclimat, une amélioration de leur reproduction et de leur survie durant l'hibernation (Rusch *et al.*, 2010 ; Orr et Fox, 2012).

### 1.2.2.2.2 Lutte biologique augmentative : inoculative

Elle est caractérisée par le lâcher volontaire d'un parasitoïde, prédateur ou pathogène à plusieurs reprises, dans la perspective qu'il se multiplie et contrôle le ravageur durant une période prolongée, mais pas de manière permanente (Eilenberg et al., 2001). Ce type de lutte biologique permet d'identifier si l'organisme serait potentiellement capable de persister et proliférer dans un environnement. Généralement, de faibles effectifs de cet organisme sont lâchés afin de limiter les coûts. Cependant, ces effectifs sont insuffisants pour réguler le ravageur de manière permanente. Il faut tout de même vérifier que l'effectif du premier lâcher soit suffisant afin que la population se maintienne durant une période. Le succès de l'organisme dépend de sa capacité à se reproduire, plus importante que l'effectif lâché, et à contrôler le ravageur. Il est donc nécessaire de s'assurer que les conditions de l'environnement favorisent la multiplication de cet organisme à travers la reproduction. Le lâcher inoculatif dépend également de la densité de population de l'hôte/de la proie et de la densité-dépendance (Eilenberg et al., 2001). Certaines études ont montré la pertinence de lâchers inoculatifs de parasitoïdes. En effet, les lâchers inoculatifs de Trissolcus basalis (Wollaston) (Hymenoptera : Scelionidae) durant quatre ans, 15 000 adultes/ha, soit six individus pour 4 m<sup>2</sup>, ont engendré une réduction et un décalage du pic de populations de punaises (Hemiptera : Pentatomidae) (Corrêa-Ferreira et Moscardi, 1996). Les lâchers inoculatifs d'Opius concolor (Szepligeti) (Hymenoptera : Braconidae) durant cinq ans ont permis de réguler l'infestation de Bactrocera oleae (Rossi) (Diptera : Tephritidae), même si les effectifs de parasitoïdes lâchés étaient faibles. Ces effectifs étaient basés sur le niveau d'infestation et de parasitisme : de 36 à 225 parasitoïdes adultes par olivier (Delrio et al., 2005). Par ailleurs, Salin et al. (2011) ont mis en avant la nécessité d'associer plusieurs espèces de parasitoïdes lors de lâchers inoculatifs afin de mieux contrôler les espèces de pucerons des fraisiers. Ces lâchers sont souvent effectués dans des cultures confinées en début de saison avant le pic d'infestation des populations de pucerons. Les parasitoïdes du genre Trichogramma (Hymenoptera : Trichogrammatidae) ont été largement utilisés pour de la lutte biologique inoculative comparés aux autres ennemis naturels (Ridgway et Morrison, 1985). Par exemple, Trichogramma ostriniae (Pang et Chen) s'établit à la suite de son lâcher inoculatif au sein de cultures de maïs, et contribue à réguler l'infestation d'Ostrinia nubilalis (Hübner) (Lepidoptera : Crambidae) (Hoffmann M. P. et al. 2002; Wright et al., 2002; Kuhar et al., 2002). Trichogramma dendrolimi (Matsumura) permet par ailleurs de réguler les populations de Grapholita molesta (Busck) (Lepidoptera : Tortricidae) après son lâcher inoculatif. Sa densité estimée par hectare se situe entre 9 000 et 80 000 adultes à chacune des cinq distances considérées, dans chacune des six zones (une zone = 667 m<sup>2</sup>) de vergers de pêchers (Li J. et al., 2016). Enfin, une étude plus récente au Canada a que les lâchers des parasitoïdes indigènes Phasgonophora sulcata (Westwood) révélé (Hymenoptera : Chalcididae) et Atanycolus spp. (Foerster) (Hymenoptera : Braconidae), via le transport de bûches de frênes les contenant, augmentent le taux de parasitisme sur le ravageur A. planipennis (Gaudon et Smith, 2020).

### 1.2.2.2.3 Lutte biologique augmentative : inondative

Elle est caractérisée par le lâcher volontaire d'un parasitoïde, prédateur ou pathogène en grand nombre pour réguler un ravageur, cette régulation étant exclusivement effectuée par cet organisme. De manière générale, celui-ci peut tuer une grande partie de la population de ravageurs ou réduire les dommages causés, favorisant la gestion économique avant que ces ravageurs se dispersent ou deviennent efficaces. Le succès de ce type de lutte biologique est garanti par la population lâchée et non par la descendance (Eilenberg et al., 2001). Certaines études ont mis en avant l'efficacité de lâchers inondatifs de parasitoïdes (Jenner et al., 2010; Nadeem et Hamed, 2011; Kabore et al., 2017). En effet, la mortalité de pupes de la teigne du poireau Acrolepiopsis assectella (Zeller) (Lepidoptera : Glyphipterigidae) était en moyenne de 71,4 % après les lâchers inondatifs du parasitoïde Diadromus pulchellus (Wesmael) (Hymenoptera : Ichneumonidae) (Jenner et al., 2010). Récemment, les lâchers inondatifs du trichogramme T. dendrolimi ont montré un taux de parasitisme sur Ostrinia furnacalis (Guenée) (Lepidoptera : Crambidae) plus élevé lorsque différents stades de développement du parasitoïde sont lâchés plutôt qu'un seul même stade (Wang Y. et al., 2024). La lutte biologique inondative est notamment utilisée en serre (Zouba et al., 2013; Manandhar et Wright, 2015; Cagnotti et al., 2018). Par exemple, les lâchers inondatifs d'espèces de trichogrammes Trichogramma cacoeciae (Marchal) et Trichogramma bourarachae (Pintureau et Babault) permettent de réduire de 78.89 et 87,62 % respectivement les dommages engendrés par la mineuse de la tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae) (Zouba *et al.*, 2013). Au Canada, la lutte biologique inondative en serre est par exemple utilisée contre des espèces de thrips comme *Thrips tabaci* (Lindeman), *Frankliniella occidentalis* (Pergande) et *Echinothrips americanus* (Morgan) (Buitenhuis *et al.*, 2024).

## 1.2.2.2.4 Lutte biologique classique

Un ennemi naturel exotique est introduit, s'installe de manière permanente et est responsable de la régulation d'un ravageur, souvent exotique, à long terme (Waage et Greathead, 1988). A l'origine, la lutte biologique classique consistait à réguler un ravageur introduit en recréant l'association hôte ou proie - ennemi naturel et en maintenant ce dernier dans son milieu. Toutefois, cette méthode a aussi été appliquée contre des ravageurs indigènes (Carruthers et Onsager, 1993). Le fait d'introduire un ennemi naturel exotique contre un ravageur indigène peut être appelée "lutte biologique néo-classique". L'un des exemples les plus connus de lutte biologique classique est sans doute l'introduction d'*H. axyridis* (Roy *et al.*, 2006). Au Canada, de 2000 à 2023, 28 ennemis naturels ont été approuvés pour importation et lâcher, à la suite de 35 pétitions (ACIA, 2024). Certaines études ont montré le succès d'introduction de parasitoïdes (*e.g.* Vargas *et al.*, 2007 ; Grandgirard *et al.*, 2008 ; Butler *et al.*, 2022). En effet au Canada ces dernières années, l'introduction des parasitoïdes *Tetrastichus planipennis* (Yang) (Hymenoptera : Eulophidae), avec jusqu'à 15 300 individus en 2019, et *Oobius agrili* (Zhang et Huang) (Hymenoptera : Encyrtidae), avec jusqu'à l5 300 individus en 2016, a permis de les retrouver dans respectivement 81 et 29 % des sites de lâcher, où

Dans un programme de lutte biologique, il est important de considérer les variables du contexte spatial permettant d'augmenter : (i) les abondances d'ennemis naturels de ravageurs et (ii) l'efficacité de contrôle (taux de parasitisme et de prédation) des populations de ravageurs.

## 1.2.2.3 Effets du contexte spatial sur les insectes et la lutte biologique

# 1.2.2.3.1 Échelle paysagère

Le paysage, à travers ses deux composantes principales - la composition et la configuration influence l'abondance et la diversité spécifique des arthropodes, les interactions plantes-herbivores, plantespollinisateurs, ravageurs-ennemis naturels (*e. g.* Collinge, 2000 ; Sjödin *et al.*, 2008 ; Grez *et al.*, 2014 ; Maguire *et al.*, 2015), ainsi que la lutte biologique (*e.g.* Veres *et al.*, 2013 ; Karp *et al.*, 2018 ; Vilumets *et al.*, 2023). La composition et la configuration peuvent souvent être corrélées dans les études. Si ces deux composantes ne sont pas corrélées, les résultats sont mitigés : certaines études ont trouvé des effets plus marqués de la configuration que de la composition, et inversement. Dans de nombreux paysages, il y a un effet additionnel de ces deux composantes sur la lutte biologique (Haan *et al.*, 2020), et cette interaction influence également les ravageurs et les pollinisateurs, comme l'ont montré Martin *et al.* (2019) à travers 49 études européennes. Les effets du paysage (composition et configuration) ont davantage été étudiés sur les carabes (*e. g.* Maisonhaute *et al.*, 2010 ; Deppe et Fischer, 2023), les araignées (*e. g.* Thorbek et Topping, 2005 ; Quijano-Cuervo *et al.*, 2024) et les coccinelles (*e. g.* Gardiner *et al.*, 2009 ; Iuliano *et al.*, 2024).

La composition du paysage considère les différents types d'éléments (cultures, forêts, prairies, zones urbaines...) et leur proportion dans le paysage (Fahrig *et al.*, 2011 ; Martin *et al.*, 2016). Ces éléments peuvent avoir divers effets sur les insectes selon différentes échelles spatiales (Roschewitz *et al.* 2005 ; Schweiger *et al.*, 2005 ; Kheirodin *et al.*, 2020 ; Haan *et al.*, 2020). Certains parasitoïdes (Hymenoptera : Ichneumonoidea) sont par exemple beaucoup plus influencés par les éléments paysagers dans un rayon de 1 à 2 km à partir des champs de blé, alors que leurs hôtes (pucerons) sont influencés jusqu'à un rayon de 3 km (Roschewitz *et al.*, 2005). Des prédateurs tels que les punaises Miridae et les carabes sont quant à eux influencés par des éléments paysagers à partir d'échelles spatiales inférieures à 300 et 100 m, respectivement (Haan *et al.*, 2020).

La configuration du paysage est caractérisée par la géométrie/la forme, l'aire/la taille des habitats et leur organisation et densité de bordures, la fragmentation (Collinge, 2000 ; Valladares *et al.*, 2006 ; Didham *et al.*, 2012) et la connectivité (Rösch *et al.*, 2013 ; Maguire *et al.*, 2015). La fragmentation, souvent causée par l'activité humaine (Bogaert *et al.*, 2005), est la séparation d'un habitat/écosystème initial, en plusieurs plus petits patchs isolés les uns des autres, par un autre type d'habitat (Fahrig, 1997). Cette fragmentation prend en compte l'aire d'un patch, son isolement, sa forme, sa qualité et le paysage l'entourant (Tscharntke et Brandl, 2004). Elle est aussi liée à la connectivité qui considère la distance entre les patchs et la présence ou l'absence de corridors ou d'habitats linéaires reliant ces patchs (Baum *et al.*, 2004).

#### 1.2.2.3.1.1 Composition du paysage

De nombreux effets de la composition du paysage sur les insectes (pollinisateurs, prédateurs, parasitoïdes et ravageurs) sont recensés dans la littérature, aussi bien concernant un paysage complexe qu'un paysage simplifié. Un paysage complexe (ou hétérogène) est diversifié, en habitats non cultivés et cultures, et se distingue généralement par une forte proportion d'habitats non cultivés (souvent semi-naturels), tandis qu'un paysage simplifié (ou homogène) est majoritairement composé de cultures, reflétant ainsi l'intensification de l'agriculture (Roschewitz *et al.*, 2005). Plus précisément, la simplification du paysage se produit lorsque les habitats semi-naturels sont réduits et fragmentés, que la taille des cultures est élargie et que leur diversité est réduite. Cela conduit à une réduction de la diversité des habitats et, par conséquent, à une diminution de la diversité des ennemis naturels (Tscharntke *et al.*, 2007 ; Malaj et Morrissey, 2022).

## 1.2.2.3.1.1.1 Éléments composants les paysages

Le Tableau 1.1 aux deux pages suivantes fait une synthèse des effets des éléments paysagers sur les insectes et la lutte biologique.

### 1.2.2.3.1.1.2 Paysages complexes

Les effets de l'hétérogénéité spatiale sur les arthropodes sont beaucoup étudiés, mais l'hétérogénéité temporelle peut aussi affecter l'abondance et la diversité d'arthropodes dans les agroécosystèmes (Haan et al., 2020; Haan et al., 2021). Par exemple, inclure une prairie dans le paysage une année sur cinq augmente l'abondance et la richesse spécifique d'abeilles sauvages dans les bordures de champs (Le Féon et al., 2013). Plusieurs études ont montré que les paysages spatialement complexes sont généralement favorables à de nombreux arthropodes, notamment les pollinisateurs et ennemis naturels (Shackelford et al., 2013; Marja et al., 2022). Globalement, la récente méta-analyse de Marja et al. (2022) considérant 29 études européennes a montré que l'augmentation de la complexité du paysage entraîne l'augmentation de la richesse d'arthropodes. Plus particulièrement, une autre étude a montré que la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles et de guêpes sont plus élevées lorsque la proportion en habitats semi-naturels est plus élevée dans les paysages complexes (Steckel et al., 2014). De plus, ces paysages augmentent l'abondance et la diversité d'ennemis naturels au sein de cultures (Wratten et al., 2003 ; Gardiner et al., 2009 ; Morandin et al., 2014), y compris l'abondance et la diversité de nombreux parasitoïdes (Menalled et al., 1999; Coudrain et al., 2014; Steckel et al., 2014; Zhao Z. H. et al., 2014; Haro-Barchin et al., 2018). Par exemple, les paysages complexes sont associés à une abondance plus élevée de coccinelles (prédateurs) (Gardiner et al., 2009) et de parasitoïdes de pucerons, surtout lorsque ces paysages sont composés davantage d'habitats pérennes (prairies, jachères, haies, forêts, jardins et vergers) (Rand et Tscharntke, 2007). Holzschuh et al. (2010) ont également montré que plusieurs espèces de parasitoïdes (Hymenoptera : Ichneumonoidea, Braconidae) sont plus abondantes et diversifiées au sein de paysages hétérogènes. Les paysages complexes permettent ainsi à beaucoup d'arthropodes de compléter leur cycle biologique (Letourneau et al., 2011), en fournissant notamment des ressources qui permettent d'augmenter les populations d'ennemis naturels (Wratten et al., 2003). Toutefois, les effets de ces paysages peuvent différer selon les groupes taxonomiques : la métaanalyse de Shackelford et al. (2013) a révélé que les araignées et les abeilles sont positivement influencées, tandis que les effets sur les carabes et les parasitoïdes ne sont pas toujours concluants. Une autre métaanalyse a mis en avant que les ennemis naturels généralistes sont affectés par la complexité des paysages à travers diverses échelles spatiales, de 500 m à 5 km. Les ennemis naturels spécialistes, tels que les parasitoïdes, sont quant à eux plutôt affectés par de petites échelles spatiales dans ces paysages (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011).

Tableau 1.1: Synthèse d'effets d'éléments paysagers sur les insectes et la lutte biologique.

Sujets biologiques	Types d'habitats et Effets (+ / -)	Explications
Ravageurs	<ol> <li>Habitats avec végétation diversifiée : A - <sup>1,2</sup></li> <li>Haies : A et % infestation - (paysage) ; A + (local)</li> <li>% jachères/pâturages + : A - herbivores spécialistes</li> <li>Forêts : A + ravageurs colza (charançon tige du chou, méligèthe du colza, cécidomyie du colza) <sup>3,4</sup></li> <li>Plusieurs cultures : A - <sup>5, 6, 7</sup>, A - coléoptère phytophage <i>Oulema melanopus</i> <sup>8</sup></li> </ol>	<ol> <li>Diminuent capacité ravageur à localiser sa plante hôte (effet de dilution des ressources) <sup>9</sup></li> <li>Peuvent agir comme barrières en limitant migration ravageurs dans paysage, mais aussi piéger ravageurs à l'échelle locale d'un champ <sup>10</sup></li> <li>Déconcentration cultures hôtes dans paysage <sup>8, 11</sup></li> </ol>
Prédateurs - Parasitoïdes - Lutte biologique	<ol> <li>Zones non cultivées : A + ennemis naturels <sup>12</sup>; A + prédateurs et parasitoïdes pucerons <sup>13</sup></li> <li>Haies : A + parasitoïdes et syrphes <sup>14</sup>, ratio prédateurs/ravageurs + <sup>15</sup>, lutte biologique + <sup>15, 16</sup></li> <li>Bordures champs : a) densité + : A + parasitoïdes</li> <li>b) Lutte biologique classique + : parasitoïde <i>Peristemus relictus</i> contre punaise terne <sup>17</sup></li> <li>c) Carabes (+ bordures boisées, <sup>18</sup>) et staphylins : A + <sup>19</sup></li> </ol>	<ul> <li>Apport ressources alimentaires, abris pour hibernation, lieux reproduction <sup>12</sup></li> <li>Présence ressources florales : augmentation longévité et fécondité parasitoïdes <sup>35, 36</sup>, propices à hibernation prédateurs <sup>15</sup></li> <li>a) Présence ressources florales <sup>37</sup></li> <li>Présence végétation sauvage : apport hôtes alternatifs et ressources (nectar, pollen) <sup>17</sup></li> </ul>
		c) Servent refuges et sites hibernation <sup>19</sup>

Sujets biologiques	Types d'habitats et Effets (+ / -)	Explications
Prédateurs - Parasitoïdes - Lutte biologique	<ul> <li>Jachères : a) % parasitisme + (jusqu'à 3 fois + au centre de la culture) par 3 parasitoïdes (Hymenoptea : Ichneumonidae) sur méligèthe du colza <sup>20, 21</sup></li> <li>b) Jachères et cultures biologiques : A + et D + parasitoïdes <sup>22</sup></li> <li>% forêts + : a) A +, RS + et lutte biologique + <sup>6, 23</sup></li> <li>b) A parasitoïdes + (forêts autour cultures myrtilles) <sup>24</sup></li> <li>c) % parasitisme mouche de l'olive + <sup>25</sup></li> <li>Plusieurs cultures : peuvent renforcer lutte biologique <sup>26, 27, 28, 29, 30</sup></li> <li>Une culture : a) pour certains taxons : habitat cultivé spécifique &gt; rôle habitat semi-naturel, pour lutte biologique <sup>31</sup></li> <li>b) Luzerne : prédation + pucerons <sup>32</sup></li> <li>c) Blé : prédation + (syrphes, coccinelles, punaises, chrysopes) puceron soya <sup>33</sup></li> <li>d) % culture hôte ravageur + : % parasitisme + <sup>8</sup>, ou % parasitisme - <sup>34</sup></li> </ul>	<ul> <li>a) Sites hibernation <sup>20, 21</sup></li> <li>a) Favorables déplacements (forêt vers culture surtout) lorsque forêt proche de culture <sup>23</sup></li> <li>d) Influence indirectement % parasitisme : réponse densité-dépendance parasitoïdes <sup>8, 38</sup></li> </ul>

A = Abondance, D = Diversité, RS = Richesse Spécifique ; <sup>1,2</sup> Bommarco et Banks, 2003 ; Plath *et al.*, 2012 - <sup>3,4</sup> Zaller *et al.*, 2008 ; Williams, 2010 - <sup>5,6,7</sup> Lopes *et al.*, 2016 ; Maisonhaute *et al.*, 2017 ; Sheng *et al.*, 2017 - <sup>8</sup> Kheirodin *et al.*, 2020 - <sup>9</sup> Macfadyen *et al.*, 2015 - <sup>10</sup> Bhar et Fahrig, 1998 - <sup>11</sup> Rusch *et al.*, 2013 - <sup>12</sup> Landis *et al.*, 2000 - <sup>13</sup> Maisonhaute et Lucas, 2011 - <sup>14</sup> Haenke *et al.*, 2014 - <sup>15</sup> Morandin *et al.*, 2014 - <sup>16</sup> Badenhausser *et al.*, 2020 - <sup>17</sup> Pickett *et al.*, 2009 - <sup>18</sup> Roume *et al.*, 2011 - <sup>19</sup> Andersen A., 1997 - <sup>20,21</sup> Thies et Tscharntke, 1999 ; Thies *et al.*, 2003 - <sup>22</sup> Holzschuh *et al.*, 2010 - <sup>23</sup> González *et al.*, 2017a - <sup>24</sup> Haro-Barchin *et al.*, 2018 - <sup>25</sup> Boccaccio et Petacchi, 2009 - <sup>26,27,28,29,30</sup> Letourneau *et al.*, 2011 ; Redlich *et al.*, 2018 ; Martin *et al.*, 2019 ; Sirami *et al.*, 2019 ; Haan *et al.*, 2020 - <sup>31</sup> Muneret *et al.*, 2019 - <sup>32</sup> Costamagna *et al.*, 2015 - <sup>33</sup> Samaranayake et Costamagna, 2018 - <sup>34</sup> Grab *et al.*, 2018 - <sup>35,36</sup> Winkler *et al.*, 2006 ; Géneau *et al.*, 2012 - <sup>37</sup> Lee J. C. *et al.*, 2006 - <sup>38</sup> Gunton et Pöyry, 2016

Par ailleurs, certaines études ont montré que des paysages diversifiés ont un impact positif mineur, voire pas d'impact significatif sur la richesse spécifique de parasitoïdes et le parasitisme (Salvo *et al.*, 2005 ; Jonsson *et al.*, 2012 ; Midega *et al.*, 2014 ; Hawro *et al.*, 2015 ; Ortiz-Martinez et Lavandero, 2018).

D'ailleurs, en ce qui concerne la lutte biologique, Bianchi et al. (2006) ont révélé que lorsque la complexité du paysage augmente, l'activité des ennemis naturels est plus élevée dans 74 % des études analysées (= 24). Dans ce même sens, Veres et al. (2013) ont mis en évidence l'effet positif de la complexité du paysage sur le contrôle de ravageurs dans plus de 75 % des études considérées. Effectivement, la lutte biologique (par plusieurs arthropodes) sur des populations de pucerons du soya, Aphis glycines (Matsumura), est plus élevée en présence de plusieurs habitats non cultivés et cultivés, plutôt que s'il y a une majorité de cultures de maïs et soya (Gardiner et al., 2009). Plus généralement, l'interaction entre la diversification de cultures et la présence d'habitats semi-naturels est favorable aux ennemis naturels et à leur lutte biologique (Haan et al., 2021; Jaworski et al., 2023). La diversité des cultures fournit en effet aux ennemis naturels des habitats et ressources nécessaires durant leur cycle de vie et favorise leur déplacement localement et dans le paysage (Gurr et al., 2017). L'étude de Perez-Alvarez et al. (2019) est la première à montrer un lien entre le paysage et un lâcher inondatif : le taux de prédation est plus élevé dans un paysage complexe et réduit les dommages causés par les ravageurs. Plusieurs études ont par ailleurs montré une augmentation du taux de parasitisme dans les paysages complexes (Menalled et al. 1999; Thies et Tscharntke, 1999; Kruess, 2003 ; Coudrain et al. 2014 ; Plećaš et al. 2014 ; Steckel et al. 2014 ; Zhao Z. H. et al., 2014 ; Haro-Barchin et al., 2018). Par exemple, le taux de parasitisme sur des pucerons est positivement corrélé aux paysages ayant une proportion plus élevée en habitats semi-naturels (Zhao Z. H. et Reddy, 2019). Karp et al. (2018) ont néanmoins montré, au travers de 132 études dans 31 pays, un nombre similaire d'associations positives et négatives entre la lutte biologique et les habitats semi-naturels dans le paysage.

Quant aux ravageurs, leur abondance est positivement corrélée à la proportion de zones non cultivées (Kruess, 2003), ainsi qu'à la diversité d'habitats dans le paysage (Coudrain *et al.*, 2014). La diversité des cultures peut cependant limiter les populations de ravageurs en (i) perturbant le repérage de la culture hôte principal par le ravageur (signaux visuels et olfactifs diffus, confusion à cause des autres cultures), (ii) augmentant le nombre de variétés ayant divers traits de résistance/tolérance (physiques ou chimiques) face aux ravageurs et (iii) interrompant/perturbant la continuité spatio-temporelle des ressources (Jaworski *et al.*, 2023).

## 1.2.2.3.1.1.3 Paysages simplifiés

Les paysages simplifiés augmentent les densités de certains prédateurs généralistes (coccinelles,

carabes et araignées) en raison d'un chevauchement de ces prédateurs entre les habitats cultivés (Rand et Tscharntke, 2007). Ces prédateurs généralistes peuvent en effet être présents au sein de plusieurs cultures. De plus, l'abondance d'insectes herbivores est plus élevée au sein de paysages dominés par leur culture hôte, en raison d'une plus grande probabilité de trouver cette culture et d'y rester, grâce à une concentration importante en ressources (Root, 1973; Rand et al., 2014; Maisonhaute et al., 2017; Kheirodin et al., 2020). Il ne s'agit toutefois pas d'une généralité car Schneider et al. (2015) ont montré une abondance plus faible du ravageur méligèthe du colza au sein de paysages dominés par des cultures de colza. Les parasitoïdes spécialistes sont par ailleurs plus sensibles que ceux généralistes et que leurs hôtes à la présence de plusieurs cultures dans le paysage (Holzschuh et al., 2010). Les paysages simplifiés abritent en effet des densités moins élevées de parasitoïdes spécialistes de pucerons que les paysages complexes (Rand et Tscharntke, 2007). Aussi, l'abondance du parasitoïde Diadegma insulare (Cresson) (Hymenoptera : Ichneumonidae) de la teigne des crucifères Plutella xylostella (Linnaeus) (Lepidoptera : Plutellidae) diminue lorsque les paysages sont dominés par des champs de maïs (Lee J. C. et al., 2006), et Maisonhaute et al. (2017) ont montré que les cultures de soya ont un effet négatif sur les ennemis naturels du puceron du soya. En outre, dans la plupart des cultures présentes généralement au sein des paysages simplifiés, la diversité des parasitoïdes et leur taux de parasitisme diminuent fortement au bout de quelques centaines de mètres dans les cultures à partir des bordures (Kruess et Tscharntke, 2000). Les paysages simplifiés diminuent globalement l'activité d'ennemis naturels au sein de cultures (Thies et Tscharntke, 1999; Schmidt et Tscharntke, 2005; Schmidt et al., 2008). En effet, si la proportion en zones non cultivées dans le paysage est inférieure à 20 %, le taux de parasitisme sur le méligèthe du colza se situe seulement entre 32 et 36 % (Hawkins et Cornell, 1994). Thies et Tscharntke (2010) ont aussi montré qu'une faible proportion en habitats semi-naturels dans le paysage engendre un faible taux de parasitisme sur ce ravageur. De plus, la simplification du paysage entraîne une réduction du taux de parasitisme de parasitoïdes indigènes et introduits (Grab et al., 2018).

# 1.2.2.3.1.2 Configuration du paysage

Les effets de la configuration du paysage sur les insectes ont été moins explorés que ceux de sa composition, mais les recherches sur ce sujet se multiplient (Haan *et al.*, 2020). Une revue de littérature portant sur 33 études, principalement européennes, a révélé que les effets de la configuration étaient surtout axés sur les cultures de blé, les pucerons, les araignées, les coccinelles, les guêpes parasitoïdes et les carabes. Sur ces 33 études, 31 ont montré des effets significatifs de la configuration sur le contrôle de ravageurs, bien que la direction de ces effets varie (Haan *et al.*, 2020). Généralement, la perte d'habitats, la modification du paysage et la fragmentation sont les principaux facteurs impliqués dans la perte de biodiversité (Foley *et al.*, 2005 ; Fischer et Lindenmayer, 2007).

### 1.2.2.3.1.2.1 Aires et formes d'habitats et ratio périmètre/aire (densité de bordures)

Certains insectes peuvent être plus sensibles à l'aire d'un habitat seule plutôt qu'à la fragmentation en tant que telle (Pavuk, 2011). Les insectes herbivores peuvent effectivement être perturbés par l'aire des patchs (Kruess et Tscharntke, 2000). De plus, Öckinger *et al.* (2012) ont montré des effets positifs de l'aire de patchs de prairies sur la richesse spécifique de pollinisateurs (papillons, abeilles et syrphes). D'une part, les grands patchs avec des plantes hôtes ont des densités et une richesse spécifique d'insectes élevées étant donné que la probabilité qu'un insecte trouve un grand patch est élevée et que celle de le quitter est faible (Root, 1973). Tscharntke *et al.* (2002) ont d'ailleurs montré que de plus grands habitats abritent des espèces d'un niveau trophique élevé, tels que les parasitoïdes, améliorant ainsi le succès de parasitisme. D'autre part, les interactions biotiques sont réduites dans les petits patchs, favorisant certaines populations d'insectes et en désavantageant d'autres (Tscharntke *et al.*, 2002). Toutefois, selon Perović *et al.* (2010), il peut être plus important de considérer la configuration spatiale globale d'habitats bénéfiques (plusieurs paramètres : formes, agencement, aires...) pour les insectes, plutôt que de considérer seulement l'aire de ces habitats lorsque l'on souhaite favoriser leur abondance.

Certaines études (*e. g.* Grez et Prado, 2000 ; Collinge et Palmer, 2002 ; Orrock *et al.*, 2011) ont montré que la forme du patch affecte la réponse d'insectes à la fragmentation. Par exemple, la richesse spécifique de coléoptères est plus élevée dans les patchs de forme rectangulaire (Orrock *et al.*, 2011), et le déplacement des bousiers entre un habitat naturel et modifié est facilité lorsque les habitats présentent une structure similaire (Pineda *et al.*, 2005), mais est entravé lorsque les structures sont contrastées. Assurément, il y a un effet bordure (concept abordé plus bas) entre des patchs forestiers et un champ pâturé, ne favorisant pas la traversée du champ par les bousiers et donc leur déplacement d'un patch forestier à un autre (Díaz *et al.*, 2010). Cependant, même s'il y a une variation de forme d'habitats, pouvant aller de simple à complexe, il n'existe pas suffisamment de résultats dans la littérature confirmant que la forme d'un habitat a des effets notables sur la lutte biologique (Haan *et al.*, 2020).

Lorsque le ratio périmètre/aire d'un habitat est élevé, les bordures sont plus souvent rencontrées par les insectes (Turchin, 1998), augmentant ainsi leur abondance dans l'habitat, dont particulièrement les abondances de syrphes, staphylins, guêpes prédatrices et parasitoïdes (Haan *et al.*, 2020). Autrement dit, un ratio plus élevé indique une densité de bordures plus importante. Il favorise aussi la pollinisation et la lutte biologique, surtout entre 200 et 400 m/ha (Martin *et al.*, 2019). De plus, la combinaison d'une densité de bordures élevée avec une proportion élevée d'habitats semi-naturels affecte positivement la biodiversité d'arthropodes et leurs services. Cependant, certains ennemis naturels se déplaçant au sol et certains pollinisateurs sont positivement affectés par les paysages avec peu de bordures. Par ailleurs, une densité de bordures élevée diminue l'abondance de ravageurs hibernant en dehors des cultures, alors que ceux hibernant dans les cultures ne sont généralement pas affectés (Martin *et al.*, 2019).

### 1.2.2.3.1.2.2 Fragmentation et isolement d'habitats

La fragmentation dissocie les interactions entre insectes perturbant ainsi l'assemblage et le fonctionnement des communautés (Tylianakis et al., 2008). Lorsqu'un patch est isolé, il a souvent un effet négatif sur la densité de populations et la richesse spécifique d'insectes car il a un taux d'immigration plus faible (Collinge, 2000). Son isolement peut en outre avoir un effet positif sur la densité de populations d'hôtes/proies en perturbant la capacité des ennemis naturels à détecter ces populations (Kruess et Tscharntke, 1994). Par ailleurs, les insectes capables de bien se disperser bénéficient de ressources complémentaires en dehors des habitats fragmentés. Ainsi, ils sont moins affectés par la fragmentation comparativement aux insectes avec des capacités de dispersion plus limitées. Les insectes de petite taille se dispersent généralement moins que ceux de grande taille (Roland et Taylor, 1997; Greenleaf et al., 2007). Les parasitoïdes volent effectivement sur de courtes distances (Bellamy et Byrne, 2001). Aussi, les insectes spécialistes dépendent en général d'un habitat précis donc ils sont davantage perturbés lorsque cet habitat est fragmenté et modifié (Holt et al., 1999). C'est notamment le cas de parasitoïdes spécialistes (van Nouhuys, 2005), qui se dispersent moins que leurs hôtes herbivores (Tscharntke et al., 2005). Les insectes généralistes peuvent quant à eux cibler plusieurs habitats (Holt et al., 1999). Cependant, Rösch et al. (2013) ont mis en avant que la richesse spécifique de cicadelles généralistes diminue lorsque l'isolement d'un habitat augmente, considérant de petits patchs d'habitat. En outre, les parasitoïdes sont plus affectés par la perte et la fragmentation d'habitats que leurs hôtes. Un niveau trophique supérieur (ennemis naturels) est en fait plus sensible à la fragmentation et à l'isolement d'un habitat qu'un niveau trophique inférieur (herbivores) (Coudrain et al., 2014) : les ennemis naturels doivent trouver un habitat occupé par leurs hôtes/proies (Holt et al., 1999). Cela a aussi été mis en évidence par Schüepp et al. (2011), où l'isolement des forêts diminue davantage l'abondance et la richesse spécifique d'ennemis naturels que celles de leurs hôtes/proies. Effectivement, cet isolement entraîne une diminution de la richesse spécifique d'espèces de parasitoïdes de 68 %, alors que la diminution de la richesse spécifique de leurs hôtes est de seulement 21 % dans l'habitat isolé. Le taux de parasitisme diminue donc lorsque des habitats forestiers sont isolés. D'ailleurs, la lutte biologique utilisant des parasitoïdes est plus conséquente à proximité de leurs habitats sources, et moins conséquente avec l'éloignement de ces habitats (Tylianakis et al., 2004 ; Lavandero et al., 2006 ; Kovács et al., 2019). Les habitats sources peuvent servir de refuges aux agents de lutte biologique durant leur hibernation (Holland J. et al., 2006). Cependant, lorsque les cultures de colza sont isolées de forêts, certains parasitoïdes hivernants dans ces cultures sont plus abondants et efficaces (Berger et al., 2018). Enfin, l'abondance et la richesse spécifique de parasitoïdes, ainsi que celles de leurs hôtes, diminuent avec

l'augmentation de l'isolement (distance élevée) des bandes enherbées à partir des prairies, même dans un rayon de seulement 750 m (Krewenka *et al.*, 2011).

# 1.2.2.3.1.2.3 Connectivité

Afin de pallier les effets négatifs de l'isolement, augmenter la connectivité est important pour faciliter la dispersion d'insectes entre les divers patchs (Rösch *et al.*, 2013), pour la biologie des insectes (Haslett, 2001) et pour le maintien des interactions prédateurs-proies (Zabel et Tscharntke, 1998). En effet, la connectivité influence positivement les déplacements de coccinelles natives par exemple, en considérant un réseau d'habitats semi-naturels et une prairie en habitat source (Koh *et al.*, 2013). Aussi, la connectivité à large échelle (1 à 2 km de diamètre) impacte positivement le parasitoïde *B. oleae* (Boccaccio et Petacchi, 2009). Ce sont les corridors reliant les patchs d'habitats isolés qui augmentent l'abondance et la diversité d'espèces au sein de ces patchs, favorisant le taux d'immigration (Haddad *et al.*, 2003). La connectivité peut toutefois diminuer l'équitabilité de communautés d'arthropodes du sol mais pas leur richesse spécifique, ni leur diversité béta au sein des patchs. Ainsi, les effets des corridors peuvent différer selon la métrique de la communauté (richesse spécifique, équitabilité…) ou le taxon (coléoptère, hyménoptère…) considéré(e) (Orrock *et al.*, 2011). La présence de végétation boisée entre un habitat cultivé et non cultivé constitue un bon corridor, notamment en favorisant la colonisation des cultures par les ennemis naturels (Perović *et al.*, 2010).

La lutte biologique conservative peut être améliorée en optimisant la connectivité entre les habitats semi-naturels (forêt, arbustaies, prairies) (Koh *et al.*, 2013). De surcroît, les paysages complexes avec une connectivité élevée entre les habitats cultivés et non cultivés semblent être ceux qui favorisent le mieux cette lutte biologique (Tscharntke *et al.*, 2007). Ainsi, pour l'étude des effets du paysage sur la lutte biologique, il s'avère important de considérer à la fois la composition et la configuration du paysage.

Le contexte spatial englobe aussi l'échelle locale considérant par exemple la culture cible, ses bordures et celles des habitats qui lui sont adjacents. Plus particulièrement, l'effet bordure est un concept étudié depuis plusieurs décennies et caractéristique de cette échelle.

# 1.2.2.3.2 Échelle locale : effet bordure

### 1.2.2.3.2.1 Définition, mécanismes et interaction

Odum (1971) décrit l'effet bordure par une augmentation de la biodiversité dans les écotones (zone de transition/frontière entre des biomes ou écosystèmes) à la suite de la superposition d'espèces de chacun des deux habitats adjacents. Harper *et al.* (2005) ajoutent ensuite que l'effet bordure se caractérise par l'effet

de processus, biotiques et abiotiques, en bordure engendrant des changements de composition et de structure des organismes ou fonction à proximité de cette bordure, par rapport aux habitats de chaque côté. Souvent, l'effet bordure engendre aussi une augmentation de l'abondance d'espèces envahissantes (Lustig et al., 2017) et de l'impact du vent, des changements microclimatiques, où par exemple les bordures de forêts sont plus chaudes et sèches qu'en intérieur, et des changements d'interactions interspécifiques (Ries et al., 2004; Harper et al., 2005 ; Nguyen et Nansen, 2018). D'autres facteurs liés aux bordures influencent la biodiversité tels que l'âge des plantes, les effets temporels (comme la saison), l'orientation et le contraste (Ries et al., 2004; Ries et al., 2017; Nguyen et Nansen, 2018; Bernaschini et al., 2019). D'ordinaire, les bordures de deux habitats très contrastés ont un effet bordure plus élevé que celles de deux habitats peu contrastés (Ries et al., 2004; Yekwayo et al., 2016). Ainsi, lorsque le contraste est élevé, la richesse spécifique dans les bordures est généralement plus élevée, où les habitats sont complémentaires, notamment en ressources, pour les espèces (De Smedt et al., 2016 ; Willmer et al., 2022). La répartition hétérogène et complémentaire de ces ressources avec leur accès des deux côtés de la bordure, la répartition des organismes selon la répartition des ressources qui leur sont nécessaires (« resource mapping »), les flux écologiques (énergie, matériel, organismes et information), les interactions interspécifiques et la barrière aux déplacements d'organismes selon la géométrie sont les mécanismes responsables de l'effet bordure (Ries et al., 2004 ; Prevedello et al., 2013; Ries et al., 2017). Il est souvent mesuré selon une distance, distinguant la « bordure » de « l'intérieur ». Cette distance est souvent représentée de façon binaire (0-10 m, 15-25 m...) et la majorité des études considèrent deux classes de distances (Ries et al., 2004 ; 2017).

L'effet bordure peut être élargi à l'échelle paysagère puisque des effets bordures multiples, ou interactions entre bordures, surviennent et augmentent avec la complexité et la fragmentation plus élevée du paysage. Une interaction entre bordures engendre généralement un effet bordure significativement plus élevé sur certaines variables réponses. Une deuxième bordure peut renforcer l'effet d'une autre bordure ou l'affaiblir (Porensky et Young, 2013), via l'influence de la distance et/ou de la forme d'un habitat/patch (Ries *et al.*, 2004 ; Porensky et Young, 2013). La zone centrale, non affectée par la bordure, d'un patch diminue proportionnellement à la réduction de la taille de ce patch (Ohman et Erikson, 1998), diminuant la distance entre bordures et augmentant leur interaction.

# 1.2.2.3.2.2 Effet bordure impliquant des forêts et autres habitats : généralités

La majorité des études porte sur l'effet bordure de forêts (Ries *et al.*, 2017 ; Alves *et al.*, 2024). Une méta-analyse (674 études) de l'effet bordure de forêts sur des communautés (plantes et animaux) a montré qu'à une latitude plus élevée et en zone tempérée plutôt que tropicale, la richesse spécifique est plus élevée en bordure qu'en intérieur (Willmer *et al.*, 2022). Ceci peut s'expliquer par l'augmentation de la fréquence

d'espèces généralistes dans les communautés de haute latitude car les variations saisonnières environnementales sont marquées (Bregman *et al.*, 2014). Généralement il y a une activité, abondance ou richesse plus élevée d'arthropodes de litière et herbivores dans les bordures de forêts plutôt qu'en intérieur (González *et al.*, 2015 ; De Smedt *et al.*, 2019). Par exemple, l'abondance ou la richesse spécifique de charançons, carabes ou staphylins sont plus élevées en bordure de forêts qu'en intérieur (Horvath *et al.*, 2002 ; Hough-Goldstein *et al.*, 2012 ; Tóthmérész *et al.*, 2014). L'abondance, la richesse spécifique de parasitoïdes et le parasitisme sont aussi plus élevés en bordure de forêt qu'en intérieur (Rossetti *et al.*, 2013 ; Stangler *et al.*, 2015 ; González *et al.*, 2015 ; Bernaschini *et al.*, 2021). L'exposition solaire plus importante en bordure, faciliterait la recherche visuelle d'hôtes (Rossetti *et al.*, 2013).

D'autres habitats ont aussi un effet bordure positif sur le parasitisme (With et Pavuk, 2019), l'abondance et la richesse d'insectes généralistes (Nguyen et Nansen, 2018). Toutefois, l'intérieur d'habitats peut être plus favorables que les bordures au parasitisme (Cronin, 2003) ou aux insectes spécialistes et compétiteurs (Nguyen et Nansen, 2018). Wimp et Murphy (2021) ont en effet montré que la composition d'herbivores spécialistes et l'abondance de prédateurs et parasitoïdes spécialistes sont plus faibles en bordure qu'en intérieur d'un habitat dominé par la plante *Spartina patens* (Aiton) (Poales : Poaceae). Ils supposent que ces herbivores peineraient à détecter la plante hôte s'ils se déplacent trop loin dans l'habitat adjacent, et les ennemis naturels spécialistes suivraient leurs proies/hôtes spécialistes. En plus d'influencer la prédation et le parasitoïdes (Cronin, 2009), les bordures peuvent aussi filtrer ou stopper le déplacement d'insectes, dont les carabes et parasitoïdes (Cronin, 2009 ; Brigic *et al.*, 2014), influencer la pollinisation et les interactions compétitives (Nguyen et Nansen, 2018).

#### 1.2.2.3.2.3 Effet bordure impliquant des cultures

Beaucoup d'études ont montré que les arthropodes sont plus abondants et leur richesse est plus élevée en bordures de cultures (Holland J. M. *et al.*, 2009 ; Madeira *et al.*, 2016 ; Nguyen et Nansen, 2018 ; Fusser *et al.*, 2018). Dans les agroécosystèmes, les bordures de cultures sont essentielles pour les arthropodes puisque des habitats semi-naturels y sont souvent adjacents (Schirmel *et al.*, 2016). Les haies par exemple augmentent la richesse et l'abondance de carabes en bordure de cultures (Fusser *et al.*, 2018). C'est cependant l'inverse s'il s'agit de bandes herbacées (Birkhofer *et al.*, 2014 ; Fusser *et al.*, 2018), bien qu'elles aient des sites d'hibernation et d'alimentation pour de nombreux arthropodes (Geiger *et al.*, 2009 ; Gallé *et al.*, 2018). La proximité d'une culture à un habitat semi-naturel augmente la diversité florale et l'hétérogénéité de la végétation par entremêlement. Une augmentation de cette hétérogénéité augmente la richesse de carabes en bordures de cultures (Magura, 2002). L'hétérogénéité de la végétation existe aussi dans les cultures car le microclimat varie de la bordure au centre. Par ailleurs, le rendement d'une culture de colta est plus élevé dans sa bordure qu'en son centre (Bulinski et Niemczyk, 2010), ainsi que d'autres

cultures. Une plante de bordure de meilleure qualité (plus d'azote par exemple) qu'une plante au centre attire plus d'insectes et favorise leur activité et développement (Nguyen et Nansen, 2018). Enfin, le contraste entre une culture et l'autre habitat change selon le développement de la culture (Macfadyen et Muller, 2013). Un contraste élevé entre une culture et une jachère ou prairie engendre une richesse spécifique de fourmis plus élevée dans les bordures de cultures qu'en intérieur, alors que l'abondance, selon les espèces, y est plus ou moins élevée (Dauber et Wolters, 2004). Lorsqu'une culture de soya est adjacente à une forêt, les richesses spécifiques et abondances de coléoptères, hyménoptères et diptères sont plus élevées en bordure qu'en intérieur de forêts. Cela pourrait être expliqué par la complémentarité des ressources et le « resource mapping » (González *et al.*, 2017b).

Les bordures de cultures ont aussi des effets sur les traits des arthropodes (Gallé *et al.*, 2020; Caitano *et al.*, 2020). En effet, les carabes plus petits et herbivores sont associés à ces bordures (Gallé *et al.*, 2020), probablement car la richesse florale, leur offrant une source de nourriture, y est plus abondante (Pecheur *et al.*, 2020). Les insectes du sol et sociaux sont négativement influencés par l'effet bordure, alors qu'il favorise les insectes volants et envahissants (Caitano *et al.*, 2020). Concernant la relation ennemi naturel-ravageur, l'abondance et l'activité d'ennemis naturels plus élevée en bordures de cultures qu'en intérieur est souvent dû à la présence de ressources alternatives (proies/hôtes, sites d'hibernation, sources énergétiques) et complémentaires (Tylianakis *et al.*, 2004 ; Rand *et al.*, 2006). Si la production de la culture est importante, l'abondance de ravageurs peut augmenter, augmentant ainsi les populations d'ennemis naturels dans les habitats. Leur débordement pourrait advenir entre les deux habitats, ce qui augmenterait leur abondance et impact vers les bordures (Rand *et al.*, 2006). Macfadyen et Muller (2013) ont montré que les parasitoïdes et pucerons se déplacent beaucoup de bordures d'habitats de végétation aux cultures, notamment de canola, et de cultures de céréales à celles de canola pour les parasitoïdes uniquement, mais les prédateurs se déplacent moins.

### 1.2.2.3.3 Effet du contexte spatial sur C. obstrictus et sa lutte biologique

Le Tableau 1.2 aux deux pages suivantes fait une synthèse des effets du contexte spatial sur *C. obstrictus* et sa lutte biologique.

En raison d'impacts considérables des activités humaines aux échelles paysagère et locale, il est important de cibler les réponses des insectes face aux modifications paysagères et locales. L'intensification de l'agriculture entraîne des pertes en diversité d'habitats à des échelles spatiale et temporelle (Benton *et al.,* 2003). Elle peut aussi influencer négativement la qualité d'habitats en modifiant les interactions biotiques, le cycle des nutriments et/ou le microclimat (Ries *et al.,* 2004). L'une des composantes majeures de ce dernier est la température, facteur abiotique ayant un rôle essentiel sur le cycle biologique des insectes. Tableau 1.2 : Synthèse des effets du contexte spatial sur C. obstrictus et sa lutte biologique.

Sujets biologiques	Effets du paysage (+ / -)	Explications
	1 Champs abandonnés/pâturés, blé, prairies	<b>1</b> <i>C. obstrictus</i> aurait besoin de ces éléments paysagers dans
	permanentes et bordures herbacées : % infestation + 1	son cycle biologique, blé très présent en rotation dans l'étude
	<b>2</b> Haies ou autres cultures adjacentes champs colza : % infestation - <sup>1</sup>	2 Haies limitent migration ravageurs et cultures offrent - de ressources
	<b>3</b> Lisières forêts : infestation + <sup>2</sup>	1 et 2 a) # habitats semi-naturels (HSN) pas nécessairement même effet sur % infestation
C. obstrictus	Faible effet distance considérée des habitats sur % infestation <sup>1</sup>	b) Type HSN influence <i>C. osbtrictus</i> plutôt que % totale HSN dans paysage
	<b>S</b> Colza : a) si paysage riche, % infestation - ; si paysage pauvre, % infestation + <sup>2</sup>	3 <i>C. obstrictus</i> hibernerait dans ces habitats
	b) Second champ colza + de 500 m : infestation - $^{2,3}$	Habitats au-delà 1 km (rayon) influenceraient + % infestation
		<b>S</b> a) Effet de dilution si paysage riche en colza, effet de concentration si paysage pauvre en colza

Sujets biologiques	Effets du paysage (+ / -)	Explications
	<b>1</b> Bordures herbacées + (à quelques centaines m champ colza) : % parasitisme + (de 62,5 à 81,2 %) <sup>1</sup>	Habitats permettraient aux parasitoïdes trouver ressources et rester durant hibernation
	<b>2 Prairies permanentes</b> (rayon 750 m colza) : % parasitisme - <sup>1</sup>	<ul> <li>2 et 3 a) # HSN pas nécessairement même effet sur %</li> <li>parasitisme</li> </ul>
	<b>3</b> Éléments boisés adjacents colza : % parasitisme - <sup>1, 4</sup>	b) Considérer type HSN plutôt que % totale HSN dans paysage
	<b>4 Routes</b> : % parasitisme - <sup>1</sup>	<b>5</b> Apport ressources alternatives + refuges hibernation
Parasitoïdes dont <i>T. perfectus</i> (74 % des parasitoïdes <sup>1</sup> ; 88 %	Impact + distance # habitats (à partir colza) : échelle spatiale < 1 km (rayon) <sup>1</sup>	6 a) Effet de dilution si paysage riche en colza, effet de concentration si paysage pauvre en colza
des parasitoïdes <sup>2</sup> )	<b>5 Haies</b> : A + parasitoïdes <sup>2</sup>	
	<b>6</b> Colza : a) si paysage riche, A parasitoïdes - ; si paysage pauvre, A parasitoïdes + <sup>2</sup>	
	<ul> <li>b) Distance entre champ colza cible et second champ colza le</li> <li>+ proche : pas d'effet sur A parasitoïdes ni % parasitisme <sup>2, 3</sup></li> </ul>	
	Petites zones nature protégée (prairies, étangs, boisés) : parasitisme + <sup>2</sup>	

A = Abondance; <sup>1</sup> Kovács *et al.*, 2019 - <sup>2</sup> Langer V. et Jensen, 2024 - <sup>3</sup> Sulg *et al.*, 2024 - <sup>4</sup> Kovács *et al.*, 2016

# 1.2.2.4 Le froid et les insectes

# 1.2.2.4.1 Généralités

Les insectes ne produisent pas de chaleur et leur température corporelle dépend de celle de leur environnement : ils sont ectothermes. La température est un facteur déterminant dans la survie des insectes, leur dynamique de populations et leur distribution (Coope, 1995; Bale, 2002; Dangles et al., 2008). De faibles températures peuvent affecter négativement ces paramètres (Chown, 2001), bien que beaucoup d'insectes possèdent une certaine capacité de résistance au froid leur permettant de survivre lorsqu'ils sont exposés à ces températures durant l'hiver. Pour de nombreux insectes, les températures extrêmes plutôt que les températures moyennes sont plus importantes dans la détermination de leur résistance au froid (Estay et al., 2014). Globalement, durant l'état de congélation des liquides corporels d'un insecte, la mortalité croît lorsque la température décroît (Bale, 1996). La plupart des insectes hibernent à un stade précis de leur cycle biologique, généralement le plus résistant au froid (Danks, 1991). Ils entrent en diapause, un état génétiquement déterminé chez de nombreux insectes, caractérisé par l'arrêt de la croissance et de la reproduction, un ralentissement du métabolisme, et survenant d'ordinaire peu avant l'apparition de conditions difficiles, telles que l'hiver. Cette diapause est généralement obligatoire chez les insectes univoltins (Numata et Shintani, 2023). Le lieu d'hibernation de nombreux insectes est souvent sous la litière, dans le sol ou sous la neige. Cette dernière sert d'isolant où les températures tombent rarement en-dessous du point de congélation (Danks, 1991). Par ailleurs, les habitats semi-naturels offrent de bonnes conditions d'hibernation aux ravageurs (Leather, 1993) et aux ennemis naturels (Keller et Häni, 2000; Pywell et al., 2005). En effet, Alford D. V. et al. (2003) ont montré que quatre des espèces principales ravageurs du colza (dont C. obstrictus) dépendent d'habitats semi-naturels pour leur hibernation. Les arbres fournissent des abris aux insectes face aux faibles températures ainsi que des variations de températures grâce à leur rôle tampon (Landis et al., 2000; Arrignon, 2006). Les insectes hibernants dans les régions froides sont capables de résister à de faibles températures durant de longues périodes (Salt, 1961). La survie des insectes au froid dépend donc de l'interaction entre températures d'exposition et durée d'exposition durant leur diapause (Bale, 1987), mais aussi de leur acclimatation avant l'exposition hivernale prolongée (Lee Jr R. E., 1991).

# 1.2.2.4.2 Acclimatation

La résistance des insectes au froid peut être améliorée par une pré-exposition à de faibles températures durant les stades larvaires et adultes (Colinet et Hoffman, 2012), ce qui correspond à l'acclimatation thermique adaptative (Rako et Hoffman, 2006). L'acclimatation graduelle signifie qu'une longue pré-exposition (jours ou semaines) à de faibles températures sub-létales peut améliorer la résistance au froid (Angilletta, 2009). L'acclimatation rapide réfère à une courte pré-exposition (minutes ou heures) à de faibles températures sub-létales menant à l'augmentation de la résistance au froid. L'acclimatation aux conditions hivernales a un effet positif sur la survie du parasitoïde *Aphidius* 

*rhopalosiphi* (Hymenoptera : Braconidae) (De-Stefani Perez) lorsqu'il est ensuite conservé au froid (Rigaux *et al.*, 2000). D'ailleurs, l'acclimatation a généralement un impact positif sur la résistance au froid de plusieurs parasitoïdes (Polgár, 1986 ; Pandey et Johnson, 2005 ; Luczynski *et al.*, 2007 ; Mutamiswa *et al.*, 2018a). L'étude de Levie *et al.* (2005) a montré que 66 % des parasitoïdes *A. rhopalosiphi* meurent lorsque les momies du puceron *Metopolophium dirhodum* (Walker) ne sont pas acclimatées, mais leur survie augmente lorsqu'elles sont exposées progressivement à de faibles températures. Par ailleurs, le parasitoïde *Venturia canescens* (Hymenoptera : Ichneumonidae) (Gravenhorst) tolère mieux le froid lorsqu'il est acclimaté à des températures de développement plus froides (Foray *et al.*, 2013). Aussi, l'acclimatation au froid durant de courtes durées augmente la survie du parasitoïde *Spathius agrili* (Hymenoptera : Braconidae) (Yang) en diapause (Hanson *et al.*, 2013). Toutefois, une acclimatation à de faibles températures pendant de longues durées peut avoir des effets négatifs sur la survie de parasitoïdes (Langer A. et Hance, 2000 ; Lysyk, 2004 ; Levie *et al.*, 2005 ; Hanson *et al.*, 2013).

La survie des insectes au froid dépend aussi d'autres facteurs tels que leur stade de développement, leur état de nutrition et leur génétique (Lee Jr. R. E., 1991). Bon nombre d'entre eux utilisent certains mécanismes physiologiques, biochimiques, morphologiques et comportementaux (Tauber *et al.*, 1986) afin de résister aux basses températures et/ou au gel durant leur diapause. Les adaptations aux basses températures chez les parasitoïdes sont similaires à celles de la majorité des insectes (Hance *et al.*, 2007). Il existe deux grandes stratégies de résistance au froid chez les insectes terrestres soumis à des températures hivernales inférieures à 0°C : la tolérance au gel et l'évitement du gel (Storey et Storey, 1988 ; Denlinger et Lee, 2010). Si l'insecte n'adopte toutefois aucune stratégie, il est considéré comme sensible au froid (Sinclair *et al.*, 2015).

### 1.2.2.4.3 Tolérance au gel

La tolérance au gel est essentiellement manifestée par les insectes présents dans les régions au climat hivernal extrême (régions arctiques et sub-arctiques de l'Amérique du Nord, Scandinavie, Russie et Chine). Les agents de nucléation, qui sont des substances (comme des protéines) induisant la formation de cristaux à partir d'un liquide, provoquent le gel extracellulaire généralement entre - 5 et - 10°C et sont actifs dans l'hémolymphe (Zachariassen, 1982) ou d'autres zones corporelles de ces insectes (Kukal, 1991). Ces derniers synthétisent des polyols (types de glucides tels que le glycérol, le mannitol et le sorbitol) en fortes concentrations dans leur hémolymphe. Les polyols permettent la surfusion (phénomène où le liquide reste à l'état liquide même à une température inférieure à son point de congélation) avant que les agents de nucléation ne s'activent, ralentissent la formation de glace, modifient sa structure et protègent les tissus qui ont été partiellement gelés (cryoprotection) (Salt, 1961). Aussi, des protéines anti-gel (agents cryoprotecteurs) abaissent le point de congélation de l'hémolymphe

l'action d'agents de nucléation, alors que le faible poids moléculaire d'agents cryoprotecteurs maintient l'espace intracellulaire à l'état liquide et protège la structure de la bicouche membranaire (Duman, 2001). Certains insectes, tels que *Dendroides canadensis* (Coleoptera : Pyrochroidae) et *Rabdophaga strobiloides* (Diptera : Cecidomyiidae), supportent des températures allant de - 40 à - 80°C et certaines de leurs cellules sont capables de survivre après avoir été gelées. Bien souvent, ces températures sont inférieures aux points de surfusion (Supercooling Point ou SCP ; défini dans le paragraphe suivant) d'insectes adoptant la stratégie d'évitement du gel (Lee Jr. R. E., 1991).

## 1.2.2.4.4 Évitement du gel, point de surfusion et température létale la plus basse

L'évitement du gel est une stratégie de survie empêchant la transformation des tissus et fluides corporels de l'insecte en glace, jusqu'à un certain point. L'insecte meurt par congélation dès lors que de la glace se forme. Cette stratégie implique généralement la suppression de chaque agent de nucléation, la synthèse de glycérols (composant des corps gras) pour favoriser la capacité de surfusion, où les protéines anti-gel stabilisent l'état de surfusion (Zachariassen, 1985). Ces protéines cryoprotectrices maintiennent les tissus et fluides corporels à un état liquide au-dessous du point de congélation, évitant la cristallisation (Salt, 1936 ; Lee Jr. R. E., 1991). Cependant, cet état est limité dans le temps : l'insecte peut finir par geler spontanément, même si la température est supérieure à son SCP. Le SCP désigne la température minimale d'un insecte à laquelle ses fluides corporels commencent à geler spontanément (capacité de surfusion), avant qu'il dégage une chaleur latente (pic de surfusion) lors de la cristallisation (Zachariassen, 1985). Le SCP indique généralement la température létale minimale absolue pour les insectes ayant une stratégie d'évitement du gel. Toutefois, ils peuvent tout de même mourir s'ils sont exposés à une température supérieure à leur SCP, en raison de blessures engendrées par le froid. A l'inverse, les insectes tolérants au gel peuvent mourir à une température inférieure à leur SCP (Lee Jr. R. E.et Denlinger, 1985).

Le SCP est l'un des trois paramètres principalement utilisés - avec la température létale la plus basse (Lower Lethal Temperature ou LLT) et la durée létale la plus courte - pour déterminer la résistance au froid d'un insecte (Bouchard *et al.*, 2006). Le minimum critique thermique (Critical Thermal minimum ou CT<sub>min</sub>) peut aussi être mesuré pour déterminer la résistance au froid d'un insecte. C'est la température à laquelle les fonctions d'un insecte atteignent leur limite minimale, provoquant un état de paralysie connu sous le nom de coma hypothermique (Sinclair *et al.*, 2015), et elle est fortement corrélée à la LLT (Andersen J. L. *et al.*, 2015). La LLT caractérise la température minimale absolue à laquelle tous les individus d'une espèce d'insecte meurent. La LLT d'un insecte peut être déterminée en l'exposant rapidement à une température proche du SCP (Morey *et al.*, 2012). Plus spécifiquement, la LLT<sub>50</sub> caractérise la température à laquelle la proportion d'insectes morts est de 50 % (Bouchard *et al.*, 2006 ; Sinclair *et al.*, 2015) et est déterminée en exposant les insectes à une plage de températures englobant le SCP. Elle peut à la fin être comparée au SCP afin de déterminer la capacité d'un insecte à

survivre lorsqu'il est exposé au froid (Morey *et al.*, 2012 ; Sinclair *et al.*, 2015). Ainsi, une LLT50 inférieure au SCP indique une stratégie de tolérance au gel, une LLT50 similaire au SCP indique une stratégie d'évitement du gel et une LLT50 supérieure au SCP indique un insecte sensible au froid (Sinclair *et al.*, 2015 ; Stenoien *et al.*, 2023 ; Figure 1.5).



Figure 1.5 : Schéma modifié de Sinclair *et al.* (2015) sur les types de résistance au froid d'insectes selon leur SCP et LLT50.

1.2.2.4.5 Point de surfusion en lien avec la masse corporelle, la taille et l'acclimatation

Certains facteurs ont un effet sur le SCP : le stade de développement, la taille corporelle, le sexe, le volume d'eau, la nourriture, les agents de nucléation (Sømme, 1982 ; Carrillo et Cannon, 2005). En effet, la capacité de surfusion est négativement corrélée au contenu en matières grasses (David et Vannier, 1996), et elle décroît à mesure que la masse corporelle augmente car la probabilité qu'un embryon de glace se forme croît avec la taille (Lee Jr. R. E. et Costanzo, 1998). Ainsi, la résistance au froid est positivement corrélée à une faible masse corporelle (ratio surface/volume élevé) (Renault et al., 2003). De plus, chez de nombreux insectes, les individus plus grands ont un SCP plus élevé que les individus plus petits (Sømme, 1982; Sinclair et Chown, 2005; Hahn et al., 2008). Les plus grands individus seraient désavantagés face à des températures froides étant donné qu'ils dépensent de l'énergie proportionnellement plus vite que les petits individus (Reim et al., 2006). Par exemple, l'étude d'Ismail et al. (2012) a mis en avant que les individus plus petits du parasitoïde Aphidius ervi (Hymenoptera : Braconidae) (Haliday) résistent mieux au froid que les individus plus grands. La même chose a été démontrée par l'étude de Le Lann et al. (2011) pour les parasitoïdes Aphidius avenae (Haliday) et A. rhopalosiphi. Par ailleurs, pour certains insectes, l'acclimatation pendant une courte durée à une température intermédiaire permet d'abaisser significativement le SCP (Sømme, 1982 ; Lee Jr. R. E., 1991). Enfin, l'acclimatation à de faibles températures et/ou à de longues durées abaisse le SCP des plusieurs parasitoïdes (Hanson et al., 2013 ; Andreadis et al., 2014 ; Mutamiswa et al., 2018a).

### 1.2.2.4.6 Hibernation et résistance au froid des parasitoïdes

Il y a deux groupes de parasitoïdes lorsqu'on s'intéresse à leur hibernation et résistance au froid : les endoparasitoïdes immatures hibernants dans leurs hôtes (*e.g.* Langer A. et Hance, 2000 ; Humble, 2006 ; Hanson *et al.*, 2013 ; Häner *et al.*, 2022) et les parasitoïdes (ecto- ou endo-) hibernants hors de leurs hôtes au stade immature (Humble, 2006 ; Chandler *et al.*, 2020 ; Scherr *et al.*, 2023) ou adulte (Torgersen et Ryan, 1981 ; Tatsumi et Takada, 2006 ; Legault *et al.*, 2012 ; Lowenstein *et al.*, 2019). Les parasitoïdes du premier groupe sont protégés du froid par leurs hôtes et souvent sont koinobiontes, impliquant le maintien de ces hôtes en vie. Ainsi, ce groupe profite de la morphologie, de la physiologie et même du comportement de l'hôte pour trouver un habitat et y passer l'hiver (Hance *et al.*, 2007). Toutefois, les parasitoïdes du second groupe sont habituellement idiobiontes (Colinet et Boivin, 2011) et non protégés par leurs hôtes. Ils sont donc davantage exposés aux variations climatiques, notamment s'ils se retrouvent en dehors d'abris (litière, écorces d'arbres...) lors de leur hibernation et diapause (Hance *et al.*, 2007).

L'hôte peut augmenter la résistance au froid de l'endoparasitoïde (Colinet et Boivin, 2011). La protection de l'hôte par l'endoparasitoïde est aussi possible via des modifications physiologiques, telle que l'augmentation d'agents cryoprotecteurs, ce qui protège en même temps l'endoparasitoïde (Wharton, 1999 ; Rivers et al., 2000 ; Hance et al., 2007 ; Quan et al., 2013). La quantité d'agents cryoprotecteurs dans les hôtes a un impact sur la résistance au froid des parasitoïdes : ceux se nourrissant d'hôtes riches en agents cryoprotecteurs sont plus résistants que ceux se nourrissant d'hôtes moins riches en ces agents (Rivers et al., 2000; Li Y. et al., 2015; Amiresmaeili et al., 2020). Comme leurs hôtes, les larves d'endoparasitoïdes peuvent avoir une stratégie de tolérance au gel, gelant lorsque des cristaux de glace se forment dans l'hémolymphe des hôtes (Humble et Ring, 1985 ; Humble, 2006). D'autres larves d'endoparasitoïdes peuvent hiberner hors de leurs hôtes (Scherr et al., 2023), tout comme des larves d'ectoparasitoïdes qui peuvent avoir une stratégie d'évitement du gel, améliorant leur survie sous la neige et le sol ou les écorces d'arbres par exemple (Humble, 2006 ; Wittman et al., 2021). Les ectoparasitoïdes sont cependant supposés être plus résistants au froid que les endoparasitoïdes puisqu'ils sont plus exposés aux facteurs abiotiques (Rivers et al., 2000; Colinet et Boivin, 2011). D'autres parasitoïdes hibernants hors de leurs hôtes, pas au stade larvaire mais de pré-pupes, pupes ou dans des cocons, peuvent passer l'hiver sous les écorces d'arbres (Häckermann et al., 2008 ; Yang Z. Q. et al., 2010; Chandler et al., 2020). Quant à ceux hibernant au stade adulte, ils peuvent par exemple passer l'hiver sous l'écorce ou la litière (Lowenstein et al., 2019). Autrement, en l'absence d'abri, certains adultes peuvent supporter des durées d'expositions allant jusqu'à -12°C (Jenner et al., 2010). Les femelles adultes font de la résorption d'œufs et réduisent leur production d'œufs et de réserves de graisse afin d'allouer leur énergie à l'hibernation (Eijs, 1999 ; Hahn et Denlinger, 2007 ; Kimura, 2019). Elles peuvent également parasiter leurs hôtes au milieu de l'hiver s'ils sont disponibles (Tatsumi et Takada,

2006). Enfin, étant donné que les mâles adultes utilisent surtout leur énergie pour la reproduction, ils en manquent pour l'hibernation (Kimura, 2019).

# 1.2.2.4.7 Comparaison de la résistance au froid entre parasitoïdes et hôtes

Peu d'études ont comparé la résistance au froid entre les parasitoïdes et leurs hôtes. De plus, aucune étude n'a considéré un ectoparasitoïde adulte hibernant hors de son hôte, ni comparé la résistance au froid d'un Pteromalidae adulte hibernant hors de son hôte à celle de ce dernier. Les larves de deux espèces d'endoparasitoïdes, *Utetes canaliculatus* (Hymenoptera : Braconidae) et *Diachasma alloeum* (Hymenoptera : Braconidae), ont une stratégie d'évitement du gel comme leur hôte (McIntyre *et al.*, 2023). Une autre étude a montré que l'endoparasitoïde *Cotesia flavipes* (Hymenoptera : Braconidae) hibernant hors de son hôte est plus résistant au froid que cet hôte (Mutamiswa *et al.*, 2018a). En effet, *C. flavipes* présente un SCP et un CT<sub>min</sub> bien plus bas que ceux de son hôte à la suite d'une acclimatation à une faible température. Certains endoparasitoïdes hibernants hors de leurs hôtes à l'état de pupe ou adulte peuvent cependant être moins résistants au froid que ces hôtes (Machekano *et al.*, 2018 ; Mutamiswa *et al.*, 2018b ; Ismail *et al.*, 2022). Finalement, une étude au Canada a montré que certaines larves d'endoparasitoïdes et leurs hôtes peuvent être tolérants au gel, alors que leurs larves d'ectoparasitoïdes hibernants hors de ces hôtes évitent le gel (Humble, 2006).

### 1.2.2.4.8 Résistance au froid de C. obstrictus et T. perfectus

Selon une estimation basée sur un modèle développé par Cárcamo et al. (2009), la mortalité des adultes hibernants de C. obstrictus serait de 50 % au Canada dans le sud de l'Alberta, et elle devrait être plus élevée dans le nord du pays par rapport au sud. Par ailleurs, si les hivers s'avéraient doux dans le nord de l'Europe, les populations de C. obstrictus augmenteraient (Veromann et al., 2010). Lorsque ce ravageur est exposé de manière prolongée à la température sub-létale de - 5°C, son taux de mortalité augmente. Cependant, s'il est exposé à une température qui alterne entre - 5 et 5°C chaque semaine, sa survie croît. Cela signifierait que C. obstrictus ne s'adapterait pas très bien à l'exposition au froid car son microhabitat est abrité, atteignant rarement - 5°C pendant une longue durée. Aussi, la durée de l'hibernation à 5°C n'a aucun impact sur sa mortalité (Cárcamo et al., 2009). Rien n'est connu toutefois sur la résistance au froid de T. perfectus. En Europe, l'abondance de T. perfectus serait plus élevée dans les régions à l'irradiation solaire < 1000 kWh/m<sup>2</sup> (sur un an). Au Canada, les indices écoclimatiques sont plus faibles (entre 5 et 15, suggérant que T. perfectus pourrait y survivre de manière marginale) qu'en Europe (> 30, indiquant que T. perfectus y survit très bien), mais son installation y serait possible selon le climat. D'autant plus que sa présence déjà attestée dans l'Est canadien permet en partie de prédire qu'il pourrait s'installer dans les Prairies (Haye et al., 2018). Les indices écoclimatiques caractérisent l'adéquation des emplacements géographiques pour la survie et la reproduction d'espèces. Ils fournissent également une estimation de l'abondance relative de populations (Haye et al., 2018). Le SCP de T. perfectus est inconnu mais celui du charançon de la silique mesuré en Alberta se situe autour de - 7,2°C et ne varie pas selon la saison (état diapausant ou non). Cela indique probablement que *C. obstrictus* dépend de microhabitats avec des températures douces et qu'il n'a sans doute pas développé de mécanismes lui permettant d'abaisser son SCP au-delà de son niveau normal d'exposition pendant le printemps (Cárcamo *et al.*, 2009).

Le SCP et la sévérité du climat froid sont généralement corrélés (Turnock et Fields, 2005), mais pas forcément dans le cas d'une invasion biologique car l'insecte arrive dans un nouvel environnement. Aussi, pour certains insectes, il existe une relation positive entre leur SCP et leur survie à l'hibernation. Les insectes qui hibernent au sein d'habitats exposés ont un SCP plus faible que ceux présents dans des habitats offrants une protection contre les températures (Story *et al.*, 1993 ; Good *et al.*, 1997). Il s'avère donc important d'évaluer la résistance au froid des insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels, notamment en zone nordique, en plus d'évaluer l'influence de variables paysagères, lorsque l'on souhaite établir un programme de lutte biologique. Enfin, il est crucial de disposer d'un nombre suffisant d'ennemis naturels à lâcher ultérieurement et/ou sur lesquels effectuer des tests en laboratoire afin de mieux connaître leur biologie. Cela débute grâce à leur échantillonnage, encore faut-il trouver la méthode la plus adaptée selon le type d'ennemi naturel.

## 1.2.2.5 Méthodes de collecte d'ennemis naturels

### 1.2.2.5.1 Généralités sur la collecte dans les agroécosystèmes

Un grand nombre de méthodes existe pour échantillonner des ennemis naturels au sein d'agroécosystèmes, essentiellement pour suivre leurs abondance et diversité, ainsi qu'investiguer les effets possibles de pratiques agronomiques sur eux. Cependant, toutes les méthodes ne sont pas adaptées pour chaque espèce d'ennemi naturel et leur efficacité varie largement (McCravy, 2018). Ainsi, en s'intéressant aux hyménoptères, incluant les parasitoïdes, leur capture doit être effectuée grâce à des méthodes ciblant les insectes présents sur la végétation et volants. Lorsque l'objectif est d'obtenir le maximum de parasitoïdes qui serviront dans un programme de lutte biologique, il faut aussi s'assurer que la méthode capture une densité importante d'individus, qu'elle ne les tue pas, ni ne les endommage et qu'elle soit idéalement peu coûteuse.

### 1.2.2.5.2 Collecte d'ennemis naturels sur la végétation et volants

Les méthodes communes de collecte d'ennemis naturels surtout présents sur la végétation sont le battage, l'aspirateur entomologique et le filet fauchoir. Le battage est utilisé essentiellement aux niveaux d'arbres et arbustes. La végétation est secouée ou battue à l'aide d'un bâton afin d'en faire tomber les arthropodes dans un bac ou sur une toile. Les arthropodes sont alors aspirés à l'aide d'un aspirateur buccal (Southwood, 1978, Brower *et al.*, 1998). Bien que les ennemis naturels qui se déplacent principalement en volant, c'est-à-dire les guêpes prédatrices, les parasitoïdes (hyménoptères et diptères) et les mouches, soient souvent présents sur la végétation, le battage n'est pas la méthode idéale pour leur collecte. Effectivement, il est difficile de collecter ces groupes d'ennemis naturels puisqu'ils ne restent pas longtemps au contact d'une surface et se déplacent vivement. L'aspirateur entomologique motorisé, ou communément D-vac (Dietrick vacuum insect net) n'est pas la méthode idéale non plus car il est coûteux, exigeant physiquement et sert davantage à collecter, par aspiration, des ennemis naturels au sol sur une certaine surface (Dietrick, 1961 ; Sunderland *et al.*, 1995 ; McCravy, 2018). Le filet fauchoir est peu coûteux mais peut être exigeant physiquement. Cette méthode est toutefois mieux adaptée que les précédentes car elle permet, en balayant rapidement la végétation (herbacés) à l'aide d'arcs de cercle avec le filet fauchoir, de collecter une grande abondance et diversité d'arthropodes vivants, dont des insectes volants. L'effort d'échantillonnage peut être standardisé par le nombre de balayages, la durée de balayage et la surface balayée afin d'obtenir des résultats comparables (Southwood, 1978 ; McCravy, 2018).

D'autres méthodes que le filet fauchoir et l'aspirateur entomologique permettent de collecter des insectes volants : les pièges colorés, Malaise et collants (Draber-Monko, 2015 ; Martin-Park et al., 2018 ; McCravy, 2018). La méthode du piège coloré est peu coûteuse et peu exigeante physiquement. Il s'agit d'un bol jaune, bleu, blanc ou rouge rempli partiellement d'eau mélangée à du savon pour pallier la tension de surface de l'eau. Il est placé au sol ou un peu au-dessus et les insectes qui sont attirés par la couleur s'y noient (e.g. Campbell et Hanula, 2007 ; Dirrigl, 2012). Ce piège, initialement seulement jaune, a été inventé par Moericke (1953). La méthode du piège Malaise est peu exigeante physiquement, mais est coûteuse (notamment pour le temps d'installation) et le piège peut être endommagé par le vent (McCravy, 2018). Il est constitué d'une tente noire avec deux ouvertures : une à l'avant et une seconde à l'opposé à l'arrière. Au centre, un tissu sert de barrière pour intercepter les insectes au vol qui remontent alors au sommet de la tente au niveau d'un tissu blanc, attractif lumineux, où se situe un pot rempli d'éthanol (Sheikh et al., 2016 ; Karlsson et al., 2020). Enfin, la méthode du piège collant est peu coûteuse et peu exigeante physiquement (McCravy, 2018). Ce piège peut être un carton, un ruban adhésif ou une vitre, par exemples, souvent peint(e) en jaune et enduit(e) d'une substance collante. Il est suspendu et les insectes en vol qui s'y posent sont alors englués (Gibb et Oseto, 2020). Finalement, le filet fauchoir reste la meilleure méthode de collecte d'insectes sur la végétation et volants, notamment car ils peuvent être collectés vivants, à l'inverse des autres méthodes.

# 1.2.2.5.3 Collecte de parasitoïdes hyménoptères

Lorsqu'on s'intéresse à l'ensemble des parasitoïdes hyménoptères, les pièges collants sont peu utilisés en raison de difficultés d'identifications (Benthall *et al.*, 2022). Shweta et Rajmohana (2018) recommandent de combiner l'utilisation des méthodes filet fauchoir, pièges coloré (jaune) et Malaise. Au total, à partir d'habitats de jardins, ils ont capturé 1260 parasitoïdes, appartenant à sept super-familles, 19 familles et 160 genres. Le filet fauchoir comprenait 441 parasitoïdes (100 coups de filet fauchoir une fois par mois pendant un an), le piège coloré en comprenait 446 (25 pièges laissés pendant 24h une fois par mois pendant un an) et le piège Malaise en comprenait 373 (un piège laissé pendant une semaine une fois par mois pendant un an). La plupart des parasitoïdes appartenaient systématiquement à la superfamille des Chalcidoidea : 55 % pour le filet fauchoir, 39 % pour le piège coloré et 36 % pour le piège Malaise, dont huit genres appartenant aux Pteromalidae. De Souza Da Silva *et al.* (2016) ont montré que le piège Malaise peut collecter une abondance plus élevée de parasitoïdes que le piège coloré. A l'inverse, dans une autre étude c'est le piège coloré jaune qui collecte le plus de parasitoïdes, alors que le piège Malaise collecte une diversité de parasitoïdes plus élevée (Wells et Decker, 2006). Par ailleurs, le filet fauchoir et les pièges colorés au niveau du sol collectent davantage de parasitoïdes, dont de nombreux Pteromalidae, alors que les pièges colorés en hauteur en collectent moins (Daniel et Ramaraju, 2017). Enfin, Noyes (1989) avait précédemment trouvé que le filet fauchoir était la méthode la plus efficace pour collecter de nombreux parasitoïdes, dont les Pteromalidae. Encore une fois, un avantage majeur du filet fauchoir est qu'à l'instar des autres méthodes de collecte de parasitoïdes, il ne les tue pas. Ainsi, les parasitoïdes peuvent être ramenés au laboratoire afin de réaliser des expérimentations ou les maintenir en vie un temps.

Il existe d'autres méthodes pour collecter des parasitoïdes via la collecte de leurs hôtes parasités ou de parties de plantes, elle-même hôte du ravageur (Abram *et al.*, 2022 ; Capko *et al.*, 2024). Les hôtes ou les parties de plantes sont alors ramenés en laboratoire et placés dans des conditions permettant l'émergence des parasitoïdes vivants. Collecter une partie de plante permet notamment de suivre la dynamique saisonnière plante-ravageur-parasitoïde, la densité de ravageurs et la dynamique du parasitisme dans les populations réelles (Abram *et al.*, 2022). Collecter le ravageur directement est une méthode délicate puisqu'il faut le trouver parasité et éventuellement le déloger de la plante ou du sol. Capko *et al.* (2024) ont développé une méthode pour extraire du sol un effectif élevé de pupes de drosophiles parasitées. Cette méthode implique un système en cascade à plusieurs filtres et une technique de flottaison pour séparer efficacement les pupes des échantillons de sol.

### 1.2.2.5.4 Collecte de parasitoïdes hyménoptères dans le colza

Dans le colza, le filet fauchoir est la méthode la plus utilisée pour dépister et collecter les

ravageurs et leurs parasitoïdes. Le piège coloré (jaune) est aussi utilisé pour collecter les parasitoïdes, dont *T. perfectus* (Murchie *et al.*, 1999 ; Williams *et al.*, 2003). Ce parasitoïde peut aussi être collecté grâce à la récolte de siliques de canola. Les siliques sont alors placées dans des boîtes d'émergence scellées, ne laissant pénétrer la lumière que part une ouverture circulaire à laquelle est attachée un pot en plastique transparent. Lorsque les parasitoïdes s'échappent des siliques au stade adulte, après s'être nourris des larves de charançons, ils sont



Figure 1.6 : Schéma d'une boîte d'émergence. Marie D'Ottavio, 2019.

attirés par la lumière passant au travers des pots et sont récupérés vivants (*e.g.* Dosdall *et al.*, 2006a ; Haye *et al.*, 2018 ; Figure 1.6).

Après la collecte d'ennemis naturels, ils sont transférés au laboratoire pour effectuer des tests, ou pour débuter/renforcer un élevage et les conserver dans le but de lâchers ultérieurs afin de contrôler des ravageurs.

### 1.2.2.6 Élevage d'ennemis naturels

## 1.2.2.6.1 Généralités, gestion de la diète et autres défis

Dans des programmes de lutte biologique augmentative et classique, suffisamment d'ennemis naturels de qualité doivent être disponibles afin que le contrôle des ravageurs soit efficace. Néanmoins, l'élevage de masse d'un ennemi naturel peut impliquer beaucoup de difficultés et un certain coût pour pouvoir lâcher un effectif suffisant et de qualité au bon moment (e.g. Colinet et Boivin, 2011; Lü et al., 2019; Parra et Coelho Jr, 2022). Cet élevage implique le maintien de trois niveaux trophiques (plante, hôte/proie, ennemi naturel), un espace important, de la main d'œuvre et de l'énergie. La plante hôte est importante pour l'hôte/la proie, mais également pour l'ennemi naturel souvent omnivore avec un besoin de substances végétales (eau, nutriments, pollen, nectar, miellat, substrats pour le dépôt d'œufs...) durant son cycle biologique (Wäckers, 2005 ; De Clercq, 2023). L'élevage tritrophique implique aussi la recherche de diètes artificielles (élevage in-vitro) ou d'hôtes/proies alternatif(ve)s (e.g. Riddick, 2009). Le développement de ces diètes n'est pas évident, ne fonctionne pas pour beaucoup d'ennemis naturels, requiert des connaissances dans divers domaines (e.g. chimie, physiologie, diététique...) et des bactéries et champignons peuvent se développer, intoxiquant les ennemis naturels (Cônsoli et Parra, 1999; Grenier et Clercq, 2003; Cohen, 2003; Riddick, 2009; Morales-Ramos et al., 2022). De surcroît, il est plus difficile de trouver une diète artificielle, ainsi qu'un hôte alternatif/une proie alternative, pour un ennemi naturel spécialiste plutôt que pour un généraliste (Morales-Ramos et al., 2022). Lorsqu'un ennemi naturel a besoin de plantes dans son cycle biologique, l'apport en glucides (e.g. glucose) via le nectar et le miellat est souvent substitué en élevage par du miel dilué (Morales-Ramos et al., 2022). Le pollen commercial est beaucoup utilisé en élevage pour l'apport en protéines, acides aminés, lipides, vitamines et minéraux (Wäckers, 2005; De Clercq, 2023). Tous ces éléments et les glucides sont essentiels pour les ennemis naturels (Grenier, 2012 ; Morales-Ramos et al., 2022).

Hormis la gestion de la diète (naturelle ou non), d'autres défis interfèrent dans l'élevage d'ennemis naturels telles que leur reproduction, leur diapause, la stimulation de la ponte, le contrôle de la température, de l'humidité relative (HR), du pH, des concentrations en O<sub>2</sub> et CO<sub>2</sub>, la gestion de diverses maladies et la taille de l'élevage (Grenier, 2012 ; Coelho Jr. *et al.*, 2017 ; Maciel-Vergara *et al.*, 2021 ; Morales-Ramos *et al.*, 2023). En effet, par exemple, des températures fraîches (< 20°C) et élevées (> 35°C) en serres de manière prolongée entraîne une baisse de production de parasitoïdes (Morales-Ramos *et al.*, 2023).

# 1.2.2.6.2 Élevage de parasitoïdes avec gestion de la diète et autres défis

La plupart des élevages de masse de parasitoïdes concernent des espèces de trichogrammes, notamment via l'utilisation d'œufs d'hôtes alternatifs (Parra, 2010 ; Nagaraja, 2013). L'élevage de parasitoïdes Pteromalidae (genres *Muscidifurax* et *Spalangia*) est surtout utilisé pour les mouches Muscoidea (Morales-Ramos *et al.*, 2023). Un exemple connu d'élevage de Pteromalidae est celui de *Catolaccus grandis* (Burks), parasitoïde du charançon *Antonomus grandis* (Boheman). Ce parasitoïde a déjà été relâché pour contrôler *A. grandis* à partir d'un élevage *in-vitro* (diète artificielle). L'élevage *in-vivo* utilisant ce ravageur n'est pas facile et l'utilisation de l'hôte alternatif *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) (Coleoptera : Chrysomelidae) s'avère être une meilleure option.

D'autres études ont montré plus généralement que davantage de diètes artificielles fonctionnent pour des parasitoïdes idiobiontes que koinobiontes (Quicke, 1997; Grenier et Clercq, 2003), probablement car ces derniers ont besoin d'un hôte vivant pendant leur développement. Toutefois, étant donné que les parasitoïdes idiobiontes se développent dans des environnements clos en peu de temps et sans recevoir de nourriture externe, il leur faut une diète très riche et concentrée (Grenier, 2012). Communément, les parasitoïdes sont nourris avec du miel dilué (*e.g.* Narváez Vásquez, 2011; Gonçalves *et al.*, 2016; Poncio *et al.*, 2018) et du pollen (Canale et Benelli, 2012; Dindo *et al.*, 2019; Chardonnet *et al.*, 2019; Parra et Coelho Jr, 2022). La levure de bière, autre apport en protéines, est aussi utilisée pour les nourrir (*e.g.* Grenier et Clercq, 2003; Skelley et Hoy, 2004). Les diètes avec du miel doivent être contrôlées afin de limiter la formation de moisissures et la fermentation (Shaw et Bonsall, 1997; Dindo *et al.*, 2019).

L'élevage de parasitoïdes implique d'autres défis que la diète : le parasitisme et le retrait de pupes/cocons de façon manuelle (Parra et Coelho Jr, 2022), la gestion de la reproduction notamment car les femelles sont généralement réceptives pendant une période limitée après leur émergence, et la gestion de l'oviposition, qui peut être perturbée si les hôtes ne sont pas présentés *in situ* et s'il n'y a pas d'indices (excréments, soies...) (Shaw et Bonsall, 1997).

Après l'élevage printanier et estival, une conservation au froid (CF) automnal et hivernal peut être nécessaire pour les ennemis naturels, surtout si une diapause est requise et que des lâchers sont prévus au printemps suivant pour contrôler des ravageurs.

# 1.2.2.7 Conservation au froid d'ennemis naturels

## 1.2.2.7.1 Généralités

La CF dans le processus d'élevage d'ennemis naturels avant leurs lâchers est nécessaire lorsqu'ils ont une diapause obligatoire (Colinet et Boivin, 2011 ; Wang X. *et al.*, 2021). Elle assure leur

approvisionnement constant et suffisant dans les programmes de lutte biologique, synchronise leurs lâchers aux pics de présence de ravageurs et permet de les mettre de côté pour les périodes de faible production ou de forte demande (Leopold, 1998 ; Lenteren et Tommasini, 2003 ; Colinet et Boivin, 2011). La réussite de la CF de l'ennemi naturel se traduit par sa bonne performance pour contrôler le ravageur après son lâcher. Peu d'études ont toutefois évalué la performance (Colinet et Boivin, 2011 ; Rathee et Ram, 2018). De plus, la CF n'est pas évidente car elle implique de trouver la combinaison de facteurs favorisant le plus la survie et la qualité de l'ennemi naturel (Tezze et Botto, 2004 ; Colinet et Boivin, 2011). Il y a d'une part les facteurs exogènes qui sont globalement la température, l'acclimatation à une certaine température ou durée avant cette CF, l'HR, la concentration en O<sub>2</sub>, la photopériode, les produits chimiques, la manipulation (Colinet et Boivin, 2011). D'autre part, il y a les facteurs endogènes qui sont globalement le poids, la nourriture, l'âge, le genre et le mode de reproduction (Colinet et Boivin, 2011 ; Rathee et Ram, 2018). La qualité d'un ennemi naturel à la suite de l'étude de ces facteurs peut être évaluée via les mesures de traits de fitness tels que son développement, sa longévité, son taux de prédation/parasitisme, son sexe-ratio, sa capacité de vol et sa fécondité (Colinet et Boivin, 2011 ; Rathee et Ram, 2018).

### 1.2.2.7.2 Les effets de la température, de la durée et de la diète sur les ennemis naturels

La température devrait être choisie selon l'équilibre entre la réduction du métabolisme de l'ennemi naturel et/ou de son développement et le risque d'accumulation de blessures causées par le froid (Colinet et Boivin, 2011). D'ailleurs, lorsque l'ennemi naturel est exposé à une température plus élevée temporairement pendant sa CF, une réduction de ces blessures est observée et la reprise de processus métaboliques pour son développement est favorisée (Colinet et al., 2007; Koštál et al., 2007). Par ailleurs, l'acclimatation à de basses températures avant la CF a généralement des effets positifs sur des traits de fitness et la tolérance au froid d'ennemis naturels (e.g. Singh et Srivastava, 1988; Everatt et al., 2013 ; Jensen et al., 2019 ; Cagnotti et al., 2018). Une plus longue durée de CF peut diminuer leur survie (e.g. Bayram et al., 2005; Rezaei et al., 2020; Ain et al., 2024), en raison notamment de l'accumulation dans le temps de blessures causées par le froid (Abdel-Gawad et al., 2010). Une plus longue durée de CF, et/ou la diminution de la température de la CF, peut aussi diminuer l'émergence d'adultes, leur longévité ou fécondité (Coudron et al., 2006 ; Colinet et Boivin, 2011 ; Seo et al., 2021). Toutefois, des études ont montré que la survie des adultes et des femelles est respectivement plus élevée que celle des immatures et des mâles après la CF (e.g. Coudron et al., 2006; Anwar et al., 2016; Queiroz et al., 2016 ; Mansour, 2017). Il peut enfin être nécessaire de fournir du sucre et du glucose à l'ennemi naturel pendant la CF pour le maintien de ses réserves énergétiques et nutritives, et éviter qu'il meure de faim (Coudron et al., 2006; Rathee et al., 2015).
#### 1.2.2.7.3 La conservation au froid et l'impact de la durée sur les parasitoïdes

La CF des parasitoïdes s'effectue généralement dans la plage de températures 0-15°C afin de prolonger leur durée de conservation (Colinet et Boivin, 2011). Cela dit, la plupart des études ont montré que la tolérance des parasitoïdes à la CF varie, ce qui implique d'évaluer les facteurs (exogènes et endogènes) de cette CF pour chaque espèce de parasitoïde avant son utilisation (Kidane *et al.*, 2015). Il existe par ailleurs peu d'études sur la CF de parasitoïdes adultes (Doetzer et Foerster, 2013 ; Queiroz *et al.*, 2017 ; Chen W. *et al.*, 2022). On sait toutefois que les nourrir avec du miel ou du sucrose et de l'eau avant, pendant et après leur CF augmente leur tolérance à la CF (Uçkan et Ergin, 2003 ; Colinet et Boivin, 2011 ; Tunca *et al.*, 2014 ; Wang X. *et al.*, 2021). Cela peut être lié au fait que le sucre abaisse le point de congélation de l'eau (Duman, 1982).

Une majorité d'études s'est focalisée sur la CF de trichogrammes et la CF à court terme (moins d'un mois) (e.g. Özder, 2008 ; Lü et al., 2019 ; Silva et al., 2019 ; Lin et al., 2021 ; Xing et al., 2022). Un projet de thèse a par exemple montré que les nymphes du trichogramme T. ostriniae peuvent être conservées à 4°C pendant deux semaines, 8°C pendant trois semaines et 12°C pendant quatre semaines afin que les adultes émergent adéquatement avant leurs lâchers en champs (St-Onge, 2016). Certaines études ont par ailleurs montré que des parasitoïdes peuvent être conservés au froid à long terme (au moins un mois) sans qu'ils en soient particulièrement affectés. Par exemple, les larves du parasitoïde Mastrus ridens (Horstmann) (Hymenoptera : Ichneumonidae) peuvent être conservées à 4°C pendant 12 semaines (Sandanayaka et al., 2015). Plus de 70 % des parasitoïdes sont vivants après avoir été conservés pendant quatre mois à 12°C (Wei et al., 2017). Aussi, le Pteromalidae Muscidifurax raptor (Girault et Sanders) peut être conservé à 5°C pendant 12 semaines (Lysyk, 2004), et la larve du Pteromalidae Anisopteromalus calandrae a un taux de survie supérieur à 70 % lorsqu'elle est conservée à 10°C pendant 75 jours (Yang J. P. et al., 2022). Enfin, des femelles en diapause peuvent être conservées à 5°C pendant huit semaines sans que leur performance soit affectée (Chen H. et al., 2013). Les parasitoïdes en diapause ont d'ailleurs une tolérance plus élevée aux faibles températures que ceux qui ne le sont pas (Rivers et al., 2000 ; Tatsumi et Takada, 2005 ; Colinet et Boivin, 2011).

La CF à long terme peut néanmoins affecter négativement certains parasitoïdes. En effet, il peut y avoir une baisse de survie de parasitoïdes et de parasitisme lorsque la durée de la CF augmente (Colinet et Boivin, 2011 ; Li W. J. *et al.*, 2023a). De plus, la durée élevée de la CF peut affecter le sexe-ratio. Par exemple, le taux d'émergence de femelles parasitoïdes (*T. ostriniae, Telenomus remus* (Hymenoptera : Platygastridae) et *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera : Braconidae)) de la première génération, à la suite de la CF des parents, diminue lorsque la durée de cette CF augmente (*e.g.* Pitcher *et al.*, 2002 ; Queiroz *et al.*, 2017 ; Askari Seyahooei *et al.*, 2018). Ainsi, cette génération est biaisée en faveur des mâles, ce qui n'est pas idéal puisque les femelles sont les plus importantes dans le cadre de lâchers

(Tezze and Botto 2004 ; Mahi *et al.* 2017 ; Askari Seyahooei *et al.* 2018). La stérilité des parasitoïdes après leur CF est un autre problème et affecte le sexe-ratio, où une femelle s'accouplant avec un mâle stérile ne donne naissance qu'à des mâles (*e.g.* Rigaux *et al.*, 2000 ; Levie *et al.*, 2005). Le froid modifie probablement la production de sperme et les organes reproducteurs des mâles, et entraîne la malformation des ovarioles des femelles ou baisse leur production d'oocytes (Hanna, 1935 ; Colinet et Boivin, 2011).

# 1.2.2.7.4 L'impact de l'humidité relative sur les parasitoïdes

L'effet de l'HR sur les parasitoïdes pendant leur CF a été peu étudié (Colinet et Boivin, 2011). L'émergence des parasitoïdes de pupes diminue lorsque celles-ci sont conservées au froid (5 ou 10°C) à une HR basse (30-33 %) par rapport à une HR élevée (74-87 %), mais il n'y a pas de différence pour leur survie (Lacey *et al.*, 1999). Une étude récente a montré que le taux de survie de la larve du parasitoïde *Aprostocetus fukutai* (Miwa et Sonan) (Hymenoptera : Eulophidae) en diapause à 11°C augmente avec l'augmentation d'HR. Elle est nulle à une HR de 44 % et de 93,7% à une HR de 100 % (Wang X. *et al.*, 2021). Toutefois, une humidité trop élevée pendant la CF peut engendrer la formation de champignons et augmenter ainsi le risque de contamination des parasitoïdes (Chen W.-L. et Leopold, 2007). Le taux d'HR généralement utilisé pour la CF de parasitoïdes se situe entre 60 et 80 % (*e.g.* Tezze et Botto, 2004 ; Özder, 2008 ; Kidane *et al.*, 2015 ; Lin *et al.*, 2021 ; Chen W. *et al.*, 2023).

#### 1.2.2.8 Élevage et conservation au froid de *T. perfectus*

L'élevage de masse et la CF de *T. perfectus* n'existent pas à ce jour car ils impliquent certains défis. La reproduction de *T. perfectus* doit être contrôlée rapidement après son émergence des siliques de canola en fin d'été en isolant des couples. En effet, les mâles n'hibernent pas et meurent quelques semaines après leur émergence (Alford G. V. *et al.*, 1995 ; Williams, 2010), donc le temps disponible pour la reproduction est restreint. Il faut notamment s'assurer que la plupart des femelles s'accouplent car une femelle parasitoïde non accouplée ne produit que des mâles (Cook, 1993). De plus, *T. perfectus* est oligophage, parasitant les espèces du genre *Ceutorhynchus*, et particulièrement *C. obstrictus* (Haye *et al.*, 2015), ce qui complique l'utilisation d'un hôte alternatif ou d'une diète artificielle complète. Il faudrait aussi contrôler la reproduction de *C. obstrictus* en s'assurant d'obtenir suffisamment de siliques de canola où il a pondu afin que le taux de ponte de *T. perfectus* soit maximisé. Enfin, la bonne combinaison de facteurs (exogènes et endogènes) doit être trouvée lors de la CF de *T. perfectus* afin d'optimiser son efficacité après son lâcher.

# 1.3 Objectifs et hypothèses de recherche

Les objectifs principaux de ce projet doctoral sont d'évaluer l'influence du paysage sur le parasitoïde *T. perfectus*, d'analyser sa résistance au froid, ainsi que de déterminer les meilleures méthodes pour le collecter et le conserver. Tout ceci devrait permettre de procéder à son lâcher dans le

canola afin de contrôler *C. obstrictus*. Plus largement, l'objectif ultime ultérieur au projet serait d'introduire *T. perfectus* dans les Prairies canadiennes pour contrôler les populations de *C. obstrictus* dans le canola. Un organigramme représente l'ensemble du projet selon les objectifs à la page 56 (Figure 1.7).

1.3.1 Objectif 1 : Évaluation du contexte paysager sur C. obstrictus et son parasitoïde T. perfectus

Quelles sont les variables paysagères favorables ou défavorables à *C. obstrictus* au Québec ? Quelles sont celles qui favorisent ou défavorisent *T. perfectus* au Québec ?

**Hypothèse 1.1** : Plus la proportion en culture hôte (canola), foin/pâturage et forêts est élevée dans le paysage, plus l'abondance et le taux d'infestation de *C. obstrictus* sont élevées dans le canola.

*Justification* : L'abondance d'insectes herbivores est plus élevée au sein de paysages dominés par leur culture hôte, en raison d'une probabilité plus élevée de trouver cette culture et d'y rester car c'est une concentration importante en ressources (Root, 1973 ; Rand *et al.*, 2014 ; Maisonhaute *et al.*, 2017). *Ceutorhynchus obstrictus* dépend fortement du canola dans son cycle biologique. Par ailleurs, l'étude de Kovács *et al.* (2019) en Estonie a montré que la présence de champs pâturés dans le paysage augmente le taux d'infestation de *C. obstrictus* dans les champs de colza. Il trouverait des ressources (crucifères) supplémentaires dans ces milieux. Enfin, selon quelques études (Dmoch, 1965 ; Ulmer et Dosdall, 2006 ; Veromann *et al.*, 2010), *C. obstrictus* hibernerait dans le sol ou la litière de zones boisées. Une proportion élevée de forêts permettrait ainsi qu'il trouve plus facilement un site d'hibernation.

**Hypothèse 2.1** : En prenant en compte un lien de densité-dépendance entre *C. obstrictus* et *T. perfectus*, plus la proportion de grandes cultures (*e. g.* maïs, blé, soya) est élevée dans le paysage, plus le taux de parasitisme de *T. perfectus* diminue.

*Justification* : Les cultures ne sont pas des habitats stables (labour, rotations) pour beaucoup d'insectes (Benton *et al.*, 2003). De plus, un paysage composé de moins de 20 % de zones non cultivées engendre un taux de parasitisme de *M. aeneus* situé entre seulement 32 % et 36 % (Hawkins et Cornell, 1994). Les parasitoïdes spécialistes sont par ailleurs plus sensibles à la présence de nombreuses cultures (intensification de l'agriculture) que leurs hôtes (Holzschuh *et al.*, 2010), et les cultures de soya ont un impact négatif sur les ennemis naturels (Maisonhaute *et al.*, 2017). *Trichomalus perfectus* aurait de la difficulté à trouver des ressources complémentaires (pollen, nectar) si le paysage est dominé par ces grandes cultures.

**Hypothèse 3.1** : En prenant en compte un lien de densité-dépendance entre *C. obstrictus* et *T. perfectus*, plus la densité de bordures de champs et la longueur des haies sont importantes dans le

paysage, plus le taux de parasitisme de *T. perfectus* augmente.

*Justification* : La présence importante de bordures de champs augmente le taux de parasitisme (entre 62,5 % et 81,2 %) sur *C. obstrictus* dans le canola en Estonie (Kovács *et al.*, 2016 ; 2019). L'abondance de parasitoïdes est aussi plus élevée lorsque la densité de bordures de champs est plus élevée dans le paysage (Haan *et al.*, 2020). De plus, des parasitoïdes sont abondants dans les haies en raison d'une large gamme en ressources florales qui augmentent leur longévité et fécondité (Winkler *et al.*, 2006 ; Géneau *et al.*, 2012).

**Hypothèse 4.1** : En prenant en compte un lien de densité-dépendance entre *C. obstrictus* et *T. perfectus*, plus la fragmentation est élevée (distance élevée entre le canola et un habitat semi-naturel source, nombre de patchs élevé) dans le paysage, plus le taux de parasitisme de *T. perfectus* diminue.

*Justification* : La fragmentation entraîne une perte d'espèces spécialistes de parasitoïdes (van Nouhuys, 2005). *Trichomalus perfectus* est spécialiste des espèces du genre *Ceutorhynchus* (Haye *et al.,* 2015). De plus, la lutte biologique de parasitoïdes est plus conséquente à proximité de leurs habitats sources, et moins conséquente avec l'éloignement de ces habitats (Tylianakis *et al.,* 2004 ; Lavandero *et al.,* 2006 ; Kovács *et al.,* 2019). En effet, un insecte de petite taille se disperse moins qu'un insecte de grande taille (Roland et Taylor, 1997 ; Greenleaf *et al.,* 2007).



Figure 1.7 : Organigramme du projet doctoral selon ses objectifs.

1.3.2 Objectif 2 : Analyse de la résistance au froid de C. obstrictus et de son parasitoïde T. perfectus

Le SCP de *T. perfectus* varie-t-il selon des acclimatations à différentes températures, puis selon des durées d'acclimatation différentes ? *Trichomalus perfectus* est-il plus résistant au froid que *C. obstrictus* au travers des mesures de SCP et LLT ?

**Hypothèse 1.2** : Plus la température d'acclimatation de *T. perfectus* est faible, plus son SCP est faible.

**Hypothèse 2.2** : Plus la durée d'acclimatation de *T. perfectus* à une faible température est élevée, plus son SCP est faible.

*Justifications* : L'acclimatation a généralement un impact positif sur la résistance au froid des parasitoïdes (Polgar, 1986 ; Pandey et Johnson, 2005 ; Luczynski *et al.*, 2007). Les acclimatations à de faibles températures et/ou pendant de longues durées abaissent le SCP de parasitoïdes (Hanson *et al.*, 2013 ; Andreadis *et al.*, 2014 ; Mutamiswa *et al.*, 2018a). Aussi, les insectes hibernant dans les régions froides sont généralement capables de résister à de faibles températures durant de longues périodes (Salt, 1961). La température moyenne hivernale étant froide et la saison hivernale étant longue au Québec et dans les Prairies, *T. perfectus* aurait une capacité de surfusion suffisante pour s'y adapter dans les Prairies.

**Hypothèse 3.2** : L'adulte *T. perfectus* hibernant hors de son hôte *C. obstrictus* est plus résistant au froid que ce dernier.

**Prédiction 3.2.1** : Peu importe les températures et les durées d'acclimatation, le SCP et la LLT50 de *T. perfectus* sont inférieurs à ceux de *C. obstrictus*.

*Justification* : Chez de nombreux insectes, les individus plus grands ont un SCP plus élevé que les individus plus petits (Sinclair et Chown, 2005 ; Hahn *et al.*, 2008). En effet, la capacité de surfusion décroît (formation de glace à un SCP plus élevé) à mesure que la masse corporelle augmente, et la probabilité de formation de glace ainsi que sa proportion sont réduites dans des petits volumes d'eau (moins d'agents de nucléation présents) (Block et Young, 1979 ; Lee Jr. R. E. et Costanzo, 1998 ; Rozsypal, 2015). *Ceutorhynchus obstrictus* a une taille supérieure à celle de *T. perfectus*. De plus, des parasitoïdes adultes hibernants hors de leurs hôtes ont de plus faibles  $CT_{min}$  que leurs hôtes, ainsi que de plus faibles SCPs, révélant une meilleure résistance au froid pour ces parasitoïdes (Mutamiswa *et al.*, 2018b). Puisque le  $CT_{min}$  est étroitement corrélé à la LLT (Andersen J. L. *et al.*, 2015), l'adulte *T. perfectus* aurait une plus faible LLT50 que son hôte *C. obstrictus*.

1.3.3 Objectif 3 : Optimisation des méthodes de collecte et de conservation du parasitoïde *T. perfectus* pour son lâcher afin de contrôler les populations de *C. obstrictus* 

Quelle est la meilleure méthode de collecte de *T. perfectus* en champ de canola ? Y a-t-il des zones, à l'échelle locale et paysagère, permettant de collecter davantage d'individus *T. perfectus* ? Quelles sont les méthodes de conservation permettant de limiter au maximum la mortalité de *T. perfectus* pendant son hibernation en laboratoire ?

**Hypothèse 1.3** : la récolte de siliques permet d'obtenir plus d'individus vivants de *T. perfectus* que l'échantillonnage au filet fauchoir.

*Justification* : La récolte de siliques à placer ensuite dans des boîtes d'émergence s'est déjà avérée être une bonne méthode pour obtenir un effectif important des parasitoïdes de *C. obstrictus*, dont majoritairement *T. perfectus* (*e.g.* Dosdall *et al.*, 2006a ; Kovács *et al.*, 2019 ; Langer V. et Jensen, 2024). De plus, *T. perfectus* peut s'échapper du filet fauchoir car étant vif et petit il se faufile facilement, alors qu'il ne peut s'échapper des boîtes d'émergence complètement scellées.

**Hypothèse 2.3** : A l'échelle locale, une bordure du champ de canola très différente de son habitat adjacent (comme une forêt, une haie ou une zone aquatique plutôt qu'une culture), permet de collecter davantage de *T. perfectus* dans cette bordure du champ de canola.

*Justification* : L'effet bordure de deux habitats très contrastés est généralement plus élevé que celui de deux habitats peu contrastés (Ries *et al.*, 2004 ; Yekwayo *et al.*, 2016). Un contraste élevé engendre une richesse spécifique élevée dans les bordures, notamment en raison de la complémentarité des ressources entre les habitats (De Smedt *et al.*, 2016 ; Willmer *et al.*, 2022). De plus, une culture adjacente à une forêt engendre des abondances et richesses spécifiques d'hyménoptères, coléoptères et diptères plus élevées en bordure qu'en intérieur (González *et al.*, 2017b).

**Hypothèse 3.3** : La température d'acclimatation la plus basse (objectif 2) augmente le taux de survie de *T. perfectus* lors de sa CF.

*Justification* : Si une température d'acclimatation plus basse augmente la capacité de surfusion de *T. perfectus* (objectif 2) et donc sa résistance au froid, alors il est probable qu'elle améliore sa survie pendant son hibernation. **Hypothèse 4.3** : Une HR élevée (au moins 70 %) augmente le taux de survie de *T. perfectus* lors de sa CF.

*Justification* : Le taux de survie du parasitoïde *A. fukutai* en diapause est nulle à une HR de 44 % et de 93,7 % à une HR de 100 % (Wang X. *et al.*, 2021), et les parasitoïdes sont généralement conservés à une HR située entre 60 et 80 % (*e.g.* Tezze et Botto, 2004 ; Kidane *et al.*, 2015 ; Chen W. *et al.*, 2023).

**Hypothèse 5.3** : Une diète avec du miel dilué mais sans protéine augmente le taux de survie de *T. perfectus* lors de sa CF.

*Justification* : Nourrir les parasitoïdes avec du miel et de l'eau avant, pendant et après leur CF augmente leur tolérance à cette CF et donc aux basses températures (Uçkan et Ergin, 2003 ; Colinet et Boivin, 2011 ; Tunca *et al.*, 2014). L'accumulation de protéines dans le système digestif des parasitoïdes augmenterait la probabilité d'activation d'agents de nucléation, diminuant ainsi leur résistance au froid (Sømme, 1982 ; Hance *et al.*, 2007). D'autant plus que *T. perfectus* a déjà une certaine concentration en protéines en s'étant précédemment nourri de la larve de *C. obstrictus*.

# **CHAPITRE 2**

# LANDSCAPE EFFECTS ON THE CABBAGE SEEDPOD WEEVIL, *CEUTORHYNCHUS OBSTRICTUS* (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE), AND ON ITS PARASITOID, *TRICHOMALUS PERFECTUS* (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE), IN CANOLA

Marie D'Ottavio, Sébastien Boquel, Geneviève Labrie et Eric Lucas

Étude publiée dans la revue Insects :

D'Ottavio, M., Boquel, S., Labrie, G., et Lucas, E. (2023). Landscape effects on the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), and on its parasitoid, *Trichomalus perfectus* (Hymenoptera: Pteromalidae), in canola. *Insects*, 14(4), 327. <u>https://doi.org/10.3390/insects14040327</u>

#### Abstract / Résumé

The cabbage seedpod weevil (CSW), *Ceutorhynchus obstrictus*, an exotic pest accidentally introduced in North America in 1931, spread all over this continent and is now a major pest of canola crops. One of its main natural enemies in Europe, *Trichomalus perfectus*, was observed in eastern Canada in 2009. This study aimed to evaluate the landscape influence on CSW infestation and abundance and on *T. perfectus* parasitism in Quebec to understand the optimal conditions to potentially release this parasitoid in the Canadian Prairies. Field research was conducted in 19 to 28 canola fields per year, from 2015 to 2020, among eight Quebec regions. CSW was sampled by sweep net during canola blooming and parasitoids by collecting canola pods kept in emergence boxes until adults emerge. Infestation and parasitism calculations were based on pod emergence holes. For analysis, 20 landscape predictors were considered. Results show that CSW infestation and abundance increased if there were more roads and cereal crops in the landscapes. Meanwhile, *T. perfectus* parasitism decreased when hedgerows length and distance from water were longer. However, it increased when landscape diversity and average crop perimeter-to-area ratio were higher, and along with more hay/pastures and soybean crops. This study's results highlight that these four landscape predictors could provide more resources and overwintering areas, promoting greater efficiency of *T. perfectus* to control the CSW.

Keywords: Parasitism rate; biological control; agroecosystem; spatial context; Nearctic landscape; pest

Le charançon de la silique (CSW), *Ceutorhynchus obstrictus*, un ravageur exotique introduit accidentellement en Amérique du Nord en 1931, s'est propagé à travers tout le continent et est désormais un ravageur majeur des cultures de canola. L'un de ses principaux ennemis naturels en Europe, *Trichomalus perfectus*, a été observé dans l'Est du Canada en 2009. Cette étude visait à évaluer l'influence du paysage sur l'infestation et l'abondance du CSW ainsi que sur le parasitisme de *T. perfectus* au Québec, afin de mieux comprendre les conditions optimales pour envisager le lâcher de ce parasitoïde dans les Prairies canadiennes. Des recherches sur le terrain ont été menées dans 19 à 28 champs de canola par an, de 2015 à 2020, dans huit régions du Québec. Le CSW a été échantillonné à l'aide d'un filet fauchoir pendant la floraison du canola et les parasitoïdes ont été collectés en collectant des siliques de canola conservées dans des boîtes d'émergence jusqu'à l'émergence des adultes. Les calculs d'infestation et de parasitisme ont été paise sur les résultats montrent que l'infestation et l'abondance du CSW augmentaient en présence de plus de routes et de cultures céréalières dans les paysages. Parallèlement, le parasitisme de *T. perfectus* diminuait lorsque la longueur des haies et la distance à l'eau étaient plus grandes. Toutefois, il augmentait lorsque la diversité

paysagère et le ratio moyen périmètre/surface des cultures étaient plus élevés, ainsi qu'en présence de plus de cultures de foin/pâturages et de soya. Les résultats de cette étude soulignent que ces quatre paramètres paysagers pourraient offrir davantage de ressources et de zones d'hibernation, favorisant ainsi l'efficacité de *T. perfectus* pour contrôler le CSW.

Mots-clés : Taux de parasitisme ; lutte biologique ; agroécosystème ; contexte spatial ; paysage néarctique ; ravageur

#### 2.1 Introduction

Canola, Brassica napus L. (Brassicaceae), an oilseed plant genetically derived from the oilseed rape, is largely cultivated in North America (Rieger et al., 2002) and more specifically in the Canadian Prairies (Alberta, Saskatchewan and Manitoba) (Statistique Canada, 2023). Canada and Europe are the main producers with respectively 19.49 million metric tons of canola (26.64%) and 16.29 million metrics tons of oilseed rape (22.27%) of world production (2020-2021) (Statista, 2023). The cabbage seedpod weevil (CSW) Ceutorhynchus obstrictus (Marsham) (Coleoptera, Curculionidae), a palearctic species and a major pest of canola and oilseed rape crops (Bonnemaison, 1957; Dmoch, 1965; Buntin, 1999; Dosdall et al., 2001), was accidentally introduced in 1931 in North America (Vancouver, Canada) (McLeod, 1962; Cárcamo et al., 2001) and spread eastward. In 1995, it was first observed in the Canadian Prairies and by the early 2000s in Ontario and southern Quebec (Canada) (Cárcamo et al., 2001; Brodeur et al., 2001; Mason et al., 2003). Mating occurs during canola blooming and females feed on buds, flowers, and pods before laying eggs into pods (Ni et al., 1990). Larvae cause the worst damage by feeding on pod seeds during two to three weeks and can reduce seed weight by 20.2% per pod (Buntin, 1999). Third instars chew a hole in the pod wall and fall to the ground to pupate (Bonnemaison, 1957; Dmoch, 1965). The main control of this pest is achieved by foliar insecticides (pyrethroids) during canola bloom (Cárcamo et al., 2005; Williams, 2010), when the threshold of 3-4 CSW per sweep is reached (Dosdall et al., 2001).

In several European countries, a survey of CSW parasitoids has been carried out (Murchie, 1996; Williams, 2010; Ulber *et al.*, 2010; Kovács *et al.*, 2013; Haye *et al.*, 2015). In the *B. napus* crop, the main CSW parasitoid is *Trichomalus perfectus* (Walker) (Hymenoptera, Pteromalidae), an oligophagous univoltine ecto-parasitoid of *Ceutorhynchus* spp. larvae (Haye *et al.*, 2015). which detects the CSW by feces scents (Alford *et al.*, 1995; Dmoch, 1998; Williams, 2010). A high parasitism rate can be observed, even when CSW density is low (Murchie & Williams, 1998; Williams, 2003). At maturity, the adult parasitoid chews a hole to exit the pod and mates before the female overwinters (Alford *et al.*, 1995; Williams, 2010). In Germany, *T. perfectus* represents 89% of the CSW parasitoid community (Haye *et al.*, 2015). Overall

parasitism rates are 35% in Romania, 27% in Switzerland and 21% in Germany; *T. perfectus* parasitism rates in those three countries are between 6.52 and 19.10% and on average are 12.46% (Haye *et al.*, 2015). In Estonia, the *T. perfectus* parasitism rate is about 61% of the overall parasitism rate (Kovács *et al.*, 2013). In Canada, the presence of *T. perfectus* parasitizing the CSW was confirmed in 2009 in Quebec and Ontario. Out of 10 individuals collected from *B. napus*, 40% were *T. perfectus* in Southern Quebec, and then out of 16 individuals, 46.7% were *T. perfectus* in Ottawa (Ontario) (Mason *et al.*, 2011). The average overall parasitism rate in Quebec from 2012 to 2020 was 26.7% (Boquel *et al.*, submitted).

Currently, only two studies analyzed the effects of landscape predictors on the CSW in Estonia (Kovács *et al.*, 2016; Kovács *et al.*, 2019). Abandoned fields, hayfields, wheat crops and permanent grasslands were landscape composition elements that increased CSW infestation rate. Herbaceous linear bordering oilseed rape crops was a landscape configuration element that also increased the CSW infestation rate (Kovács *et al.*, 2019). However, Kovács *et al.* (2016) found no significant effect of the habitat bordering the oilseed rape crop. Kovács *et al.* (2016; 2019) considered overall parasitism rates (all parasitoid species) to analyze landscape composition and configuration effects. Permanent grasslands and roads decreased overall parasitism rates, but more herbaceous linear elements next to the oilseed rape crop increased overall parasitism rates (Kovács *et al.*, 2019). Moreover, no significant effect of the landscape elements adjacent to the oilseed rape crop or the distance from the field edge (from 2 to 75 m) was found on overall parasitism rates. However, a lower parasitism rate was observed in oilseed rape crops adjacent to woody elements (Kovács *et al.*, 2016; Kovács *et al.*, 2019). To date, a single study analyzed landscape configuration effect on *T. perfectus* abundance in Sweden, showing that the parasitoid was mainly present in oilseed rape crops not very close to forests, *i.e.*, more than 2 km (Berger *et al.*, 2018).

The objectives of the present study were to evaluate landscape effects on the CSW and on the parasitism rate of its main parasitoid *T. perfectus* in Quebec. It will also help to understand the optimal conditions needed to potentially release this parasitoid in the Canadian Prairies to control the CSW. This is the first study considering effects of landscape predictors on these insects in North America and considering *T. perfectus* parasitism rate alone.

The first hypothesis was that higher availabilities of canola crops, hay/pastures and forests in the landscape would increase CSW abundance and infestation rate. If the landscape is dominated by the host crop, a pest has a higher probability to find it because of a high nutritional resource concentration (Root, 1973; Rand *et al.*, 2014; Maisonhaute *et al.*, 2017). Moreover, hayfields increased CSW infestation rate (Kovács *et al.*, 2019), and the CSW would overwinter under soil or litter of woodlands (Dmoch, 1965;

Ulmer & Dosdall, 2006; Veromann *et al.*, 2010). The second hypothesis was that higher proportions of main crops (corn, wheat, soybean) in the landscape would decrease the *T. perfectus* parasitism rate. Crops are not stable habitats (tillage, rotation) (Benton *et al.*, 2003), and specialist parasitoids were more sensitive to the presence of several crops compared to their hosts (Holzschuh *et al.*, 2010). The third hypothesis was that higher field edge density and hedgerow length in the landscape would increase the *T. perfectus* parasitism rate. Floral resources in these habitats promoted parasitoid longevity and fecundity (Winkler *et al.*, 2006; Géneau *et al.*, 2012). Furthermore, field edges led to high CSW parasitism rates (Kovács *et al.*, 2016; Kovács *et al.*, 2019). The fourth hypothesis was that a higher distance between the canola crop and a semi-natural source habitat and a higher number of patches would decrease the *T. perfectus* parasitism rate. Biocontrol by parasitoids can spread less than big ones (Ellers *et al.*, 1998). Furthermore, fragmentation led to the lost of specialist parasitoids (van Nouhuys, 2005).

#### 2.2 Materials and Methods

# 2.2.1 Sampling methods: Sweep nets for the CSW and pod collection for *T. perfectus*

Data were collected during the summers of 2015 to 2020. From 19 to 28 canola fields were sampled each year for a total of 140. During the six years, the same canola field was never sampled twice, except one field in 2019 and 2020. In total, eight different regions where canola is produced were considered for the sampling: Montérégie (2019, 2020), Estrie (2015, 2016), Centre-du-Québec (2015, 2019, 2020), Chaudière-Appalaches (2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020), Capitale-Nationale (2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020), Bas-Saint-Laurent (2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020), Saguenay-Lac-Saint-Jean (2015, 2016, 2017, 2018, 2017, 2018, 2019, 2020), Capitale, 2017, 2018) (Figure 2.1).



Figure 2.1: Distribution of the 140 sampled canola fields in eight Quebec regions (from 47°25′44.4″ N, 79°27′42.1″ W to 48°24′14.5″ N, 67°24′9.9″ W), from 2015 to 2020.

The CSW abundance was evaluated once during flowering peak period in July using a sweep net (38 cm diameter). For each field, 10 standard 180° arc sweeps were performed while walking in a straight line in five (2015 to 2018) to 10 (2019 and 2020) stations. After each sampling (a total of 10), individuals were counted in the field and released, and then mean abundance was calculated for each canola field. The CSW was clearly the most abundant Ceutorhynchinae species and easily discernable since it is bigger than other Ceutorhynchinae species that may be present in canola fields. At maturity, a total of 1000 pods that had reached the final size were collected in each canola field close to the edges (up to 20 m in the canola field).

# 2.2.2 Emergence boxes (CSW and parasitoids)

From 2015 to 2018, 1000 pods were collected per field and placed in an emergence box  $(30 \times 20 \times 18 \text{ cm})$ , while from 2019 to 2020, 1000 pods from the same field were distributed in four emergence boxes (250 pods per box) but grouped for calculations. All emergence boxes were fully sealed but had a transparent plastic tube stuck into a hole on one side of the box, allowing light penetration to attract emerging parasitoids (Dosdall *et al.*, 2006). Live parasitoids were collected for identification (Muller *et al.*, 2007) and rearing. Approximately four weeks later, when no more living parasitoid was found, boxes were opened and emergence holes (of CSW and/or of parasitoids) on pods, dead emerged CSW larvae and

dead emerged parasitoids were counted. Each pod was carefully inspected for holes and *T. perfectus* was identified following the identification key of Muller *et al.* (2007) using a stereomicroscope (LEICA MZ6, Wetzlar, Germany). Parasitism and infestation rates were calculated for each canola field. Overall and *T. perfectus* parasitism rates were calculated considering respectively the number of all emerged parasitoids and emerged *T. perfectus*, because the distinction between the holes of parasitoids versus CSW was not always obvious. Moreover, it was impossible to differentiate emergence holes between different parasitoid species.

The infestation and parasitism rates formulas used are as follows (where *n* represents the upper limit of summation and *i* represents the index of summation):

CSW infestation rate: 
$$\left(\frac{\sum_{i}^{n} pods with emergence holes in a box}{\sum_{i}^{n} pods in a box}\right) x 100$$
  
Overall parasitism rate:  $\left(\frac{\sum_{i}^{n} emerged parasitoids in a box}{\sum_{i}^{n} pods with emergence holes in a box}\right) x 100$   
T. perfectus parasitism rate:  $\left(\frac{\sum_{i}^{n} emerged T. perfectus in a box}{\sum_{i}^{n} pods with emergence holes in a box}\right) x 100$ 

### 2.2.3 Landscape predictors measures

All field GPS coordinates were first compiled and then landscape predictors were measured using ArcGIS software 10.6 (ESRI, Redlands, CA, USA, 2017) according to the NAD83/Quebec Albers coordinate system. Measures were based on two shapefiles: One associated with the crops (Financière Agricole du Québec, Gouvernement du Québec, Canada) and the other associated with all landscape categories (Utilisation du territoire, Gouvernement du Québec, Canada). Hedgerow lengths were based on the ArcGIS basemap World Imagery. Measures were centered from each sampled canola field by considering a 1 km diameter around it, knowing that the whole field was considered in each landscape. A larger spatial scale was not considered so as to avoid landscape overlap and consequently data loss. Furthermore, this is the most common scale used in landscape studies, especially with parasitoids, and landscape data were more reliable at this scale in several regions. A total of 30 landscape predictors were measured but 20 were tested in the analysis (Table 2.1). All area measures were then converted into proportions compared to the total buffer area considered.

Table 2.1: Detailed information about landscape predictors measured. Numbers within brackets represent the number of landscape predictors measured and listed in the details column. Underlined predictors are those tested in the statistical analysis. Grey background is to highlight/differentiate more easily the two different kind of columns "Landscape Predictor" related to "Details". <sup>1</sup> *S* represents the upper limit of summation, *i* represents the index of summation, and *pi* represents the proportion of each landscape element (top formula) or the proportion of each crop (bottom formula).

Landscape predictor	Details	Landscape predictor	Details	
Area of each crop group (m <sup>2</sup> ) (8)	Canola, cereals, corn, soybean, hay/pastures, other crops, mixed crops, and undifferentiated crops	<u>Total landscape Shannon</u> <u>index (landscape</u> <u>diversity) (</u> 1)	$-\sum_{i=1}^{s} pi \ x \ln(pi)^1$	
<u>Area of each semi-</u> <u>natural habitat (m<sup>2</sup>)</u> (4)	Forests, aquatic areas (lakes, ponds, rivers), shrublands, bogs	<u>Crop Shannon index</u> (crop diversity) (1)	$-\sum_{i=1}^{s} pi x \ln (pi)^{1}$	
<u>Main roads and urban</u> <u>areas (m²)</u> (2)	Urban areas: group of buildings, shops, golf	<u>Number of semi-natural</u> <u>habitats patches</u> , number of crop patches and total number of patches (3)	Distributed across all the landscape	
Perimeter (m), area (m <sup>2</sup> ) and <u>perimeter-to-area</u> <u>ratio of sampled canola</u> <u>fields</u> (3)	Related to size and field border density of sampled canola field	Distance between the sampled canola field and the nearest forest (m) (1)	Measured from the center of the sampled canola field	
<u>Average perimeter-to-</u> area ratio of all crops (2)	Field border density index	Distance between the sampled canola field and the nearest aquatic area (m) (1)	Measured from the center of the sampled canola field	
Landscape richness (1)	Number of different elements	Hedgerows length (m) (1)	Lines of trees/shrubs across all the landscape	
Total crop area (m <sup>2</sup> ) (1)	Eight crop groups considered altogether	Total semi-natural area (m <sup>2</sup> ) (1)	Four semi-natural habitats considered altogether	

# 2.2.4 Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R software (V. 4.0.3) (R Core Team, 2020) using the "lme4", "car", "MASS" and "MuMIn" packages. A correlation matrix allowed to check for potential

correlations between landscape variables with a threshold of 75% (Spearman coefficient). If two variables had a correlation higher than 75%, the one with more biological meaning was considered in following analysis. Some landscape variables were not considered because of a lack of biological meaning and/or due to having very few data points.

Linear Mixed Models (LMMs) were used for two dependent variables: CSW infestation rate and CSW abundance. To achieve normality of residuals and homoscedasticity, a log transformation was applied for CSW abundance. Additionally, since CSW infestation rate variable was made up of proportions and had several values outside the 0.3–0.7 range and equal to 0, an arcsine-square-root transformation was applied (Sabin & Stafford, 1990). A Generalized Linear Mixed Model (GLMM) with a binomial distribution was used for the T. perfectus parasitism rate. For each model, a threshold of  $\alpha = 0.05$  was fixed, region and year were included as crossed random effects and a stepwise regression (bidirectional) was used. The independent variable CSW abundance was tested in the model considering the T. perfectus parasitism rate as a dependant variable. A "weight" parameter was added to the CSW infestation rate model and the "cbind" function was used for the *T. perfectus* parasitism rate model. Indeed, the total number of pods could slightly differ between emergence boxes (counting bias) and some T. perfectus parasitism rate values were very high while there were very few emergence holes. Potential multicollinearities were checked between independent variables with the Variance Inflation Factor (VIF) function. In case independent variables produced multicollinearity, they were dropped from the models. Finally, the best models were chosen according to the lowest second-order Akaike Information Criterion (AICc) value when comparing models after adding or dropping a variable, with the Maximum Likelihood (ML) approach. AICc was chosen due to the small sample size (n/k < 40) (Burnham & Anderson, 2002). Final models were considered with the Restricted Maximum Likelihood (REML) approach for linear mixed models also due to the small sample size.

Ultimately, three correlation tests were performed using the Kendall coefficient: (i) CSW abundance versus CSW infestation rate; (ii) CSW infestation rate versus *T. perfectus* parasitism rate; (iii) CSW abundance versus *T. perfectus* parasitism rate.

2.3 Results

# 2.3.1 Overall situation

Considering all years and regions, on average, landscapes were dominated by canola crops (26.71%) and hay/pastures (20.91%). Corn was less cultivated (3.24%) than other major crops (soybean but mainly canola and cereals), and roads were less present (1.36%) than other landscape elements (Figure 2.2a).

Proportions of cereals were mostly represented by barley (35.63%) and wheat (34.75%) crops, while oat crops came third (25.55%) (Figure 2.2b).



Figure 2.2: (a) Mean proportions (%) of landscape elements per landscape combining all years and regions. Undifferentiated crops (8.21%), mixed crops (1.65%) and other crops (1.86%) are included in other cultivated areas. Forests (14.76%), aquatic areas (1.23%), shrublands (1.48%) and bogs (0.82%) are included in semi-natural habitats; (b) mean proportions (%) of cereal crops per landscape combining all years and regions.

CSW abundance was highest in 2019 (9.24), and lowest in 2015 (1.80) and 2018 (1.09). CSW infestation rate was also highest in 2019 (6.91%) and lowest in 2015 (0.32%) and 2018 (0.86%). Moreover, the proportion of canola fields above the damage threshold was highest in 2019 (39.29%) and lowest in 2015 (4.76%). Meanwhile, overall and *T. perfectus* parasitism rates were highest in 2018 (23.09 and 14.93%, respectively), 2020 (26.82 and 21.76%, respectively), and especially 2015 (48.39 and 24.76%, respectively). Additionally, more parasitoids (14.00) and *T. perfectus* (10.72) emerged from 1000 pods on average in 2020, but less parasitoids (2.29) and *T. perfectus* (1.71) emerged on average in 2015. In particular, 2015 was a year with some high cases of parasitism rates but almost no emergence holes. The parasitism rate of *T. perfectus* was lowest in 2016 (5.40%) (Table 2.2).

Table 2.2: Summary of abundances, infestation and parasitism rates of pests and parasitoids from 2015 to 2020combining all regions. <sup>1</sup> Five canola fields in Capitale-Nationale region, with a high cabbage seedpod weevil (CSW) abundance, were spatially close. <sup>2</sup> Some sampling sometimes showed a high parasitism rate but almost no emergence holes (CSW and parasitoids).

Year	Canola fields number	CSW abundance (mean per 10 sweeps) (± SE)	CSW infestation rate (mean in %) (± SE)	Parasitoids number (mean per 1,000 pods) (± SE)	<i>T. perfectus</i> number (mean per 1,000 pods) (± SE)	Overall parasitis m rate (mean in %) (± SE)	<i>T. perfectus</i> parasitism rate (mean in %) (± SE)	% of canola fields above damage threshold
2015	21	1.80 (± 0.37)	0.32 (± 0.13)	2.29 (± 0.93)	1.71 (± 0.78)	48.39 (± 11.54) <sup>2</sup>	24.76 (± 9.10) <sup>2</sup>	4.76
2016	19	3.63 (± 1.59)	3.45 (± 1.48)	6.40 (± 2.53)	4.00 (± 1.71)	12.88 (± 4.00)	5.40 (± 2.01)	21.05
2017	20	7.15 (± 2.88)	3.69 (± 1.34)	3.33 (± 1.36)	2.78 (± 1.17)	9.81 (± 2.54)	6.33 (± 1.60)	35.00
2018	26	1.09 (± 0.37)	0.86 (± 0.26)	4.95 (± 2.07)	3.53 (± 1.64)	23.09 (± 7.27)	14.93 (± 5.32)	7.69
2019	28 <sup>1</sup>	9.24 (± 3.37)	6.91 (± 2.15)	6.44 (± 2.06)	4.88 (± 1.52)	9.88 (± 3.21)	6.10 (± 2.37)	39.29
2020	26 <sup>1</sup>	2.83 (± 0.75)	6.43 (± 1.66)	14.00 (± 3.23)	10.72 (± 2.52)	26.82 (± 4.53)	21.76 (± 3.95)	30.77

# 2.3.2 CSW abundance and infestation

A significant positive correlation between CSW abundance (sweep nets) and CSW infestation rate (pods) was observed (*Kendall's Tau* = 0.60, z = 9.79, p < 0.0001) (Figure 2.3). There were significant positive effects of roads (t = 3.69, df = 125.62, p < 0.001) and cereal crops (t = 2.05, df = 126.98, p = 0.041) on CSW infestation rate in canola crops (Figure 2.4, Table 2.3 in section Supplementary materials). CSW infestation rate was higher in canola crops when roads and cereal crops were more present in the landscape. Overall, Capitale-Nationale, Bas-Saint-Laurent and Chaudière-Appalaches regions showed the highest

CSW infestation rates (Figure 2.4). There were also significant positive effects of roads (t = 3.26, df = 122.49, p = 0.001) and cereal crops (t = 2.09, df = 125.37, p < 0.039) on CSW abundance (Table 2.3 in section Supplementary materials).



Figure 2.3: Relation between CSW abundance (average number) and CSW infestation rate (mean in %).



Figure 2.4: Landscape predictors: (a) % of cereals and (b) % of roads, with significant effects on CSW infestation rate from 2015 to 2020 in eight Quebec regions. Gray areas represent 95% confidence intervals (CI).

#### 2.3.3 Trichomalus perfectus parasitism rate

A highly significant but low negative correlation between *T. perfectus* parasitism rate and CSW infestation rate was observed (*Kendall's Tau* = 0.29, z = 4.31, p < 0.0001) (Figure 2.5). A significant but lower negative correlation between *T. perfectus* parasitism rate and CSW abundance was observed

(*Kendall's Tau* = 0.21, z = 2.99, p < 0.003) (Figure 2.7 in section Supplementary materials). *Trichomalus perfectus* parasitism rate was lower in canola crops when more hedgerows were present in the landscape (z = -5.70, SE = 0.01, p < 0.001), and when the distance from the sampled canola field to the nearest aquatic area was longer (z = -3.31, SE = 0.01, p = 0.001). Additionally, the more roads in the landscape (z = -3.44, SE = 1.52, p = 0.001), the lower *T. perfectus* parasitism rate (Figure 2.6, Table 2.2). The total landscape Shannon index (z = 4.64, SE = 0.24, p < 0.001), the average perimeter-to-area ratio of crops (z = 3.71, SE = 0.84, p < 0.001), hay/pastures (z = 3.23, SE = 0.46, p = 0.001) and soybean crops (z = 2.66, SE = 0.72, p = 0.008) had positive significant effects on *T. perfectus* parasitism rate (Figure 2.6, Table 2.4 in section Supplementary materials). The more diverse the landscape and the higher the average perimeter-to-area ratio of crops, the higher *T. perfectus* parasitism rate. Moreover, the more soybean crops in the landscape, the higher *T. perfectus* parasitism rate. Overall, Bas-Saint-Laurent region showed the highest *T. perfectus* parasitism rates (Figure 2.6).



Figure 2.5: Relation between T. perfectus parasitism rate (mean in %) and CSW infestation rate (mean in %).



Figure 2.6: Landscape predictors: (a) Hedgerows length; (b) distance to water; (c) % of roads; (d) Shannon index (total); (e) mean perimeter/area ratio of crops; (f) % of hay/pastures; (g) % of soybean, with significant effects on *T. perfectus* parasitism rate from 2015 to 2020 in eight Quebec regions. Gray areas represent 95% confidence intervals (CI).

# 2.4 Discussion

Regarding the CSW, the hypothesis that canola crops, hay/pastures, and forests in the landscape increase its infestation rate in canola crops was not supported. Indeed, these predictors had no effect on CSW infestation rate, but roads and cereals did have one. Regarding *T. perfectus*, the hypothesis that higher

field edge density and hedgerow length in the landscape would increase its parasitism rate was partially validated. Indeed, a high field edge density promoted its parasitism rate, but the opposite effect was found for long hedgerow length since it did not promote *T. perfectus* parasitism rate. The opposite was also found regarding the hypothesis that higher proportions of main crops would decrease the parasitism rate, but only for one major crop. Soybean crop positively influenced *T. perfectus* parasitism rate. Finally, the hypothesis that a higher distance between the canola crop and a semi-natural source habitat would decrease *T. perfectus* parasitism rate was supported. Aquatic areas far from canola fields in fact did not promote *T. perfectus* parasitism rate. Patches in landscapes, nevertheless, had no effect.

#### 2.4.1 Landscape effects on CSW infestation and abundance

Roads had a positive effect on both CSW infestation rate and abundance. Almost a third of landscapes (31.43%) contained roads, with an average of 4.03% roads in those landscapes, and a maximum of 16.20%. Roads do not act as barriers for continuous flight of CSW, in contrast to small and flightless insects (Muñoz et al., 2015). CSW is an active flyer able to travel several kilometers in one season, and could be carried out by wind turbulence and convection movements at great altitudes (Tansey et al., 2010). During hot weather (25 °C), CSW was caught at a height of more than 3 m, and some catches were at a height of 6 m (Tansey et al., 2010). Therefore, it would benefit from open spaces of roads to spread in the landscape. Moreover, road edges may contain floral cruciferous and wildflowers resources on which CSW could feed or lay eggs in pods (Desroches et al., 2022). Studies found that CSW feed on cruciferous species (Doucette, 1947; Ni et al., 1990; Cárcamo et al., 2001; Dosdall & Moisey, 2004; Desroches et al., 2022). Desroches et al. (2022) showed that CSW adults were largely present during 2019 and 2020 on Barbarea vulgaris W. T. Aiton (Brassiccaceae) and Raphanus raphanistrum L. (Brassicaceae) present in canola edges, crop edges and road edges near canola crops. They also found CSW larvae in Brassica campestris L. (Brassicaceae), Erysimum cheiranthoides L. (Brassicaceae) and R. raphanistrum pods. Finally, several studies demonstrated that highway or road edges could be shelters or habitat corridors for arthropod species (Noordijk et al., 2008; Noordijk et al., 2011; Knapp et al., 2013; Dániel-Ferreira et al., 2022). These corridors increase the global habitat area, enhancing the opportunities for target species to feed, reproduce (Anderson & Jenkins, 2006) and act as overwintering sites for Curculionidae (Schaffers et al., 2012). This could explain the positive effect of roads on CSW infestation rate observed in this study.

Cereal crops also had a positive effect on both CSW infestation rate and abundance. This is in accordance with previous results from Kovács *et al.* (2019), who found that wheat had a positive effect on CSW infestation rate in oilseed rape crops in Estonia. This positive effect can be explained by the crop rotation—when a canola crop is replaced by a cereal crop the next year. Indeed, in this study, out of

93 landscapes presenting at least one cereal crop, 43.01% presented at least one cereal crop in rotation with a canola crop. Moreover, a canola crop is regularly followed by a cereal crop in Quebec (Zoghlami *et al.*, 2013), especially barley (on average 35.63% of the landscape) and wheat (on average 34.75% of the landscape) in this study. At the end of the canola season, emerged CSW therefore seek floral resources near the canola field, before overwintering in the area (Dosdall *et al.*, 2001). Subsequently, these overwintering adults emerge in spring near the canola field that is now a cereal field. Furthermore, volunteer canola could also be present in the cereal crop, allowing for some CSW to stay, feed and lay eggs in pods. Whaley *et al.* (2016) found that volunteer winter canola in winter wheat can often be a host to CSW in Douglas County (Washington, DC, USA).

#### 2.4.2 Landscape effects on *T. perfectus* parasitism rate

*Trichomalus perfectus* parasitism rate did not increase if there were more CSW, probably because the host density availability was too high in canola fields. Apart from that, a negative effect of roads was observed on *T. perfectus* parasitism rate. Kovács *et al.* (2019) also found a negative effect of roads on the overall parasitism rate, where *T. perfectus* accounted for 73.94% of all parasitoids. Some studies found a negative impact of traffic roads on insects in Canada (Ontario) (Baxter-Gilbert *et al.*, 2015; Martin *et al.*, 2018), especially on Hymenoptera (Baxter-Gilbert *et al.*, 2015). Insect abundance is lower when there is a high-traffic road (Martin *et al.*, 2018), and roads are barriers, especially for small insects (Muñoz *et al.*, 2015; Andersson *et al.*, 2017). Therefore, *T. perfectus* could be more easily disturbed than CSW by traffic roads. Conventional mowing of roadsides could also have an impact since it leads to a 55% loss of Hymenoptera (Steidle *et al.*, 2022), which find fewer habitats.

The positive effect of the perimeter-to-area ratio of crops on *T. perfectus* parasitism rate was related to edge density: the higher the ratio, the higher the crop edge density. Moreover, although some studies showed a positive effect of hedgerows on parasitoids (Winkler *et al.*, 2006; Géneau *et al.*, 2012; Morandin *et al.*, 2014), allowing individuals to find shelters and resources, the opposite was found in our study. These results are consistent with the fact that *T. perfectus* is probably not as a good flyer as other Hymenoptera because of its small size, between 1 and 3 mm (Muller *et al.*, 2007). Indeed, small female parasitoids disperse less than big ones (Ellers *et al.*, 1998).

On the one hand, too many hedgerows probably constitute barriers for the flight of *T. perfectus*, as is the case for other insects (Wratten *et al.*, 2003). The parasitoid could be slowed down or stopped by hedgerows before reaching the canola crop. Additionally, Berger *et al.* (2018) found that *T. perfectus* was mainly present in oilseed rape crops that were not close to forests (beyond 2 km). Trees probably act as

physical barriers to *T. perfectus* flight. However, no distinction was made between hedgerow heights since this study relied on aerial photographs. Precise measurements would be required during fieldwork to further assess the maximum height before the parasitoid is significantly slowed down.

On the other hand, after *T. perfectus* emerged from canola pods, females could look for floral resources in crop edges to store sugar or lipids before overwintering there. Previous studies showed the importance of floral edges. Indeed, foraging parasitoids use floral resources to increase sugar storage (Bianchi & Wäckers, 2008; Winkler *et al.*, 2010; Pollier *et al.*, 2019), especially females (Lee *et al.*, 2006). In a recent study, *T. perfectus* was the second-most abundant species (11.6%) in unmanaged and sowed habitats with *Onobrychis viciifolia* Scop. (Fabaceae) (included in oilseed rape crops). Additionally, during the ripening stage of oilseed rape crops, the parasitoid abundance was higher in habitats than in crops. Before *T. perfectus* overwinters, it probably looks for floral resources in these habitats, provided by dominating flowering plants such as *Tripleurospermum inodorum* L. (Asteraceae), *Lactuca serriola* L. (Asteraceae) and *O. viciifolia* (González *et al.*, 2022). The latter is frequently used as fodder and in flower strips to attract beneficial insects in agroecosystems (Pfiffner & Wyss, 2004). *Trichomalus perfectus* could feed on these plant species, also present in Quebec (Lavoie *et al.*, 2012), in crop edges before overwintering in the vicinity. It is moreover likely that *T. perfectus* prefers feeding on flowers with open nectaries, such as the cruciferous *Sinapis alba* L. (Brassicaceae) (Hatt *et al.*, 2018), in crop edges.

A higher *T. perfectus* parasitism rate when an aquatic area was close to the sampled canola field could indicate a microclimatic effect on this parasitoid, requiring a wetter environment. Because of high temperatures during summer, there is a greater risk of water loss through transpiration. This is especially the case for small insects that generally lose more water than big ones due to a larger relative surface area per body weight (Renault *et al.*, 2005). Some parasitoids therefore showed preference for high relative humidity (RH, 87%) (Tee & Lee, 2015), keeping their water content at an optimum level during summer (de Pedro *et al.*, 2017). High temperatures under wet (Yokoyama *et al.*, 2008; de Pedro *et al.*, 2017) or relatively wet (60%) (Moezipour *et al.*, 2008) conditions also promoted parasitism rates. Whereas some parasitoids reacted differently to low RH: oviposition and emergence of *Telenomus isis* (Polaszek) (Hymenoptera, Scelionidae) were both reduced (Bruce *et al.*, 2009), but other parasitoids generated higher parasitism rates at low RH (Duale, 2005; Mainali *et al.*, 2012).

A higher *T. perfectus* parasitism rate when the landscape was more diversified (more complex) suggests that this parasitoid could find diversified resources and shelters in semi-natural habitats. For instance, it could benefit from the microclimatic effect produced by aquatic areas, and the shade provided

by trees/shrubs of forests and shrublands when the temperature is too high. Many studies found that more complex landscapes with more semi-natural habitats had a positive effect on natural enemies' activities and abundance, including parasitoids (Veres *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014; Haro-Barchin *et al.*, 2018). Additionally, a more diversified landscape contains different crops. There consequently may be a higher probability that some crops have been canola the previous year (crop rotation), allowing *T. perfectus* to overwinter in the vicinity, and be already present in the landscape in the next year.

Finally, regarding crops, the positive effect of hay/pastures suggests a higher probability for *T. perfectus* to find nectar resources, in alfalfa and clover crops for instance. Alfalfa can increase the number of parasitoids (Lu *et al.*, 2014), and Pteromalidae were associated with perennial flowers in alfalfa crops (Pellissier & Jabbour, 2018). The positive effect of soybean crops on *T. perfectus* parasitism rate cannot be related to crop rotation nor to the presence of volunteer canola. A single soybean field was indeed a canola field the previous year. One hypothesis is that the parasitoid feeds on honeydew of the soybean aphid *Aphis glycines* (Matsumura) (Hemiptera, Aphididae) (Lee *et al.*, 2006; Dieckhoff *et al.*, 2014), bringing it an additional sugar resource. This aphid is a major pest in Quebec soybean crops (Maisonhaute *et al.*, 2016). Honeydew excreted on leaves by aphids may promote longevity and fecundity of Pteromalidae species (van Neerbos *et al.*, 2020). Even parasitoids that do not parasitize aphids can feed on *A. glycines* honeydew, enhancing their nutrient storage (Lee *et al.*, 2006). Further assessments and observations would be relevant to better understand this effect.

#### 2.5 Conclusions

In conclusion, on the one hand, landscapes with less or no roads and less or no cereal crops would not promote CSW infestation rate nor abundance. On the other hand, more complex landscapes, high crop edge density, presence of hay/pastures and soybean crops promote *T. perfectus* parasitism rate. The CSW impact in Quebec and Canadian Prairies canola crops should thus be reduced in landscapes (i) with as little roads and cereals crops as possible, (ii) with more complex landscapes, (iii) with a high crop edge density, (iv) and including hay/pastures and soybean in crop rotation. Other studies must be carried out to complete the portrait of the efficacy of *T. perfectus* parasitism on the CSW—for instance, by maximizing headcount prior to releasing *T. perfectus*, evaluating the impact of agronomical practices (*e.g.*, pesticides, fertilizers, sowing dates) on *T. perfectus* and investigating its cold hardiness. These would be important steps in improving the success of this biological control agent.

# 2.6 Supplementary materials



Figure 2.7:Relation between *T. perfectus* parasitism rate (mean in %) and CSW abundance (average number).

Table 2.3: Final models representing the effects of landscape predictors on (i) CSW infestation rate (data were arcsine-square-root transformed) and on (ii) CSW abundance (data were log-transformed).

Dependent variable	Predictor	Estimate	df	t-value	CI	p-value
CSW infestation	(Intercept)	0.09	11.41	1.69	[-0.01, 0.19]	0.091
	% of roads	1.20	125.62	3.69	[0.56, 1.84]	<0.001
	% of cereals	0.14	126.98	2.05	[0.01, 0.28]	0.041
Observations	139	$\sigma^2$	7.98			
Marginal $R^2$ /	0.000 / 0.002	ICC	0.00			
Conditional R <sup>2</sup>	0.00070.002					
CSW	(Intercept)	0.66	8.76	2.20	[0.07, 1.25]	0.029
	% of roads	8.17	122.49	3.26	[3.21, 13.13]	0.001
abundance	% of cereals	1.09	125.37	2.09	[0.06, 2.13]	0.039
Observations	134	$\sigma^2$	0.46			
Marginal $R^2$ /	0.050 / 0.505	ICC	0.57			
Conditional R <sup>2</sup>	0.030/0.393					

Predictor	Estimate	SE	z-value	CI	p-value
(Intercept)	-3.88	0.62	-6.22	[0.01, 0.07]	<0.001
Hedgerow length	- 0.04	0.01	- 5.70	[0.95, 0.98]	<0.001
Distance to water	- 0.03	0.01	- 3.31	[0.96, 0.99]	0.001
% of roads	-5.22	1.52	-3.44	[0.00, 0.11]	0.001
Shannon index (total)	1.12	0.24	4.64	[1.91, 4.93]	<0.001
Average perimeter- to-area ratio of crops	3.13	0.84	3.71	[4.38, 119.51]	<0.001
% hay/pastures	1.47	0.46	3.23	[1.79, 10.69]	0.001
Abundance of CSW	0.00	0.00	0.63	[0.99, 1.01]	0.53
% of soybean	1.93	0.72	2.66	[1.66, 28.40]	0.008
Observations	112	$\sigma^2$	3.29		
Marginal R <sup>2</sup> / Conditional R <sup>2</sup>	0.050 / 0.280	ICC	0.24		

Table 2.4: Final model representing effects of landscape predictors on T. perfectus parasitism rate.

# 2.7 Author contributions

Conceptualization, M.D., S.B., G.L. and E.L.; methodology, M.D., S.B., G.L. and E.L.; software, M.D.; validation, M.D., S.B., G.L. and E.L.; formal analysis, M.D.; investigation, M.D. and G.L.; resources, S.B. and G.L.; data curation, M.D., S.B. and G.L.; writing—original draft preparation, M.D.; writing—review and editing, M.D., S.B., G.L. and E.L.; visualization, M.D.; supervision, G.L. and E.L.; project administration, E.L.; funding acquisition, E.L. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

# 2.8 Funding

This research was funded by the Canola Council of Canada, Alberta Canola, SaskCanola and the Manitoba Canola Growers Association through the AgriScience Program (Canola Research Cluster) under the Canadian Agricultural Partnership. The grant number is ASC-02 #15.

# 2.9 Data availability statement

The data used in this study would be made available by the corresponding author upon request.

#### 2.10 Acknowledgments

We thank Héctor Cárcamo who helped in the financial process, and the Financière Agricole du Québec and the Gouvernement du Québec for spatial data. We also thank the Réseau d'Avertissements Phytosanitaires (RAP), all farmers involved, Claudine Desroches, Jérémie Pelletier, Alice Dubois, Mélanie Dominique and the Laboratoire de lutte biologique for collecting data, Jennifer De Almeida for helping in parasitoid identification, Mélanie Desrochers and Julie-Eléonore Maisonhaute for helping in ArcGIS analysis, and Jill Vandermeerschen, Louis-Etienne Robert and Maxime Fraser Franco for advice in statistical analysis.

# 2.11 Conflicts of interest

The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

# 2.12 References

All references cited in this chapter are listed in the final section "BIBLIOGRAPHIE" of this PhD thesis (p. 176).

# **CHAPITRE 3**

# HOW DO OUTSIDE-HOSTS-OVERWINTERING PARASITOIDS, AT THE ADULT STAGE, COPE WITH COLD?

Marie D'Ottavio, Geneviève Labrie et Eric Lucas

Étude publiée dans la revue Journal of Thermal Biology :

D'Ottavio, M., Labrie, G., et Lucas, E. (2024). How do outside-hosts-overwintering parasitoids, at the adult stage, cope with cold? *Journal of Thermal Biology*, *124*, 103940. <u>https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103940</u>

#### Abstract / Résumé

Introduction: When overwintering, most endoparasitoids are protected from the cold inside their hosts. However, some endoparasitoids, along with ectoparasitoids, fall into the category called outside-hostsoverwintering parasitoids (OHOP) at immature or adult stages. We compared the cold-hardiness capacity and strategy between adult OHOP and their hosts (HOST) by examining their supercooling points (SCP), with acclimation periods and acclimation temperatures, and their lower lethal temperatures at 50% mortality (LLT50). We hypothesized that OHOP are more cold-hardy than their HOST, with lower SCP and LLT50.

Materials and methods: Throughout the summers of 2020, 2021, and 2022, adult cabbage seedpod weevils (HOST) were sampled with a sweep net at the canola pod stage, and thousands of pods were collected and placed in emergence boxes to retrieve the adult OHOP *Trichomalus perfectus*. Regarding SCP measures, OHOP and HOST were separated according to various treatments. Each treatment considered a target exposure temperature (5, 10, or 20 °C) or a target exposure period (5, 15 or 25 days) at 5 °C. Regarding LLT measures, OHOP and HOST were categorized into five treatments, each corresponding to a specific exposure temperature (-5, -10, -15, -20 or -25 °C).

Results and conclusion: Acclimations to a lower temperature (5 °C) and a longer period (25 days) led to a significantly lower SCP of OHOP than HOST. Regarding OHOP, the average SCP was – 19.71 °C when the acclimation temperature was 20 °C and significantly decreased to – 23.20 °C when it was 5 °C. The average SCP was – 18.82 °C when the acclimation period was five days and significantly decreased to – 23.20 °C when it was 25 days. Conversely, the average SCP for HOST was never below – 20 °C. At 20 °C acclimation temperature, HOST exhibited a significantly higher SCP of – 14.64 °C compared to acclimations at 5 °C (– 19.19 °C) and 10 °C (– 20.00 °C), but there were no significant differences between 5 and 10 °C nor between acclimation periods. Therefore, the adult OHOP is more cold-hardy than its HOST. OHOP also exhibited a lower LLT50 than HOST, with – 19.20 °C versus – 17.59 °C. Finally, OHOP and HOST employ the same freeze-avoidance strategy, as evidenced by their SCP values (– 19.57 °C versus – 16.80 °C) which closely align with their respective LLT50. Adult OHOP better survive winter than their HOST in cold environments.

Keywords: Insect physiology; Supercooling point; Acclimation; Lower lethal temperature; Pteromalidae; Curculionidae Introduction : Lors de l'hibernation, la plupart des endoparasitoïdes sont protégés du froid à l'intérieur de leurs hôtes. Cependant, certains endoparasitoïdes, ainsi que les ectoparasitoïdes, appartiennent à la catégorie des parasitoïdes hibernant à l'extérieur des hôtes (OHOP) au stade immature ou adulte. Nous avons comparé la capacité et la stratégie de résistance au froid entre les adultes OHOP et leurs hôtes (HOST) en examinant leurs points de surfusion (SCP), avec des périodes et températures d'acclimatation, ainsi que leurs températures létales minimales à 50 % de mortalité (LLT50). Nous avons émis l'hypothèse que les OHOP sont plus résistants au froid que leurs hôtes, avec des SCP et des LLT50 plus faibles.

Matériel et méthodes : Au cours des étés 2020, 2021 et 2022, des adultes de charançons de la silique (HOST) ont été échantillonnés à l'aide d'un filet fauchoir pendant la phase de maturation des siliques, et des milliers de siliques ont été collectées et placées dans des boîtes d'émergence pour récupérer l'adulte OHOP *Trichomalus perfectus*. En ce qui concerne les mesures des SCP, les OHOP et les HOST ont été séparés selon divers traitements. Chaque traitement prenait en compte une température d'exposition cible (5, 10 ou 20 °C) ou une période d'exposition cible (5, 15 ou 25 jours) à 5 °C. En ce qui concerne les mesures de LLT, les OHOP et les HOST ont été répartis selon cinq traitements, chacun correspondant à une température d'exposition spécifique (-5, -10, -15, -20 ou -25 °C).

Résultats et conclusion : L'acclimatation à une température plus basse (5 °C) et une période plus longue (25 jours) a conduit à un SCP significativement plus bas chez les OHOP que chez les HOST. Concernant les OHOP, le SCP moyen était de -19,71 °C lorsque la température d'acclimatation était de 20 °C et a diminué de manière significative à -23,20 °C lorsqu'elle était de 5 °C. Le SCP moyen était de -18,82 °C lorsque la période d'acclimatation était de cinq jours et a diminué de manière significative à -23,20 °C lorsque la période était de 25 jours. En revanche, le SCP moyen pour les HOST n'a jamais été inférieur à -20 °C. À une température d'acclimatation de 20 °C, les HOST ont montré un SCP significativement plus élevé de -14,64 °C par rapport à des acclimatations à 5 °C (-19,19 °C) et à 10 °C (-20,00 °C), mais il n'y avait pas de différences significatives entre 5 et 10 °C, ni entre les périodes d'acclimatation. Par conséquent, l'adulte OHOP est plus résistant au froid que son hôte. Les OHOP ont également présenté une LLT50 plus faible que les HOST, avec -19,20 °C contre -17,59 °C. Enfin, les OHOP et les HOST emploient la même stratégie d'évitement du gel, comme en témoignent leurs valeurs de SCP (-19,57 °C contre -16,80 °C) qui sont très similaires à leurs LLT50 respectives. Les adultes OHOP survivent mieux à l'hiver que leurs hôtes dans des environnements froids.

Mots-clés : Physiologie d'insectes ; Point de surfusion ; Acclimatation ; Température létale la plus basse ; Pteromalidae ; Curculionidae

#### 3.1 Introduction

Many insects use cold tolerance strategies: mainly classified as freeze tolerance or freeze avoidance (Storey & Storey, 1988; Denlinger & Lee, 2010; Sinclair et al., 2015). Other insects are chill-susceptible, meaning that death from cold exposure is unrelated to freezing (Bale, 2013; Sinclair et al., 2015). Freeze tolerance consists of slowing down ice formation, modifying its structure, and protecting partially frozen tissues with cryoprotectants after solidification (Salt, 1961). Freeze avoidance consists of preventing body fluids and tissue ice transformation. Nucleating agents are generally suppressed (Zachariassen, 1985), and antifreeze proteins maintain a liquid state below the solidification point to avoid crystallization (Salt, 1936; Lee, 1991). However, this liquid state is time-limited: ice formation kills the insect at some point even if the temperature is above its supercooling point (SCP). It characterizes the minimum temperature to which body fluids begin to spontaneously freeze (supercooling ability) before a latent heat release (supercooling peak) during crystallization (Zachariassen, 1985). The SCP commonly reports insect cold-hardiness (Sinclair et al., 2015). On the contrary, freeze-tolerant insects die when exposed to temperatures below the SCP (Lee & Denlinger, 1985). Various factors have an impact on the SCP such as developmental stage, body size, sex, water volume, food supply, nucleating agents (Sømme, 1982; Carrillo & Cannon, 2005), acclimation temperatures, and periods (Lee, 1991; Andreadis et al., 2014; Cagnotti et al., 2018). The lower lethal temperature (LLT) may be used with the SCP to estimate the insect's ability to survive in the cold, measuring the absolute limit cold temperature to which all insect individuals are killed (Sinclair et al., 2015).

Parasitoids adapt their life cycle and history traits to those of their hosts (Doutt, 1959; Hance *et al.*, 2007). Two categories of parasitoids exist when considering overwintering strategy: inside-hosts-overwintering endoparasitoids at immature stages (Langer & Hance, 2000; Babendreier *et al.*, 2003; Özder & Sağlam, 2005; Humble, 2006; Pfannenstiel *et al.*, 2010; Hanson *et al.*, 2013; Takasuka & Tanaka, 2013; Häner *et al.*, 2022) and outside-hosts-overwintering parasitoids (OHOP) at immature (Humble, 2006; Chandler *et al.*, 2020; Scherr *et al.*, 2023) or adult (Torgersen & Ryan, 1981; Teraoka & Numata, 2000, 2004; Tatsumi & Takada, 2006; Jenner *et al.*, 2010; Legault *et al.*, 2012; Lowenstein *et al.*, 2019) stages. Inside-hosts-overwintering koinobiont endoparasitoids can benefit host morphology, physiology, and behavior when selecting sheltered habitats (Hance *et al.*, 2007). This does not apply to OHOP, as they are usually idiobionts (Colinet & Boivin, 2011), exposed to unpredictable climatic variations, especially outside microclimatic shelters, during diapause (Hance *et al.*, 2007). Parasitoid diapause is induced by abiotic cues and/or host cues (physiological status, size ...) (Tougeron *et al.*, 2020) and hosts can increase endoparasitoid cold-hardiness (Colinet & Boivin, 2011). Endoparasitoids can also protect their hosts by inducing physiological changes, such as cryoprotectants increase, and thus protect themselves (Wharton, 1999; Rivers *et al.*, 2000; Hance *et al.*, 2007; Quan *et al.*, 2013). The quantity of cryoprotectants in hosts affects

parasitoids: those feeding on hosts with more cryoprotectants are more cold-hardy than those feeding on hosts with less cryoprotectants (Rivers *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2015; Amiresmaeili *et al.*, 2020). Endoparasitoid larvae can be freezing-tolerant, like their hosts, freezing when ice crystals grow in host hemolymph (Humble & Ring, 1985; Humble, 2006). Other endoparasitoid larvae can be OHOP (Scherr *et al.*, 2023), such as ectoparasitoid larvae which can be freezing-avoidant, enhancing their survival underneath snow cover or tree bark (Humble, 2006; Wittman *et al.*, 2021). However, because ectoparasitoids are more exposed to abiotic factors than endoparasitoids, they are usually expected to be more cold-hardy than them (Rivers *et al.*, 2000; Colinet & Boivin, 2011). Other immature OHOP can overwinter as pre-pupae, pupae, or in cocoons underneath tree bark (Häckermann *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2010; Chandler *et al.*, 2020). Finally, adult OHOP can seek to overwinter under bark and leaf litter, for instance (Lowenstein *et al.*, 2019), or endure periods of exposure up to -12 °C in the absence of shelters (Jenner *et al.*, 2010). Adult female OHOP use egg resorption and reduce egg production and fat reserves to allocate their energy for overwintering (Eijs, 1999; Hahn & Denlinger, 2007; Kimura, 2019). In midwinter, they can also parasitize their hosts, if available (Tatsumi & Takada, 2006). Adult male parasitoids mainly use their energy for reproduction, therefore missing energy for overwintering (Kimura, 2019).

The present study aimed to compare the cold hardiness capacity between adult OHOP and their hosts (HOST). More specifically, the objectives were to (i) compare acclimation temperatures and acclimation periods effects on the SCP between OHOP and HOST, (ii) determine if OHOP are more cold-hardy than HOST through their SCP and LLT50, and (iii) determine whether OHOP and HOST share the same coldhardiness strategy or if they are chill-susceptible. Only a few studies compared the cold-hardiness between parasitoids (OHOP or not) and their HOST (Humble, 2006; Mutamiswa et al., 2018a, 2018b; Machekano et al., 2018; Ismail et al., 2022; McIntyre et al., 2023). This study is the first to compare the cold-hardiness of adult OHOP, as ectoparasitoids, with that of their HOST. The first hypothesis is that adult OHOP are more cold-hardy than their HOST, exhibiting lower SCP, regardless of acclimation, and lower LLT50. In many insects, larger individuals (HOST in our study) have a higher SCP than smaller ones (OHOP in our study) (e.g. Sinclair & Chown, 2005; Hahn et al., 2008), because supercooling ability decreases (ice formation at higher SCP) as body mass increases, and ice formation probability and proportion are lower in small water volumes (less nucleating agents) (Block & Young, 1979; Lee & Costanzo, 1998; Rozsypal, 2015). Moreover, Mutamiswa et al. (2018a) found that adult OHOP exhibited lower critical thermal minima (CT<sub>min</sub>) than their HOST, as well as lower SCPs, indicating higher cold-hardiness for OHOP. With CT<sub>min</sub> being broadly correlated to the LLT (Andersen et al., 2015), we can expect a lower LLT50 of adult OHOP compared to HOST in our study. The second hypothesis is that acclimations to a lower temperature and a longer period to a low-temperature result in the improved supercooling ability of OHOP. Acclimations to low temperatures and long periods can reduce SCPs of parasitoids (Hanson *et al.*, 2013; Andreadis *et al.*, 2014; Mutamiswa *et al.*, 2018a).

The HOST in the present study is the Palearctic cabbage seedpod weevil (CSW), Ceutorhynchus obstrictus (Marsham) (Coleoptera, Curculionidae) (Bonnemaison, 1957; Dosdall et al., 2001), a well-spread pest in canola crops in Canada (Canadian Prairies, Ontario and Quebec) (Cárcamo et al., 2001; Brodeur et al., 2001; Mason et al., 2004; Hussain et al., 2023). The OHOP is Trichomalus perfectus (Hymenoptera, Pteromalidae), a Palearctic idiobiont ectoparasitoid largely parasitizing the CSW (Williams, 2006). It has been collected in canola crops in Quebec and Ontario since 2009 (Mason et al., 2011). Only Cárcamo et al. (2009) explored the cold-hardiness of this HOST. When exposed for a long time at -5 °C its survival rate decreased, but if the temperature alternated between -5 and 5 °C its survival rate increased. Its mean SCP of -7.2 °C (minimum of -17.4 °C) did not fluctuate according to its sampling season (diapause or not). Both females and males would overwinter in microhabitats exhibiting mild temperatures (Cárcamo et al., 2009), under the forest litter (Dmoch, 1965; M. D'Ottavio, personal observation), in field borders (Dmoch, 1965), at tree shelter levels (Ulmer & Dosdall, 2006), and where temperatures are seldom lethal (Veromann et al., 2010). Nothing is known about the cold-hardiness of the OHOP T. perfectus. However, a model based on climatic conditions showed it could settle across Canada (Haye et al., 2018). Only the adult female overwinters (Williams, 2010), potentially under the (forest) litter, in crevices, evergreen foliage, perennial vegetation, or field borders (Dmoch, 1965; Dmoch & Klimek, 1975; Alford et al., 1995; Williams, 2010).

#### 3.2 Materials and Methods

## 3.2.1 Insect sampling and emergence boxes

In August 2020, 2021, and 2022, standard 180° arc sweeps were taken while walking in a straight line to sample CSW individuals in canola fields when pods were mature. About 20,000 pods were also collected and placed in emergence boxes until adult parasitoids exited. All emergence boxes were fully sealed but had a transparent plastic vial stuck to a hole on one side of the box. This vial allows light penetration and attracts emerging parasitoids (Dosdall *et al.*, 2006).

#### 3.2.2 Insect rearing

HOST were placed in plastic boxes ( $24 \times 16 \times 8$  cm) with diluted honey (2-3%) (sugar), and a mix of pollen and yeast (proteins) as food supply. Females of OHOP were placed in cylindrical pots (h = 3.3 cm;  $\emptyset = 3.7$  cm) also containing pollen and yeast. A second cylindrical pot full of diluted honey was placed

under the first and connected to it with dentist cotton, allowing diluted honey to climb by capillary action (Figure 3.1).



Figure 3.1: Rearing set-up for OHOP.

Females of OHOP were separated into six groups and HOST (females and males) into seven groups. Each group contained between 18 and 31 individuals. All groups were first placed at 22 °C ( $\pm$ 3 °C) in a plant growth chamber with a photoperiod of 16 L:8D. OHOP were placed in the growth chamber when they emerged. After two weeks, three groups of HOST and OHOP were exposed to a gradually lowered temperature, – 2 °C per day, until a target temperature was reached for each group: 20 °C, 10 °C or 5 °C respectively. Acclimation to 20 °C (first group), 10 °C (second group), and 5 °C (third group) lasted three weeks, three weeks and two days, and three weeks and four days, respectively, before conducting SCP measurements. These temperatures were chosen on an average temperature basis in Autumn (September and October) in Quebec, Ontario, and Canadian Prairies (Climate Data, 2023). Second experiment considered three other groups acclimated to three different periods at 5 °C. The temperature was gradually lowered, – 2 °C per day, until 5 °C was reached. Acclimation periods were five, 15, and 25 days for the first, the second, and the third group (for HOST and OHOP) respectively. The seventh group of HOST was acclimated to 5 °C during six weeks before SCP measures. Individuals of this group were sexed (Hussain *et al.*, 2023) and weighed (scale Mettler Toledo MS105DU). A total of 30 OHOP from the five- and 15-day acclimation periods were also weighed (scale Mettler Toledo MS105DU).

#### 3.2.3 SCP testing

After acclimations, OHOP and HOST were individually immobilized with a piece of cotton at the bottom of a 0.2 ml Eppendorf and in continuous contact with a type T thermocouple wire. A sensor allows
body temperature measurement (Figure 3.2). The contact thermocouple thermometry is generally used to measure an insect's body temperature while characterizing its cold-hardiness (Crosthwaite *et al.*, 2011; Hanson & Venette, 2013). The measurement method is mainly based on Carrillo *et al.* (2004). An extruded polystyrene support Foamular® (h = 18 cm) containing eight 9 cm holes was used. One Eppendorf per hole was placed. The eight T thermocouples were directly connected to a temperature recorder (Comark N3014) displaying temperature over time. The polystyrene support was then introduced in an ultra-low temperature freezer (Fisher Scientific) with a fixed temperature of -80 °C. The cooling rate was between 1 and 1.5 °C/min (a range of 0.5–1.5 °C/min is used for this kind of measure (Renault *et al.*, 2002)). The initial temperature was 18 °C (±3 °C). The lower temperature measured, the SCP, appeared just before the supercooling peak.



Figure 3.2: A type T thermocouple in contact with an OHOP after measuring its SCP.

# 3.2.4 LLT testing

The LLT50, representing the temperature at which 50% of individuals die, is determined by exposing insects to a temperature range encompassing the SCP (Morey *et al.*, 2012; Sinclair *et al.*, 2015). The SCP may be compared to the LLT50 to clarify the insect cold tolerance strategy. A LLT50 < SCP indicates a freeze-tolerant insect, a LLT50  $\approx$  SCP indicates a freeze-avoidant insect and a LLT50 > SCP indicates a chill-susceptible insect (Sinclair *et al.*, 2015; Stenoien *et al.*, 2023).

Individuals were fed with diluted honey (2-3%) and a mix of pollen and yeast for one month before testing. We monitored the quantity of food and water every three days to ensure that insects could survive.

Before LLT testing, all individuals were placed in a growth chamber at about 5 °C. Testing was carried out with five treatments corresponding to five temperatures, conducted for each species. Each treatment contained five replicates of six OHOP or six HOST. Temperatures for both species were -5, -10, -15, -20, and -25 °C, chosen to encompass the SCP range of each species. Tests were carried out under the same conditions as SCP tests. However, the temperature decreasing was between 0.5 °C and 1 °C/min (Koch *et al.*, 2004; Bouchard *et al.*, 2006) with a -60 °C fixed temperature in the freezer and stopped at each target temperature. Insects were picked up 30 s after the temperature exposure. The exposure time was fast because it was impossible to maintain the target temperature which continued to drop, even if the polystyrene support was taken out of the ultra-low temperature freezer. Finally, alive and dead OHOP and HOST were counted by visually determining those able to move from those motionless.

## 3.2.5 Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R software (V. 3.6.1; R Core Team, 2020) using "FSA", "drc" and "ggsignif" packages. Distribution and homogeneity of variance were initially checked for all data.

Two one-way ANOVA followed by two post-hoc Tukey tests were performed regarding the effects of acclimation temperatures and periods on SCP of OHOP. A Kruskal-Wallis test and a Kruskal-Wallis test followed by a Dunn test (with a Bonferroni correction) were respectively performed regarding the effects of acclimation temperatures and acclimation periods on SCP of HOST. Mann-Whitney tests were performed to compare the supercooling ability between OHOP and HOST for each acclimation period and each acclimation temperature. A Mann-Whitney test was also performed to compare the supercooling ability between females and males of HOST. Finally, three correlation tests were performed considering SCP and weight, using the Pearson coefficient for OHOP and Kendall coefficient for HOST and both gathered species.

The LLT was analyzed with a dose-response model (Ritz *et al.*, 2015). For each species, six models were compared: log-logistic, Weibull I, and Weibull II, each one with three or four parameters (Table 3.5 and Table 3.6 in section Appendices). In models with three parameters (b = slope, c = upper survival limit, and e = LLT50) one parameter was fixed (c = 1), and in log-logistic models with four parameters (b, c, d = lower survival limit and <math>e) two parameters were fixed (c = 1 and d = 0). It is better to fix those parameters as analyses were conducted with proportion data. Parameter e characterizes the temperature at which 50% of insects died (Bouchard *et al.*, 2006; Ritz *et al.*, 2015). The best model was chosen according to the lowest Information Criteria (IC) and the LLT50 was determined for each species. Finally, the survival rates of OHOP and HOST were compared for each temperature with Mann-Whitney or Student tests.

# 3.3 Results

3.3.1 SCP and sex of the HOST

No significant difference was observed between the mean SCP of females (-17.75 °C) and males (-17.29 °C) (W = 91; p-value = 0.484) (Table 3.1). Minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean between females and males were very close (Table 3.1).

Table 3.1: Mean SCP, minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean were measured for HOST females and males (n = 30).

		Minimum SCD	Marimum SCD	Latent heat
HOST sex	(± SE)	(°C)	(°C)	mean (°C) (± SE)
Female	-17.75 (± 1.04)	-20.5	-10.4	3.27 (± 0.37)
Male	-17.29 (± 0.81)	-20.2	-9.8	3.35 (± 0.23)

## 3.3.2 SCP and acclimation periods

For each acclimation period the SCP of the OHOP was lower than the SCP of the HOST (Figure 3.3). Statistically, there was no significant difference between the HOST and the OHOP at day five (W = 227.5; p-value = 0.751), but there were significant differences between them at day 15 (W = 314.5; p-value = 0.013) and day 25 (W = 384; p-value = 0.001) (Figure 3.3). Furthermore, the SCP of the OHOP was lower when the acclimation period was longer, but it was similar for the HOST (-19.19 °C < SCP < -18.00 °C) regardless of the period. Indeed, regarding the HOST, no significant difference between acclimation periods was observed ( $\chi 2 = 1.17$ ; p-value = 0.556) (Figure 3.3). Regarding the OHOP, there was also no significant difference between day five and day 15 (p-value = 0.443), but there were significant differences between day 15 ( $-20.20 \text{ °C} \pm 0.79 \text{ SE}$ ) and day 25 ( $-23.20 \text{ °C} \pm 0.71 \text{ SE}$ ) (p-value < 0.001), and between day 15 ( $-20.20 \text{ °C} \pm 0.90 \text{ SE}$ ) and day 25 (p-value = 0.026) (Figure 3.3).

For each acclimation period at 5 °C the minimum SCP was lower for the OHOP than for the HOST with a mean temperature difference of about 5.1 °C (Table 3.2). The maximum SCP was higher for the HOST than for the OHOP with a mean temperature difference of about 2.2 °C. The latent heat mean was similar between the HOST and the OHOP with a mean of 3.73 °C. It was the highest on day 15 (4.75 °C) and the lowest on day 25 (2.61 °C) for the OHOP (Table 3.2).



Figure 3.3: Mean SCP comparison between three different acclimation periods (five, 15, and 25 days) at 5 °C for the HOST (orange) and the OHOP (blue). Mean SCP comparison between the HOST and the OHOP when acclimated to these three different periods at 5 °C. Capital letters represent significant differences between periods for the HOST. Lowercase letters represent significant differences between periods for the OHOP. Error bars represent standard errors (SE), n = 18 or 21 for the OHOP and n = 23 or 24 for the HOST.

Table 3.2: Minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean were measured at each acclimation period at 5 °C for the HOST and the OHOP.

Acclimation period	Minimum SCP (°C)		Maximun	n SCP (°C)	Latent heat mean (°C) (± SE)	
	HOST	OHOP	HOST	OHOP	HOST	OHOP
Day 5	-21.1	-25.8	-10.3	-127	4.09	3.67
Duy 5	21.1	23.0	10.5	12.7	$(\pm 0.33)$	$(\pm 0.37)$
Day 15	21.2	25.3	11.2	12.0	3.87	4.75
Duy 15	-21.3	-23.3	-11.5	-12.9	$(\pm 0.20)$	$(\pm 0.41)$
$D_{cm}$ 25	21.2	28.0	14.6	172	3.37	2.61
Day 25	-21.5	-28.0	-14.0	-17.5	(± 0.18)	(± 0.25)

#### 3.3.3 SCP and acclimation temperatures

For each acclimation temperature the SCP of the OHOP was lower than the SCP of the HOST (Figure 3.4a). Furthermore, the lower the acclimation temperature, the lower the SCP of the OHOP. Regarding the HOST a similar trend was observed, except between 5 and 10 °C where no significant difference was observed (Z = -1.57; p-value = 0.351). There were significant differences between 5 °C  $(-19.19 \text{ °C} \pm 0.25 \text{ SE})$  and 20 °C  $(-14.64 \text{ °C} \pm 0.85 \text{ SE})$  (Z = 3.62; p-value = 0.001), and between 10 °C  $(-20.00 \text{ °C} \pm 0.25 \text{ SE})$  and 20 °C (Z = 5.00; p-value < 0.0001) with a lower SCP when the HOST was acclimated to a lower temperature (Figure 3.4a). However, at 20 °C there was a bimodal distribution of SCPs (Figure 3.4b). Both groups of HOST were fixed according to the median of SCPs (Sinclair et al., 2006; Sinclair *et al.*, 2015, Figure 3.4b; Table 3.3). The low group had a SCP mean of  $-18.8 \,^{\circ}\text{C}$  (±0.55 SE) very close to SCPs of 5 and 10 °C acclimations, and the high group had a SCP mean of -10.7 °C ( $\pm 0.55$  SE) (Figure 3.4b). Regarding the OHOP, there were significant differences between 5 °C (-23.20 °C  $\pm 0.71$  SE) and 10 °C (-20.07 °C  $\pm 0.49$  SE) (p-value < 0.001), and between 5 and 20 °C (-19.71 °C  $\pm 0.41$  SE) (p-value = 0.0001). Its SCP was lower when acclimated to 5 °C. However, there was no significant difference between 10 and 20 °C (p-value = 0.881) (Figure 3.4a). Finally, there was a significant difference between the HOST and the OHOP when acclimated to 5 °C (W = 384; p-value = 0.001), and when acclimated to 20 °C (W = 519.5; p-value = 0.0001). However, there was no significant difference between the HOST and the OHOP when acclimated to 10 °C (W = 479; p-value = 0.499) (Figure 3.4a).

For each acclimation temperature, the minimum SCP was lower for the OHOP than for the HOST with a mean temperature difference of about 5.3 °C (Table 3.3). The maximum SCP was higher for the HOST than for the OHOP, except for 10 °C with a mean temperature difference of 3.7 °C. The latent heat mean was similar between the HOST and the OHOP with a mean of 2.93 °C. It was the highest at 5 °C (3.37 °C) and the lowest at 20 °C (HG, 2.42 °C) for the HOST (Table 3.3).



Figure 3.4: (a) Mean SCP comparison between three different acclimation temperatures (5, 10, and 20 °C) for the HOST (orange) and the OHOP (blue). Mean SCP comparison between the HOST and the OHOP when acclimated to these three different temperatures. Capital letters represent significant differences between temperatures for the HOST. Lowercase letters represent significant differences between temperatures for the OHOP. Error bars represent standard errors (SE), 21 < n < 28 for the OHOP and 23 < n < 31 for the HOST; (b) Bimodal distribution of HOST SCPs for the acclimation temperature of 20 °C. Frequency represents the count of HOST individuals, n = 29 (n = 14 for the low group and n = 15 for the high group).

Acclineation	Minimum S	Minimum SCD (%C)			Latent heat	mean (°C)	
Acclimation	Winning in St	LF (°C)		Maximum SCF (C)		(± SE)	
temperature _	HOST	OHOP	HOST	OHOP	HOST	ОНОР	
5°C	21.2	28.0	14.6	17.2	3.37	2.61	
5 C	-21.5	-28.0	-14.0	-17.5	(± 0.18)	$(\pm 0.25)$	
1000	22.0	26.2	175	12.0	2.81	3.24	
10 C	<i>10°C</i> -22.9 -26.3	-17.5	-17.5 -15.8	(± 0.17)	(± 0.27)		
					2.89		
	-22.3 (LG)		-14.6 (LG)		(± 0.24)		
2000		22.7		157	(LG)	3.18	
20°C		-23.7		-13.7	2.42	(± 0.32)	
	-14.1 (HG)		-7.1 (HG)		(± 0.18)		
					(HG)		

Table 3.3: Minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean were measured at each acclimation temperature for the HOST and the OHOP. The low group (LG, n = 14) and high group (HG, n = 15) for the HOST at 20 °C correspond to the bimodal distribution.

#### 3.3.4 Correlation between SCP and weight

The mean weight of the HOST was  $0.831 \text{ mg} (\pm 4.84 \times 10^{-5} \text{ SE})$  and the mean weight of the OHOP was  $0.179 \text{ mg} (\pm 8.76 \times 10^{-6} \text{ SE})$  (Figure 3.5). The HOST was on average 4.64 times heavier than the OHOP. A nonsignificant and low negative correlation was observed between the weight and SCP of the HOST (Kendall's Tau = -0.23; z = -1.37; p-value = 0.171). A nonsignificant and low positive correlation was observed between the weight and SCP of the OHOP (r = 0.23; t = 1.25; df = 28; p-value = 0.220). A nonsignificant and low positive correlation was observed between the weight and SCP of the combined HOST and OHOP (Kendall's Tau = 0.16; z = 1.63; p-value = 0.102) (Figure 3.5).



Figure 3.5: Relation between weight (mg) and SCP (°C) of the HOST (circular symbols, n = 20) and the OHOP (triangular symbols, n = 30).

#### 3.3.5 Survival rates comparison, LLT, and SCP

There was no significant difference between OHOP and HOST survival rates at -5 °C as all insects survived (Figure 3.6). All OHOP also survived at -10 °C while 96.67% HOST survived, but there was no significant difference between their survival rates (W = 10; p-value = 0.424). At -15 °C the OHOP survival rate was 96.67% and the HOST survival rate was 83.33%, but there was also no significant difference between their survival rates (W = 4.5; p-value = 0.083). At -20 °C the OHOP survival rate was 36.67%, and the HOST survival rate was 13.33% (Figure 3.6), which were significantly different (t = -2.65; df = 8; p-value = 0.029). No HOST survived at -25 °C, whereas the OHOP's survival rate was 3.33% (one individual), with no significant difference between their survival rates (W = 10; p-value = 0.424) (Figure 3.6).

Regarding OHOP, the dose-response model with the log-logistic distribution (three parameters) (Table 3.5 in section Appendices) showed an estimated LLT50 at -19.20 °C. Out of a total of 150 individuals, 22 values of SCP were obtained with a mean of -19.57 °C (Table 3.4), close to the LLT50. Regarding HOST, the dose-response model with the Weibull I distribution (three parameters) (Table 3.6 in section Appendices) showed an estimated LLT50 at -17.59 °C. Out of a total of 150 individuals, 58 values of SCP were obtained with a mean of -16.80 °C (Table 3.4), close to the LLT50. The minimum SCP was lower for the OHOP than for the HOST with a temperature difference of 3.4 °C. The maximum SCP was

higher for the HOST than for the OHOP with a temperature difference of 2.3 °C. The latent heat mean was similar between the HOST and the OHOP (Table 3.4).



Figure 3.6: Mean survival rate of the HOST (orange) and the OHOP (blue) when exposed to five different temperatures for  $30 (\pm 5)$  seconds. Grey areas represent standard error (SE). Dashed lines indicate the LLT50. n = 30 for each insect group at each temperature.

Table 3.4: SCP mean, minimum SCP, maximum SCP, and latent heat mean measured for (i) HOST (n = 58) and (ii) OHOP (n = 22) used for LLT measures.

Insect	SCP mean (°C)	Minimum	Maximum	Latent heat mean
	(± SE)	SCP (°C)	SCP (°C)	(°C) (± SE)
HOST	-16.80 (± 0.43)	-21.2	-8.4	3.54 (± 0.48)
ОНОР	-19.57 (± 0.78)	-24.6	-10.7	2.87 (± 0.22)

#### 3.4 Discussion

Our study showed that adult OHOP is more cold-hardy than its HOST. Four treatments out of six showed significantly lower SCP for OHOP than for HOST. The LLT50 was lower for OHOP than for HOST, and there was a significant difference in survival rate between them at -20 °C exposure, around their LLT50.

OHOP are better adapted to survive the winter than HOST, making them prone to parasitize HOST in early spring. Both OHOP and HOST have a freeze-avoidance strategy since their respective LLT50 is close to their respective average SCP (Sinclair *et al.*, 2015). Furthermore, acclimations to a lower temperature and a longer period led to a significantly higher supercooling ability (lower SCP) of OHOP, and a significantly lower SCP of OHOP than HOST. HOST acclimations to 5 or 10 °C led to a significantly higher supercooling ability than acclimation to 20 °C. However, a longer acclimation period had no impact on the HOST's SCP.

Only Mutamiswa et al. (2018a) compared acclimation temperature effects on the supercooling ability between an adult OHOP and its HOST, but no study considered acclimation periods. The OHOP Cotesia flavipes (Hymenoptera, Braconidae, endoparasitoid) exhibited much lower SCPs and CT<sub>min</sub> following acclimation to low temperatures than its HOST Chilo partellus (Lepidoptera, Crambidae) (Mutamiswa et al., 2018a), as OHOP and HOST in our study. Indeed, OHOP exhibited significantly lower SCPs when acclimated to a lower temperature and for a longer period, compared to HOST. In our study, OHOP increased their supercooling ability by freezing their body fluids and tissues at a lower temperature. It agrees with previous studies that also found a lower SCP of OHOP, as immatures, when acclimated to lower temperatures or longer periods at low temperatures (Hanson et al., 2013; Andreadis et al., 2014; Mutamiswa et al., 2018a). HOST in our study also had a higher supercooling ability at lower temperatures (5 and 10  $^{\circ}$ C). Other studies found this trend for Coleopteran and Lepidopteran pests (e.g. Zheng et al., 2011; Izadi et al., 2019). Cold leads insects to stop feeding prematurely, while a high acclimation temperature, such as 20 °C as tested in this study, stimulates insects to feed more and for a longer period. Nucleating agents' accumulation in insect alimentary canals, through proteins and water, is higher, increasing the SCP and thus decreasing the supercooling ability (Salt, 1953; Sømme, 1982; Carrillo et al., 2005; Hance et al., 2007). This probably explains the significantly higher SCP for HOST and OHOP at 20 °C acclimation compared to 5 °C acclimation in our study. We also hypothesize that HOST consumed more due to their larger size and greater weight, making them likely to have more nucleating agents, resulting in a higher SCP compared to OHOP.

Our study showed that intraspecific biomass was not a factor influencing the supercooling ability of both species and consequently their cold-hardiness. The HOST is on average 4.64 times heavier than the OHOP. The fact that the OHOP is more cold-hardy than the HOST is in agreement with the statement that larger (*i.e.* heavier) insects have a higher SCP (lower supercooling ability) than smaller ones (Lee & Costanzo, 1998; Sinclair & Chown, 2005; Hahn *et al.*, 2008). Another body parameter that could influence the cold-hardiness of the OHOP *T. perfectus* and other dark OHOP is their colors since dark colors promote heat absorption by parasitoids (Hance *et al.*, 2007).

The sex of the HOST was not a significant factor influencing its SCP, justifying the grouping of females and males in all treatments in our study. However, a bimodal distribution of SCPs in CSW HOST acclimated to 20 °C was observed. SCP bimodal distributions were also observed for Curculionidae (Saeidi & Moharramipour, 2017) and other insects due to differences in body composition and fluctuation in ice nucleators induced by food and water (Sømme, 1982; Sinclair *et al.*, 2015). When temperature decreases and water volume increases, the probability of ice nucleation increases (Rozsypal, 2015). Moreover, food particles in insect guts serve as nuclei around which water molecules aggregate and initiate ice crystal formation (Clark & Worland, 2008; Rozsypal, 2015). At 20 °C, insects are more active compared to 5 or 10 °C, making them more prone to feeding. Also, in our study, the HOST individuals were all housed together with access to plenty of food and water. We propose that variation in access to food and water among individuals may have resulted from their high density, potentially leading to competition and causing some individuals to consume more than others. These individuals would have accumulated higher protein reserves, thereby elevating the likelihood of activation for protein-based ice nucleators and increasing their SCPs (Sømme, 1982). Measuring a starvation effect on the SCP of the CSW HOST would be relevant to confirm the food and water effect on its SCP.

All OHOP in our study survived when exposed to -5 °C, and most (96.67%) survived when exposed to -15 °C. Additionally, with a lower LLT50 of -19.20 °C, a significantly higher survival rate at -20 °C and a LLT lower than -25 °C for OHOP compared to HOST, this suggests that more OHOP individuals than HOST are adept at surviving low temperatures in Canada. During winter and from East to West, minimal average temperatures between 1991 and 2021 were about -19.1 °C in Quebec, -17.2 °C in Ontario, -24 °C in Manitoba, -19.6 °C in Saskatchewan, and -21 °C in Alberta (Climate Data, 2023). Most of these temperatures are close to the LLT50 of the OHOP *T. perfectus*, confirming its ability to withstand cold temperatures in all canola-growing regions of Canada.

In our study, while OHOP is more cold-hardy than its HOST, they all employ the same freezeavoidance strategy, as evidenced by an average SCP close to the LLT50 (Sinclair *et al.*, 2015). They would be unable to survive extremely low temperatures such as – 50 °C. Only a handful of studies compared the cold-hardiness and strategies of parasitoids, including OHOP, to their HOST, and none considered adult OHOP, as ectoparasitoids. Moreover, no study compared the cold hardiness of a Pteromalidae adult OHOP to its HOST. The HOST *Rhagoletis pomonella* (Diptera, Tephritidae) and its two endoparasitoid larvae (Hymenoptera, Braconidae) had a freeze-avoidance strategy (McIntyre *et al.*, 2023), as OHOP and HOST in our study. OHOP *C. flavipes* was more cold tolerant than its HOST *C. partellus* (Mutamiswa *et al.*, 2018a), also as OHOP and HOST in our study. Nevertheless, in contrast to our study, some HOST were more cold tolerant than their endoparasitoid pupae or adult OHOP (endoparasitoids) (Machekano *et al.*, 2018; Mutamiswa *et al.*, 2018b; Ismail *et al.*, 2022). Another study in Canada demonstrated that arctic sawflies and their endoparasitoids larvae were freezing-tolerant, while their OHOP (ectoparasitoids) larvae, including a Pteromalidae (*Pteromalus* sp.), were freezing-avoidant (Humble, 2006), as OHOP in our study. To refine the freeze-avoidance strategy of adult OHOP and HOST in our study, it could be of interest to determine the antifreeze proteins and biochemical compounds (ice-nucleators, polyols ...) involved in their cells during a stress period to cold (Clark & Worland, 2008). It would help in a more comprehensive understanding and differentiation of the biochemical processes between OHOP and HOST.

While Pteromalidae can be adult OHOP (Reid, 1957), only a limited number of studies examined the cold impact on Pteromalidae (Guzman & Petersen, 1986; Rivers *et al.*, 2000; Lysyk, 2004; Floate & Skovgård, 2004). Moreover, no study focused on the cold-hardiness of adult Pteromalidae OHOP, but only regarding immature Pteromalidae OHOP (endoparasitoids) or inside-hosts-overwintering Pteromalidae (Rivers *et al.*, 2000; Floate & Skovgård, 2004; Li *et al.*, 2014; Karam, 2021; Häner *et al.*, 2022). However, only Rivers *et al.* (2000) assessed the SCP and the LLT50 of the Pteromalidae larva *Nasonia vitripennis*. Its SCP ranged from – 25 to – 27 °C, and its LLT50 was determined after a maximal exposure time of 240 h at three different temperatures: – 10, – 15, or – 20 °C. Exposing adult OHOP *T. perfectus* to such temperatures in the laboratory for a minimum of 24 h would be pertinent to refine its cold-hardiness capacity during a cold period. This is particularly relevant since OHOP may encounter very low temperatures on a winter day in Canada (*e.g.* Humble, 2006).

In the environment, temperature-associated mortality may be a major factor shaping the population dynamics of the host-parasitoid relationship (Mutamiswa *et al.*, 2018b). For instance, female parasitoids can awake from oligopause in midwinter to parasitize hosts, if available, during the day if temperatures increase (Tatsumi & Takada, 2006). Moreover, parasitism was higher when the thermal regime fluctuated (Delava *et al.*, 2016), and parasitoid survival was promoted when exposed to 20 °C following a 4 °C exposure (Colinet *et al.*, 2006). It might be worthwhile to assess the cold-hardiness of the OHOP *T. perfectus* - and other OHOP - when exposed to fluctuating temperatures, similar to the approach taken with its CSW HOST (Cárcamo *et al.*, 2009). Indeed, winter temperatures are not stable in Canadian Provinces (Climate Data, 2021). Moreover, injuries caused in parasitoids and other insects at low temperatures can be repaired when the temperature increases (Colinet *et al.*, 2007; MacMillan *et al.*, 2012), re-establishing the ionic balance, and damages induced by osmotic and ionic stress are repaired (MacMillan *et al.*, 2012). Fluctuating temperatures could thereby enhance the overwintering survival of the OHOP *T. perfectus*, allowing it to be more present for parasitizing its HOST in the following summer.

More specifically, at a landscape level, the OHOP *T. perfectus* and other OHOP would overwinter in sheltered micro-habitats such as under litter or in semi-natural habitats (Dmoch, 1965; Williams, 2010; Häner *et al.*, 2022), buffering cold extreme air temperatures (Tougeron *et al.*, 2016). Characterizing the overwintering habitats of the OHOP *T. perfectus* and other OHOP would be interesting, helping assess the extent to which these habitats contribute to their cold-hardiness, in comparison to the habitats of their HOST. Tougeron *et al.* (2016) found that parasitoids from open landscapes, which are more exposed to cold, were about 1 °C more cold tolerant than those from closed landscapes. As the OHOP *T. perfectus* is established in open landscapes dominated by canola crops for parasitizing its CSW HOST (Kovács *et al.*, 2019; D'Ottavio *et al.*, 2023; Langer V. & Jensen, 2023), this aspect further exemplifies its ability to withstand cold temperatures in Canada.

## 3.5 Conclusions

This study highlighted that the adult OHOP is more cold-hardy than its HOST. Additional studies should compare the cold-hardiness of various adult OHOP-HOST pairs to substantiate this pattern. This is beneficial in the context of biological control if the introduction of an OHOP is required in a cold environment. More specifically, due to the ability of the OHOP *T. perfectus* to withstand cold temperatures, there is a potential to introduce it in the Canadian Prairies where it could contribute to the control of the CSW HOST. Since the latter is less cold-hardy than *T. perfectus* but already well established in the Canadian Prairies, *T. perfectus* could also acclimate, survive winters, and establish there. We could expect that more OHOP individuals would survive in proportion to their HOST. Consequently, the CSW HOST biocontrol would be potentially improved after a harsh winter, due to high populations of the OHOP *T. perfectus*. It is absent from the Canadian Prairies probably because the landscape might not be ideal. In the future, some elements of landscape composition and configuration should be considered to allow *T. perfectus* establishment and parasitism (D'Ottavio *et al.*, 2023).

## 3.6 Funding

This work was supported by the Canola Agri-Science Cluster of Agriculture and Agri-Food Canada and the Canola Council of Canada Activity 16 A [ASC-02] led by Héctor Cárcamo under the request of Sustainable, Reliable Supply of a Changing World.

#### 3.7 Ethical committee statement

The Université du Québec à Montréal (UQAM) does not require ethical approval for research on invertebrates. Ethical clearance is only mandatory for research involving medical experiments, humans,

vertebrates subject to medical experiments, as well as handling biological materials such as embryo tissues (biosecurity). All authors have granted their approval for the submission of this article.

# 3.8 CRediT authorship contribution statement

Marie D'Ottavio: Writing – review & editing, Writing – original draft, Visualization, Validation, Resources, Project administration, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. Geneviève Labrie: Writing – review & editing, Validation, Supervision, Methodology, Conceptualization. Eric Lucas: Writing – review & editing, Validation, Supervision, Methodology, Funding acquisition, Conceptualization.

# 3.9 Declaration of competing interest

The authors declare no conflict of interest.

# 3.10 Acknowledgments

We thank Annie-Ève Gagnon and Danielle Thibodeau from Agriculture et Agroalimentaire Canada for their material and technical support, Patrice Bouchard for assistance with insect sexing, and the farmers involved. We also thank Jérémie Pelletier, Claudine Desroches, Rosaly Legault, and the Laboratoire de lutte biologique for their help in data collection, and Jill Vandermeerschen for advice on statistical analysis. Finally, we would like to thank Nathan Morris for revising the English of the manuscript.

# 3.11 Appendices

Table 3.5: Comparison of the six dose-response models for OHOP. The numbers in parentheses indicate the number of parameters. The final selected model for OHOP is in **bold**.

ОНОР								
Model	Log likelihood	AIC	Lack-of-fit (p-value)	<b>Residual variance</b>				
Log-logistic (3)	-13.77	33.54	9.88e <sup>-16</sup>	0.192				
Weibull II (3)	-14.31	34.63	6.41 <sup>e</sup> -16	0.200				
Weibull I (3)	-14.31	34.63	6.41°-16	0.200				
Weibull I (4)	-13.76	37.52	4.87°-17	0.210				
Log-logistic (4)	-13.77	37.55	4.82°-17	0.210				
Weibull II (4)	-14.13	38.26	3.62°-17	0.216				

HOST								
Model	Log likelihood	AIC	Lack-of-fit (p-value)	Residual variance				
Weibull I (3)	-17.06	40.12	7.92e <sup>-16</sup>	0.249				
Log-logistic (4)	-17.21	40.43	7.02 <sup>e</sup> -16	0.252				
Log-logistic (3)	-17.21	40.43	7.02 <sup>e</sup> -16	0.252				
Weibull II (3)	-17.35	40.71	6.28 <sup>e</sup> -16	0.255				
Weibull I (4)	-16.93	43.86	4.30 <sup>e</sup> -17	0.270				
Weibull II (4)	-17.00	43.99	4.08°-17	0.271				

Table 3.6: Comparison of the six dose-response models for HOST. The numbers in parentheses indicate the number of parameters. The final selected model for HOST is in **bold**.

# 3.12 Data availability

The processed data required to reproduce the above findings are available to download from [https://data.mendeley. com/drafts/xv65ccsrg5; DOI: 10.17632/xv65ccsrg5.2].

# 3.13 References

All references cited in this chapter are listed in the final section "BIBLIOGRAPHIE" of this PhD thesis (p. 176).

# **CHAPITRE 4**

# OPTIMIZING FIELD COLLECTION AND LABORATORY CONSERVATION OF THE PARASITOID *TRICHOMALUS PERFECTUS* BEFORE RELEASE AGAINST THE CABBAGE SEEDPOD WEEVIL *CEUTORHYNCHUS OBSTRICTUS*

Marie D'Ottavio, Geneviève Labrie et Eric Lucas

Étude sous presse dans la revue Entomologia Experimentalis et Applicata :

D'Ottavio, M., Labrie, G., et Lucas, E. (sous presse). Optimizing field collection and laboratory conservation of the parasitoid *Trichomalus perfectus* before release against the cabbage seedpod weevil *Ceutorhynchus obstrictus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*.

#### Abstract / Résumé

In Canada, cabbage seedpod weevil Ceutorhynchus obstrictus (Marsham) the pest, (Coleoptera: Curculionidae), causes damage to canola (Brassica napus L., Brassicaceae) crops. Trichomalus perfectus (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) is the most effective parasitoid for controlling it in Quebec and Ontario, but it is absent from the Canadian Prairies. This study aimed to optimize T. perfectus field collection (using sampling methods and selecting optimal collection sites based on local and landscape scales), and laboratory conservation according to cold temperature, relative humidity (RH), and diet conditions before field releases. Two sampling methods were compared: 54 sweeping nets were conducted for 30 s each, and 20 pod collections lasted 90 s each. At a local scale, 1000 pods were collected from two edges, distributed along adjacent environments, and at two distances of 58 canola fields. At a landscape scale, landscape predictors were measured within a 500-m radius from 37 canola fields. Regarding laboratory conservation, parasitoid females were divided into five groups containing between 50 and 60 females and subjected to different conservation combinations of temperature, RH, and diet to assess survival rates every 8 to 10 days over 105 days. Results indicated that pod collection was superior to sweeping net for maximizing *T. perfectus* collection. To release 2000 parasitoids, 223 emergence boxes, each containing 740 pods and generating about 9 parasitoids, would be required, and all pods could be collected in 5.5 h. At a local scale, pod collection along all canola field edges, without specific targeting of adjacent environments, proved effective, maintaining a 5-m distance. At a landscape scale, the collection of T. perfectus is maximized in a more diversified landscape, correlating with eight different landscape elements resulting in 10 T. perfectus per 1000 collected pods. Regarding laboratory conservation, female parasitoids' survival was highest when fed a protein-free diet (only honey solution) and cold-stored for at least 3 months at 5°C and 30-50% RH.

Keywords: Cold storage; landscape scale; local scale; natural enemy; sampling methods; survival; Hymenoptera; Pteromalidae; Coleoptera; Curculionidae

Au Canada, le charançon de la silique, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera : Curculionidae), cause des dommages aux cultures de canola (*Brassica napus* L.). *Trichomalus perfectus* (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) est le parasitoïde le plus efficace pour le contrôler au Québec et en Ontario, mais il est absent des Prairies canadiennes. Cette étude visait à optimiser la collecte de *T. perfectus* sur le terrain (en utilisant des méthodes de collecte et en sélectionnant les sites de collecte optimaux à partir des échelles locale et paysagère), ainsi que sa conservation en laboratoire selon la température froide, l'humidité relative (HR) et la diète avant les lâchers dans les champs. Deux méthodes d'échantillonnage ont été

comparées : 54 balayages à l'aide de filets fauchoir ont été effectués pendant 30 s chacun, et 20 collectes de siliques ont duré 90 s chacune. À l'échelle locale, 1000 siliques ont été collectées à partir de deux bordures, situées le long d'environnements adjacents, et à deux distances dans 58 champs de canola. À l'échelle paysagère, des paramètres paysagers ont été mesurés dans un rayon de 500 m autour de 37 champs de canola. En ce qui concerne la conservation en laboratoire, les femelles parasitoïdes ont été divisées en cinq groupes constitués de 50 à 60 femelles et soumises à différentes combinaisons de conservation de température, HR et diète pour évaluer les taux de survie tous les 8 à 10 jours pendant 105 jours. Les résultats ont montré que la collecte de siliques était plus efficace que le filet fauchoir pour maximiser la collecte de *T. perfectus*. Pour libérer 2000 parasitoïdes, 223 boîtes d'émergence, chacune contenant 740 siliques et produisant environ 9 parasitoïdes, seraient nécessaires, et toutes les siliques pourraient être collectées en 5,5 h. A une échelle locale, la collecte de siliques le long de toutes les bordures des champs de canola, sans cibler d'environnements adjacents spécifiques, a été efficace, en maintenant une distance de 5 m. A une échelle paysagère, la collecte de T. perfectus est maximisée au sein d'un paysage plus diversifié, corrélant avec huit éléments paysagers différents qui donnaient 10 T. perfectus par 1000 siliques collectées. Concernant la conservation en laboratoire, la survie des femelles parasitoïdes était la plus élevée lorsqu'elles étaient nourries d'un régime sans protéines (seulement une solution de miel) et conservées au froid pendant au moins 3 mois à 5°C et une HR de 30-50%.

Mots-clés : Conservation au froid ; échelle paysagère ; échelle locale ; ennemi naturel ; méthodes de collecte ; survie ; Hymenoptera ; Pteromalidae ; Coleoptera ; Curculionidae

# 4.1 Introduction

In Canada, canola (*Brassica napus* L., Brassicaceae) is the second most important crop, covering 8657800 ha in 2024, primarily in Alberta, Saskatchewan, and Manitoba (Statistics Canada, 2024). However, yield losses, primarily due to pests, amounted to a reduction of 14.3% (from 2367 to 2028 kg/ha) between 2017 and 2024 in the Canadian Prairies, and a reduction of 6.3% (from 2500 to 2342 kg/ha) in Quebec over the same period (Statistics Canada, 2024).

The cabbage seedpod weevil (CSW), *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae), is a major canola pest in Canada, with annual costs estimated at around five million dollars (Haye *et al.*, 2013; Hussain *et al.*, 2023). This Palearctic pest was accidentally introduced to North America in 1931 (McLeod, 1962; Cárcamo *et al.*, 2001). Adults feed on buds, flowers, and pods, mating occurs during the blooming stage, and females lay eggs in pods (Dosdall *et al.*, 2001). Larvae feed on seeds within pods and can generate the worst yield losses, from 5 to 35% in North America, depending

on density, location, and seeding dates (Cárcamo *et al.*, 2001; Cárcamo & Brandt, 2017; Cárcamo *et al.*, 2019). In Quebec, the CSW infests 82% of canola fields, with larvae consuming an average of five seeds per pod (Boquel *et al.*, in press).

Trichomalus perfectus (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) is the most efficient parasitoid of the CSW in Europe (Williams, 2006; Ulber et al., 2010), generating parasitism rates up to 95% (Kuhlmann et al., 2006; Haye et al., 2010). It constitutes nearly 90% of CSW's parasitoids in Germany (Haye et al., 2015) and Denmark (Langer & Jensen, 2024). Females lay eggs on CSW larvae or their faeces in pods, and parasitoid larvae feed on them. Upon reaching adulthood, they chew holes through the pod. Trichomalus perfectus is absent from the Canadian Prairies, likely due to geographical barriers hindering its dispersion, where indigenous species' overall parasitism rate of the CSW is generally below 15% (Dosdall et al., 2006; Dosdall et al., 2009). It has been present only in Ontario and Quebec since 2009 (Mason et al., 2011) and is the dominant parasitoid of the CSW in Quebec, accounting for nearly 80% of parasitoid abundance, with an average parasitism rate of 26.1% (D'Ottavio et al., 2023; Boquel et al., in press). One of the particularities of this parasitoid is that mating occurs post-emergence from pods and only females overwinter, whereas males die before winter (Williams, 2010), making rearing challenging due to the need to quickly manage the mating phase after emergence (isolated couples testing). Additionally, as *T. perfectus* relies on the CSW, rearing this pest requires controlling its mating to ensure adequate larvae from canola plants. Such rearing is difficult, and the diet, cold temperature, relative humidity (RH), and period needed for the conservation of adult T. perfectus remain unknown.

In biological control programs, it is crucial to get sufficient natural enemies for pest control releases. In addition to the availability of the host and resources in the environment, the natural enemy's abundance in the laboratory depends on the efficiency of sampling and rearing/conservation methods. The major challenge in parasitoid release is the difficulty and cost of mass-rearing them in large numbers for timely release (Colinet & Boivin, 2011; Lü *et al.*, 2019), often leading to abandoned rearing efforts. Parasitoid mass-rearing implies many difficulties such as host rearing, temperature and RH control, preventing droplet condensation (Shaw & Bonsall, 1997), managing parasitism, removing pupae or cocoons, avoiding microsporidian contamination (Parra & Coelho Jr, 2022), preventing mold and fermentation in honey or pollen diets (Shaw & Bonsall, 1997; Gonçalves *et al.*, 2016; Poncio *et al.*, 2018; Chardonnet *et al.*, 2019), and ensuring proper mating and oviposition (Shaw & Bonsall, 1997).

When mass-rearing of parasitoids is too complex, optimizing field collection is the first step to maximizing parasitoid density for release. Sweeping nets and yellow pan traps are effective methods for

collecting many Hymenoptera groups, including Pteromalidae (Noyes, 1982, 1989; Daniel & Ramaraju, 2017). Sweeping nets are cost-effective, yield many specimens per unit effort (McCravy, 2018), and can keep parasitoids alive. In oilseed rape crops, sweeping nets are commonly used to sample pests and parasitoids, whereas yellow pan traps also collect parasitoids, including *T. perfectus* (Murchie *et al.*, 1999; Williams *et al.*, 2003), but kill insects. The emergence box method involves placing collected pods in sealed boxes with a light-attracting plastic container to collect multiple adult-emerged parasitoids, including *T. perfectus* (e.g., Dosdall *et al.*, 2006; Kovács *et al.*, 2019; D'Ottavio *et al.*, 2023). Kovács *et al.* (2019) collected 122 *T. perfectus* from 18 emergence boxes, each with 200 pods. In this study, we used two methods: sweeping net and pod sampling with emergence boxes to collect adult parasitoids alive.

The location of parasitoid collection sites within the crop is a key factor in optimizing field collection when mass-rearing is too complex. At a local scale, the edge effect can increase the abundance, community composition of parasitoids, and their parasitism in crop edges compared to crop interiors (González *et al.*, 2015; Stangler *et al.*, 2015; Bernaschini *et al.*, 2021). Focused sampling along field edges rather than interiors may reduce sampling effort (Nguyen & Nansen, 2018). Severtson *et al.* (2016) used an optimal sampling plan within 20 m of the edge and found a higher infestation of cabbage aphids on the canola field edge than in the interior. Kovács *et al.* (2016; 2019) examined the local scale impact on the CSW's global parasitism rate, showing that adjacent habitats along oilseed rape edges and distance from the field edge had no significant effect. At a landscape scale, *T. perfectus* was primarily present in oilseed rape crops at more than 2 km of forests in Sweden (Berger *et al.*, 2018). Additionally in Canada, its parasitism rate decreased with longer hedgerows and greater distance of aquatic areas from the canola crop, but increased with higher landscape diversity (i.e., more landscape elements such as aquatic areas, forests, shrublands, and different crops) and a higher average crop perimeter-to-area ratio, along with more hay-pastures and soybean crops in the landscape (D'Ottavio *et al.*, 2023).

The second step to maximize parasitoid density for release, when the mass-rearing is too complex, is optimizing the conservation of collected individuals, particularly through cold storage. Cold storage is essential to overcome the cost of rearing parasitoids in large numbers (Tezze & Botto, 2004), increases the shelf-life of natural enemies, provides a steady supply for biological control, allows reserve supplies during periods of low production or high demand, and synchronized release during critical stages of pest outbreaks (Colinet & Boivin, 2011). Parasitoids are typically stored at 0-15°C to extend their shelf-life (Colinet & Boivin, 2011). Most cold storage studies focused on short-term storage and *Trichogramma* (Lü *et al.*, 2019; Silva *et al.*, 2021; Xing *et al.*, 2022), but rarely on adult parasitoids (Özder, 2008; Chen *et al.*, 2022). Long-term cold storage with varying temperatures, diets, and RH, as well as the effect of RH

alone on cold-stored parasitoids (Colinet & Boivin, 2011; Wang *et al.*, 2021), remains underexplored. Nevertheless, feeding adult parasitoids with sucrose or honey before, during, and after storage improved their cold storage tolerance (Wang *et al.*, 2021).

The present study aimed to identify the best procedures for maximizing: (i) *T. perfectus* collection in the field and (ii) laboratory conservation for subsequent release in canola fields. Three specific objectives were addressed: first, comparing sweeping net and pod collection with emergence boxes; second, selecting optimal collection sites based on spatial context (local and landscape scales); third, maximizing the parasitoid survival during laboratory conservation according to cold temperatures, RH, and diet conditions.

## 4.2 Materials and Methods

# 4.2.1 Maximizing parasitoid collection: sampling methods

In the summer of 2021, 14 canola fields were selected in two Quebec regions (Chaudière-Appalaches and Capitale-Nationale), chosen for their high *T. perfectus* populations (D'Ottavio *et al.*, 2023; Boquel *et al.*, in press).

First, in July 2021, standard 180° arc sweeps were performed while walking in a straight line for 30 s in each of six stations per canola field, with a total of nine fields randomly selected from the initial 14. In total, 54 sweeps were conducted across these nine fields, and the number of adult T. perfectus was counted after each sweep. This parasitoid species was identified following the guide of Muller et al. (2007). Sweeps were conducted during canola flowering, the optimal time for collecting adult T. perfectus while they are actively feeding and laying eggs. Second, in August 2021, 20 pod samplings of 90 s each were taken from the previous nine canola fields, at a 20 m distance from the canola edge. This distance was randomly selected from 5, 10, 15, and 20 m to ensure proximity to the canola edge. The number of collected pods per sampling was then counted in the laboratory and the mean was calculated. In this manner, the sampling effort was similar between the sweeping net (27 min) and pod collection (30 min). Third, in August 2021, 500 pods were collected from two stations in each of the 14 canola fields (for a total of 1000 pods per field), at a 20 m distance from the canola edge, and in locations different from those where pods had been previously collected. Pods from one station were put in one emergence box (a total of 28 emergence boxes), following the methodology of D'Ottavio et al. (2023). The total number of collected pods was comparable to the total obtained during the 90-s samplings, indicating a similar sampling effort. All collected pods from those 14 fields were also used in the landscape scale analysis mentioned below.

Statistical analysis could not be performed for this aspect of the study due to the different sampling sizes between the sweeping net (n = 54) and pod collection (n = 28), which were used to adjust the sampling efforts. Therefore, the data were analyzed descriptively by comparing the total, maximum, mean, female mean, and male mean abundances of *T. perfectus* calculated for each sampling method.

## 4.2.2 Maximizing parasitoid collection: sites

## 4.2.2.1 Local scale

In August 2019 and August 2020, a total of 58 canola fields were selected in Quebec to collect 1000 pods, which were gathered from two distinct edges within each field. The field edges were classified into five categories based on their adjacent environments: canola crops (16 field edges), other crops (26 field edges), urban areas-roads (15 field edges), hedgerows-aquatic areas (17 field edges), and wooded areas (22 field edges). From each edge, five transects were performed, with 50 pods randomly collected per transect on 10 different canola plants, from 5 to 10 m. An additional 50 pods were randomly collected per transect on 10 different canola plants from 15 to 20 m. In total, 250 pods were collected per distance (5-10 m or 15- 20 m), resulting in 500 pods per edge. In edge studies, the distance is often represented in a binary format (e.g., 0-10 m), and most studies consider two distance classes (Ries *et al.*, 2004; 2017). Pods from the same field were separated by distance (5-10 m or 15-20 m) and edge (first or second), and placed into four emergence boxes (250 pods per box). This study employed identical emergence boxes and methodology for counting and identifying parasitoids as outlined by D'Ottavio *et al.* (2023). Finally, *T. perfectus* individuals were sexed, and the sex ratio was determined.

All statistical analyses were performed using R software (V. 4.0.3; R Core Team, 2022) with "car", "lme4", "ggeffects", and "emmeans" packages, and the significance threshold ( $\alpha$ ) was set at 0.05. A generalized linear mixed model (GLMM) with a Poisson distribution was performed regarding one dependent variable: *T. perfectus* abundance. Linear mixed models (LMM) were performed regarding two dependent variables: CSW abundance (which was chi-squared-transformed), and the *T. perfectus* sex ratio (which was log-transformed) to achieve normality of residuals and homoscedasticity. When no males, females, and/or emergence holes were present, the ratio was marked as "NA" as it was not possible to calculate. In each model, the adjacent environment and distance were treated as fixed effects, whereas the edge was considered a random effect. In the model with *T. perfectus* abundance, the CSW abundance was included, as it was found to be related to *T. perfectus* abundance and thus needed to be accounted for. Pairwise comparisons were conducted using estimated marginal means, applying a Bonferroni correction, when a category of the adjacent environment variable showed a significant effect on the dependent variable (*T. perfectus* sex ratio, or CSW abundance).

#### 4.2.2.2 Landscape scale

Landscape predictors were measured across 37 canola fields: 19 in 2019-2020, 14 in 2021 (the same as previously mentioned), and four in 2022. The methodology for pod collection in the sampled canola fields from 2019, 2020, and 2022 was consistent with the approach used in 2021. *Trichomalus perfectus* individuals emerging from boxes between 2019 and 2022 were counted, sexed, and the sex ratio was calculated. Samplings were conducted in Quebec regions with the highest *T. perfectus* populations (Chaudière-Appalaches, Capitale-Nationale, and Bas-Saint-Laurent). The ArcGIS software 10.6 (ESRI, Redlands, CA, USA, 2017) was used according to the NAD83/Quebec Albers coordinate system. Two shapefiles were used for measures: one related to crops (Financière Agricole du Québec, Gouvernement du Québec, Canada) and the other to landscape categories (Utilisation du territoire, Gouvernement du Québec, Canada). Hedgerow lengths were calculated using the ArcGIS basemap World Imagery. A 500 m radius around each sampled canola field was used for measures. A larger spatial scale was excluded to prevent landscape overlap and data loss. A total of 30 landscape predictors were measured with 22 tested in the analysis, following D'Ottavio *et al.* (2023). All area measures were converted into proportions relative to the total buffer area considered.

All statistical analyses were performed using R software (V. 4.0.3; R Core Team, 2022) with "car", "Ime4", "MuMIn", and "ggeffects" packages, and the significance threshold ( $\alpha$ ) was set at 0.05. Some landscape predictors were excluded due to a lack of biological relevance and/or insufficient data points. First, each landscape predictor was independently included in linear models (LMs) for two log-transformed dependent variables: *T. perfectus* abundance and sex ratio. This step identified the landscape predictors most strongly associated with the dependent variables. *Trichomalus perfectus* abundance was related to the CSW abundance (measured as the number of pods with holes) which was included as a predictor in each model. Second, multivariate linear models were performed using a stepwise regression (bidirectional). Multicollinearities between predictors were assessed using the Variance Inflation Factor (VIF) function, and predictors exhibiting multicollinearity were removed from the models. Finally, the best models were selected based on the lowest second-order Akaike Information Criterion (AICc) value, comparing models with and without specific variables. AICc was preferred due to the small sample size (n/k < 40) (Burnham & Anderson, 2002).

A redundancy analysis (RDA) was also performed to investigate relations between meaningful environmental (= landscape) variables and biological variables (CSW abundance, *T. perfectus* abundance, *T. perfectus* sex ratio, and other parasitoid species abundance).

### 4.2.3 Maximizing parasitoid conservation: laboratory conditions

In August 2022, thousands of pods (the exact number is unknown, but the aim was to collect an adequate quantity of parasitoids for the experiments) were randomly collected from canola fields in two Quebec regions with the highest T. perfectus populations (Chaudière-Appalaches and Capitale-Nationale). All pods were placed in emergence boxes, and the T. perfectus individuals that emerged were split into two groups for a month. One group was fed sugar (diluted honey, at 2-3%; Miel Gauvin Inc., Saint-Hyacinthe, QC, Canada), and the other group received a combination of sugar and proteins (pollen and yeast powder; Miel Gauvin Inc., Saint-Hyacinthe, QC, Canada; Artisan tradition, Sherbrooke, QC, Canada). The feeding methodology followed that of D'Ottavio et al. (2024). The photoperiod was set to L16:D8 and the temperature was between 20 and  $23^{\circ}$ C. In September, the *T. perfectus* individuals in the two groups were assigned to one of five conservation treatments: 1) 5°C, 70-90% RH, with proteins; 2) 5°C, 70-90% RH, without proteins; 3) 5°C, 30-50% RH, with proteins; 4) 5°C, 30-50% RH, without proteins, and 5) 10°C, 30-50% RH, with proteins. Each treatment consisted of 10 to 12 pots, each containing five parasitoids, with a photoperiod of L8:D16. The treatment involving 10°C and 30-50% RH without proteins was not carried out due to technical and logistical constraints. Some parasitoids died during the laboratory process, and it was too late in the season to collect more from fields. Additionally, it was necessary to complete the experiments within the same year. In total, each treatment contained between 50 and 60 parasitoids. Diluted honey was put in the inferior pot connected to the superior pot by dentist cotton, whereas proteins were placed in the superior pot (D'Ottavio *et al.*, 2024). All pots were then put in growth chambers under the corresponding conservation treatment. Every 8 to 10 days, from September 2022 to January 2023, the number of live and dead female parasitoids was recorded for each treatment. Males were excluded because they die after mating (in summer or early autumn), and do not overwinter, making their release impractical in spring. Females, however, are crucial in a release program as they lay eggs.

All statistical analyses were performed using R software (V. 4.0.3; R Core Team, 2022) with "survival", "survminer", and "FSA" packages, and the significance threshold ( $\alpha$ ) was set at 0.05. A survival analysis was performed using a Cox model followed by a Schoenfeld test to assess the assumptions of the model. The variables included in the model as fixed effects were the food, the temperature, and the RH, with the pot variable treated as a cluster argument. To compare final survival rates at 105 days across the five treatments, a Kruskal-Wallis test was performed, followed by a Dunn test with a Bonferroni correction.

# 4.3 Results

#### 4.3.1 Maximizing parasitoid collection: sampling methods

Regarding the 54 sweep net samplings of 30 s, two adult *T. perfectus* were sampled (Figure 4.1). Regarding the 20 pod samplings of 90 s, 740 ( $\pm$  35 SE) pods were collected on average. The maximum *T. perfectus* number in one emergence box containing 500 pods was 21 and on average there were 5.68 ( $\pm$  1.21 SE) *T. perfectus* per emergence box, with 3.61 ( $\pm$  0.75 SE) females and 2.07 ( $\pm$  0.53 SE) males. Finally, 159 adult *T. perfectus* were discovered among the 28 emergence boxes. Based on these results, we calculated that to collect and release 2000 (arbitrary number for an inoculative release test) *T. perfectus*, we would need either (i) 223 emergence boxes, each containing 740 pods with an average of nine parasitoids per box, requiring 5.5 h of pod sampling, or (ii) conducting 54000 sweeps over 450 h (18.75 days) (Figure 4.1).



Figure 4.1: Diagram representing the total, maximum, mean, female mean, and male mean abundances of obtained *Trichomalus perfectus* after sweeping net vs. pod collection in respectively 9 and 14 canola fields in Canada. The text on the right of the brace outlines the necessary conditions to obtain 2000 parasitoids for release. The sampling effort has been standardized for sweeps and pod collections. SE = Standard Error.

## 4.3.2 Maximizing parasitoid collection: sites

#### 4.3.2.1 Local scale: Cabbage seedpod weevil (CSW) abundance

Adjacent woody areas (reference level in the model) significantly increased the CSW abundance in canola fields (t = 7.95, SE = 0.56, p < 0.001). In contrast, adjacent crops in general (except canola crop) significantly decreased the CSW abundance (t = -2.43, SE = 0.77, p = 0.017), as well as adjacent urban areas-roads (t = - 2.25, SE = 0.86, p = 0.027) (Table 4.1). However, the pairwise comparison showed no significant difference between adjacent woody areas and crops (t ratio = 2.43, SE = 1.87, p = 0.17), neither between adjacent woody areas and urban areas-roads (t ratio = 2.25, SE = 0.85, p = 0.27) and between other adjacent environments (Table 4.2). This ultimately indicates no significant effect of any adjacent environment on CSW abundance compared to another adjacent environment ( $F_{4,108} = 1.87$ ; p = 0.12). Moreover, sampling distance showed no significant effect on CSW abundance (t = 1.84, SE = 0.09,  $F_{1,112} = 3.37$ ; p = 0.07) (Table 4.1).

Predictor category	Estimate	SE	d.f.	CI	t-value	p-value
Intercept <sup>1</sup>	4.43	0.56	109.43	3.33-5.53	7.95	< 0.001***
Crops	-1.87	0.77	108	-3.400.35	-2.43	0.017*
Canola crops	-1.20	0.86	108	-2.90-0.51	-1.39	0.17
Hedgerows-Aquatic areas	-1.26	0.88	108	-3.00-0.47	-1.44	0.15
Urban areas-Roads	-1.91	0.86	108	-3.590.23	-2.25	0.027*
Distance (15–20 m)	0.17	0.09	112	-0.01–0.34	1.84	0.07

Table 4.1: The linear mixed model (LMM) with the dependent variable cabbage seedpod weevil abundance (chi-squared transformed).

N = 226,  $\sigma^2 = 0.46$ , marginal  $R^2 = 0.06$ , conditional  $R^2 = 0.95$ , ICC = 0.95. CI = 95% confidence interval,  $\sigma^2$  = residuals variance, marginal  $R^2$  = proportion of the explained variance by fixed variables, conditional  $R^2$  = proportion of variance explained by all the model, ICC = Intraclass Correlation Coefficient, SE = Standard Error, d.f. = degrees of freedom. <sup>1</sup>Adjacent woody areas and distance (5–10 m) were considered as references in the model (intercept). All samples were collected in canola field edges in Canada.

Comparison	Estimate	SE	d.f.	t ratio	p-value
Woody areas – Crops	1.87	0.77	108	2.43	0.17
Woody areas – Canola crops	1.20	0.87	108	1.39	1.00
Woody areas – Hedgerows/Aquatic areas	1.26	0.88	108	1.44	1.00
Woody areas – Urban areas/Roads	1.91	0.85	108	2.25	0.27
Crops – Canola crops	-0.68	0.85	108	-0.80	1.00
Crops – Hedgerows/Aquatic areas	-0.61	0.87	108	-0.71	1.00
Crops – Urban areas/Roads	0.04	0.84	108	0.05	1.00
Canola crops – Hedgerows/Aquatic areas	0.07	0.95	108	0.07	1.00
Canola crops – Urban areas/Roads	0.72	0.93	108	0.77	1.00
Hedgerows/Aquatic areas – Urban areas/Roads	0.65	0.94	108	0.69	1.00

Table 4.2: Pairwise comparison of the adjacent environments using estimated marginal means and applying a Bonferroni correction, with the dependent variable cabbage seedpod weevil abundance.

SE = Standard Error, d.f. = degrees of freedom.

#### 4.3.2.2 Local scale: Trichomalus perfectus abundance

There was a positive significant effect of CSW abundance on *T. perfectus* abundance (z = 7.36, SE = 0.00, p < 0.001). The more CSW in the canola field, the higher *T. perfectus* abundance (Figure 4.2 (A) and (B); Table 4.6 in section Supporting information). Adjacent woody areas were considered as references in the model (intercept) but no significant effect of any adjacent environments on *T. perfectus* abundance was observed: crops (z = 0.34, SE = 0.46, p = 0.74), canola crops (z = 1.14, SE = 0.48, p = 0.25), hedgerows-aquatic areas (z = 1.10, SE = 0.50, p = 0.27) and urban areas-roads (z = 0.59, SE = 0.50, p = 0.55). There was also no significant effect of sampling distance on *T. perfectus* abundance (z = 0.03, SE = 0.10, p = 0.98) (Figure 4.2 (A) and (B); Table 4.6 in section Supporting information).



Figure 4.2: Relationship between the total *Trichomalus perfectus* abundance at two sampling distances, (A) 5-10 m and (B) 15-20 m from the canola crop edges, five adjacent environments (woody areas, crops, canola crops, hedgerows-aquatic areas, and urban areas-roads), and cabbage seedpod weevil (CSW) abundance in 58 canola fields in Canada. Five curves correspond to the five adjacent environment categories. Transparent colored areas around curves correspond to 95% confidence intervals (CI) of the five adjacent environment categories and between sampling distances in *T. perfectus* abundance (GLMM with a Poisson distribution, P > 0.05).

#### 4.3.2.3 Local scale: Trichomalus perfectus sex ratio

Adjacent woody areas were considered as references in the model (intercept) but no significant effect of any adjacent environments on *T. perfectus* sex ratio was observed ( $F_{4,54} = 1.33$ ; p = 0.27): crops (t = 0.36, SE = 0.14, p = 0.72), canola crops (t = 1.53, SE = 0.15, p = 0.13), hedgerows-aquatic areas (t = -0.03, SE = 0.15, p = 0.97) and urban areas-roads (t = -0.96, SE = 0.15, p = 0.34) (Table 4.3). There was also no significant effect of sampling distance on the *T. perfectus* sex ratio (t = 0.28, SE = 0.08,  $F_{1,56} = 0.08$ ; p = 0.78) (Table 4.3).

Predictor category	Estimate	SE	CI	d.f.	t-value	p-value
Intercept <sup>1</sup>	0.50	0.10	0.30-0.71	73.46	4.96	< 0.001***
Crops	0.05	0.14	-0.23-0.33	55.38	0.36	0.72
Canola crops	0.22	0.15	-0.07-0.51	51.08	1.53	0.13
Hedgerows-Aquatic areas	-0.01	0.15	-0.29–0.28	56.09	-0.03	0.97
Urban areas-Roads	-0.15	0.15	-0.45-0.15	53.16	-0.96	0.34
Distance (15-20 m)	0.02	0.08	-0.14-0.19	55.79	0.28	0.78

Table 4.3: The linear mixed model with the dependent variable *Trichomalus perfectus* sex ratio (log-transformed).

N = 112,  $\sigma^2 = 0.19$ , marginal  $R^2 = 0.05$ , conditional  $R^2 = 0.22$ , ICC = 0.17. CI = 95% confidence interval,  $\sigma^2$  = residuals variance, marginal  $R^2$  = proportion of the explained variance by fixed variables, conditional  $R^2$  = proportion of variance explained by all the model, ICC = Intraclass Correlation Coefficient, SE = Standard Error, d.f. = degrees of freedom. <sup>1</sup>Adjacent woody areas and distance (5–10 m) were considered as references in the model (intercept). All samples were collected in canola field edges in Canada.

# 4.3.2.4 Landscape scale: Trichomalus perfectus abundance

A positive significant effect of CSW abundance (t = 3.74, SE = 0.00, p = 0.001) on *T. perfectus* abundance was observed (Table 4.4; Figure 4.6 in section Supporting information). A positive significant effect of the landscape variable Shannon index (t = 2.97, SE = 0.57, p = 0.006) on *T. perfectus* abundance was also observed (Table 4.4; Figure 4.3). When considering 10 *T. perfectus* on a 1000-pod collection, it is necessary to consider a Shannon index of about 1.6 in the surrounding landscape (Figure 4.3). The predictor Shannon index was collinear and correlated to the predictor landscape richness. The linear model, which included only the landscape richness predictor with CSW abundance, was also considered (Table 4.7 in section Supporting information). Thus, more specifically, when considering 10 *T. perfectus* on a 1000-pod collection, it is necessary to consider a landscape richness with eight different landscape elements in the surrounding landscape (Figure 4.7 in section Supporting information).

Predictor	Estimate	SE	CI	t-value	p-value
Intercept	-1.61	1.00	-3.65-0.43	-1.61	0.12
CSW abundance	0.00	0.00	0.00-0.01	3.74	0.001***
Shannon index	1.68	0.57	0.53-2.84	2.97	0.006**
Average P/A ratio of crops	6.19	3.23	-0.39-12.78	1.92	0.06
Distance to water	0.00	0.00	-0.00-0.00	1.75	0.09

Table 4.4: The linear model with the dependent variable *Trichomalus perfectus* abundance (log-transformed).

N = 37, AICc = 99.66,  $R^2 = 0.44$ ,  $R^2$  adjusted = 0.37, for the overall statistical test  $F_{4,32} = 6.28$  and P < 0.001. CSW = cabbage seedpod weevil, CI = 95% confidence interval, ICC = Intraclass Correlation Coefficient, AICc = Akaike Information Criterion with a correction, SE = Standard Error, P/A ratio = perimeter/area ratio. All samples were collected in canola field edges in Canada.



Figure 4.3: Relationship between the total *Trichomalus perfectus* abundance and the Shannon index, representing landscape diversification (dots), and predicted relationship of the multivariate linear model (curve) in 37 canola fields in Canada. Grey areas represent 95% confidence intervals (CI). Red lines represent the *T. perfectus* abundance on a 1000-pod collection corresponding to a landscape Shannon index of 1.6. Note: A Shannon index of 1.6 represents eight different landscape elements in the surrounding landscape. Examples of landscape elements assessed: crops (canola, soybean, cereals, corn...), semi-natural habitats (forests, aquatic areas, shrublands...), hedgerows length, average perimeter-to-area ratio of crops, distance between the sampled canola field and the nearest aquatic area, number of semi-natural habitats patched, Shannon index.

## 4.3.2.5 Landscape scale: Trichomalus perfectus sex ratio

The landscape variable Shannon index showed no significant effect on the *T. perfectus* sex ratio (t = 1.69, SE = 3.69, p = 0.10) (Table 4.8 in section Supporting information). The model did not select any other landscape variables ( $F_{1,34} = 2.87$ ; p = 0.10).

# 4.3.2.6 Landscape scale: Redundancy analysis (RDA)

The RDA showed that *T. perfectus* abundance and *T. perfectus* sex ratio variables were positively related to the Shannon index, and CSW abundance was negatively related to hay/pastures (Figure 4.8 in section Supporting information). This is the only environmental variable showing a significant global contribution to the RDA (F = 4.28, p = 0.012) (Table 4.9 in section Supporting information). No

environmental variables were related to other parasitoid species (Figure 4.8 in section Supporting information). Environmental variables explained more than a third, 35.9%, of the variability of biological variables (Table 4.10 in section Supporting information). However, the RDA was not statistically significant: global RDA (F = 1.45, p = 0.12), first axis (F = 11.08, p = 0.20), and second axis (F = 4.43, p = 0.78) (Table 4.11 in section Supporting information).

#### 4.3.3 Maximizing parasitoid number conservation: laboratory conditions

There were significant effects of a protein-free diet (z = -3.02, robust SE = 0.23, p = 0.003) and of a high RH (70-90%) (z = 2.36, robust SE = 0.24, p = 0.018) (Table 4.5) on *T. perfectus* survival, validated by the proportional hazard assumption (Table 4.12 in section Supporting information). More specifically, there was a higher probability that parasitoids survived with a diet without protein (hazard ratio = 0.49), but a lower probability that parasitoids survived under high RH (70-90%) (hazard ratio = 1.78) (Table 4.5).

The survival probability of parasitoids was higher when the conservation treatment was without protein, especially for the treatment NP/RH 30-50%/5°C (blue solid curve) (Figure 4.4). The 50% survival probability was reached around 95-100 days. Their survival probability was lower when the conservation treatment was P/RH 70-90%/5°C (green dashed curves). The 50% survival probability was reached around 35 days. After 105 days, some parasitoids were still alive in each treatment (Figure 4.4). The treatment NP/RH 30-50%/5°C showed the most parasitoids remaining alive (n = 22), and the treatment P/RH 70- 90%/5°C showed the fewest parasitoids remaining alive (n = 3). The treatment NP/RH 70- 90%/5°C had 14 parasitoids still alive, the treatment P/RH 30-50%/5°C had 13 parasitoids, and the treatment P/RH 30-50%/10°C had 4 parasitoids (Figure 4.4).

The Kruskal-Wallis test ( $\chi^2 = 17.86$ ; df = 4; p = 0.001) showed that the final survival rate at 105 days was significantly higher for the treatment NP/RH 30-50%/5°C than for the treatments P/RH 70-90%/5°C (z = -3.17, adjusted p = 0.015) and P/RH 30-50%/10°C (z = 3.30, adjusted p = 0.010) (Figure 4.5; Table 4.13 in section Supporting information). The average of alive parasitoids was the highest for the treatment NP/RH 30-50%/5°C with 44%, and it was the lowest for the treatment P/RH 70-90%/5°C with 6%. However, no significant difference was observed between the treatments NP/RH 30-50%/5°C and NP/RH 70-90%/5°C (z = -0.66, adjusted p = 1.00), and between the treatments NP/30-50%/5°C and P/RH 30-50%/5°C (z = 1.20, adjusted p = 1.00) (Figure 4.5; Table 4.13 in section Supporting information).

Table 4.5: Cox model of *Trichomalus perfectus* survival according to different conservation treatments (two options for diet, temperature, and relative humidity).

Condition	Coefficient	Hazard ratio	SE (coefficient)	Robust SE	z-value	p-value
NP	-0.70	0.49	0.17	0.23	-3.02	0.003**
5°C	-0.50	0.61	0.20	0.33	-1.54	0.12
RH 70-90%	0.58	1.78	0.17	0.24	2.36	0.018*

For the overall statistical test d.f. = 3 and P < 0.01. NP = no protein in the diet (vs. protein in diet), temperature  $5^{\circ}C$  (vs. 10°C), RH 70-90% = relative humidity 70-90% (vs. 30-50%). SE = Standard Error and Robust SE = adjusted Standard Error.



Figure 4.4: Relationship between the period (days) and the survival probability of *Trichomalus perfectus* in the laboratory regarding five conservation treatments: P = proteins in the diet, NP = no protein in the diet, two temperatures (5 and 10°C), and two relative humidity (RH) treatments (percentage ranges: 30- 50 and 70-90%). Solid curves represent conservation treatments without protein whereas colored dashed curves represent conservation treatments. Colored areas around each curve represent 95% confidence intervals (CI). Horizontal and vertical black dashed lines represent 50% *T. perfectus* survival probability for each treatment.



Figure 4.5: Boxplots displaying final survival rate (%) of *Trichomalus perfectus* in the laboratory regarding five conservation treatments: P = proteins in the diet, NP = no protein in the diet, two temperatures (5 and 10°C), and two relative humidity (RH) treatments (percentage ranges: 30-50 and 70-90%). The top and bottom boxes indicate the third and first quartiles, the line in between indicates the median (second quartile), the whiskers indicate the interquartile range, the smallest dots are the outliers, and the biggest colored dots indicate the survival rate mean for each treatment. Different letters indicate a significant difference between each two treatments, as determined by adjusted p-values (Kruskal-Wallis followed by Dunn; P < 0.05; see Table 4.13 in section Supporting information).

#### 4.4 Discussion

To optimize the releasing efficacy of parasitoids without mass rearing, maximizing the number of collected individuals in the field and their subsequent survival in the laboratory before release is necessary. First, our study demonstrated that the pod sampling method is much more efficient than the sweep net method, as many more *T. perfectus* individuals were collected. With a similar sampling effort, approximately nine adult parasitoids on average can emerge from one emergence box containing 740 pods collected in 90 s, whereas using a sweep net in three consecutive 30-s lines yields close to zero individuals. Second, regarding site selection at the local scale, adjacent environments, and sampling distances had no significant effect on *T. perfectus* abundance and sex ratio. However, the more CSW in the canola field, the higher *T. perfectus* abundance. At the landscape scale, more *T. perfectus* were collected in more diverse

landscapes, but no significant effect was observed on the sex ratio. Third, regarding laboratory conservation, our study demonstrated a higher *T. perfectus* survival rate during cold storage with a treatment protein-free compared to treatment with proteins. Furthermore, the *T. perfectus* survival probability was also higher during cold storage at low RH (30-50%) than at high RH (70-90%). At the end of the experiment, after 105 days, more *T. perfectus* individuals survived under the treatment NP/RH 30-50%/5°C.

#### 4.4.1 Maximizing parasitoid collection: sampling methods

Pod collection is better than using a sweep net to capture *T. perfectus* in our study, whereas some studies showed that sweep net is the best method to capture parasitoids (Noyes, 1989; Williams *et al.*, 2003; Daniel & Ramaraju, 2017). In our case, this method is also not ideal because it can target and kill other arthropods during the sorting (on the field or in the laboratory), it is possible that some parasitoids escaped while sorting, and the identification is more complex in the field. We therefore recommend collecting pods and placing them in emergence boxes until adult parasitoids emerge. This method enables more effective monitoring of *T. perfectus* biological cycle in the laboratory: once adults have emerged, they can be fed and be ready to mate before females are cold-stored and then released in canola fields in spring. Additionally, our results indicated that an average of two females emerged from pods for every male. This is relevant for a biological control program when the sex ratio is female-biased, as the abundance of parasitoids (males and females) in canola fields in the next generation relies on the number of eggs laid by females.

#### 4.4.2 Maximizing parasitoid collection: sites

#### 4.4.2.1 Local scale

In our study, similar parasitoid abundance and sex ratio across adjacent environments indicate that there is no need to choose a specific environment adjacent to a canola field edge to capture a maximum of parasitoids and females. This saves time in locating areas to capture *T. perfectus*. Kovács *et al.* (2016; 2019) also found no significant effect of adjacent environments of oilseed rape fields on the overall parasitism rate of the CSW. Although we observed the highest CSW abundance near woody areas in our study, no significant effect was found between adjacent environments, consistent with Kovács *et al.* (2016) regarding CSW infestation rates. As our study showed a density-dependent relation between the *T. perfectus* abundance and its host abundance, it is better to collect pods in canola field edges where more CSW were sampled earlier in summer. Besides that, the CSW exhibited greater aggregation at the edges of oilseed rape fields compared to the interior, and adults and larvae distribution was spatially associated with *T. perfectus* larvae (Ferguson *et al.*, 2000). However, the parasitism rate of *T. perfectus* can be high ultimately, even if the CSW abundance is low (Williams, 2003; D'Ottavio *et al.*, 2023). Finally, it is of major importance that

the distance to collect pods from canola field edges had no significant effect on the *T. perfectus* abundance and sex ratio. Indeed, it means that the field worker could collect as many *T. perfectus* individuals at 5 m than at 20 m, knowing that walking in a canola field at the pod stage is difficult and time-consuming. Therefore, stopping the progression at 5 m instead of 20 m would save energy and time for the field worker. This result is also consistent with Kovács *et al.* (2016; 2019) who found no significant effect of the distance (from 2 to 75 m) from the oilseed rape field edge on the overall parasitism rate of the CSW.

#### 4.4.2.2 Landscape scale

Selecting canola fields in a more diverse landscape (higher Shannon index or landscape richness) is preferable to sample a maximum of *T. perfectus*. This is consistent with many studies that found higher abundances, richness, or parasitism rates of parasitoids in more diverse landscapes (e.g., Haro-Barchin *et al.*, 2018; Kheirodin *et al.*, 2020; Vilumets *et al.*, 2023). More specifically, a recent study on *T. perfectus* showed that a more diverse landscape is associated with a higher parasitism rate of the CSW in canola fields (D'Ottavio *et al.*, 2023). Thus, a more diverse landscape allows *T. perfectus* to find different types of food resources (pollen and nectar) and shelter elements for overwintering or when the temperature is too high during summer. The landscape richness predictor, collinear and correlated to the Shannon index predictor included in our final statistical model, would be more relevant to consider by producers and field workers to promote *T. perfectus* abundance. They can identify the number of elements in the landscape to determine if management is necessary. Specifically, 10 *T. perfectus* individuals can be sampled on a 1000-pod collection in a canola field included in a landscape with eight different elements.

## 4.4.3 Maximizing parasitoid number conservation: laboratory conditions

Even if proteins, such as pollen and yeast, are useful in the diet of parasitoids (e.g., Grenier, 2012; Dindo *et al.*, 2019; Parra & Coelho Jr, 2022), our study showed a higher *T. perfectus* survival after a diet without protein, which is consistent with the fact that diluted honey alone is widely useful for other parasitoids (e.g., Gonçalves *et al.*, 2016; Askari Seyahooei *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2023). For instance, a honey solution increased parasitoid longevity and fertility (Gonçalves *et al.*, 2016); when provided after parasitoid emergence it gave them the energy to survive (Chen *et al.*, 2023), and it significantly increased their tolerance to low temperature (Tunca *et al.*, 2014). Furthermore, the longevity and fecundity of a Pteromalidae species were not significantly affected within 90 days of storage when fed with a 10% honey solution (Yang *et al.*, 2024). Finally, sugar lowers the freezing point of water (Duman, 1982). The lower parasitoid survival when the diet included proteins in our study could be explained by the accumulation of more nucleating agents in parasitoid alimentary canals, which can decrease the insect's cold hardiness (e.g., Sømme, 1982; Hance *et al.*, 2007). The protein accumulation through parasitoid alimentary
canals would increase the probability of protein-based ice nucleators' activation and decrease their cold hardiness (Sømme, 1982).

The lower parasitoid survival at a high RH of 70-90% in our study showed that *T. perfectus* does not thrive well in containers with high moisture. Indeed, moisture may be detrimental to parasitoids, increasing the risk of fungus contamination during cold storage (Chen & Leopold, 2007; Colinet & Boivin, 2011). However, a low RH combined with a low temperature may adversely affect parasitoids, unlike a high RH (Colinet & Boivin, 2011). For instance, there was a significant decrease in parasitoid emergence from pupae when cold-stored at 30-33% RH compared with 74-87% RH (Lacey *et al.*, 1999). Furthermore, the survival rate of the parasitoid larva *Aprostocetus fukutai* (Miwa & Sonan) (Eulophidae) decreased with a lower RH compared to a higher RH when cold-stored at 11°C (Wang *et al.*, 2021).

During long-term cold storage (from 1 month) in our study, the survival of *T. perfectus* for the treatment of NP/RH 30-50%/5°C is still high, close to 75% at 2 months, the highest compared to other treatments and stayed above 50% at 3 months. Other studies also showed that parasitoid survival can remain high after long-term cold storage. For instance, the survival rate of parasitoids notably declined only after 9 weeks of cold storage (Li *et al.*, 2023). Otherwise, more than 70% of parasitoids were still alive when stored at 12°C for 4 months (Wei *et al.*, 2017), and female parasitoids can be stored at 5°C, as in our study, for up to 8 weeks (Chen *et al.*, 2013). Pupae of the Pteromalidae *Muscidifurax raptor* (Girault & Sanders) can survive at 5°C for up to 12 weeks (Lysyk, 2004), a finding consistent with our study. Another Pteromalidae pupal species, *Anisopteromalus calandrae* (Howard), had a survival rate of 88.3% after 5 months of storage at 13°C (Yang *et al.*, 2024) and the same species, but at the larval stage, had a survival rate exceeding 70% after storage at 10°C for up to 75 days (Yang *et al.*, 2022). The 10°C temperature is not optimal for *T. perfectus* cold storage as indicated by its notably low survival rate in our study: only four individuals survive after 105 days under this temperature treatment.

#### 4.4.4 Further investigations

Before the cold storage, the mating process post-emergence of *T. perfectus* from pods should be investigated, as the sex ratio of the F1 progeny hinges upon this process (e.g., Dhillon & Sharma, 2011). Maximizing a female-to-male ratio exceeding 0.5 is essential because females are directly involved in pest biological control by laying eggs (Gonçalves *et al.*, 2016). Moreover, future studies should measure the life history traits of *T. perfectus* (including fecundity and fertility) following the cold-stored period before its release. Several studies found that parasitoid cold storage can negatively affect its fecundity, oviposition length (sterility can occur, Colinet & Boivin, 2011), development, emergence, flight capacity, and

parasitism (Colinet & Boivin, 2011; Gharbi, 2014; Liu *et al.*, 2014; Mohamed & El-Heneidy, 2020). Fecundity, longevity, emergence, development, or parasitism of cold-stored adult parasitoids' can be reduced (Chen *et al.*, 2008; Colinet & Boivin, 2011; Queiroz *et al.*, 2017). Nevertheless, cold storage has beneficial effects on parasitoid lifespan, fecundity, progeny production (related to sex ratio), and longevity (Colinet & Boivin, 2014).

There are three types of cold storage conditions: constant low temperature, low-temperature acclimation, and fluctuating temperature (Yang *et al.*, 2022). An improvement of 88% in parasitoid emergence, a longevity extension, and a higher parasitism were observed when parasitoid pupae were transferred from a low temperature to 26°C for 2 h daily (Kidane *et al.*, 2020). Another study found higher parasitoid emergence and fecundity when a constant low temperature alternated with 20°C (Gardner *et al.*, 2012). Intermittent exposure to an ideal temperature decreases the accumulation of cold injuries and facilitates the revival of essential metabolic processes (Colinet *et al.*, 2007; Koštál *et al.*, 2007). Also, fluctuating cold temperatures can positively affect parasitoid fitness (Ismail *et al.*, 2013). Here, we considered constant low temperatures, and acclimation effects were studied on *T. perfectus* (D'Ottavio *et al.*, 2024). Further studies could explore fluctuating temperature effects on this species.

## 4.5 Conclusion

This study highlighted the sampling method, site collection, and laboratory conservation conditions to maximize the number of *T. perfectus* before releasing it in canola fields to control the CSW. To optimize *T. perfectus* capture and subsequent survivorship during laboratory conservation, the following method should be used chronologically: (i) collecting pods (to place in emergence boxes) from sites with higher CSW abundance, within a preferred distance of 5 m in canola field edges, without preference for the adjacent environment from these edges, and canola fields must be selected in more diverse landscapes with at least eight different elements within a 500 m radius; (ii) then, once parasitoids emerged from collected pods, feeding them by honey solution and long-term cold-storing females at 5°C, with a 30-50% RH. Finally, to overcome the very challenging and absent mass rearing of a natural enemy species for an augmentative biological control program, combining alternative methodologies in both field and laboratory would make releases possible.

#### 4.6 Author contributions

Marie D'Ottavio: Conceptualization; data curation; formal analysis; investigation; methodology; project administration; resources; validation; visualization; writing – original draft; writing – review and editing.

Geneviève Labrie: Conceptualization; investigation; methodology; project administration; resources; supervision; validation; visualization; writing – review and editing.

Eric Lucas: Conceptualization; funding acquisition; investigation; methodology; project administration; resources; supervision; validation; visualization; writing – review and editing.

## 4.7 Acknowledgements

We thank all producers involved, Rosaly Legault, Thomas Dumais, Claudine Desroches, Jérémie Pelletier, Guillaume Robillard, and members of the Laboratoire de lutte biologique for helping in the field. We also thank Sylvain Dallaire and Audrey Lafrenaye for helping in the laboratory. Finally, we thank Jill Vandermeerschen and Mireia Solà Cassi for their statistical advice. This work was supported by the Canola Agri-Science Cluster of Agriculture and Agri-Food Canada and the Canola Council of Canada Activity 16A [ASC-02] led by Héctor Cárcamo under the request of Sustainable, Reliable Supply of a Changing World.

## 4.8 Conflict of interest statement

All authors declare no conflicts of interest related to this study.

## 4.9 Data availability statement

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

#### 4.10 Supporting information

Table 4.6: The generalized linear mixed model (GLMM) with a Poisson distribution with the dependent variable *Trichomalus perfectus* abundance.

Predictor category	Estimate	SE	CI	z-value	p-value
Intercept <sup>1</sup>	-1.34	0.37	0.13–0.55	-3.58	<0.001***
CSW abundance	0.03	0.00	1.02 - 1.04	7.36	<0.001***
Distance (15-20 m)	0.00	0.10	0.82 - 1.22	0.03	0.98
Crops	0.15	0.46	0.48 - 2.85	0.34	0.74
Canola crops	0.55	0.48	0.67–4.49	1.14	0.25
Hedgerows-Aquatic areas	0.55	0.50	0.65–4.59	1.10	0.27
Urban areas-Roads	0.30	0.50	0.50-3.62	0.59	0.55

N = 226,  $\sigma^2 = 0.99$ , marginal  $R^2 = 0.23$ , conditional  $R^2 = 0.73$ , ICC = 0.64, d.f. residuals = 218. CI = 95% confidence interval,  $\sigma^2$  = residuals variance, marginal  $R^2$  = proportion of the explained variance by fixed variables, conditional  $R^2$  = proportion of variance explained by all the model, ICC = Intraclass Correlation Coefficient, d.f. residuals = residuals degrees of freedom, SE = Standard Error. <sup>1</sup>Adjacent woody areas and distance (5–10 m) were considered as references in the model (intercept). All samples were collected in canola field edges in Canada.



Figure 4.6:Relationship between the total *Trichomalus perfectus* abundance and the total cabbage seedpod weevil (CSW) abundance (dots) and predicted relationship of the multivariate linear model (curve) in 37 canola fields in Canada. Grey areas represent 95% confidence intervals (CI).

Table 4.7: The linear model (LM) with the dependent variable *Trichomalus perfectus* abundance (log-transformed).

Predictor	Estimate	SE	CI	t-value	p-value
Intercept	0.62	0.60	-0.61–1.84	1.02	0.31
CSW abundance	0.00	0.00	0.00-0.01	3.08	0.004**
Landscape richness	0.16	0.08	-0.01–0.33	1.97	0.06

N = 37,  $R^2 = 0.31$ ,  $R^2$  adjusted = 0.27, AICc = 102.02, for the overall statistical test  $F_{2,34} = 7.50$  and P = 0.002, CI = 95% confidence interval, SE = Standard Error.



Figure 4.7:Relationship between landscape richness and *Trichomalus perfectus* abundance (dots) and predicted relationship of the linear model (curve) in 37 canola fields in Canada. Grey areas represent 95% confidence intervals (CI). Red lines represent the *T. perfectus* abundance on a 1000-pod collection corresponding to a landscape richness of 8 elements.

Predictor	Estimate	SE	CI	t-value	p-value
Intercept	-0.09	0.16	-0.85–0.66	-0.25	0.80
Shannon index	0.42	3.69	-0.08-0.92	1.69	0.10

Table 4.8: The linear model (LM) with the dependent variable *Trichomalus perfectus* sex ratio (log-transformed).

N = 36,  $R^2 = 0.08$ ,  $R^2$  adjusted = 0.05, AICc = 30.25, CI = 95% confidence interval, SE = Standard Error.



Figure 4.8: The first two axes of redundancy analysis (RDA) with yellow dots representing the 37 canola fields from 2019 to 2022. Four biological variables were included: CSW = CSW abundance, Tp = *Trichomalus* perfectus abundance, M/F (Tp) = Т. perfectus ratio, sex and Other para = other parasitoid species abundance. A total of 10 environmental variables were included: % Ca = % of canola, % Ce = % of cereals, DW = distance to water, % H/P = % of hay/pastures, HL = hedgerows length, P/A = average perimeter-to-area ratio of crops, % R = % of roads, P = number of patches, % S = % of soybean, SI = Shannon index. The RDA explained 22.2% of the variance on the first axis and 8.9% on the second axis.

Explanatory variable	d.f.	Variance	F	p-value
Distance to water	1	0.11	1.45	0.21
Hedgerows length	1	0.04	0.58	0.60
% of cereals	1	0.01	0.13	0.96
% of hay/pastures	1	0.31	4.28	0.012*
% of canola	1	0.12	1.70	0.15
% of roads	1	0.04	0.51	0.66
% of soybean	1	0.08	1.06	0.36
Shannon index	1	0.12	1.62	0.18
Average perimeter-to-area ratio of crops	1	0.11	1.51	0.20
Total number of patches	1	0.12	1.70	0.19
Residual	26	1.89		

Table 4.9: Contribution of each environmental variable in the redundancy analysis (RDA).

d.f. = degrees of freedom.

Table 4.10: Partitioning of variance of the redundancy analysis (RDA), where environmental variables explained 35.9% of the total variance of biological variables.

	Inertia	Proportion	
Total	2.943	1.000	
Constrained	1.055	0.359	
Unconstrained	1.888	0.642	

	d.f.	Variance	F	p-value
Model	10	1.06	1.45	0.12
RDA1	1	0.65	11.08	0.20
RDA2	1	0.26	4.43	0.78
RDA3	1	0.09	1.60	0.99
RDA4	1	0.05	0.77	1.00
Residual	32	1.89		

Table 4.11: Contribution of each redundancy analysis (RDA) axis, where the first two axes (RDA1 and RDA2) contribute the most to the RDA model.

d.f. = degrees of freedom.

Table 4.12: Schoenfeld test of the Cox model, where the proportional hazard assumption is supported, as indicated by the non-significant Schoenfeld test results for each covariate and the overall Schoenfeld test.

Condition	$\chi^2$	p-value
Diet	0.26	0.61
Temperature	3.60	0.06
RH	0.00	0.99
Global	4.74	0.19

Table 4.13: Dunn test, with a Bonferroni correction, comparing *Trichomalus perfectus* final survival rates of the five treatments.

Comparison	z-value	Unadjusted p-value	Adjusted p-value
NP/70-90%/5°C – P/70-90%/5°C	2.51	0.012*	0.12
NP/70-90%/5°C - NP/30-50%/5°C	-0.66	0.51	1.00
P/70-90%/5°C - NP/30-50%/5°C	-3.17	0.002**	0.015*
NP/70-90%/5°C – P/30-50%/5°C	0.54	0.59	1.00
P/70-90%/5°C - P/30-50%/5°C	-1.96	0.049*	0.49
NP/30-50%/5°C - P/30-50%/5°C	1.20	0.23	1.00
NP/70-90%/5°C – P/30-50%/10°C	2.61	0.009**	0.09
P/70-90%/5°C - P/30-50%/10°C	-0.01	0.99	1.00
NP/30-50%/5°C – P/30-50%/10°C	3.30	0.001***	0.010**
$P/30\text{-}50\%/5^{\circ}C - P/30\text{-}50\%/10^{\circ}C$	2.04	0.041*	0.41

P = proteins, NP = no protein, and the percentage ranges represent relative humidity (RH).

## 4.11 References

All references cited in this chapter are listed in the final section "BIBLIOGRAPHIE" of this PhD thesis (p. 176).

# CHAPITRE 5 CONCLUSION

#### 5.1 Grandes cultures, lutte biologique et canola

La gestion de la lutte biologique dans les grandes cultures (céréales, oléagineux, protéagineux, racines et tubercules) est un enjeu majeur puisque de nombreux consommateurs dans le monde dépendent tous les jours de ce que produisent ces cultures (FAO, 2002). En 2023, les superficies en grandes cultures représentent plus de 31 % de la totalité des surfaces agricoles (cultures, prairies et pâturages permanents) et environ 11,5 % de la surface terrestre mondiale (Ritchie & Roser, 2024). Au Canada, les superficies en grandes cultures dépassent 31 millions d'hectares en 2024 (Statistique Canada, 2024). Parmi elles, le canola y est largement cultivé avec 8 906 000 ha ensemencés, surtout dans les Prairies où il représente environ 99 % de la production. C'est la deuxième culture la plus cultivée au Canada en 2024 derrière le blé (10 831 700 ha ensemencés) et se situe devant l'orge (2 584 300 ha ensemencés), le soya (2 323 900 ha ensemencés), les lentilles (1 703 700 ha ensemencés), le maïs-grain (1 473 500 ha ensemencés), les pois secs (1 299 700 ha ensemencés) et l'avoine (1 174 700 ha ensemencés) (Statistique Canada, 2024). Le canola est l'hôte de plusieurs ravageurs au Canada, mais heureusement, des agents de lutte biologique sont prometteurs pour les contrôler. Ils doivent cependant valider certains paramètres avant que des lâchers (lutte biologique augmentative) ou une introduction (lutte biologique classique) soient réalisés dans cette culture. Parmi ces paramètres, l'environnement (le paysage, les conditions biotiques et abiotiques) doit favoriser la dispersion et les activités de l'ennemi naturel (lutte biologique conservative), celui-ci ne doit pas s'attaquer à des espèces non-cibles, ni entrer en compétition avec des ennemis naturels déjà présents, et les pratiques agronomiques ne devraient pas le défavoriser.

#### 5.2 Agents de lutte biologique dans le canola, objectifs et synthèse des résultats de la thèse

Dans le canola, des parasitoïdes Mymaridae, Braconidae et Ichneumonidae contrôlent par exemple des ravageurs tels que des punaises du genre *Lygus* ou des chenilles (*Plutella xylostella* et *Mamestra configurata* (Walker) (Lepidoptera : Noctuidae)) (Otani & Cárcamo, 2011 ; Cornelsen *et al.*, 2024). Il a été montré en Europe (*e.g.* Haye *et al.*, 2010), en Ontario (Mason *et al.*, 2011 ; 2014) et dans cette thèse que le Pteromalidae *T. perfectus* s'attaque de façon importante au charançon de la silique, un important ravageur au Québec. Il n'y a pas de restriction légale pour introduire ce parasitoïde dans les Prairies où il est absent, mais il est nécessaire d'évaluer s'il pourrait parasiter d'autres charançons non-cibles de la sous-famille des Ceutorhynchinae, endémiques ou introduits, contrôlant des plantes adventices. Un projet a permis de

démontrer que *T. perfectus* s'attaque très peu aux espèces de charançons endémiques (Desroches, 2023a). Il est également nécessaire d'évaluer d'autres paramètres (environnementaux et de conditions d'élevage en laboratoire telles que la température, l'humidité ou encore la diète) avant d'effectuer des lâchers au Québec et en Ontario, puis son introduction potentielle dans les Prairies. C'est le sujet de la présente thèse qui comprenait trois objectifs principaux : (i) l'évaluation des effets du paysage sur *T. perfectus* et son hôte *C. obstrictus* ; (ii) l'analyse de la résistance au froid de *T. perfectus* et la comparaison avec celle de son hôte ; (iii) l'optimisation des méthodes de collecte et de conservation en laboratoire de *T. perfectus*, en vue d'effectuer son lâcher dans le canola pour contrôler *C. obstrictus*. Les résultats de ces trois objectifs sont résumés dans la Figure 5.1. L'objectif ultime et ultérieur de cette thèse, inclus dans un plus vaste projet pancanadien, est de déterminer si une introduction de *T. perfectus* dans les Prairies est souhaitable.



Figure 5. 1: Schéma récapitulant les trois objectifs de cette thèse et les résultats principaux. *Tp* signifie *Trichomalus perfectus* et *Co* signifie *Ceutorhynchus obstrictus*. SCP signifie supercooling point (point de surfusion) et LLT50 signifie lower lethal temperature (température létale minimale) à 50 % de mortalité.

#### 5.3 État des lieux de *T. perfectus* et *C. obstrictus* au Québec (objectif 1 et annexe A)

L'objectif 1 (chapitre 2) et surtout l'annexe A, étude menée en parallèle de la présente thèse, ont permis de faire un état des lieux de la présence et des activités de *T. perfectus* et *C. obstrictus* au Québec ces dernières années (D'Ottavio *et al.*, 2023 ; Boquel *et al.*, sous presse). *Trichomalus perfectus* est dominant, constituant presque 80 % des parasitoïdes s'attaquant au charançon de la silique dans le canola

au Québec. De plus, son taux de parasitisme peut atteindre 26,1 % et les dommages causés par la consommation de grains sont alors réduits de 47 % lorsque les larves de *C. obstrictus* sont parasitées. L'efficacité de ce parasitoïde pour contrôler les populations de *C. obstrictus* est désormais confirmée audelà de l'Europe, où elle a été démontrée depuis quelques années (Williams, 2006 ; Ulber *et al.*, 2010 ; Haye *et al.*, 2010). Le seuil d'intervention (3-4 individus par coup de filet fauchoir) est cependant parfois atteint dans certains champs de canola, avec des proportions variant de seulement 4,76 à 39,29 % selon les années. Le ravageur est surtout présent dans les régions de la Capitale-Nationale, Chaudière-Appalaches et du Bas-Saint-Laurent. Ces résultats obtenus par l'objectif 1 et l'annexe A montrent l'ampleur de la distribution des populations de charançons de la silique et la nécessité d'envisager des lâchers de *T. perfectus* dans les régions du Québec où *C. obstrictus* est plus abondant.

#### 5.4 Objectif 1 : Paramètres paysagers et T. perfectus

L'objectif 1 visait essentiellement à déterminer les paramètres paysagers ayant des effets positifs et négatifs sur T. perfectus. Afin d'effectuer son lâcher dans le canola, il faut s'assurer de la présence notable de paramètres paysagers favorisant son parasitisme, et d'une présence restreinte, voire d'une absence, de ceux le défavorisant. Cela permettrait une augmentation de la taille de ses populations et/ou son installation afin de contrôler les populations de C. obstrictus dans le canola. Bien que T. perfectus soit plus abondant dans les régions et les champs où les populations de C. obstrictus sont les plus abondantes, tel que montré par l'objectif 1 et l'annexe A, il existe aussi une influence de l'environnement sur l'activité de ce parasitoïde. En effet, nos résultats ont montré que certaines conditions paysagères influencent négativement son parasitisme : une longueur de haies plus importante, un éloignement plus important de zones aquatiques à partir du champ de canola, ainsi qu'une proportion plus élevée de routes. En Estonie, Kovács et al. (2019) ont également trouvé une influence négative des routes sur le taux de parasitisme global (dont 73,94 % des individus sont T. perfectus) de C. obstrictus dans le colza. Au Danemark, l'étude de Langer V. et Jensen (2024) a cependant montré que les haies sont positivement associées à l'abondance de l'ensemble des parasitoïdes de C. obstrictus dans le colza, où T. perfectus représente 88 % des parasitoïdes. Cette différence peut être attribuée à l'inclusion de davantage de variables paysagères dans l'analyse statistique, ainsi qu'à l'utilisation d'un diamètre de 1 km pour cette analyse dans l'objectif 1, contre 3 km dans l'étude de Langer V. et Jensen (2024). Ces haies fourniraient des ressources alternatives et des refuges pour l'hibernation des parasitoïdes. Ils ont aussi trouvé que l'abondance des parasitoïdes est plus faible dans un paysage avec une superficie importante en colza (effet de dilution).

Par ailleurs, certaines caractéristiques paysagères influencent positivement le parasitisme de *T. perfectus* dans notre étude : un paysage plus diversifié, un ratio périmètre/aire moyen de l'ensemble des cultures plus élevé, ainsi que davantage de cultures de foin/pâturage et de soya. Il s'agit donc d'éléments à considérer par les producteurs et agronomes lors de l'aménagement du paysage, en incluant le foin et le soya dans la rotation des cultures, et lors du choix des parcelles de canola dans lesquelles procéder aux lâchers de *T. perfectus*. Ces conditions paysagères permettraient à *T. perfectus* de trouver davantage de ressources, notamment avant la floraison du canola et l'arrivée de *C. obstrictus*, et après son émergence des siliques. Par exemple, il pourrait se nourrir sur les plantes à floraison précoce ou tardive en bordures de cultures. D'ailleurs, davantage d'éléments herbacés linéaires (bordures d'herbacés étroites des cultures) proches des champs de colza favorisent le parasitisme global de *C. obstrictus* (Kovács *et al.*, 2019). Il trouverait également dans ces paysages des habitats pour hiberner, tels que dans le sol de bordures de cultures, où il aurait fait ses dernières réserves de nourriture. A terme, ces conditions paysagères favoriseraient son installation et son activité de parasitisme. D'après Langer V. et Jensen (2024), le parasitisme global de *C. obstrictus* est positivement associé aux petites superficies d'habitats naturels/seminaturels (prairies, étang, forêts...). De petites superficies de ces éléments pourraient donc aussi être considérées au sein d'un paysage diversifié pour effectuer des lâchers de *T. perfectus*.

Même si les études citées sur le paysage ont été menées en Europe et sur le parasitisme global, il s'avérerait utile de considérer leurs résultats pour une lutte biologique conservative au Canada. Cela permettrait de réguler davantage les populations de C. obstrictus. En effet, T. perfectus est le parasitoïde dominant de C. obstrictus, mais d'autres parasitoïdes s'attaquent à C. obstrictus au Canada tels que T. lucidus, M. morvoides et M. morvs (observation personnelle, annexe A, Mason et al., 2011; 2014). Par conséquent, si les producteurs et agronomes ciblent des paysages considérant des paramètres favorisant le parasitisme global et celui de T. perfectus; mais moins d'éléments favorisant C. obstrictus tels que les cultures de céréales, les routes, les forêts, les prairies permanentes, les champs de canola dans les 500 m du champ de canola cible (Kovács et al., 2019; D'Ottavio et al., 2022 (annexe B); D'Ottavio et al., 2023; Langer V. & Jensen, 2024; Sulg et al., 2024), alors on peut s'attendre à ce que les taux de parasitisme soient encore plus élevés. En outre, les forêts favorisent C. obstrictus, probablement en offrant des sites d'hibernation sous la litière, mais n'ont pas d'effet significatif sur le parasitisme de T. perfectus. Il ne serait pas difficile de cibler des paysages avec peu de forêts dans les Prairies puisqu'elles en contiennent presque la moitié moins que dans l'est : 38,5 millions d'hectares versus 72,3 millions d'hectares au Québec et en Ontario (Gouvernement du Canada, 2022). Toutefois, les forêts pourraient concentrer C. obstrictus dans les champs de canola qu'elles entourent, limitant ainsi sa dispersion. Il s'avérerait utile d'évaluer la configuration des patchs forestiers et la superficie de forêts à ne pas dépasser dans le paysage.

Cette étude est la première à avoir étudié les effets du paysage sur le parasitisme par *T. perfectus* seulement, ainsi que sur ce réseau trophique (ravageur et ennemi naturel) au Canada. La distance du champ de colza cible à un autre champ de colza le plus proche (dans les 500 m ou au-delà) n'a pas d'effet sur l'abondance de l'ensemble des parasitoïdes et leur parasitisme sur *C. obstrictus* (Sulg *et al.*, 2024 ; Langer V. et Jensen, 2024). Il serait toutefois pertinent d'investiguer les effets des autres éléments paysagers considérés dans l'objectif 1 à une plus large échelle au Canada, spécifiquement sur le parasitisme par *T. perfectus*. En effet, étant ailé, il pourrait se déplacer dans un rayon supérieur à 500 m du champ de canola cible. C'est d'ailleurs le cas pour d'autres parasitoïdes : entre 750 et 1 500 m de rayon (*e.g.* Perović *et al.*, 2010 ; Haro-Barchin *et al.*, 2018). *Trichomalus perfectus* se déplace cependant probablement moins que *C. obstrictus* qui a une très bonne capacité de vol (Tansey *et al.*, 2010a).

#### 5.5 Objectif 2 : Résistance au froid chez T. perfectus et son hôte C. obstrictus

Du point de vue d'un autre aspect environnemental lié à la température, et indirectement au climat, l'objectif 2 (chapitre 3) consistait à étudier la résistance au froid de l'ectoparasitoïde adulte T. perfectus hibernant à l'extérieur de son hôte C. obstrictus, et de la comparer à celle de ce dernier. L'effet du froid est important à considérer puisque la survie d'agents de lutte biologique pendant leur hibernation dépend des températures hivernales dans leur habitat. Les hivers dans les Prairies sont souvent plus froids qu'au Québec. La moyenne de la température minimale de l'air entre 1991 et 2021 était d'environ -24°C au Manitoba, - 19,6°C en Saskatchewan et -21°C en Alberta, contre -19,1°C au Québec (Climate Data, 2024). La couverture de neige est également moins épaisse dans les Prairies et l'étude de l'effet du froid était important pour les objectifs du projet pancanadien. De nombreux insectes vont utiliser une stratégie de résistance au froid (évitement du gel ou tolérance au gel) (e.g. Bale, 1996; Storey & Storey, 2012). Cet objectif est le premier à avoir comparé la résistance au froid d'un hôte à celle d'un adulte ectoparasitoïde hibernant hors de cet hôte (outside-hosts-overwintering parasitoids, OHOP). Il n'est donc pas protégé par la résistance au froid de cet hôte. De plus, très peu d'études à ce jour ont comparé la résistance au froid entre un parasitoïde et son hôte (e.g. Humble, 2006; Ismail et al., 2022; McIntyre et al., 2023). Cet objectif a montré que l'acclimatation à une plus faible température (5°C) et à une plus longue période (25 jours) diminue significativement le point de surfusion (supercooling point, SCP) de T. perfectus comparativement à celui de C. obstrictus. Le SCP du parasitoïde peut atteindre -23,20°C, alors que celui de l'hôte ne descend pas en-dessous de -20°C. De plus, la température létale minimale à 50 % (lower lethal temperature, LLT50) est plus faible pour le parasitoïde que pour son hôte : -19,20°C versus -17,59°C. Ainsi, le parasitoïde est plus résistant au froid que son hôte (D'Ottavio et al., 2024). L'hôte étant déjà bien installé dans les Prairies, T. perfectus pourrait ainsi survivre aux conditions hivernales et s'y installer également s'il y est introduit. D'ailleurs en Europe, T. perfectus est plutôt une espèce « nordique » que sudiste (où il fait plus chaud), étant plus répandue au nord de 50° de latitude (Haye *et al.*, 2018), correspondant à l'emplacement des Prairies (Geodatos, 2024). Il pourrait même survivre en plus grand nombre lors d'hivers plus rigoureux car sa LLT100, qui est inférieure à -25°C, est plus basse que celle de *C. obstrictus* (supérieure à -25°C). De ce fait, à terme, les populations de *T. perfectus* pourraient augmenter proportionnellement plus que celles de son hôte, augmentant le taux de parasitisme et favorisant ainsi le contrôle des populations de *C. obstrictus*.

Cet objectif apporte des informations essentielles en recherche fondamentale sur la manière dont un parasitoïde adulte et son hôte peuvent respectivement survivre à l'hiver dans un même environnement. L'autre aspect fondamental apporté par cet objectif est qu'un adulte ectoparasitoïde hibernant hors de son hôte peut mieux survivre aux températures froides hivernales que son hôte.

L'objectif 2 a également montré que *T. perfectus* et *C. obstricus* ont la même stratégie de résistance au froid qui est l'évitement du gel, puisque leur SCP est similaire à leur LLT50 (Sinclair *et al.*, 2015). Concernant *T. perfectus*, son SCP est de -19,57°C et sa LLT50 est de -19,20°C. Quant à *C. obstrictus*, son SCP est de -16,80°C et sa LLT50 est de -17,59°C. Étant donné que ces deux espèces ont la même stratégie de résistance au froid, mais qui n'est pas celle permettant de survivre au gel (stratégie de tolérance au gel lorsque les températures sont encore plus froides), il conviendrait d'étudier si les sites d'hibernation de *T. perfectus* dans le paysage sont similaires à ceux de *C. obstrictus*.

#### 5.6 Objectif 2 : Piste potentielle concernant les sites d'hibernation

Nous avions réalisé une première étude en 2020 sur les sites d'hibernation potentiels de *T. perfectus* et *C. obstrictus* durant ce projet, grâce à des pièges d'émergence. Toutefois, en raison de problèmes matériels et techniques liés à la crise de la COVID à cette période, nous n'avions pas été en mesure de fabriquer suffisamment de pièges d'émergence optimaux. Cela limitait donc la probabilité de capture des deux espèces. En mai 2020, nous avions réparti 100 pièges d'émergence (Figure 5.2) dans le sol de différents milieux (zone boisée, bordure de route, bordure de pâturage, bordure de culture de céréales, haie/bordure de rivière, champ abandonné) à proximité de champs de canola au Québec (région Capitale-Nationale car il y a des abondances élevées de *C. obstrictus* et *T. perfectus*). Bien que peu d'arthropodes aient été collectés, trois charançons de la silique furent retrouvés dans un piège situé en zone boisées ou en bordures de champs (Dmoch, 1965 ; Ulmer & Dosdall, 2006). Les forêts étant peu présentes dans les Prairies, il trouverait davantage refuge dans le sol proche d'arbres ou en périphérie du canola. Quant aux parasitoïdes, bien qu'aucun individu *T. perfectus* n'ait été retrouvé, 12 autres parasitoïdes ont été retrouvés presque exclusivement dans des pièges situés en zone boisée également. Si d'autres parasitoïdes ont été collectés

dans le sol de zones boisées à proximité de champs de canola, il est possible que *T. perfectus* soit mieux protégé du froid en hibernant dans le sol à proximité d'arbres. En effet, la présence de litière et/ou d'une couche de neige sur le sol augmentent l'isolation face aux températures froides de l'air (Decker *et al.*, 2003 ; Esteso-Martínez & Gil-Pelegrín, 2004 ; Marshall & Sinclair, 2012). D'après certaines études, *T. perfectus* hiberne dans le sol de bordures de champs aussi, les crevasses et la végétation pérenne (Dmoch & Klimek, 1975 ; Alford G. V. *et al.*, 1995 ; Williams, 2010), proche du canola. Szczepanski (1972) suggère qu'il pourrait également hiberner dans la litière de forêts car plusieurs individus ont été retrouvés dans des forêts de pins en Pologne.

Afin de conclure de manière certaine à quel(s) endroit(s) *C. obstrictus* et *T. perfectus* hibernent préférentiellement, il serait nécessaire de placer davantage de pièges d'émergence et probablement de considérer un panel de milieux plus large (bordures de boisés, cavités d'arbres et arbustes, bordures de différents types de cultures, dans des champs de canola...). En plus de comparer les sites d'hibernation de *C. obstrictus* et *T. perfectus*, connaître les sites d'hibernation favorables à la survie hivernale de *T. perfectus* permettrait de privilégier leur présence lors d'aménagements du paysage, et lors du choix des champs de canola dans lesquels effectuer son lâcher dans l'est canadien et son introduction dans les Prairies.



Figure 5. 2: Piège d'émergence utilisé pour la collecte de charançons et parasitoïdes lors de leur sortie d'hibernation. La surface de récupération est de 324,13 cm<sup>2</sup>.

## 5.7 Objectif 3 : Méthodes de collecte et de conservation de T. perfectus

L'objectif 3 (chapitre 4) a permis d'optimiser la méthode de collecte de *T. perfectus* en été dans un premier temps, puis celle de conservation en laboratoire en automne et hiver dans un second temps afin d'effectuer son lâcher dans le canola pour contrôler *C. obstrictus*. Investiguer sur ces aspects est essentiel lorsque l'objectif est d'effectuer des lâchers de *T. perfectus* dans le canola car à ce jour son élevage de masse

à partir duquel ses lâchers pourraient être effectués est malheureusement inexistant. Cet élevage impliquerait plusieurs défis complexes tels que l'élevage de *C. obstrictus* puisque *T. perfectus* en dépend directement ou encore l'analyse de la capacité reproductrice de ce dernier.

Cet objectif a montré que la boîte d'émergence après la collecte de siliques est une meilleure méthode que celle du filet fauchoir (D'Ottavio *et al.*, sous presse), pourtant largement utilisé dans le colza/canola pour échantillonner des arthropodes, dont beaucoup d'hyménoptères (Noyes, 1982, 1989; Daniel & Ramaraju, 2017). Pour un effort d'échantillonnage très similaire, soit un total de 30 min pour la collecte de siliques contre 27 min pour le filet fauchoir, davantage d'individus de *T. perfectus* (+ 7 850 %) sont retrouvés dans les boîtes d'émergence plutôt que dans les filets fauchoir. La collecte de siliques permet de bien cibler les parasitoïdes sans échantillonner d'autres arthropodes, les individus de *T. perfectus* émergeant des siliques ont un âge similaire, ne se sont pas accouplés et n'ont pas pondu. Ces traits sont en revanche incertains pour les individus de *T. perfectus* collectés par le filet fauchoir, puisque les femelles présentes pourraient être celles de la génération précédente ou de la dernière venant d'émerger des siliques.

Au regard du site d'échantillonnage à l'échelle locale, la distance d'échantillonnage dans les bordures de canola n'a pas d'effet sur l'abondance de T. perfectus ni sur son sexe-ratio (D'Ottavio et al., sous presse). Il vaut ainsi mieux privilégier la plus courte distance de 5 m à la bordure puisqu'il est difficile de se déplacer dans des champs de canola en siliques en raison de la densité élevée et de la hauteur des plants, pouvant atteindre jusqu'à environ 1,75 m (Canola Council of Canada, 2024). Aussi, la bordure du champ de canola plutôt que son centre reste un site pertinent d'échantillonnage. En effet, en étant adjacente à un milieu plus ou moins contrasté, l'effet bordure est favorisé puisqu'il y a souvent une augmentation de la biodiversité et de l'abondance d'arthropodes en bordures de cultures (e.g. Madeira et al., 2016 ; Fusser et al., 2018). De plus, les insectes qui se déplacent en vol à la recherche de nourriture bénéficient de l'effet bordure (Caitano et al., 2020). Étant donné que T. perfectus se déplace en vol à la recherche de nourriture et de son hôte *C. obstrictus*, il bénéficierait de l'effet bordure et serait abondant dans les bordures de canola. En se nourrissant et en pondant l'été dans ces bordures, la génération émergeante en fin d'été resterait plus proche de ces bordures, et donc de celles des milieux adjacents, afin de faire ses réserves de nourriture puis d'hiberner. L'abondance de T. perfectus serait alors généralement plus élevée en bordure qu'au centre de la culture de canola. Par ailleurs, le choix des bordures d'échantillonnage peut se faire indépendamment du milieu qui lui est adjacent. En effet, le type de milieu adjacent à la bordure de canola n'a pas d'effet sur l'abondance de T. perfectus ni sur son sexe-ratio. Finalement, l'échelle locale n'a donc pas d'influence sur l'abondance de T. perfectus ni sur son sexe ratio. La seule variable à considérer est l'abondance de C. obstrictus puisque cet objectif a montré une relation de densité-dépendance entre lui et T. perfectus : plus il y a de *C. obstrictus* dans un site, plus il y a de *T. perfectus*. Ainsi, une dominance de l'hôte dans un champ de canola et une bordure en particulier indique qu'il est préférable d'échantillonner des siliques dans ce site.

A l'inverse de l'échelle locale, l'échelle paysagère a une influence sur *T. perfectus* puisque plus le paysage est diversifié, plus son abondance est élevée (D'Ottavio *et al.*, sous presse). Un résultat de cet objectif a montré que les producteurs et agronomes devraient sélectionner un champ de canola au sein d'un paysage avec au moins huit éléments différents (diverses cultures, des habitats semi-naturels...), si l'objectif pour des lâchers de *T. perfectus* est d'en obtenir 10 par boîte d'émergence contenant 1 000 siliques collectées dans ce champ. Ce résultat corrobore un résultat de l'objectif 1 puisqu'un paysage plus diversifié augmente également le taux de parasitisme de *T. perfectus*. Ainsi, il s'avère important de cibler ou d'aménager des paysages incluant plus de diversité pour des lâchers de *T. perfectus* afin d'augmenter encore plus son abondance et son taux de parasitisme. Il est aussi utile de cibler des paysages incluant plus de cultures de céréales en rotation avec celles de canola pour collecter *T. perfectus* puisque les cultures de céréales favorisent *C. obstrictus*, probablement grâce à la présence de canola volontaire (objectif 1 et annexe B) et qu'il y a un lien de densité-dépendance entre le parasitoïde et son hôte. Il faut cependant cibler des paysages contenant moins de routes puisqu'elles ont un effet positif sur *C. obstrictus*, mais négatif sur le parasitisme de *T. perfectus* (objectif 1 et annexe B). À la suite des lâchers de *T. perfectus* dans ces paysages, la probabilité que sa distribution s'élargisse à d'autres champs de canola serait plus élevée.

Après avoir évalué les méthodes de collecte afin d'obtenir le maximum de *T. perfectus*, la prochaine étape est de déterminer les meilleures conditions pour maintenir en vie les femelles durant leur hibernation en laboratoire. Cet objectif est le premier à avoir étudié une conservation au froid (CF) à long terme (plus d'un mois) en considérant des températures en combinaison avec différentes diètes et taux d'humidité relative (HR). Il a montré qu'une HR située entre 30 et 50 % et une alimentation sans protéine, avec seulement du sucre (miel dilué), est à privilégier pour l'hibernation en laboratoire de *T. perfectus*. Sa probabilité de survie est plus élevée selon ces conditions et à une température de 5°C comparativement aux autres traitements (D'Ottavio *et al.*, sous presse). Ainsi, les femelles ayant émergé des siliques dans les boîtes doivent être nourries avec du miel dilué, conservées selon de telles conditions durant l'hibernation afin de pouvoir être ensuite relâchées en plus grand nombre dans des champs de canola.

En laboratoire, nous avions également testé la capacité de survie de *T. perfectus* selon différents traitements de substrats de sol et diètes pré-hibernation durant son hibernation en chambre froide, à une température moyenne de 5°C et au noir complet. Les différents traitements étaient terreau/protéines-sucre, terreau/sucre, vermiculite/protéines-sucre et vermiculite/sucre. L'expérimentation a duré sept mois : de fin

septembre (2021) à fin avril (2022). La survie a été évaluée au terme de cette durée et seule une femelle T. perfectus (sur 134 au total) du traitement terreau/protéines-sucre a survécu. Les analyses statistiques n'ont pas été effectuées étant donné qu'une seule femelle a survécu et que deux traitements sur quatre avaient bien moins de réplicas (quatre contre 10). Aussi, il serait pertinent d'améliorer cette expérimentation en suivant le taux de survie régulièrement, comme nous l'avons fait pour les conditions température-HR-diète. Il faudrait néanmoins mettre en place une technique de suivi afin de mieux repérer les parasitoïdes sur et dans le substrat. En effet, en plus de la taille réduite des parasitoïdes (entre 2 et 3 mm), la couleur des femelles est similaire à celle du terreau remplissant le contenant, ce qui rend leur repérage difficile. Une technique de marquage des parasitoïdes, comme une poudre commerciale fluorescente (Hagler & Jackson, 2001; Canto-Silva et al., 2006; Verhulst et al., 2013), serait par exemple envisageable. Enfin, nous avions constaté une certaine condensation dans les pots, surtout dans ceux contenant du terreau. L'humidité émanant du terreau a pu défavoriser la survie des parasitoïdes, tout comme le taux d'HR élevé (entre 70 et 90 %) a pu défavoriser les parasitoïdes dans l'objectif 2. Nous émettons l'hypothèse qu'un hiver ou un été trop humide ne favoriserait pas la survie ni l'activité de T. perfectus dans le paysage. Une humidité élevée peut affecter négativement les parasitoïdes durant leur exposition au froid en augmentant la probabilité de contamination fongique (Colinet & Boivin, 2011). De plus, le parasitoïde Lariophagus distinguendus (Förster) (Hymenoptera : Pteromalidae) préfère les habitats les plus secs à 32,5 % d'HR, et se montre moins favorable aux habitats les plus humides à 97,5 % d'HR (Steidle & Reinhard, 2003). Enfin, une humidité plus basse favorise le parasitisme localement en conditions naturelles, au niveau de communautés végétales (Bernarschini et al., 2020; 2021). Nous pouvons par ailleurs émettre l'hypothèse que si les femelles T. perfectus font une réserve trop importante de protéines avant d'hiberner dans leur habitat, davantage d'agents de nucléation (protéines induisant la formation de cristaux de glace) seraient présents dans leurs cellules (Sømme, 1982). Ces agents augmenteraient la probabilité de formation de cristaux de glace, la température du SCP des parasitoïdes et leur LLT, diminuant ainsi leur survie durant l'hibernation (Sømme, 1982; Hance et al., 2007).

Certaines pistes de recherches seraient à développer à la lumière des résultats de l'objectif 2, et surtout de l'objectif 3. L'objectif 2 a montré que *T. perfectus* a une meilleure capacité de surfusion lorsque la température d'acclimatation est de 5°C et la durée d'acclimatation est de 25 jours. L'objectif 3 a par ailleurs mesuré que la survie de *T. perfectus* durant son hibernation est plus élevée à une température constante de 5°C plutôt que de 10°C, à court et long terme (jusqu'à 105 jours). Il serait également intéressant de mesurer les effets de températures fluctuantes (entre 5 et 20°C par exemple) durant la CF de *T. perfectus* car les températures hivernales ne sont pas stables dans les Prairies (Climate Data, 2024). De plus, la survie de parasitoïdes est améliorée lorsqu'ils sont exposés cycliquement pendant 2h à 20°C lors de leur CF à 4°C

(Colinet *et al.*, 2006). Les blessures engendrées par le froid à de faibles températures chez les parasitoïdes et d'autres insectes peuvent être soignées lorsque la température augmente (Colinet *et al.*, 2007 ; MacMillan *et al.*, 2012). Grâce à l'ensemble de ces mesures, nous saurions s'il faudrait conserver *T. perfectus* au froid selon une température constante de  $5^{\circ}$ C à court ou long terme, ou s'il vaudrait mieux augmenter la température temporairement durant sa conservation.

À l'avenir, une autre étude devrait par ailleurs porter sur l'évaluation de la capacité reproductrice de *T. perfectus*, car de cela dépendra le sexe-ratio de la prochaine génération et le nombre d'œufs pondus après les lâchers de femelles dans le canola. Le sexe-ratio est généralement biaisé en faveur des femelles parasitoïdes (Ode & Hardy, 2008). Une femelle peut souvent contrôler le sexe de sa progéniture (Hamilton, 1967; Ode & Hardy, 2008), excepté lorsqu'elle ne s'est pas accouplée, car dans ce cas elle utilise la parthénogénèse arrhénotoque et ne donne donc naissance qu'à des mâles (Cook, 1993). Tout cela reste à être évalué chez *T. perfectus* car si certaines femelles utilisent en effet la parthénogénèse arrhénotoque, il ne serait pas du tout pertinent d'effectuer leur lâcher.

L'objectif 3 a montré que le sexe ratio est en faveur des femelles lors de leur émergence des siliques : il y avait en moyenne 63,56 % de femelles. Il faut cependant veiller à ce que toutes les femelles s'accouplent en laboratoire si l'objectif est de les relâcher dans le canola. Des tests pourraient donc être réalisés afin d'évaluer le nombre moyen de femelles avec lesquelles un mâle peut s'accoupler. Une étude a montré par exemple qu'un mâle parasitoïde Dinarmus basalis (Rondani) (Hymenoptera : Pteromalidae) peut s'accoupler avec environ 20 femelles en 3h (Bressac et al., 2008). Si cela peut être appliqué à T. perfectus, alors il y a largement assez de mâles pour les accouplements. Cependant, lorsqu'un mâle du parasitoïde L. distinguendus s'accouple avec plus de six femelles, le sexe-ratio est biaisé en faveur des mâles (Steiner et al., 2008). Par ailleurs, il serait nécessaire d'évaluer la réceptivité des femelles de T. perfectus à l'accouplement grâce à un test de préférence entre mâles vierges et mâles déjà accouplés. Effectivement, il a été démontré qu'une femelle du parasitoïde Spalangia endius (Walker) (Hymenoptera : Pteromalidae) vierge a plutôt tendance à s'accoupler avec un mâle vierge qu'un mâle s'étant déjà accouplé (King et Fischer, 2010). Si une femelle ne rencontre que des mâles s'étant déjà accouplés, elle pourrait décider de ne pas s'accoupler, ce qui aurait ainsi un effet sur le sexe-ratio de sa progéniture. D'autres facteurs pourraient également influencer le sexe-ratio tels que la diète, l'âge de l'hôte, l'âge du parasitoïde et sa taille corporelle (Kenis, 1996; Onagbola et al., 2007; Li J. et al. 2023). Par exemple, Onagbola et al. (2007) ont trouvé que si les femelles du parasitoïde Pteromalus cerealellae (Ashmead) (Hymenoptera : Pteromalidae) ont été nourries avec du sucre, alors leurs progénitures étaient biaisées en faveur de femelles (53 %). Les

progénitures étaient à l'inverse biaisées en faveur de mâles (63 %) lorsque les femelles étaient laissées à jeun.

## 5.8 Lien entre les objectifs 1, 2 et 3 et implications possibles

L'objectif 2 complète l'objectif 1 puisque la température peut varier en fonction de la région et de l'élément paysager dans lequel elle est mesurée. Cet objectif 1 a montré qu'un paysage plus diversifié et qu'une densité de bordures de cultures plus élevée (ratio périmètre/aire moyen des cultures plus élevé) favorisent le parasitisme de T. perfectus. L'objectif 3 a finalement mis en avant que T. perfectus est plus abondant dans les paysages diversifiés et que le type de milieu adjacent à la bordure du champ de canola n'a pas d'effet sur son abondance. Un paysage plus diversifié augmenterait ainsi la probabilité que T. perfectus puisse y trouver un site d'hibernation favorable. De plus, il est probable qu'il hiberne dans le sol en bordures de cultures, où il aurait fait ses dernières réserves sur des plantes à floraison tardive avant l'hibernation. Le sol des cultures et de leurs bordures est un habitat utilisé par de nombreux insectes durant l'hibernation (e.g. Dennis et al., 1994; Holland J. M. et al., 2009; Sutter et al., 2018; Turnbull et al., 2023) car il isole des températures très inférieures à zéro, avec un gradient vertical de températures (plus l'insecte s'enfonce dans le sol, plus la température est élevée) (Huey et al., 2021). Nous supposons ainsi que placer de nombreux pièges d'émergence au sein de paysages plus diversifiés et dans plusieurs bordures de cultures (canola, foin, soya...), favorisant le parasitisme et l'abondance de *T. perfectus*, pourrait permettre de cibler ce parasitoïde. Il trouverait refuge dans ces paysages et bordures pour mieux faire face aux températures froides hivernales. Afin d'obtenir le plus de T. perfectus possible dans le but d'effectuer des lâchers dans le canola, l'exploration des pièges d'émergence au sol est intéressante. Il faudrait néanmoins mettre en place un système ne tuant pas les arthropodes récoltés et régulièrement vérifier ces pièges. Trouver T. perfectus au sortir de l'hibernation au printemps permettrait d'avoir des femelles déjà accouplées. Il faudrait ensuite les nourrir un peu (miel dilué et protéines) en laboratoire, afin qu'elles retrouvent de l'énergie et produisent plus d'œufs (étant synovigéniques), avant de les lâcher dans le canola au courant de l'été. Une autre avenue à explorer serait d'effectuer des « lâchers » de siliques, collectées dans des champs de canola et des paysages de régions où T. perfectus est abondant (Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, Capitale-Nationale et Saguenay-Lac-Saint-Jean (annexe A)), dans des champs de régions où il est peu présent (Centre-du-Québec, Estrie et Abitibi-Témiscamingue). Bien qu'il n'y ait pas de contrôle sur les populations de T. perfectus lâchées par rapport à celles obtenues après accouplements et CF, cette méthode pourrait limiter des contraintes en laboratoire.

#### 5.9 Charançons non-cibles et *T. perfectus*

Une récente étude incluse dans le projet pancanadien a évalué l'association potentielle de T. perfectus à d'autres charançons de la sous-famille des Ceutorhynchinae, associés à des crucifères adventices de bordures de cultures au Québec (Desroches et al., 2023a). Trichomalus perfectus est très peu présent dans les habitats non cultivés. Seulement deux T. perfectus sur 112 parasitoïdes ont émergé de deux espèces de charançons : Ceutorhynchus neglectus et C. typhae, respectivement associés à S. arvensis et C. bursa-pastoris (Desroches et al., 2023a). Haye et al. (2015) ont démontré, au moyen de tests de nonchoix en laboratoire, que *T. perfectus* peut parasiter et se développer à partir de neuf espèces de charançons non-cibles, mais que C. obstrictus reste le charançon qu'il parasite le plus. Parmi ces neuf espèces, quatre sont endémiques de l'Amérique du Nord : C. neglectus, C. americanus, C. omissus, et C. sp. nr. nodipennis. Ces tests ont aussi montré, comme Desroches et al. (2023a), que T. perfectus peut parasiter C. typhae. Cependant, à partir de plantes adventices récoltées en Ontario et au Québec, seul un T. perfectus a été trouvé émergeant d'une espèce de charançon non-cible : C. omissus émergé d'Erysimum cheiranthoides (Mason et al., 2014 ; Haye et al., 2015). Une autre étude en cours du projet pancanadien en Ontario a également montré que T. perfectus ne parasite presque pas d'autres Ceutorhynchinae, essentiellement C. omissus et en mineure partie C. neglectus. Dans les habitats non cultivés d'Alberta et de Saskatchewan, seul C. neglectus a été retrouvé (étude en cours du projet pancanadien). Cela confirme que T. perfectus n'est pas complètement spécialiste de C. obstrictus, et qu'il pourrait parfois parasiter quelques espèces de charançons du genre Ceutorhynchus contrôlant des plantes adventices. Rien de majeur cependant si, d'une part C. obstrictus reste dominant dans le paysage incluant du canola, et d'autre part si T. perfectus ne parasite qu'une minorité d'espèces du genre Ceutorhynchus au Canada. Ainsi, T. perfectus ne serait pas une menace pour les charançons non-cibles. Aussi, d'autres parasitoïdes (M. moryoides, Necremnus duplicatus, T. lucidus, Mesopolobus gemellus, Trimeromicrus maculatus et N. tidius) sont davantage associés à ces charançons et C. obstrictus reste le charançon dominant (Haye et al., 2015; Desroches et al., 2023a; 2023b). Le risque que *T. perfectus* entre en compétition avec les autres parasitoïdes pour s'attaquer aux charançons non-cibles est donc minime.

#### 5.10 Climat et relation C. obstrictus-T. perfectus

Bien que les effets du contexte spatial (local et paysager) et du froid en laboratoire aient été étudiés sur *T. perfectus* dans cette thèse, d'autres variables environnementales sont à considérer. Des modèles CLIMEX/DYMEX en cours d'étude au sein du projet pancanadien permettront d'évaluer et de prédire les effets de changements climatiques au Canada sur le réseau trophique canola-ravageur *C. obstrictus*-parasitoïde *T. perfectus*. Analyser les conditions climatiques favorisant la croissance ou non du canola a un impact direct sur la présence, l'abondance et la distribution de *C. obstrictus* et donc également sur la

présence, l'abondance et la distribution de *T. perfectus*. Des premiers modèles climatiques ont montré que l'installation de *T. perfectus* serait possible dans les Prairies (Haye *et al.*, 2018). Il se pourrait toutefois que des périodes chaudes et sèches soient un facteur limitant pour l'émergence de *T. perfectus* selon une revue de littérature incluse dans le projet pancanadien (Jegatheeswaran *et al.*, en préparation), notamment car en Europe ce parasitoïde a été déterminé comme étant une espèce plutôt « nordique ». Tout comme nous avons étudié le rapport de *C. obstrictus* et surtout de *T. perfectus* au froid dans cette thèse, il faudrait aussi investiguer leur rapport à la chaleur. En effet, les changements climatiques pourraient engendrer des années avec des températures estivales plus élevées et des hivers plus doux et/ou plus courts. Une température plus élevée augmente la dispersion de *C. obstrictus* qui pourrait ainsi être présent dans le canola plus au nord des Prairies (Merkosky *et al.*, 2024). L'augmentation de la température pourrait également raccourcir les durées de développement de *C. obstrictus* et *T. perfectus*, car l'activité métabolique des insectes croît avec celle-ci (Kingsolver *et al.*, 2011). Le temps d'activité des deux espèces serait ainsi allongé et leur activité augmenterait dans le canola. Cela dit, une revue de littérature a révélé qu'il existe un nombre similaire d'études sur le parasitisme faible et élevé en réponse à des températures plus élevées (Thierry *et al.*, 2019).

#### 5.11 Conditions agronomiques et T. perfectus

En plus de variables environnementales, une autre étude dans le projet pancanadien évalue les impacts que pourraient avoir les conditions agronomiques sur *T. perfectus*. Par exemple, si une pulvérisation d'insecticides est inévitable, il faut s'assurer qu'elle soit effectuée avant que *T. perfectus* migre dans le canola ou avant qu'il y soit lâché afin de ne pas nuire à ses activités d'alimentation et de parasitisme (Alford D. V. *et al.*, 1996). Dernièrement en Europe, le taux de parasitisme de *T. perfectus* sur *C. obstrictus* a été significativement réduit seulement par le néonicotinoïde Biscaya®, mais il n'y avait pas d'effet de la technique d'application (Hausmann & Brandes, 2022). Aussi, selon la revue de littérature de Jegatheeswaran *et al.* (en préparation) dans le projet pancanadien, un semis plus hâtif du canola pourrait favoriser la synchronicité entre le parasitoïde et son hôte. Nous émettons l'hypothèse que si le canola fleurit avant plusieurs autres espèces de plantes, il attirera plus rapidement *C. obstrictus* et également *T. perfectus*. Ce dernier cherchera des ressources de nectar et pollen davantage dans le canola et sera déjà présent et prêt à pondre sur les larves de *C. obstrictus* lorsque présentes. Il faudrait globalement déterminer les pratiques agronomiques à coupler avec une lutte biologique inoculative, de conservation ou classique, selon la région canadienne, afin d'optimiser l'efficacité de *T. perfectus*.

#### 5.12 Quel type de lutte biologique à considérer dans l'est canadien versus dans les Prairies ?

Au Québec et en Ontario *T. perfectus* est déjà bien présent, comme montré dans cette thèse ainsi que par Mason *et al.* (2011 ; 2014). De plus, l'objectif 3 a permis de cibler des méthodes et conditions maximisant l'effectif du parasitoïde à lâcher dans le canola. Enfin, un élevage de masse n'existant pas, l'effectif de femelles *T. perfectus* ne sera pas assez élevé pour des lâchers inondatifs à partir de la récolte de siliques puis de la conservation en laboratoire durant l'hibernation. La lutte biologique inoculative serait ainsi la plus adaptée et permettrait de mieux contrôler *C. obstrictus* sur l'ensemble de la saison en ciblant les champs de canola où il est le plus présent. Des lâchers inoculatifs pourraient être notamment envisagés dans les régions du Québec où *T. perfectus* est moins présent (Centre-du-Québec, Estrie et Abitibi-Témiscamingue (annexe A)). La lutte biologique conservative pourrait aussi être envisagée puisque les objectifs 1 et 3 ont permis de mettre en évidence les conditions paysagères à considérer (aménagements potentiels) pour favoriser le parasitisme et l'abondance de *T. perfectus*.

Même si le parasitoïde exotique *T. perfectus* n'est pas présent dans les Prairies, on ne pourrait pas vraiment parler de lutte biologique classique en l'y introduisant étant donné qu'il est déjà présent et installé sur le territoire canadien (Ontario et Québec) depuis quelques années (Mason et al., 2011). Il s'agirait donc d'une introduction pour étendre la distribution de T. perfectus à l'ensemble du Canada. Cela dit, étant donné que le Canada est un très grand pays (presque 10 M km<sup>2</sup>), possède des barrières géographiques et varie écologiquement (15 écozones terrestres, AAC, 2016), des règles d'introduction similaires à celle d'un ennemi naturel d'un pays à un autre pays éloigné pourraient être appliquées. La procédure de disséminations d'agents de lutte biologique d'une région ou écozone à une autre au Canada demeure cependant floue. Un processus formel de consultation est en développement pour encadrer ces disséminations, afin de garantir une évaluation rigoureuse (AAC, 2023). Cette introduction pourrait être couplée à la lutte biologique conservative puisque les conditions paysagères dans l'est canadien favorables à T. perfectus pourraient être envisagées dans les Prairies. Cependant, cibler ou aménager des paysages diversifiés avec plusieurs types d'habitats semi-naturels, en plus de différentes cultures, semble nécessiter davantage d'efforts de la part des producteurs et agronomes dans les agroécosystèmes des Prairies. En effet, la superficie occupée par les grandes cultures y est très importante, atteignant 27 143 600 ha, contre seulement 3 777 300 ha au Québec et en Ontario (Statistique Canada, 2024). Cette vaste superficie cultivée dans les Prairies permet cela dit d'augmenter la densité de bordures de cultures, constituant une condition favorable à l'activité de T. perfectus. De plus, les cultures de foin et de soya, également favorables à l'activité de T. perfectus, sont largement présentes dans les Prairies : plus de 3 M ha pour le foin et 604 500 ha pour le soya (Statistique Canada, 2024).

#### 5.13 Apport de la thèse et conclusion finale

D'un point de vue appliqué, cette thèse a mis en avant les conditions paysagères à envisager, notamment un paysage diversifié, par les producteurs et agronomes afin de favoriser le parasitisme et l'abondance de *T. perfectus* dans le canola (objectifs 1 et 3). Cela complète le peu d'études menées en Europe portant sur l'influence du contexte spatial sur l'ensemble des parasitoïdes de *C. obstrictus* (Kovács *et al.*, 2016 ; Berger *et al.*, 2018 ; Kovács *et al.*, 2019 ; Langer V. & Jensen, 2024). De plus, l'objectif 3 de cette thèse a permis de cibler les méthodes optimales de collecte de *T. perfectus* dans le canola et de conservation en laboratoire pour maximiser son effectif. A notre connaissance, c'est la première fois que ces méthodes ont été étudiées dans le but d'effectuer des lâchers de parasitoïdes si leur élevage de masse n'est pas sur pied. Les méthodes dans l'objectif 3 pourraient donc être investiguées pour d'autres parasitoïdes contrôlant d'autres ravageurs du canola ou d'autres cultures. D'un point de vue fondamental, l'objectif 2 a permis de montrer pour la première fois qu'un ectoparasitoïde adulte hibernant hors de son hôte est plus résistant au froid que celui-ci. Une information essentielle lorsque l'on souhaite valider si un ennemi naturel exotique pourrait être introduit et survivre à un hiver rude pour contrôler un ravageur exotique dans le cadre d'une lutte biologique classique.

Au regard des résultats de l'ensemble de cette thèse et des autres résultats abordés dans cette conclusion, des lâchers inoculatifs de *T. perfectus* au Québec et en Ontario sont définitivement possibles. L'introduction de ce parasitoïde dans les Prairies est également possible. Les derniers résultats en attente du projet pancanadien liés aux aspects économiques, climatiques et agronomiques permettront de valider définitivement la pertinence de cette introduction. D'ailleurs, un rapport est actuellement en cours de rédaction au sujet de cette très prometteuse introduction, suggérée par Gariepy *et al.* (2024). Cette thèse et le projet pancanadien dans lequel elle est inclus montrent l'ampleur et l'importance de tout ce qu'il est nécessaire d'analyser dans le cadre d'un programme de lutte biologique

## ANNEXE A

# DISTRIBUTION AND PARASITISM RATE OF CABBAGE SEEDPOD WEEVIL PARASITOIDS OVER ALMOST A DECADE IN QUEBEC (CANADA)

Sébastien Boquel, Marie D'Ottavio, Jennifer De Almeida, Alexis Latraverse, Geneviève Labrie

et Eric Lucas

Étude sous presse dans la revue Crop Protection :

Boquel, S., D'Ottavio, M., De Almeida, J., Latraverse, A., Labrie, G., et Lucas, E. (sous presse). Distribution and parasitism rate of cabbage seedpod weevil parasitoids over almost a decade in Quebec (Canada). *Crop protection*.

#### Abstract / Résumé

The cabbage seedpod weevil (CSW), a pest of oilseed rape crops, was first detected in the Province of Quebec (Canada) in canola in 2000. The parasitoid wasp *Trichomalus perfectus* is the main biological control agent of the CSW in Europe. However, its efficiency and distribution in Quebec are poorly known. We investigated CSW damage in canola fields, along with the abundance and parasitism rates of all its parasitoids, as well as that of *T. perfectus* alone, in Quebec from 2012 to 2020. This study highlighted that the CSW is well established in Quebec (82% of canola fields sampled), especially in the regions of Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, and Capitale-Nationale. Only three fields exceeded the threshold of 25% damaged pods, and only in 2019. Parasitoids of CSW were present in 62% of canola fields. Their distribution follows that of the CSW and their populations were primarily composed of Pteromalidae (95.7% individuals) among which *T. perfectus* was the main species with almost 80% of the individuals. The mean parasitism rate from 2012 to 2020 was 43.1% and that of *T. perfectus* was 26.1%. Seed damage was reduced by 47% on average when CSW larvae were parasitized. Parasitoids, particularly *T. perfectus* due to its higher abundance compared to other parasitoid species and its significant contribution to the overall parasitism rate, play a key role in controlling CSW populations in Quebec, helping to keep them below the economic damage threshold.

Keywords: Biological control; pest; canola crop; Pteromalidae; Curculionidae; *Trichomalus perfectus*; *Ceutorhynchus obstrictus*; economic damage threshold

Le charançon de la silique (CSW), un ravageur des cultures de colza, a été détecté pour la première fois dans la province de Québec (Canada) sur du canola en 2000. La guêpe parasitoïde *Trichomalus perfectus* est le principal agent de lutte biologique du CSW en Europe. Cependant, son efficacité et sa répartition à travers la province québécoise sont mal connues. Nous avons étudié les dommages causés par le CSW dans les champs de canola, ainsi que l'abondance et les taux de parasitisme de tous ses parasitoïdes, et spécifiquement de *T. perfectus*, au Québec de 2012 à 2020. Cette étude a révélé que le CSW est bien établi au Québec (82 % des champs de canola échantillonnés), en particulier dans les régions du Bas-Saint-Laurent, de la Chaudière-Appalaches et de la Capitale-Nationale. Seuls trois champs ont dépassé le seuil de 25 % de siliques endommagées, et ce uniquement en 2019. Les parasitoïdes du CSW étaient présents dans 62 % des champs de canola. Leur distribution suit celle du CSW et leurs populations étaient principalement composées de Pteromalidae (95,7 % des individus), parmi lesquels *T. perfectus* était l'espèce principale avec près de 80 % des individus. Le taux moyen de parasitisme de 2012 à 2020 était de 43,1 %, et celui de *T. perfectus* de 26,1 %. Les dommages aux grains ont été réduits de 47 % en moyenne lorsque les larves de

CSW étaient parasitées. Les parasitoïdes, et en particulier *T. perfectus* en raison de son abondance plus élevée par rapport aux autres espèces de parasitoïdes et de sa contribution significative au taux global de parasitisme, jouent un rôle clé dans le contrôle des populations du CSW au Québec, contribuant à les maintenir sous le seuil de perte économique.

Mots-clés : Lutte biologique ; ravageur ; culture de canola ; Pteromalidae ; Curculionidae ; *Trichomalus perfectus* ; *Ceutorhynchus obstrictus* ; seuil de perte économique

#### 1. Introduction

The cabbage seedpod weevil (CSW), *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae), a pest native to Europe (Bonnemaison, 1957; Dmoch, 1965; Buntin, 1999), is considered as one of the primary pests of canola (*Brassica napus* L., Brassicaceae) in North America (Haye *et al.*, 2013; Hussain *et al.*, 2023). Reported for the first time in Vancouver (Canada) in 1931 (Baker, 1936; McLeod, 1962), it spread to Washington State by 1935 (Baker, 1936), and subsequently to the south and east of the USA (Brodeur *et al.*, 2001). In Canada, it was later reported in Alberta in 1995 (Butts and Byers, 1996; Dosdall *et al.*, 2001), elsewhere in British Columbia in 1997, and in Saskatchewan in 2000 (Brodeur *et al.*, 2001). In the early 2000s, CSW was also found in Ontario and Quebec (Brodeur *et al.*, 2001; Mason *et al.*, 2003). It is currently widespread in the Canadian Prairies, Ontario, and Quebec provinces (Cárcamo *et al.*, 2007; Dosdall and Mason, 2010; Dosdall and Cárcamo, 2011) with high abundances in some areas.

Both CSW adults and larvae cause damage to canola plants. Adults feed on buds, flowers, and pods, and mate before females lay their eggs in the pods which can lead to a reduced number of pods per plant (Dosdall *et al.*, 2001). After oviposition, the pod is marked with a pheromone to prevent other CSW females from ovipositing (Kozlowski *et al.*, 1983; Ferguson and Williams, 1991; Dosdall and Cárcamo, 2011). In most cases, this ensures that only one larva is present in the pod, although two to three larvae can be found when the infestation is high (Kozlowski *et al.*, 1983; Brodeur *et al.*, 2001; Cárcamo *et al.*, 2001). After hatching, the larva feeds on the seeds inside the pod for a period of two or three weeks, then bores a hole through the pod wall and drops to the ground to pupate in the soil (Bonnemaison, 1957; Dmoch, 1965). During their development, the larvae eat three to six seeds per pod (Dmoch, 1965; Murchie, 1996; Brodeur *et al.*, 2001) which can cause between 20 to 30% of seed loss in each pod (Kirk, 1992; Cárcamo *et al.*, 2001; Cárcamo and Brandt, 2017). Moreover, damaged pods can be more sensitive to disease and be more prone to pod shattering explaining the increase in yield loss at harvest (Cárcamo and Brandt, 2017; Muhammad Sarwar, 2017). Yield losses in North America can be up to 35% (McKaffrey *et al.*, 1986; Buntin 1999;

Cárcamo *et al.*, 2001; Cárcamo and Brandt, 2017; Cárcamo *et al.*, 2019). Fields exceeding 25% of damaged pods are estimated to experience yield loss (Lerin and Rivault, 1984; Buntin, 1999; Cárcamo and Brandt, 2017).

Research on the CSW has been intensive in the Canadian Prairies and different control strategies have been evaluated, including chemical, mechanical, and cultural (Dosdall *et al.*, 2001; Cárcamo *et al.*, 2005; Cárcamo *et al.*, 2007; Dosdall, 2009; Dosdall and Mason, 2010; Tansey *et al.*, 2011). According to Buntin (1999), chemical control is not justified until infested pods exceed 26-40%. In Canada, foliar insecticides are applied when an average of 25 to 40 adult CSW are caught in 10 sweeps at early bloom, with multiple sets of 10 sweeps taken in each field (Dosdall *et al.*, 2006; Cárcamo *et al.*, 2019).

The biological control of CSW has been well-studied in Europe. Indeed, parasitism rates that include all parasitoids averaged 50% (Alford *et al.*, 1996; Ulber and Vidal, 1998; Haye *et al.*, 2010). In the United Kingdom, Sweden, and Estonia, the average parasitism rate exceeded 30%, generally staying below 70% in 60% of oilseed rape crops (*Brassica napus* L.), though it occasionally exceeded 70% (Ulber *et al.*, 2010). It was approximately 70% in Denmark (Langer and Jensen, 2024), and in another study in Estonia, it ranged from 76 to 94% in 2008 and 2009 (Veromann *et al.*, 2013). Lastly in Estonia, the mean parasitism rate was 55% (ranging between 8.3 and 87%) (Kovács *et al.*, 2019).

Among all parasitoids attacking the CSW in Europe, *Trichomalus perfectus* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae), a palearctic species, is the most important parasitoid and the main one responsible for controlling CSW populations (Williams, 2003). It was reported that CSW larvae parasitized by *T. perfectus* feed on fewer seeds (about 3.2) than unparasitized larvae (about 5.2), which represents a 38% damage reduction (Murchie, 1996). Moreover, *T. perfectus* parasitism rates in Europe can sometimes reach up to 95% (Lerin, 1987; Buntin, 1998; Murchie and Williams, 1998; Haye *et al.*, 2010), with this species accounting for nearly 90% of the parasitoids parasitizing the CSW in Germany (Haye *et al.*, 2015) and Denmark (Langer and Jensen, 2024). It is also one of the most abundant and efficient parasitoids in the United Kingdom (Murchie, 1996) and Estonia (Veromann *et al.*, 2010; Kovács *et al.*, 2013; Kovács *et al.*, 2019), where its parasitism rate can reach up to 61%, as well as in Germany, where it can be as high as 50% (Ulber and Vidal, 1998).

In Canada, *Trichomalus perfectus* is not present in the Prairies, where at least 14 other parasitoid species have been reported to parasitize CSW (Haye *et al.*, 2013). These 14 species are not efficient enough to control CSW populations with a parasitism rate usually less than 15% (Buntin, 1998; Dosdall *et al.*, 2006;

Dosdall *et al.*, 2009). *Trichomalus perfectus* is only present in the provinces of Ontario and Quebec where it was discovered in 2009 (Mason *et al.*, 2011; Labrie, unpublished data), without any direct or intentional human intervention. Given that *T. perfectus* is indigenous to Europe, its importation to the Prairies has not yet been approved (Gariepy *et al.*, 2024). Relocation of *T. perfectus* from Ontario and Quebec to the Prairies is under serious consideration and is being carefully studied regarding many aspects (economic, environmental, efficacy to control the CSW, etc.). Overall parasitism rates of the CSW in eastern Canada are averaging 18% (Mason *et al.*, 2011) though they can be higher in Quebec (Labrie, unpublished data). Following the *T. perfectus* discovery in Quebec, its parasitism rate increased rapidly. For instance, between 2010 and 2012 in Saint-Augustin-de-Desmaures (Laval University experimental site), it increased from 12 to 90% (Létourneau, unpublished data). The authors suggested that this indicated a successful parasitoid establishment in the province.

Most measures taken to control the CSW rely on insecticides, and little is known about biological control, especially in Canada. In this context, the objectives of the present study were to (i) evaluate the distribution and abundance of CSW populations and its parasitoids across different canola-producing regions of Quebec, (ii) identify parasitoid species present in canola fields, and (iii) evaluate the parasitism rate of CSW larvae by the main parasitoid species (*T. perfectus*, *Trichomalus lucidus* (Walker), and some other Pteromalidae species).

#### 2. Materials and Methods

#### Sites

Fields were sampled from 2012 to 2020 in canola-growing areas in the Province of Quebec (Canada). A total of 235 spring canola fields were sampled across 11 regions of Quebec (Figure A1), including 55 in Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ), 52 in Bas-Saint-Laurent (BSL), 50 in Abitibi-Témiscamingue (AT), 34 in Chaudière-Appalaches (CA), 21 in Capitale-Nationale (CN), 9 in Centre-du-Québec (CDQ), 4 in Estrie (EST), 4 in Mauricie (MAU), 3 in Lanaudière (LAN), 2 in Montérégie-Est (ME), and 1 in Montréal (MTL).



Figure A 1 : Location of canola fields sampled in different regions of Quebec between 2012 and 2020. Region names are abbreviated as follow: Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Côte-Nord (CND), Estrie (EST), Gaspésie – Îles-de-la-Madeleine (GAS), Lanaudière (LAN), Laurentides (LAU), Mauricie (MAU), Montérégie-Est (ME), Montréal (MTL), Nord-du-Québec (NDQ), Outaouais (OUT) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ).

## Pods and insects sampling

In each canola field, 1,000 pods were harvested at the beginning of the ripening stage (BBCH 80- 82). Pods were harvested at five sampling stations (200 pods per station) located about 10 m inside the field and evenly spaced over 200 m along the edge of the field. Pods were taken from the full height of the plants to ensure a representative sample and placed in paper bags to prevent molding. The bags were kept at room temperature until they were shipped to CÉROM (Saint-Mathieu-de-Beloeil, QC, Canada) after two days maximum. Once received, pods were immediately placed in sealed cardboard emergence boxes (Dosdall *et al.*, 2006; Veromann *et al.*, 2010; Kovács *et al.*, 2013) and left at room temperature (20° C) for six weeks to allow insects (CSW larvae and/or parasitoids) to emerge from the pods (Dosdall *et al.*, 2006). After this period, the pods were individually inspected and those with emergence holes were set aside and counted. The number of seeds per pod was then counted on 20 undamaged pods (without an exit hole) and the number of healthy seeds and seeds eaten per pod was counted on a maximum of 20 damaged pods

(with an exit hole). Given the large quantity of pods collected, it was not feasible to dissect them all to ensure the presence of weevil remains or parasitoid pupae. Consequently, parasitism rates and damages might be slightly underestimated. The diameter of the holes was also evaluated using a 0.7 mm mechanical pencil to assess if the pod was hosting a parasitoid. To do so, the pencil lead was inserted into the hole to see if it could fit. The largest ( $\geq 0.7$  mm) emergence holes were attributed to CSW larvae, and the smallest (< 0.7 mm) and serrated ones were attributed to parasitoids (Williams, 2003).

Each box was also inspected for parasitoids belonging to the Chalcidoidea superfamily. Those were counted and preserved in 90% alcohol until identification. Individuals were identified to species when possible or classified into morphotypes using a digital microscope (Keyence VHX 5000 and VHX-J20T). Specimens of each species and each morphotype were sent to the Laboratoire d'expertise et de diagnostic en phytoprotection (MAPAQ, Quebec City, QC, Canada) for validation and identification purposes. The identification of parasitoids in 2012 and 2013 was attempted both morphologically and molecularly, however, the DNA quality was too poor for molecular identification, so those parasitoids were not included in the analysis of species composition.

#### Statistical analysis

All analyses were conducted using R statistical software, version 4.2.2 within the RStudio platform (R Core Team, 2022). Before analysis, data exploration was carried out following the protocol described by Zuur *et al.* (2010).

The percentage of damaged pods was calculated for each site by dividing the number of pods with exit holes by the total number of harvested pods. The contribution of each species to the CSW parasitoid community was calculated for each year and each region by dividing the number of individuals of each species by the total number of emerged parasitoids at sites where the species was present, multiplied by 100. Thus, the percentage calculated for each species does not add up to 100 due to the variable/unequal number of sites where each species was present. The parasitism rate of CSW larvae was calculated for each site (for fields with the presence of damaged pods) by dividing the number of emerged parasitoids by the number of pods with exit holes, multiplied by 100. The parasitism rate was then calculated for all CSW parasitoids (all species combined), as well as for *T. perfectus* only.

Numbers of healthy seeds per pod and eaten seeds per damaged pod were analyzed using a mixed model approach to account for the non-independent spatial associations (pseudoreplication) in the data and

the unbalanced replication (Pinheiro & Bates 2000; Bolker *et al.*, 2009). The data were analyzed using linear mixed models [LMM; *lme4::lmer()* (Bates *et al.*, 2015)] assuming a Gaussian distribution of the error and the identity link function. Note that even though the Poisson distribution is recommended for the analysis of count data, which are discrete and positive, the number of healthy seeds and eaten seeds was normally distributed with a constant standard deviation. The number of healthy seeds per pod was modeled as a function of pod type (no hole, large hole, and small hole) whereas the number of eaten seeds per damaged pod was modeled as a function of hole size (large and small). Both models included a random intercept for the Site as a random effect. The models were fitted with maximum likelihood (ML) and the main effects were tested using likelihood ratio tests [LRT; function *car::Anova()*]. The assumptions of the models were visually checked and normality and homoscedasticity were also tested by Shapiro-Wilk tests [function *stats::shapiro.test()*] and Levene tests [function *car::leveneTest()*], respectively, performed on the model residuals. The parameter estimates presented for the final models were compared using the estimated marginal means procedure [function *emmeans::emmeans()*] with Tukey correction for multiple testing. All statistical tests were considered significant for p-values  $\leq 0.05$  (i.e.,  $\alpha = 0.05$ ).

#### 3. Results

#### Presence of CSW damage in Quebec

The Centre-du-Québec, Estrie, Lanaudière, Mauricie, Montérégie-Est, and Montréal regions are not major canola-producing regions and were therefore only sampled a few times at the beginning of the project. For this reason, the results mainly focus on the main canola-producing regions (Abitibi-Témiscamingue, Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, Capitale-Nationale, and Saguenay-Lac-Saint-Jean).

CSW damage was observed in all sampled regions, apart from Lanaudière (Table A1), and in 192 out of 235 canola fields sampled (82%; Table A1Erreur ! Source du renvoi introuvable.). The incidence of damaged pods, however, varied greatly from year to year, ranging from 65.4% (2015) to 100% (2019) (Table A1). The incidence of damaged pods was lower in Montérégie-Est (50%) and Abitibi-Témiscamingue (62%) compared to other regions. Saguenay-Lac-Saint-Jean had an intermediate value with 78.2% of fields showing CSW damage (Table A1).

Table A 1: Percentages of canola fields with the presence of cabbage seedpod weevil damage in the different regions of Quebec sampled between 2012 and 2020. The numbers within brackets represent the total number of fields sampled. Regions in the first column are Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Estrie (EST), Lanaudière (LAN), Mauricie (MAU), Montérégie-Est (ME), Montréal (MTL) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ). - (-): no sampling.

					Percenta	ge (number o	of fields)			
Region	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total per region
AT	50 (4)	50 (4)	0(1)	25 (4)	40 (5)	40 (5)	55.6 (9)	100 (9)	88.9 (9)	62.0 (50)
BSL	80 (5)	75 (4)	75 (4)	83.3 (6)	66.7 (6)	100 (6)	100 (7)	100 (7)	100 (7)	88.5 (52)
CA	100 (5)	80 (5)	100 (5)	100 (3)	100 (3)	100 (4)	100 (3)	100 (3)	100 (3)	97.1 (34)
CDQ	100 (3)	100 (3)	100(1)	50 (2)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	88.9 (9)
CN	100 (2)	100 (3)	100 (4)	100 (3)	100 (2)	100 (3)	100 (2)	100 (1)	100(1)	100.0 (21)
EST	100 (1)	100 (1)	- (-)	100(1)	100 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (4)
LAN	0 (3)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0.0 (3)
MAU	100 (2)	100 (1)	- (-)	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (4)
ME	100(1)	0(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	50.0 (2)
MTL	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (1)
SLSJ	100 (5)	100 (3)	60 (5)	33.3 (6)	80 (5)	83.3 (6)	57.1 (7)	100 (9)	88.9 (9)	78.2 (55)
Total per year	81.2 (32)	80.0 (25)	80.0 (20)	65.4 (26)	72.7 (22)	83.3 (24)	75.0 (28)	100.0 (29)	93.1 (29)	82.0 (235)

Among the fields with CSW damage, the incidence of damaged pods ranged from 0.1 to 65.2% (average 3.1%) (Table A2). The percentage of CSW damage varied from year to year with higher percentages in 2016 (4.5%), 2017 (3.7%), and 2019 (8.0%). The lowest percentages of damaged pods were observed in 2015 (0.5%) and 2018 (1.1%) (Table A2). The average percentages of damaged pods were higher in regions near the Saint Lawrence River: Capitale-Nationale (7.1%), Bas-Saint-Laurent (5.0%), and Chaudière-Appalaches (3.3%). The regions further north (Abitibi-Témiscamingue and Saguenay-Lac-Saint-Jean) had intermediate values (1.2 and 1.5%, respectively). Other regions had low percentages, and the number of sampled canola fields was lower (< 10), including Estrie, than the previously named regions (Table A2).

Between 2012 and 2020, only three fields (1.3%) exceeded the economic damage threshold of 25% damaged pods beyond which a yield loss can be anticipated. These fields were in Bas-Saint-Laurent (28.6 and 65.2%) and Capitale-Nationale (41.4%). The thresholds were all exceeded in 2019, the same year the average percentage of damaged pods was highest (Table A2).

Table A 2: Average percentages of damaged pods in canola fields with the presence of cabbage seedpod weevil damage in the different regions sampled between 2012 and 2020. The numbers within brackets represent the number of fields with cabbage seedpod weevil damage. Regions in the first column are Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), (Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Estrie (EST), Lanaudière (LAN), Mauricie (MAU), Montérégie-Est (ME), Montréal (MTL) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ). - (-): no sampling.

	Percentage (number of fields)											
Region	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total per region		
AT	0.1 (2)	0.1 (2)	0.0 (0)	0.1 (1)	0.1 (2)	0.3 (2)	0.3 (5)	3.3 (9)	0.6 (8)	1.2 (31)		
BSL	1.7 (4)	1.6 (3)	4.3 (3)	0.4 (5)	5.3 (4)	5.9 (6)	1.9 (7)	16.3 (7)	2.9 (7)	5.0 (46)		
CN	0.9 (2)	7.1 (3)	3.3 (4)	1.6 (3)	14.7 (2)	8.3 (3)	0.9 (2)	41.4 (1)	10.9(1)	7.1 (21)		
CDQ	0.3 (3)	1.8 (3)	0.1 (1)	0.1 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0.8 (8)		
CA	3.0 (5)	3.8 (4)	0.9 (5)	0.6 (3)	4.6 (3)	2.0 (4)	2.1 (3)	4.0 (3)	11.1 (3)	3.3 (33)		
EST	2.2 (1)	3.2 (1)	- (-)	0.1 (1)	0.1 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	1.6 (4)		
LAN	0.0 (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0.0 (0)		
MAU	0.3 (2)	1.6(1)	- (-)	0.1 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0.6 (4)		
ME	0.2 (1)	0.0 (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0.2 (1)		
MTL	0.0(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0.0 (1)		
SLSJ	0.5 (5)	0.5 (3)	2.9 (3)	0.2 (2)	1.9 (4)	1.2 (5)	0.3 (4)	3.9 (9)	0.5 (8)	1.5 (43)		
Total per year	1.2 (26)	2.6 (20)	2.5 (16)	0.5 (17)	4.5 (16)	3.7 (20)	1.1 (21)	8.0 (29)	2.6 (27)	3.1 (192)		

Presence and abundance of CSW parasitoids in Quebec

CSW parasitoids were found in 119 out of the 192 fields where damaged pods were observed (62%; Table A3). The incidence of parasitoids was higher between 2012 and 2017 (62.5 to 80.8%) compared with 2018 to 2020 (41.4 to 52.4%) (Table A3). The percentage of fields with the presence of parasitoids was lower for Abitibi-Témiscamingue (19.4%) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (48.8%) than for the other regions (Table A3).

Table A 3: Percentages of canola fields with the presence of cabbage seedpod weevil parasitoids among fields with the presence of cabbage seedpod weevil damage in the different sampled regions between 2012 and 2020. The numbers within bracket represents the number of fields with presence of cabbage seedpod weevil damage. Regions in the first column are Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Estrie (EST), Lanaudière (LAN), Mauricie (MAU), Montérégie-Est (ME), Montréal (MTL) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ). - (-): no sampling.

	Percentage (number of fields)									
Region	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total per region
AT	100 (2)	50 (2)	- (0)	100(1)	0 (2)	0 (2)	0 (5)	11.1 (9)	12.5 (8)	19.4 (31)
BSL	75 (4)	100 (3)	66.7 (3)	40 (5)	75 (4)	83.3 (6)	100 (7)	57.1 (7)	42.9 (7)	69.6 (46)
CA	60 (5)	75 (4)	100 (5)	66.7 (3)	100 (3)	100 (4)	66.7 (3)	66.7 (3)	100 (3)	81.8 (33)
CDQ	100 (3)	66.7 (3)	0(1)	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	75.0 (8)
CN	100 (2)	100 (3)	75 (4)	100 (3)	100 (2)	100 (3)	50 (2)	100(1)	100(1)	90.5 (21)
EST	100(1)	100 (1)	- (-)	100(1)	100 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (4)
LAN	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (0)
MAU	50 (2)	100 (1)	- (-)	0(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	50.0 (4)
ME	100(1)	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (1)
MTL	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (1)
SLSJ	80 (5)	33.3 (3)	66.7 (3)	50 (2)	25 (4)	40 (5)	25 (4)	44.4 (9)	62.5 (8)	48.8 (43)
Total per year	80.8 (26)	75.0 (20)	75.0 (16)	64.7 (17)	62.5 (16)	70.0 (20)	52.4 (21)	41.4 (29)	48.1 (27)	62.0 (192)

A total of 1,128 parasitoids were collected between 2012 and 2020 (Table A4). CSW parasitoids were found in all sampled regions apart from Lanaudière (Table A4). Nearly half of the parasitoids were retrieved from Bas-Saint-Laurent (520; 46.1%) and a quarter from Chaudière-Appalaches (285; 25.3%) (Table A4Erreur ! Source du renvoi introuvable.). Capitale-Nationale (159; 14.1%) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (103; 9.1%) together accounted for almost the last quarter of the parasitoids. Finally, very few parasitoids (61; 5.4%) were collected in the remaining six regions (Table A4). Parasitoids were most abundant in 2013 (n = 245; 21.7%) and 2019 (n = 209; 18.5%). The lowest abundances were observed in 2015 (n = 45; 4.0%) and 2017 (n = 65; 5.8%). Other years had average abundances generally close to 100 individuals (Table A4).
Table A 4: Number of parasitoids retrieved from different regions of Quebec sampled between 2012 and 2020. The numbers within brackets represent the number of fields with presence of parasitoids. Regions in the first column are Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Estrie (EST), Lanaudière (LAN), Mauricie (MAU), Montérégie-Est (ME), Montréal (MTL) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ). - (-): no sampling.

	Number of parasitoids (number of fields)									
Region	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total per region
AT	2 (2)	1(1)	- (0)	1(1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	2 (1)	9 (6)
BSL	65 (3)	46 (3)	18 (2)	10(2)	44 (3)	39 (5)	76 (7)	180 (4)	42 (3)	520 (32)
CN	12 (2)	40 (3)	28 (3)	22 (3)	25 (2)	13 (3)	1 (1)	5 (1)	13 (1)	159 (19)
CDQ	6 (3)	14 (2)	0 (0)	1 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	21 (6)
СА	27 (3)	121 (3)	18 (5)	9 (2)	26 (3)	9 (4)	16(2)	5 (2)	54 (3)	285 (27)
EST	7(1)	12(1)	- (-)	1(1)	1(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	21 (4)
LAN	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0 (0)
MAU	1(1)	1(1)	- (-)	0 (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	2 (2)
ME	1 (1)	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	1 (1)
MTL	7(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	7 (1)
SLSJ	19 (4)	10(1)	31 (2)	1 (1)	7(1)	4 (2)	4 (1)	16 (4)	11 (5)	103 (21)
Total per year	147 (21)	245 (15)	95 (12)	45 (11)	103 (10)	65 (14)	97 (11)	209 (12)	122 (13)	1128 (119)

Parasitoid species composition

Parasitoids collected in 2012 and 2013 (n = 392; 34.8%) had all been pre-identified as belonging to the Chalcidoidea superfamily before being sent for molecular identification. Unfortunately, they could not be identified due to poor DNA quality and were therefore not considered in the calculation of species composition.

Almost all parasitoids collected from 2014 to 2020 (n = 736; 65.2%) belonged to the Pteromalidae family (n = 704; 95.7%; Table A5Erreur ! Source du renvoi introuvable.), of which more than threequarters were *T. perfectus* (n = 555; 78.8%). A few specimens of *T. lucidus* (n = 26; 3.7%) and *Mesopolobus morys* (Walker) (n = 2; 0.3%) were also found (Table A5). It is likely that the vast majority of Chalcidoidea specimens collected in 2012 and 2013 also belonged to the Pteromalidae family with probably more than three quarters belonging to *T. perfectus*.

Family	Species	Number (%)		
	Trichomalus perfectus	555 (75.4)		
Dtanamalidaa	Trichomalus lucidus	26 (3.5)		
Pteromandae	Mesopolobus morys	2 (0.3)		
	Other	121 (16.4)		
Eurytomidae	Eurytoma sp.	1 (0.1)		
Eulophidae	Euderus sp.	2 (0.3)		
Mymaridae	Unknown species	2 (0.3)		
Chalcididae	Unknown species	1 (0.1)		
Other		26 (3.5)		
Total		736 (100)		

Table A 5: Number of individuals (and percentage) for each species of the Chalcidoidea superfamily collected between 2014 and 2020 in different regions of Quebec.

The percentages of *T. perfectus* and other Pteromalidae were relatively similar between years, accounting on average for 78.9 and 32.4% of collected parasitoids, respectively (Figure A2). Regarding the two minority species, *T. lucidus* was only found in 2014 (n = 20; 2.7%) and 2015 (n = 6; 0.8%), and *M. morys* was only found in 2019 (n = 1; 0.1%) and 2020 (n = 1; 0.1%) (Figure A2; Table A5). Other Pteromalidae species were not necessarily different from the identified ones, but the identification could not be carried out beyond the family due to specimen degradation (*e.g.* missing antennae, head, body, etc...) and the difficulty in identifying Pteromalidae species. Therefore, the percentages of species are possibly higher than what is presented in Figure A2 and Table A5.



Figure A 2: Percentages of the contribution of each species or species group to the parasitoid community per year from 2014 to 2020 in different regions of Quebec for fields where they were present.

The percentage of *T. perfectus* was relatively similar in Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, and Saguenay-Lac-Saint-Jean (~ 80% of the parasitoids community) while it was lower in Capitale-Nationale (70.9%) and Abitibi-Témiscamingue (61.1%; Figure A3). *Trichomalus perfectus* was not found in Centre-du-Québec and Estrie. The two *M. morys* individuals were found in regions where the number of parasitoids was highest (Bas-Saint-Laurent and Chaudière-Appalaches) and represented respectively 2.5 and 25% of the parasitoid community in the fields where it was present. *Trichomalus lucidus* (n = 26) was found in Capitale-Nationale (n = 13), Saguenay-Lac-Saint-Jean (n = 10), Chaudière-Appalaches (n = 2) and Estrie (n = 1) (Figure A3). It represented respectively 37.4, 33.3, 62.5, and 100% of the parasitoid community in the fields where it was present.



Figure A 3: Percentages of the contribution of each species or species group to the parasitoid community by region of Quebec from 2014 to 2020 for fields where they were present. AT : Abitibi-Témiscamingue, BSL : Bas-Saint-Laurent, CA : Chaudière-Appalaches, CDQ : Centre-du-Québec, CN : Capitale-Nationale, EST : Estrie, SLSJ : Saguenay-Lac-Saint-Jean.

Parasitism rate of the parasitoid species assemblage

Among fields where parasitoids were collected, parasitism rates per field ranged from 2.4 to 100.0%, with an overall average of 43.1% per site (Table A6). Apart from fields where few samplings were conducted (Estrie, Lanaudière, Mauricie, Montérégie-Est, and Montréal), the highest regional averages were observed in Abitibi-Témiscamingue (68.5%) and Centre-du-Québec (63.0%), while the lowest was observed in Chaudière-Appalaches (27.8%) and Capitale-Nationale (35.4%). Bas-Saint-Laurent and Saguenay-Lac-Saint-Jean had intermediate parasitism rates of 46.3 and 43.7%, respectively (Table A6). When considering all sites with the presence of CSW damage (192 sites), the average parasitism rates were lower, especially for Abitibi-Témiscamingue where it dropped from 68.5 to 13.3% (data not shown). This decline was not seen or was less pronounced for the other regions (0 to -22.4%; data not shown).

Parasitism rates varied from year to year with values above 50% in 2012 (68.4%), 2013 (52.8%) and 2015 (75.4%; Table A6). The lowest parasitism rate was observed in 2019 (9.0%).

Table A 6: Parasitism rate of CSW larvae by all parasitoids per field among fields with the presence of parasitoids in the different regions of Quebec sampled between 2012 and 2020. The numbers within brackets represent the number of fields with presence of parasitoids. Regions in the first column are Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Estrie (EST), Lanaudière (LAN), Mauricie (MAU), Montérégie-Est (ME), Montréal (MTL) and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ). -(-): no sampling.

	Demonstrate (number of fields)										
	rercentage (number of fields)										
Region	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total per region	
AT	100 (2)	100(1)	- (0)	100(1)	- (0)	- (0)	- (0)	2.4 (1)	8.7 (1)	68.5 (6)	
BSL	90.5 (3)	86.1 (3)	21.4 (2)	70 (2)	24.3 (3)	36.7 (5)	44.7 (7)	15.1 (4)	46.4 (3)	46.3 (32)	
CA	71.4 (2)	18 (3)	21.8 (3)	63.3 (3)	10.3 (2)	11.7 (3)	6.3 (1)	1.2 (1)	13.3 (1)	27.8 (19)	
CDQ	72.2 (3)	30.7 (2)	- (0)	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	63.0 (6)	
CN	17.5 (3)	75.9 (3)	54.1 (5)	75 (2)	16.5 (3)	13.7 (4)	30.6 (2)	4.3 (2)	26.7 (3)	35.4 (27)	
EST	31.8 (1)	25(1)	- (-)	100(1)	100 (1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	64.2 (4)	
LAN	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (0)	
MAU	50 (1)	6.3 (1)	- (-)	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	28.1 (2)	
ME	50 (1)	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	50.0 (1)	
MTL	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	100.0 (1)	
SLSJ	80.1 (4)	58.8 (1)	30.8 (2)	50(1)	15.9 (1)	13.3 (2)	80 (1)	8.8 (4)	53.8 (5)	43.7 (21)	
Total per year	68.4 (21)	52.8 (15)	36.7 (12)	75.4 (11)	25.9 (10)	21.4 (14)	41.8 (11)	9.0 (12)	39.2 (13)	43.1 (119)	

Parasitism rate by T. perfectus

Among fields where parasitoids were found between 2014 and 2020 (83), 90.4% had *T. perfectus*. Its presence ranged only from 87.5 to 100.0% of the fields between the regions where it was found (Abitibi-Témiscamingue, Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, Capitale-Nationale, and Saguenay-Lac-Saint-Jean). Among these fields, the average parasitism rate per field was 26.1% (Table A7). Parasitism rates varied greatly from year to year. The highest parasitism rate was observed in 2015 (53.8%) while the lowest was observed in 2016 (10.7%) and 2019 (7.3%) (Table A7). Intermediate parasitism rates were observed in 2014 (30.2%), 2018 (35.1%) and 2020 (36.3%). The highest regional averages were observed in Abitibi-Témiscamingue (35.0%) and Bas-Saint-Laurent (32.0%) (Table A7). Saguenay-Lac-Saint-Jean and Capitale-Nationale showed intermediate parasitism rates (26.8% and 24.2%, respectively) while the lowest parasitism rate was observed in Chaudière-Appalaches (15.0%).

Table A 7: Parasitism rate of CSW larvae by *T. perfectus* among fields with the presence of *T. perfectus* in the different regions of Quebec sampled between 2014 and 2020. The numbers within brackets represent the number of fields with presence of *T. perfectus*. Regions in the first column are Abitibi-Témiscamingue (AT), Bas-Saint-Laurent (BSL), Chaudière-Appalaches (CA), Centre-du-Québec (CDQ), Capitale-Nationale (CN), Estrie (EST), and Saguenay-Lac-Saint-Jean (SLSJ). - (-): no sampling.

	Percentage (number of fields)									
Region	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total per region		
AT	- (-)	100(1)	- (-)	- (-)	- (-)	0.8 (1)	4.3 (1)	35.0 (3)		
BSL	15.6 (2)	65 (2)	20.6 (2)	26 (5)	41.8 (7)	12.8 (4)	41.2 (3)	32.0 (25)		
CA	14.8 (3)	37.5 (3)	6.5 (2)	4.3 (2)	6.2 (1)	0.7(1)	9.2 (1)	15.0 (13)		
CDQ	- (-)	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (0)		
CN	48.8 (5)	37.5 (1)	9.0 (3)	13.7 (4)	25.9 (2)	3.4 (2)	20.8 (3)	24.2 (20)		
EST	- (-)	- (0)	- (0)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (0)		
SLSJ	21.7 (2)	50(1)	4.5 (1)	6.7 (2)	- (0)	7.2 (4)	58.9 (4)	26.8 (14)		
Total per year	30.2 (12)	53.8 (8)	10.7 (8)	15.9 (13)	35.1 (10)	7.3 (12)	36.3 (12)	26.1 (75)		

Healthy and consumed seeds by the CSW

The total number of healthy seeds per pod differed between pods with no holes and pods with small or large holes ( $\chi(1) = 1719$ ; p < 0.001; Figure A4a). The total number of healthy seeds was significantly higher in undamaged pods ( $25.9 \pm 0.2$ ) than in damaged pods ( $19.9 \pm 0.2$ ). Among damaged pods, the total number of healthy seeds in damaged pods was significantly higher when the CSW larva was parasitized ( $21.3 \pm 0.4$ ) than when it was not parasitized ( $19.6 \pm 0.2$ ).

The number of seeds consumed by CSW larvae was also lower when it was parasitized  $(2.5 \pm 0.1)$  than when it was not parasitized  $(4.7 \pm 0.1; \chi_{(1)} = 167.0; p < 0.001;$  Figure A4b). This corresponds to a 47% reduction in the number of eaten seeds.



Figure A 4: Estimated marginal means ( $\pm$  standard error) for (a.) the average number of healthy seeds per pod for undamaged and damaged pods with parasitoids (w/) and without parasitoids (w/o); and (b.) the average number of eaten seeds per pod with parasitoids (w/) and without parasitoids (w/o). Different letter indicates a significant difference between conditions at p < 0.05.

## 4. Discussion

The present study showed that CSW is widely present in the canola fields of the Province of Quebec (82%), especially in the eastern regions bordering the Saint Lawrence River (Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, and Capitale-Nationale) where the percentage of pod damages was highest. However, the overall average percentage of damaged pods per field was relatively low (3.1%). Furthermore, the risk of yield loss caused by CSW was low since less than 2% of canola fields exceeded the threshold of 25% damaged pods between 2012 and 2020. Conversely, an increase in damage has been observed since 2019, showing that the CSW remains a pest to monitor currently and for the coming years.

CSW parasitoids are well established in Quebec since they were present in nearly two-thirds of the canola fields (62%). They were highly abundant in regions where CSW populations were most concentrated, specifically in Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, and Capitale-Nationale regions. Interestingly, despite the extensive cultivation of canola in Abitibi-Témiscamingue, with a bit more than a quarter (3,343 ha) of the total canola acreage in Quebec (12,793 ha) (Statistics Canada, 2022), the CSW was seldom found in this region. In fact, despite the large number of sampled fields (50), only nine parasitoids (0.8%) were found in Abitibi-Témiscamingue in six canola fields. The substantial drop in the parasitism rate (68.5 to 13.3%) in Abitibi-Témiscamingue, when considering all sites with the presence of CSW damage,

also suggests that few parasitoids were present compared to other regions such as Bas-Saint-Laurent, Chaudière-Appalaches, and Capitale-Nationale where CSW and parasitoid populations were more prevalent. Since CSW was discovered in Chaudière-Appalaches and Centre-du-Québec regions (Brodeur *et al.*, 2001), populations may be better established in the eastern regions of Quebec rather than in Abitibi-Témiscamingue located further west of Quebec. Moreover, Abitibi-Témiscamingue is more isolated than other regions, with harsher winter temperatures (Gouvernement du Québec, 2024) and a lack of agriculture for several hundred kilometers, which could explain the lower parasitism rate.

Most of the parasitoids collected (95.7%) belonged to the Pteromalidae family, of which almost 80% belonged to the species *T. perfectus*. Observed parasitism rates were quite high with 43.1% for all parasitoid species combined and 26.1% for the main species *T. perfectus*.

Over the entire period of the project, 2019 was the only year when the economic damage threshold of 25% of damaged pods was exceeded for three sites (1.3%). That same year saw the lowest recorded parasitism rate, at 9.0%. This agrees with D'Ottavio et al. (2023) who found the same trend in 2019 in Quebec while looking at the damage threshold of 3-4 CSW per sweep in 28 canola fields. Overall T. perfectus parasitism rates found in the current study were also the lowest in 2019 (7.3%) and in 2016 (10.7%) as in the study of D'Ottavio et al. (2023). Studies have shown that parasitism rates below 32-36% are ineffective in naturally controlling populations of a pest (Hawkins and Cornell, 1994). Biological control can be considered effective when parasitoid activity results in a reduction of pest densities below levels of economic harm and thus generates economic benefits (Hawkins, 1993). Average parasitism rates and rare exceedances of the economic threshold suggest that CSW parasitoids, and more specifically T. perfectus, effectively control populations of this pest when present in canola fields. In addition to providing effective control of the CSW, the presence of parasitoids makes it possible to limit the number of eaten seeds by CSW larvae by 47% in average when larvae are parasitized. Previous studies reported a decrease in eaten seeds by parasitized larvae, but percentages were lower ranging from 28% (Dmoch, 1975) to 38% (Murchie, 1996). Other studies also found a decrease in seeds eaten by other coleopteran and Curculionidae pest species when they are parasitized by Pteromalidae wasps (Gómez and Zamora, 1994; Nakai et al., 2011; Martin, 2013; Cuny et al., 2022). Cuny et al. (2022) even found that seed germination is enhanced in the presence of parasitoids.

Overall, *T. perfectus* parasitism rates followed the same trend as parasitism rates for all species combined. This appears normal as *T. perfectus* is the predominant species and therefore contributes greatly to the overall parasitism rate. This trend was also recently found in some other studies conducted in Europe

(Kovács *et al.*, 2019; Langer and Jensen, 2024) and in Canada (D'Ottavio *et al.*, 2023). Regarding the species *T. lucidus*, which is the second most abundant species after *T. perfectus*, it is interestingly not necessarily present in regions with the highest numbers of parasitoids. However, it is strongly associated with the CSW in North America (Haye *et al.*, 2013) and was found to be abundant in canola fields in Quebec (Mason *et al.*, 2011). It is therefore possible that this species, along with others parasitizing the CSW, may have different distribution areas and host species other than the CSW related to these areas. It has been shown for instance that *T. lucidus* was among the dominant parasitoids of *Ceutorhynchus neglectus* in North America (Haye *et al.*, 2023). It is also possible that *T. perfectus* is more competitive than *T. lucidus* in parasitizing the CSW, which would further confirm the dominance and effectiveness of *T. perfectus* in controlling CSW populations in Quebec, such as in Europe (Veromann *et al.*, 2010; Kovács *et al.*, 2013; Haye *et al.*, 2015; Kovács *et al.*, 2019). More samplings would be necessary to monitor the evolution of different parasitoid species in the different regions of Quebec.

In conclusion, the results of this study showed that parasitoids are essential allies in controlling CSW populations and that they contribute to maintaining these populations below the threshold of economic damage in Quebec. Indeed, the quite high parasitism rates found in this study suggest that parasitoids, and especially the species *T. perfectus*, can provide effective control of the CSW populations when they are present in canola fields. In addition to providing effective control, the presence of parasitoids makes it possible to limit the number of seeds eaten by CSW larvae by 47% when they are parasitized. It would be worthwhile to conduct a similar study in the Canadian Prairies, where CSW is well established, to assess the need for releasing *T. perfectus*, as it is currently absent from this part of North America.

#### 5. Acknowledgments

The authors would like to thank all the agronomists from agroenvironnemental advisory clubs and the agronomists from the Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ) who collected canola pods. A heartfelt thanks also go to the technicians - Patrice Hamelin and Roxanne Sarah Bernard - and the numerous students who participated in the counts of pods and seeds, as well as CSW larvae and parasitoids. We are grateful to the Laboratoire d'expertise et de diagnostic en phytoprotection (MAPAQ) who performed the validation of morphotypes and identification of some specimens. Finally, we are thankful to the Reviewers for taking the necessary time and effort to review the manuscript. We sincerely appreciate all your valuable comments and suggestions, which helped us in improving the quality of the manuscript. This study was funded by the Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP) Grandes cultures and the "RAP research" through the Canadian Agricultural Partnership, an agreement between the governments of Canada and Quebec.

# 6. References

All references cited in this annex are listed in the final section "BIBLIOGRAPHIE" of this PhD thesis (p. 176).

# ANNEXE B

# LANDSCAPE EFFECTS ON THE CABBAGE SEEDPOD WEEVIL, CEUTORHYNCHUS OBSTRICTUS, ON CANOLA IN QUEBEC (CANADA)

Marie D'Ottavio, Sébastien Boquel, Geneviève Labrie et Eric Lucas

Étude publiée dans la revue IOBC/WPRS Bulletin (dans le cadre d'une conférence en Italie, Milan) :

D'Ottavio, M., Boquel, S., Labrie, G., et Lucas, E. (2022). Landscape effects on the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*, on canola in Quebec (Canada). *IOBC/WPRS Bulletin*, *156*, 77-81.

#### Abstract / Résumé

The exotic pest *Ceutorhynchus obstrictus* accidentally introduced in 1931 in North America is one of the main pests of canola crops. The objective of the present study is to evaluate the influence of landscape predictors on *C. obstrictus* infestation in Quebec. Fieldwork has been conducted in 140 canola fields across eight Quebec regions from 2015 to 2020. Results show that pest infestation increases when proportions of roads and cereals are higher in the landscapes surrounding canola crops.

Keywords: Pest; agroecosystem; spatial context; Nearctic landscape; road; cereal

Le ravageur exotique *Ceutorhynchus obstrictus*, introduit accidentellement en 1931 en Amérique du Nord, est l'un des principaux ravageurs des cultures de canola. L'objectif de la présente étude est d'évaluer l'influence des paramètres paysagers sur l'infestation de *C. obstrictus* au Québec. Des travaux de terrain ont été réalisés dans 140 champs de canola répartis parmi huit régions du Québec de 2015 à 2020. Les résultats montrent que l'infestation par le ravageur augmente lorsque les proportions de routes et de céréales sont plus élevées dans les paysages entourant les cultures de canola.

Mots-clés : Ravageur ; agroécosystème ; contexte spatial ; paysage néarctique ; route ; céréale

#### 1. Introduction

In 1931, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae) was accidentally introduced in North America (Vancouver) (McLeod, 1962) and then has spread all over this continent. It was found in South Quebec in 2000 and in Ontario in 2001 (Brodeur *et al.*, 2001). Mating occurs during canola blooming and females feed on buds, flowers and pods before laying eggs in pods. Worst damage is caused by larvae when feeding on oilseed rape pod seeds, before emerging from siliquae and pupate in the soil (Bonnemaison, 1957).

To date, there is a single study that clearly analysed landscape predictor effects on *C. obstrictus* in European landscapes (Estonia) (Kovács *et al.*, 2019). The infestation rate of *C. obstrictus* resulted higher in the presence of abandoned fields, hayfields, wheat crops and permanent grasslands. Herbaceous linear habitats bordering oilseed rape crops also had a positive effect on the infestation rate. Moreover, infestation rate was higher when adjacent habitats of oilseed rape crops were herbaceous linear rather than hedgerows

or other crops. However, Kovács *et al.* (2016) found no significant effect of the bordering habitat of the oilseed rape crop on infestation rate.

The objective of the present study is to evaluate the influence of landscape predictors on *C. obstrictus* infestation in Nearctic landscapes of Quebec. It was hypothesized that the higher the proportions of canola crops, hay/pastures and forests in the landscape, the higher the infestation rate in canola crop. In fact, landscape dominated by the host crop provides high resource concentration and the pest has a higher probability to find it (*e. g.* Maisonhaute *et al.*, 2017). Also, in the presence of hayfields surrounding canola crops, *C. obstrictus* infestation rate is higher (Kovács *et al.*, 2019). Finally, this weevil overwinters under soil or litter of woodlands (*e. g.* Veromann *et al.*, 2010) and more *Ceutorhynchus erysimi* were found in oilseed rape crops near a forest (Berger *et al.*, 2018).

## 2. Materials and Methods

## Sampling

Sampling was done in 140 canola fields between 2015 and 2020. Depending on the year, sampling was done in five to seven Quebec regions with a total of eight regions: Montérégie, Estrie, Centre-du-Québec, Chaudière-Appalaches, Capitale-Nationale, Bas-Saint-Laurent, Saguenay-Lac-Saint-Jean and Abitibi-Témiscamingue (from 47°25'44.4"N, 79°27'42.1"W to 48°24'14.5"N, 67°24'09.9"W). In each canola field, 1,000 siliquae were collected in August, near canola field edges, when their final size was reached, totalizing 140,000 siliquae across all the experimental period.

#### Emergence boxes

Pods from a single field were placed in an emergence box  $(30 \times 30 \times 30 \text{ cm})$  About four weeks later, boxes were opened and emergence holes (of *C. obstrictus* and/or of parasitoids) on pods and emerged larvae were counted. Each pod was carefully inspected using a binocular magnifier (LEICA MZ6, Wetzlar, Germany). Infestation rate by *C. obstrictus* was calculated for each canola field. All pods and emergence holes were considered for the calculation.

## Landscape predictors measures

Landscape predictors measures were done with ArcGIS software 10.6 (ESRI, 2017) and based on two shapefiles: one for the crops (Financière Agricole du Québec, Gouvernement du Québec) and one for all landscape categories (Utilisation du territoire, Gouvernement du Québec). Hedgerows lengths were based on the ArcGIS basemap World Imagery. Measures were centered from each sampled canola field by considering a 1 km diameter around. A total of 21 landscape predictors were included in the analyses.

#### Statistical analyses

All statistical analyses were performed with R software (V. 3.6.1; R Core Team, 2020) using the "lme4", "car" and "MASS" packages. A correlation matrix allowed to check for potential correlations between landscape variables. A correlation threshold of 75% (Spearman coefficient) was considered. Linear Mixed Model (LMM) were used with an arcsine-square-root transformation. Region and year were included in models as crossed random effects. A stepwise regression was used by adding or dropping independent variables, one at a time. A weight parameter was added in models. Potential multicollinearities were checked between independent variables with the Variance Inflation Factor (VIF) function. The best model was chosen according to the lowest second-order Akaike Information Criterion (AICc).

#### 3. Results and Discussion

Our hypothesis of the effect of higher proportions of canola crops, hay/pastures and forests was not validated in our landscapes. However, two predictors had a significant effect (p-value < 0.05) on *C. obstrictus* infestation rate. When more roads and cereal crops were present in the landscape, a higher *C. obstrictus* infestation rate was observed in canola crops (Table B1). Mean proportions of cereal species per landscape for all years were mostly represented by wheat (34.75 %) and barley (35.63 %) crops. Oat crops come third (25.55 %) in the different landscapes (Figure B1).

Table B 1: Final model representing effects of landscape predictors on *C. obstrictus* infestation rate. The dependent variable was arcsine-square-root transformed.

Predictors	Estimates	df	t-value	CI	p-value
Intercept	0.09	11.41	1.69	[-0.01, 0.19]	0.091
% of roads	1.20	125.62	3.69	[0.56, 1.84]	< 0.001
% of cereals	0.14	126.98	2.05	[0.01, 0.28]	0.041



Figure B 1: Mean proportion (%) of cereal crops per landscape for all years.

Almost a third of landscapes (31.43 %) contains roads in our study. These are open spaces which probably not act as barriers for continuous flight of *C. obstrictus*, in contrast to small and flightless insects (Muñoz *et al.*, 2015). In fact, *C. obstrictus* is an active flier able to travel several kilometers in one season. Its flight is relatively high, more than 3 m high at 25 °C, and it lets itself be carried out by wind turbulence and convection movements at great altitudes (Tansey *et al.*, 2010). It could thus be able to avoid vehicles at low and high-traffic levels and benefit from open spaces of roads to reach canola fields. Moreover, many road edges contain floral resources and *C. obstrictus* could feed on cruciferous weeds present in these edges. A recent study found that *C. obstrictus* feeds on some cruciferous species present in edges (Desroches *et al.*, 2012), contributing to explain the higher infestation rate observed in this study.

In our 140 different typologies of landscapes, 93 presented at least one cereal crop, and 40 (43.01 %) presented at least one cereal crop in rotation with a canola crop. Thus, canola crop is regularly followed by a cereal crop in rotation (Zoghlami *et al.*, 2013), especially barley and wheat (Figure B1). The next generation of *C. obstrictus* emerging in the canola field in August seeks for floral resources near the field, before overwintering in the area (Dosdall *et al.*, 2001). Next Spring, this overwintering generation emerges and is therefore already present in the landscape where the canola field is now a cereal field. Volunteer canola could also be present in the cereal crop, allowing some *C. obstrictus* individuals to stay, feed and lay eggs in pods. Whaley *et al.* (2016) found that volunteer winter canola in winter wheat can often be a host to *C. obstrictus* infestation rate in oilseed rape crops in Estonia.

Further studies are needed to evaluate the landscape effects on key parasitoids of *C. obstrictus* in North America, in order to determine the biocontrol potential of this pest in our landscapes.

# 4. Acknowledgments

We thank the Canola Council of Canada for financing the project, the Financière Agricole du Québec and the Government of Québec for spatial data. We also thank all farmers involved, the Laboratoire de lutte biologique for collecting some data, Mélanie Desrochers for helping in ArcGIS analyses and Jill Vandermeerschen for helping in statistical analyses.

# 5. References

All references cited in this annex are listed in the final section "BIBLIOGRAPHIE" of this PhD thesis (p. 176).

# **BIBLIOGRAPHIE**

- Abram, P. K., Wang, X., Hueppelsheuser, T., Franklin, M. T., Daane, K. M., Lee, J. C., ... & Buffington, M. L. (2022). A coordinated sampling and identification methodology for larval parasitoids of spotted-wing drosophila. *Journal of Economic Entomology*, *115*(4), 922-942. <u>https://doi.org/10.1093/jee/toab237</u>
- Agence Canadienne d'Inspection des Aliments (ACIA). (2017, 22 décembre). *La biologie de Brassica napus L. (Colza/canola)*. Gouvernement du Canada. <u>https://inspection.gc.ca/protection-des-vegetaux/vegetaux-a-caracteres-nouveaux/demandeurs/directive-94-08/documents-sur-la-biologie/brassica-napus-l-/fra/1330729090093/1330729278970</u>
- Agence Canadienne d'Inspection des Aliments (ACIA). (2024, 05 avril). *Importation et dissémination d'agents de lutte biologique au Canada*. Gouvernement du Canada. <u>https://inspection.canada.ca/fr/protection-vegetaux/especes-envahissantes/agents-lutte-biologique</u>
- Agriculture et Agroalimentaire Canada (AAC) (2016). *Écozone terrestres du Canada*. Gouvernement du Canada. <u>https://ouvert.canada.ca/data/fr/dataset/7ad7ea01-eb23-4824-bccc-66adb7c5bdf8</u>
- Agriculture et Agroalimentaire Canada (AAC) (2023, 07 juin). Le lâcher de guêpes parasitoïdes pour contrôler un problème de mouches à fruits. Gouvernement du Canada. <u>https://agriculture.canada.ca/fr/science/science-racontee/realisations-scientifiques-</u> agriculture/lacher-guepes-parasitoides-controler-probleme-mouches-fruits
- Alford, D. V., Nilsson, C., & Ulber, B. (2003). Insect pests of oilseed rape crops. Dans D. V. Alford (dir.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (p. 9-42). Blackwell Science Ltd. <u>http://doi.org/10.1002/9780470750988</u>
- Alford, D. V., Walters, K. F. A., Williams, I. H., & Murchie, A. K. (1996). A commercially viable lowcost strategy for the management of seed weevil populations on winter oilseed rape in the UK. Dans Brighton Crop Protection Conference: Pests & Diseases - 1996: Volume 2: Proceedings of an International Conference, Brighton, UK, 18-21 November 1996 (p. 609-614). British Crop Protection Council.
- Alford, G. V., Williams, I. H., Murchie, A. K., & Walters, K. F. A. (1995). The Status and Potential of Parasitoids of Seed Weevil and Pod Midge on Winter Oilseed Rape (HGCA Oilseeds Project Report No. OS14) [Rapport]. Home Grown Cereals Authority.
- Alves, G. A., de Deus, J. P. A., Montagnana, P. C., Queiros, C. N., Ribeiro, M. C., & Buschini, M. L. T. (2024). Edge effects on the cavity-nesting hymenopteran communities and their natural enemies within fragmented landscapes. *Apidologie*, 55(2), 24. <u>https://doi.org/10.1007/s13592-024-01061-z</u>
- Amiresmaeili, N., Romeis, J., & Collatz, J. (2020). Cold tolerance of the drosophila pupal parasitoid *Trichopria drosophilae*. J. Insect Physiol., 125, 104087. Amiresmaeili, N., Romeis, J., and Collatz, J. (2020). Cold tolerance of the drosophila pupal parasitoid *Trichopria drosophilae*. Journal of Insect Physiology, 125, 104087. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2020.104087

- Andersen, A. (1997). Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Entomology*, *121*(1-5), 77-80. <u>https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1997.tb01374.x</u>
- Andersen, J. L., Manenti, T., Sørensen, J. G., MacMillan, H. A., Loeschcke, V., & Overgaard, J. (2015). How to assess *Drosophila* cold tolerance: chill coma temperature and lower lethal temperature are the best predictors of cold distribution limits. *Functional Ecology*, 29(1), 55-65. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2435.12310</u>
- Anderson, A. B., & Jenkins, C. N. (2006). Applying Nature's Design: Corridors as a Strategy for Biodiversity Conservation. Columbia University Press. <u>https://doi.org/10.7312/ande13410</u>
- Andersson, P., Koffman, A., Sjödin, N. E., & Johansson, V. (2017). Roads may act as barriers to flying insects: species composition of bees and wasps differs on two sides of a large highway. *Nature Conservation*, 18, 47-59. <u>https://doi.org/10.3897/natureconservation.18.12314</u>
- Andreadis, S. S., Spanoudis, C. G., Athanassiou, C. G., & Savopoulou-Soultani, M. (2014). Factors influencing supercooling capacity of the koinobiont endoparasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Pest management Science*, 70(5), 814-818. <u>https://doi.org/10.1002/ps.3619</u>
- Angilletta Jr, M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press. <u>https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1</u>
- Arrignon, F. (2006). Hover-winter : un modèle multi-agent pour simuler la dynamique hivernale d'un insecte auxiliaire des cultures (Episyrphus balteatus, Diptera : Syrphidae) dans un paysage hétérogène [Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse]. HAL science ouverte. <u>https://ut3-toulouseinp.hal.science/tel-04574792/</u>
- Askari Seyahooei, M., Mohammadi-Rad, A., Hesami, S., & Bagheri, A. (2018). Temperature and exposure time in cold storage reshape parasitic performance of *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Economic Entomology*, *111*(2), 564-569. https://doi.org/10.1093/jee/toy004
- Asner, G. P., & Vitousek, P. M. (2005). Remote analysis of biological invasion and biogeochemical change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(12), 4383-4386. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.0500823102</u>
- Babendreier, D., Kuske, S., & Bigler, F. (2003). Overwintering of the egg parasitoid *Trichogramma brassicae* in Northern Switzerland. *BioControl*, 48, 261-273. <u>https://doi.org/10.1023/A:1023661420247</u>
- Badenhausser, I., Gross, N., Mornet, V., Roncoroni, M., Saintilan, A., & Rusch, A. (2020). Increasing amount and quality of green infrastructures at different scales promotes biological control in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 290*, 106735. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106735</u>
- Baker, W. W. (1936). Notes on a European weevil, *Ceutorhynchus assimilis* Payk., recently found in the state of Washington. *The Canadian Entomologist*, 68(9), 191-193. https://doi.org/10.4039/Ent68191-9

- Bale, J. S. (1987). Insect cold hardiness: freezing and supercooling-an ecophysiological perspective. Journal of Insect Physiology, 33(12), 899-908. <u>https://doi.org/10.1016/0022-1910(87)90001-1</u>
- Bale, J. S. (1996). Insect cold hardiness: a matter of life and death. *European Journal of Entomology*, 93, 369-382.
- Bale, J. S. (2002). Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1423), 849-862. <u>https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1074</u>
- Barbosa, P. A. (1998). Conservation Biological Control. Academic Press.
- Barthet, V. (2013, avril). *Canola*. L'encyclopédie canadienne. https://www.thecanadianencyclopedia.ca/fr/article/canola
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <u>https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01</u>
- Baum, K. A., Haynes, K. J., Dillemuth, F. P., & Cronin, J. T. (2004). The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, 85(10), 2671-2676. <u>https://doi.org/10.1890/04-0500</u>
- Baxter-Gilbert, J. H., Riley, J. L., Neufeld, C. J., Litzgus, J. D., & Lesbarrères, D. (2015). Road mortality potentially responsible for billions of pollinating insect deaths annually. *Journal of Insect Conservation*, 19, 1029-1035. <u>https://doi.org/10.1007/s10841-015-9808-z</u>
- Beck, K. G., Zimmerman, K., Schardt, J. D., Stone, J., Lukens, R. R., Reichard, S., ... & 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. <u>https://doi.org/10.1614/IPSM-08-089.1</u>
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., ... & Quesada, N. (2017). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*, 97, 145-158. <u>https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008</u>
- Bellamy, D. E., & Byrne, D. N. (2001). Effects of gender and mating status on self-directed dispersal by the whitefly parasitoid *Eretmocerus eremicus*. *Ecological Entomology*, 26(6), 571-577. <u>https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00370.x</u>
- Benthall, K. J., Avila, N., Leake, L. B., Althoff, E. R., Nielsen, A. L., & Rice, K. B. (2022). Comparison of parasitoid retention on yellow sticky card traps. *Florida Entomologist*, 105(2), 167-169. <u>https://doi.org/10.1653/024.105.0210</u>
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in ecology & evolution*, 18(4), 182-188. <u>http://dx.doi.org/10.1016%2FS0169-5347(03)00011-9</u>
- Berger, J. S., Birkhofer, K., Hanson, H. I., & Hedlund, K. (2018). Landscape configuration affects herbivore–parasitoid communities in oilseed rape. *Journal of pest science*, 91, 1093-1105. https://doi.org/10.1007/s10340-018-0965-1

- Bernaschini, M. L., Rossetti, M. R., Valladares, G., & Salvo, A. (2021). Microclimatic edge effects in a fragmented forest: disentangling the drivers of ecological processes in plant-leafminer-parasitoid food webs. *Ecological Entomology*, 46(5), 1047-1058. <u>https://doi.org/10.1111/een.13040</u>
- Bernaschini, M. L., Trumper, E., Valladares, G., & Salvo, A. (2019). Are all edges equal? Microclimatic conditions, geographical orientation and biological implications in a fragmented forest. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 280*, 142-151. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.035</u>
- Bernaschini, M. L., Valladares, G., & Salvo, A. (2020). Edge effects on insect-plant food webs: assessing the influence of geographical orientation and microclimatic conditions. *Ecological Entomology*, 45(4), 806-820. <u>https://doi.org/10.1111/een.12854</u>
- Bhar, R., & Fahrig, L. (1998). Local vs. landscape effects of woody field borders as barriers to crop pest movement. *Conservation Ecology*, 2(2). <u>http://www.jstor.org/stable/26271676</u>
- Bianchi, F. J., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings* of the Royal Society B: Biological Sciences, 273(1595), 1715-1727. <u>https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530</u>
- Bianchi, F. J., & Wäckers, F. L. (2008). Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological control*, 46(3), 400-408. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.04.010</u>
- Binimelis, R., Born, W., Monterroso, I., & Rodríguez-Labajos, B. (2007). Socio-Economic Impact and Assessment of Biological Invasions. Dans W. Nentwig (dir.), *Biological Invasions, Berlin, Heidelberg* (1<sup>e</sup> éd., vol. 193, p. 331-347). Springer Berlin, Heidelberg. <u>https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2</u>
- Birkhofer, K., Wolters, V., & Diekötter, T. (2014). Grassy margins along organically managed cereal fields foster trait diversity and taxonomic distinctness of arthropod communities. *Insect Conservation and Diversity*, 7(3), 274-287. <u>https://doi.org/10.1111/icad.12051</u>
- Blake, A. J., Dosdall, L. M., & Keddie, B. A. (2010). Plant nutrients and the spatiotemporal distribution dynamics of *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae) and its parasitoids. *Environmental entomology*, 39(4), 1195-1205. <u>https://doi.org/10.1603/EN09217</u>
- Blake, A. J., Dosdall, L. M., & Keddie, B. A. (2011). Bottom-up effects of *Brassica napus* nutrition on the oviposition preference and larval performance of *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae). *Arthropod-Plant Interactions*, 5(1), 39-48. https://doi.org/10.1007/s11829-010-9114-3
- Block, W., & Young, S. R. (1979). Measurement of supercooling in small arthropods and water droplets. *CryoLetters*, 1, 85-91. <u>https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/525082</u>
- Boccaccio, L., & Petacchi, R. (2009). Landscape effects on the complex of *Bactrocera oleae* parasitoids and implications for conservation biological control. *Biocontrol*, 54(5), 607. https://doi.org/10.1007/s10526-009-9214-0

- Bogaert, J., Farina, A., & Ceulemans, R. (2005). Entropy increase of fragmented habitats: A sign of human impact? *Ecological Indicators*, 5(3), 207-212. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.02.002
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., & White, J.S.S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135. <u>https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008</u>
- Bommarco, R., & Banks, J. E. (2003). Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos*, *102*(2), 440-448. <u>http://www.jstor.org/stable/3548049</u>
- Bonnemaison, L. (1957). Le charançon des siliques (*Ceuthorrhynchus assimilis* Payk.) : biologie et méthodes de lutte. *Annales Epiphyt*, 8, 387-543.
- Boquel, S. (2021). *Guide des ravageurs et des ennemis naturels du canola au Québec*. Agri-réseau. <u>https://www.agrireseau.net/documents/Document\_108275.pdf</u>
- Boquel, S., D'Ottavio, M., De Almeida, J., Latraverse, A., Labrie, G., & Lucas, E. (sous presse). Distribution and parasitism rate of cabbage seedpod weevil parasitoids over almost a decade in Quebec (Canada). Crop protection.
- Bouchard Jr, R. W., Carrillo, M. A., & Ferrington Jr, L. C. (2006). Lower lethal temperature for adult male *Diamesa mendotae* Muttkowski (Diptera: Chironomidae), a winter-emerging aquatic insect. *Aquatic Insects*, 28(1), 57-66. <u>https://doi.org/10.1080/01650420500293239</u>
- Bouchard, R. W., Carrillo, M. A., Kells, S. A., & Ferrington, L. C. (2006). Freeze tolerance in larvae of the winter-active *Diamesa mendotae* Muttkowski (Diptera: Chironomidae): a contrast to adult strategy for survival at low temperatures. *Hydrobiologia*, 568, 403-416. <u>https://doi.org/10.1007/s10750-006-0200-6</u>
- Boyd, M. L., & Lentz, G. L. (1994). Seasonal incidence of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) on rapeseed in west Tennessee. *Environmental entomology*, 23(4), 900-905. <u>https://doi.org/10.1093/ee/23.4.900</u>
- Brandes, M., & Heimbach, U. (2018). Pyrethroid resistance of insect pests of oilseed rape in Germany. *Integrated Control in Oilseed Crops*, 136, 69-72.
- Bregman, T. P., Sekercioglu, C. H., & Tobias, J. A. (2014). Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation*, 169, 372-383. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.024
- Bressac, C., Damiens, D., & Chevrier, C. (2008). Sperm stock and mating of males in a parasitoid wasp. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution, 310(2), 160-166. <u>https://doi.org/10.1002/jez.b.21168</u>
- Briar, S. S., Shrestha, G., Sharma, A., Miller, J. H., & Reddy, G. V. (2019). Effect of nitrogen fertilization on flea beetle (*Phyllotreta cruciferae*) and cabbage seedpod weevil (*Ceutorhynchus obstrictus*) injury and crop yield in dry land canola. *Phytoparasitica*, 47(5), 637-645. <u>https://doi.org/10.1007/s12600-019-00762-x</u>

- Brigić, A., Starčević, M., Hrašovec, B., & Elek, Z. (2014). Old forest edges may promote the distribution of forest species in carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Croatian forests. *European journal of entomology*, 111(5), 715-725. <u>https://doi.org/10.14411/eje.2014.090</u>
- 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. <u>https://doi.org/10.4039/Ent133709-5</u>
- Brower, J. E., Zar, J. H., & Von Ende, C. N. (1998). *Field and laboratory methods for general ecology* (4<sup>e</sup> éd., p. 1-273). WCB McGraw-Hill. <u>https://lccn.loc.gov/97015263</u>
- Bruce, A. Y., Schulthess, F., & Mueke, J. (2009). Host acceptance, suitability, and effects of host deprivation on the West African egg parasitoid *Telenomus isis* (Hymenoptera: Scelionidae) reared on East African stemborers under varying temperature and relative humidity regimens. *Environmental entomology*, 38(3), 904-919. <u>https://doi.org/10.1603/022.038.0345</u>
- Buitenhuis, R., Jandricic, S., Scott-Dupree, C., Summerfield, A., & Labbé, R. (2024). *Frankliniella occidentalis* (Pergande), Western Flower Thrips/Thrips des petits fruits, *Thrips tabaci* (Lindeman), Onion Thrips/Thrips de l'oignon (Thysanoptera: Thripidae), and Other Pest Thrips in Greenhouse Crops. Dans M. A. Vankosky, & V. Martel (dir.), *Biological Control Programmes in Canada, 2013-2023* (p. 232-242). CABI Publishing. <u>https://doi.org/10.1079/9781800623279.0024</u>
- Bulinski, J., & Niemczyk, H. (2010). Edge effect in winter rape cultivation technology with traffic paths. *Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW*, 56, 5-12.
- Buntin, G. D. (1990). Canola insect issues in the southeast. Dans *Proceedings Canola Crop Protection Symposium, University of Tennessee, Memphis, TN* (p. 28-33).
- Buntin, G. D. (1998). Cabbage seedpod weevil (*Ceutorhynchus assimilis*, Paykull) management by trap cropping and its effect on parasitism by *Trichomalus perfectus* (Walker) in oilseed rape. *Crop Protection*, 17(4), 299-305. <u>https://doi.org/10.1016/S0261-2194(98)00015-5</u>
- Buntin, G. D. (1999). Damage loss assessment and control of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in winter canola using insecticides. *Journal of economic entomology*, 92(1), 220-227. <u>https://doi.org/10.1093/jee/92.1.220</u>
- Buntin, G. D., McCaffrey, J. P., Raymer, P. L., & Romero, J. (1995). Quality and germination of rapeseed and canola seed damaged by adult cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus assimilis* (Paykull) [Coleoptera: Curculionidae]. *Canadian Journal of Plant Science*, 75(2), 539-541. <u>https://doi.org/10.4141/cjps95-093</u>
- Buntin, G. D., & Raymer, P. L. (1994). Pest status of aphids and other insects in winter canola in Georgia. *Journal of Economic Entomology*, 87(4), 1097-1104. <u>https://doi.org/10.1093/jee/87.4.1097</u>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model Selection and Multimodel Inference: A Practical-Theoretical Approach (2<sup>e</sup> éd.) Springer. <u>https://catalogue.library.cern/literature/4e8sp-1wz82</u>
- Butler, S., Dedes, J., Jones, G., Hughes, C., Ladd, T., Martel, V., ... & MacQuarrie, C. J. K. (2022). Introduction and establishment of biological control agents for control of emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) in Canada. *The Canadian Entomologist*, 154(1), e47. <u>https://doi.org/10.4039/tce.2022.32</u>

- Butts, R. A., & Byers, J. R. (1996). Cabbage seedpod weevil: A potential new pest of canola in southern Alberta. *Pest Management News*, 8(5).
- Cagnotti, C. L., Lois, M., López, S. N., Botto, E. N., & Viscarret, M. M. (2018). Cold storage of *Trichogramma nerudai* using an acclimation period. *BioControl*, 63(4), 565-573. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-018-9885-5</u>
- Cagnotti, C. L., Virgala, M. R., Botto, E. N., & Lopez, S. N. (2018). Dispersion and persistence of *Trichogrammatoidea bactrae* (Nagaraja) over *Tuta absoluta* (Meyrick), in tomato greenhouses. *Neotropical entomology*, 47(4), 553-559. <u>https://doi.org/10.1007/s13744-017-0573-4</u>
- Caitano, B., Chaves, T. P., Dodonov, P., & Delabie, J. H. C. (2020). Edge effects on insects depend on life history traits: a global meta-analysis. *Journal of Insect Conservation*, 24(2), 233-240. <u>https://doi.org/10.1007/s10841-020-00227-1</u>
- Campbell, J. W., & Hanula, J. L. (2007). Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *Journal of Insect Conservation*, 11(4), 399-408. <u>https://doi.org/10.1007/s10841-006-9055-4</u>
- Canale, A., & Benelli, G. (2012). Impact of mass-rearing on the host seeking behaviour and parasitism by the fruit fly parasitoid *Psyttalia concolor* (Szépligeti) (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Pest Science*, *85*, 65-74. <u>https://doi.org/10.1007/s10340-011-0382-1</u>
- Canola Encyclopedia. (2024). *Grow canola to maximize yield and profitability*. Canola Council of Canada. <u>https://www.canolacouncil.org/canola-encyclopedia/</u>
- Canola Encyclopedia. (2024). *Canola growth stages*. Canola Council of Canada. https://www.canolacouncil.org/canola-encyclopedia/growth-stages/
- Canto-Silva, C. R., Kolberg, R., Romanowski, H. P., & Redaelli, L. R. (2006). Dispersal of the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) in tobacco crops. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 09-17. <u>https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000100003</u>
- Capko, C., Thiessen, J., Harach, L., Fraser, J. L., Franklin, M. T., & Abram, P. K. (2024). A method for sampling parasitized *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) puparia from soil. *Journal of Insect Science*, 24(1), 14. <u>https://doi.org/10.1093/jisesa/ieae004</u>
- Cárcamo, H. A., & Brandt, R. (2017). Cabbage seedpod weevil management. Dans G. V. P. Reddy (dir.), *Integrated management of insect pests on canola and other Brassica oilseed crops* (p. 77-87). CABI Publishing.
- Cárcamo, H. A., Dosdall, L., Dolinski, M., Olfert, 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., Dosdall, 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. <u>https://doi.org/10.4039/n04-081</u>

- 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. <u>https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.11.007</u>
- Cárcamo, H. A., Herle, C. E., Otani, J., & McGinn, S. M. (2009). Cold hardiness and overwintering survival of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 133(3), 223-231. <u>https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00924.x</u>
- Cárcamo, H. A., Meers, S. B., & Herle, C. E. (2019). Managing cabbage seedpod weevils (Coleoptera: Curculionidae) in canola (Brassicaceae)-are *Lygus* (Hemiptera: Miridae) affected? *The Canadian Entomologist*, *151*(1), 85-93. <u>https://doi.org/10.4039/tce.2018.57</u>
- Carlson, E. C., Lange Jr, H. W., & Sclaroni, R. H. (1951). Distribution and control of the cabbage seedpod weevil in California. *Journal of Economic Entomology*, 44(6), 958-966. <u>https://doi.org/10.1093/jee/44.6.958</u>
- Carlton, J. T. (1996). Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology*, 77(6), 1653-1655. https://doi.org/10.2307/2265767
- Carrillo, M. A., & Cannon, C. A. (2005). Supercooling point variability in the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of stored products research*, 41(5), 556-564. <u>https://doi.org/10.1016/j.jspr.2004.10.002</u>
- Carrillo, M. A., Heimpel, G. E., Moon, R. D., Cannon, C. A., & Hutchison, W. D. (2005). Cold hardiness of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of pyralid moths. *Journal* of Insect Physiology, 51(7), 759-768. <u>https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.03.006</u>
- Carrillo, M. A., Kaliyan, N., Cannon, C. A., Morey, R. V., & Wilcke, W. F. (2004). A simple method to adjust cooling rates for supercooling point determination. *CryoLetters*, 25(3), 155-160.
- Carruthers, R. I., & Onsager, J. A. (1993). Perspective on the use of exotic natural enemies for biological control of pest grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Environmental Entomology*, 22(5), 885-903. https://doi.org/10.1093/ee/22.5.885
- Chandler, J. L., Elkinton, J. S., & Duan, J. J. (2020). Cold hardiness in *Spathius galinae* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid introduced for biocontrol of emerald ash borer in North America. *Biological Control*, *150*, 104343. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104343</u>
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., & Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology letters*, 14(9), 922-932. <u>https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x</u>
- Chardonnet, F., Blanchet, A., Hurtrel, B., Marini, F., & Smith, L. (2019). Mass-rearing optimization of the parasitoid *Psyttalia lounsburyi* for biological control of the olive fruit fly. *Journal of Applied Entomology*, 143(3), 277-288. <u>https://doi.org/10.1111/jen.12573</u>
- Chen, H., Zhang, H., Zhu, K. Y., & Throne, J. (2013). Performance of diapausing parasitoid wasps, *Habrobracon hebetor*, after cold storage. *Biological Control*, 64(3), 186-194. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.11.007</u>

- Chen, W., Li, Y., Zhang, C., Jia, F., Zhang, M., Wang, M., ... & Zhang, L. (2023). Cold storage effects on biological parameters of *Telenomus remus*, a promising egg parasitoid of *Spodoptera frugiperda*, reared on *Spodoptera litura* eggs. *Journal of Pest Science*, 96(4), 1365-1378. <u>https://doi.org/10.1007/s10340-022-01515-2</u>
- Chen, W.-L., & Leopold, R. A. (2007). Progeny quality of *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera: Mymaridae) reared on stored eggs of *Homalodisca coagulata* (Hemiptera: Cicadellidae). *Journal* of Economic Entomology, 100(3), 685-694. <u>https://doi.org/10.1093/jee/100.3.685</u>
- Chen, W.-L., Leopold, R. A. & Boetel, M. A. (2008). Cold storage of adult *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera: Mymaridae) and effects on maternal and progeny fitness. *Journal of Economic Entomology*, 101(6), 1760-1770. <u>https://doi.org/10.1603/0022-0493-101.6.1760</u>
- Chen, W., Zhang, H., Jing, X., Li, Y., Wang, M., Mao, J., ... & Zhang, L. (2022). Cold storage of Spodoptera litura eggs and Telenomus remus adults for improving mass-rearing efficiency. Journal of Applied Entomology, 146(5), 626-635. <u>https://doi.org/10.1111/jen.12968</u>
- Chown, S. L. (2001). Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications. *Journal of Insect Physiology*, 47(7), 649-660. <u>https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00163-3</u>
- Clark, M. S., & Worland, M. R. (2008). How insects survive the cold: molecular mechanisms-a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 178, 917-933. https://doi.org/10.1007/s00360-008-0286-4
- Climate Data. (2024). *Climate Canada: weather by month for Canada*. Climate Data. <u>https://en.climate-data.org/north-america/ca\_nada-116/</u>
- Coelho, Jr. A., Geremias, L. D., Alves, G. R., da Rocha, A. C. P., & Parra, J. R. P. (2017). The biology of *Trichogramma pretiosum* as atmospheric O2 becomes depleted and CO2 accumulates. *Biological Control*, 105, 1-5. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.11.005</u>
- Cohen, A.C. (2003). Insect Diets Science and Technology (1<sup>e</sup> éd.). CRC Press. https://doi.org/10.1201/9780203488690
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological invasions*, 8(5), 1023-1037. https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y
- Colinet, H., & Boivin, G. (2011). Insect parasitoids cold storage: A comprehensive review of factors of variability and consequences. *Biological Control*, 58(2), 83-95. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.04.014</u>
- Colinet, H., Boivin, G., & Hance, T. (2007). Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: fitness consequences. *Oecologia*, 152, 425-433. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0674-6
- Colinet, H., & Hoffmann, A. A. (2012). Comparing phenotypic effects and molecular correlates of developmental, gradual and rapid cold acclimation responses in *Drosophila melanogaster*. *Functional Ecology*, 26(1), 84-93. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01898.x</u>

- Colinet, H., Nguyen, T. T. A., Cloutier, C., Michaud, D., & Hance, T. (2007). Proteomic profiling of a parasitic wasp exposed to constant and fluctuating cold exposure. *Insect biochemistry and molecular biology*, *37*(11), 1177-1188. <u>https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2007.07.004</u>
- Colinet, H., Renault, D., Hance, T., & Vernon, P. (2006). The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold-exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. *Physiological Entomology*, *31*(3), 234-240. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00511.x
- Collinge, S. K. (2000). Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*, 81(8), 2211-2226. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2211:EOGFOI]2.0.CO;2
- Collinge, S. K., & Palmer, T. M. (2002). The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology*, *17*(7), 647-656. <u>https://doi.org/10.1023/A:1021536302195</u>
- Colonnelli, E. (1993). The Ceutorhynchinae types of C. Fabricius and G. von Paykull. *Koleopterologische Rundschau*, 63, 299-310.
- Cônsoli, F. L., & Parra, J. R. P. (1999). In vitro rearing of parasitoids: constraints and perspectives. *Trends Entomol*, *2*, 19-32.
- Cook, J. M. (1993). Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity*, 71(4), 421-435. <u>https://doi.org/10.1038/hdy.1993.157</u>
- Coope, G. R. (1995). The effects of Quaternary climatic changes on insect populations: lessons from the past. Dans *Insects in a changing environment* (p. 30-39). Academic Press.
- Cornelsen, J. E., Ort, N. W., Gabert, R. K., Epp, I., & Rempel, C. B. (2024). Current and potential pest threats for canola in the Canadian Prairies. *Pest Management Science*, *80*(5), 2220-2234. <u>https://doi.org/10.1002/ps.7858</u>
- Corrêa-Ferreira, B. S., & Moscardi, F. (1996). Biological control of soybean stink bugs by inoculative releases of *Trissolcus basalis*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 79(1), 1-7. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1996.tb00802.x
- Costamagna, A. C., Venables, W. N., & Schellhorn, N. A. (2015). Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecological Applications*, 25(4), 1114-1130. <u>https://doi.org/10.1890/14-1008.1</u>
- Coudrain, V., Schüepp, C., Herzog, F., Albrecht, M., & Entling, M. H. (2014). Habitat amount modulates the effect of patch isolation on host-parasitoid interactions. *Frontiers in Environmental Science*, 2, 27. <u>https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00027</u>
- Coudron, T. A., Yocum, G. D., & Brandt, S. L. (2006). Nutrigenomics: a case study in the measurement of insect response to nutritional quality. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 121(1), 1-14. https://doi.org/10.1111/j.1570-8703.2006.00461.x

- Coutin, R., Jourdheuil, P., & Lacote, J. P. (1974). Facteurs de réduction de la productivité du colza. Pertes de récolte dues aux insectes. Dans *Proceedings 4th International Rapeseed Conference, Giessen, Germany* (p. 529-541). Pascal et Francis. http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=PASCAL7538000953
- Cronin, J. T. (2003). Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology*, 84(6), 1506-1516. <u>https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1506:MHAHII]2.0.CO;2</u>
- Cronin, J. T. (2009). Habitat edges, within-patch dispersion of hosts, and parasitoid oviposition behavior. *Ecology*, 90(1), 196-207. <u>https://doi.org/10.1890/08-0208.1</u>
- Crosthwaite, J. C., Sobek, S., Lyons, D. B., Bernards, M. A., & Sinclair, B. J. (2011). The overwintering physiology of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae). *Journal of Insect Physiology*, *57*(1), 166-173. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.11.003
- Crowell, H. H. (1952). Cabbage seedpod weevil control with parathion. *Journal of Economic Entomology*, 45(3), 545-546. <u>https://doi.org/10.1093/jee/45.3.545</u>
- Cuny, M. A., la Forgia, D., Desurmont, G. A., Bustos-Segura, C., Glauser, G., & Benrey, B. (2022). Topdown cascading effects of seed-feeding beetles and their parasitoids on plants and leaf herbivores. *Functional Ecology*, 36(6), 1500-1512. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2435.14049</u>
- Cuthbert, R. N., Darriet, F., Chabrerie, O., Lenoir, J., Courchamp, F., Claeys, C., ... & Renault, D. (2023). Invasive hematophagous arthropods and associated diseases in a changing world. *Parasites & Vectors*, *16*(1), 291. <u>https://doi.org/10.1186/s13071-023-05887-x</u>
- Dangles, O., Carpio, C., Barragan, A. R., Zeddam, J. L., & Silvain, J. F. (2008). Temperature as a key driver of ecological sorting among invasive pest species in the tropical Andes. *Ecological Applications*, 18(7), 1795-1809. <u>https://doi.org/10.1890/07-1638.1</u>
- Daniel, J. A., & Ramaraju, K. (2017). A study of three methods of sampling Chalcididae and Pteromalidae in major rice ecosystems of Tamil Nadu. *Journal of Experimental Zoology India*, 20(2), 1037-1041.
- Dániel-Ferreira, J., Berggren, Å., Bommarco, R., Wissman, J., & Öckinger, E. (2022). Bumblebee queen mortality along roads increase with traffic. *Biological Conservation*, 272, 109643. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109643</u>
- Danks, H. V. (1991). Winter Habitats and Ecological Adaptations for Winter Survival. Dans R. E. Lee, & D. L. Denlinger (dir.), *Insects at Low Temperature* (1<sup>e</sup> éd., p. 231-259). Springer New York, NY. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0190-6\_10</u>
- Dauber, J., & Wolters, V. (2004). Edge effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. *Biodiversity & Conservation*, 13, 901-915. <u>https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000014460.65462.2b</u>
- David, J. F., & Vannier, G. (1996). Changes in supercooling with body size, sex, and season in the longlived milliped *Polyzonium germanicum* (Diplopoda, Polyzonidae). *Journal of Zoology*, 240(4), 599-608. <u>https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05310.x</u>

- Decker, K. L. M., Wang, D., Waite, C., & Scherbatskoy, T. (2003). Snow removal and ambient air temperature effects on forest soil temperatures in northern Vermont. *Soil Science Society of America Journal*, 67(4), 1234-1242. <u>https://doi.org/10.2136/sssaj2003.1234</u>
- De Clercq, P. (2023). Plants in the rearing of arthropod predators and parasitoids: Benefits, constraints and alternatives. *Current Opinion in Insect Science*, *61*, 101139. https://doi.org/10.1016/j.cois.2023.101139
- Delava, E., Fleury, F., & Gibert, P. (2016). Effects of daily fluctuating temperatures on the Drosophila– Leptopilina boulardi parasitoid association. *Journal of Thermal Biology*, 60, 95-102. <u>https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.06.012</u>
- Delrio, G., Lentini, A., & Satta, A. (2005). Biological control of olive fruit fly through inoculative releases of *Opius concolor* Szépl. *IOBC/WPRS Bulletin*, *28*(9), 53-58.
- Delucchi, V., & de Vere Graham, M. W. R. (1956). La révision du genre *Trichomalus* Thomson (1878) (Chalcidoidea : Pteromalidae). *Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology*, 6(5-6), 543-576. https://doi.org/10.21248/contrib.entomol.6.5-6.543-576
- Denlinger, D. L., & Lee Jr, R. E. (2010). Low Temperature Biology of Insects (p. 1-390). Cambridge University Press. <u>https://lccn.loc.gov/2010278125</u>
- Dennis, P., Thomas, M. B., & Sotherton, N. W. (1994). Structural features of field boundaries which influence the overwintering densities of beneficial arthropod predators. *Journal of applied* ecology, 31(2), 361-370. <u>https://doi.org/10.2307/2404550</u>
- Dent, D. (2000). *Insect Pest Management* (2<sup>e</sup> éd.). CABI Publishing. https://doi.org/10.1079/9780851993409.0000
- de Pedro, L., Beitia, F., Sabater-Muñoz, B., Harbi, A., Ferrara, F., Polidori, C., ... & Tormos, J. (2017). Parasitism of Aganaspis daci against Ceratitis capitata under Mediterranean climate conditions. Entomologia experimentalis et applicata, 163(3), 287-295. <u>https://doi.org/10.1111/eea.12585</u>
- Deppe, F., & Fischer, K. (2023). Landscape type affects the functional diversity of carabid beetles in agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 16(4), 441-450. <u>https://doi.org/10.1111/icad.12634</u>
- De Smedt, P., Wuyts, K., Baeten, L., De Schrijver, A., Proesmans, W., De Frenne, P., ... & Verheyen, K. (2016). Complementary distribution patterns of arthropod detritivores (woodlice and millipedes) along forest edge-to-interior gradients. *Insect Conservation and Diversity*, 9(5), 456-469. <u>https://doi.org/10.1111/icad.12183</u>
- De Smedt, P., Baeten, L., Proesmans, W., Van de Poel, S., Van Keer, J., Giffard, B., ... & Verheyen, K. (2019). Strength of forest edge effects on litter-dwelling macro-arthropods across Europe is influenced by forest age and edge properties. *Diversity and Distributions*, 25(6), 963-974. <u>https://doi.org/10.1111/ddi.12909</u>

- De Souza Da Silva, G. I. S. E. L. E., Jahnke, S. M., & Gonzalez Ferreira, M. L. (2016). Hymenoptera parasitoids in protected area of Atlantic Forest biomes and organic rice field: compared assemblages. *Revista Colombiana de Entomologia*, 42(2), 110-117. http://hdl.handle.net/10183/164616
- Desroches, C., Moisan-De Serres, J., Rodrigue, É., Labrie, G., & Lucas, É. (2023a). Trophic Interactions of Ceutorhynchinae spp. (Coleoptera: Curculionidae) with Their Host Plants (Brassicaceae) and Their Parasitoids in the Agroecosystem of Quebec, Canada. *Insects*, 14(7), 607. <u>https://doi.org/10.3390/insects14070607</u>
- Desroches, C., Bouchard, P., Labrie, G., & Lucas, E. (2023b). Assemblage of Ceutorhynchinae weevils associated with Brassicaceae in Quebec (Canada) agroecosystems. *Environmental Entomology*, 52(1), 18-30. <u>https://doi.org/10.1093/ee/nvac097</u>
- Dhillon, M. K., & Sharma, H. C. (2011). Effect of mating and parasitism regimes on progeny production and sex-ratio of *Campoletis chlorideae* Uchida. *Indian journal of experimental biology*, 49(10), 786-790.
- Díaz, A., Galante, E., & Favila, M. E. (2010). The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *Journal of Insect Science*, 10(1), 81. <u>https://doi.org/10.1673/031.010.8101</u>
- Didham, R. K., Blakely, T. J., Ewers, R. M., Hitchings, T. R., Ward, J. B., & Winterbourn, M. J. (2012). Horizontal and vertical structuring in the dispersal of adult aquatic insects in a fragmented landscape. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 180(1), 27-40. http://dx.doi.org/10.1127/1863-9135/2012/0243
- Dieckhoff, C., Theobald, J. C., Wäckers, F. L., & Heimpel, G. E. (2014). Egg load dynamics and the risk of egg and time limitation experienced by an aphid parasitoid in the field. *Ecology and Evolution*, 4(10), 1739-1750. <u>https://doi.org/10.1002/ece3.1023</u>
- Dietrick, E.J. (1961). An improved backpack motor fan for suction sampling of insect populations. *Journal of Economic Entomoly*, 54, 394-395. <u>https://doi.org/10.1093/jee/54.2.394</u>
- Diez, J. M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grosholz, E. D., Olden, J. D., Sorte, C. J., ... & Miller, L. P. (2012). Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(5), 249-257. <u>https://doi.org/10.1890/110137</u>
- Dindo, M. L., Rezaei, M., & De Clercq, P. (2019). Improvements in the rearing of the tachinid parasitoid *Exorista larvarum* (Diptera: Tachinidae): influence of adult food on female longevity and reproduction capacity. *Journal of Insect Science*, 19(2), 6. <u>https://doi.org/10.1093/jisesa/iey122</u>
- Dirrigl Jr, F. J. (2012). Effectiveness of pan trapping as a rapid bioinventory method of freshwater shoreline insects of subtropical Texas. *Southwestern Entomologist*, *37*(2), 133-139. https://doi.org/10.3958/059.037.0205
- Dmoch, J. (1965). The dynamics of a population of the cabbage seedpod weevil (*Ceuthorrhynchus assimilis* Payk.) and the development of winter rape. Part II. *Ekologia polskia. Seria A*, 13(24), 463-489.

- Dmoch, J. (1998). Kairomones and searching behavior of *Trichomalus perfectus* Walker. *IOBC/WPRS Bulletin*, 21, 171-176.
- Dmoch J., & Klimek G. (1975). Badania nad paso zytami chowacza podobnika (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.). III. Obserwacje nad biologi a *Trichomalus perfectus* (Walker). *Roczniki nauk Rolniczych Seria E, 5*, 125-136.
- Doetzer, A. K., & Foerster, L. A. (2013). Storage of pentatomid eggs in liquid nitrogen and dormancy of *Trissolcus basalis* (Wollaston) and *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Platygastridae) adults as a method of mass production. *Neotropical Entomology*, 42, 534-538. <u>https://doi.org/10.1007/s13744-013-0159-8</u>
- Dosdall, L. M. (2009). Responses of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae), to seed treatments of canola (*Brassica napus* L.) with the neonicotinoid compounds clothianidin and imidacloprid. *Pest Management Science: formerly Pesticide Science*, 65(12), 1329-1336. <u>https://doi.org/10.1002/ps.1818</u>
- Dosdall, L. M., & Cárcamo, H. A. (2011). Biology and integrated management of the cabbage seedpod weevil in prairie canola crops. *Prairie Soils & Crops J*, *4*, 14-23.
- Dosdall, L. M., Gibson, G. A., Olfert, O. O., & Mason, P. G. (2009). Responses of Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitoids to invasion of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in western Canada. Dans D. W. Langor, & J. Sweeney (dir.), *Ecological Impacts of Non-Native Invertebrates and Fungi on Terrestrial Ecosystems* (1<sup>e</sup> éd., p. 109-125). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9680-8\_8</u>
- Dosdall, L. M., & Mason, P. G. (2010). Key pests and Parasitoids of Oilseed Rape or Canola in North America and the Importance of Parasitoids in Integrated Management. Dans I. H. Williams (dir.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (1<sup>e</sup> éd., p. 167-213). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\_6</u>
- Dosdall, L. M., & McFarlane, M. A. (2004). Morphology of the pre-imaginal life stages of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 58(1), 45-52. <u>http://www.jstor.org/stable/4009888</u>
- Dosdall, L. M., & Moisey, D. W. (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
- Dosdall, L. M., Moisey, D., Cárcamo, H., & Dunn, R. (2001). Cabbage seedpod weevil factsheet. Alberta Agriculture, Food and Rural Development Agdex 622-21. <u>https://www1.agric.gov.ab.ca/\$department/deptdocs.nsf/all/agdex2538/\$file/622-21.pdf?OpenElement</u>
- Dosdall, L. M., Moisey, D., Kott, L., Keddie, B. A., Good, A., Rahman, H., ... & McCaffrey, J. (2006b). *Integrated management of the cabbage seedpod weevil* [Rapport technique]. University of Alberta.

- Dosdall, L. M., Ulmer, B. J., Gibson, G. A. P., & Cárcamo, H. A. (2006a). 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. <u>https://doi.org/10.1080/09583150600828320</u>
- D'Ottavio, M., Boquel, S., Labrie, G., & Lucas, É. (2022). Landscape effects on the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*, on canola in Quebec (Canada). *IOBC/WPRS Bulletin*, 156, 77-81.
- D'Ottavio, M., Boquel, S., Labrie, G., & Lucas, E. (2023). Landscape effects on the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae), and on its parasitoid, *Trichomalus perfectus* (Hymenoptera: Pteromalidae), in canola. *Insects*, 14(4), 327. <u>https://doi.org/10.3390/insects14040327</u>
- D'Ottavio, M., Labrie, G., & Lucas, E. (2024). How do outside-hosts-overwintering parasitoids, at the adult stage, cope with cold? *Journal of Thermal Biology*, *124*, 103940. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103940
- Doucette, C. F. (1947). Host plants of the cabbage seedpod weevil. *Journal of Economic Entomology*, 40(6), 838-840. <u>https://doi.org/10.1093/jee/40.6.838</u>
- Doutt, R. L. (1959). The biology of parasitic Hymenoptera. *Annual review of entomology*, 4(1), 161-182. https://doi.org/10.1146/annurev.en.04.010159.001113
- Draber-Mońko, A. (2015). State of knowledge of the tachinid fauna of Eastern Asia, with new data from North Korea. Part V. Exoristinae. *Fragmenta Faunistica*, 58(2), 79-98. http://doi.org/ 10.3161/00159301FF2015.58.2.079
- Duale, A. H. (2005). Effect of temperature and relative humidity on the biology of the stem borer parasitoid *Pediobius furvus* (Gahan) (Hymenoptera: Eulophidae) for the management of stem borers. *Environmental Entomology*, 34(1), 1-5. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.1.1</u>
- Duman, J. G. (1982). Insect antifreezes and ice-nucleating agents. *Cryobiology*, *19*(6), 613-627. https://doi.org/10.1016/0011-2240(82)90191-2
- Duman, J. G. (2001). Antifreeze and ice nucleator proteins in terrestrial arthropods. *Annual Review of Physiology*, 63(1), 327-357. <u>https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.63.1.327</u>
- Eijs, I. E. M. (1999). *The evolution of resource utilisation in Leptopilina species* [Thèse de doctorat, University of Leiden].
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387-400. <u>https://doi.org/10.1023/A:1014193329979</u>
- Ellers, J., Van Alphen, J. J., & Sevenster, J. G. (1998). A field study of size–fitness relationships in the parasitoid Asobara tabida. Journal of Animal Ecology, 67(2), 318-324. <u>https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00195.x</u>

- Environnement et Changement climatique Canada (ECCC) (2024). *Espèces exotiques envahissantes au Canada : Indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement*. Gouvernement du Canada. <u>https://www.canada.ca/content/dam/eccc/documents/pdf/cesindicators/invasive-alien-species/2024/especes-exotiques-envahissantes.pdf</u>
- Environnement et ressources naturelles. (2024, 16 octobre). *Climatologie de la température Carte Moyenne déc-jan-fév (hiver)*. Gouvernement du Canada. https://meteo.gc.ca/saisons/image\_f.html?format=clim\_stn&season=djf&type=temp&title=Carte
- Estay, S. A., Lima, M., & Bozinovic, F. (2014). The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos*, *123*(2), 131-140. <u>https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00607.x</u>
- Esteso-Martínez, J., & Gil-Pelegrín, E. (2004). Frost resistance of seeds in Mediterranean oaks and the role of litter in the thermal protection of acorns. *Annals of forest science*, *61*(5), 481-486. <u>https://dx.doi.org/10.1051/forest:2004042</u>
- Fahrig, L. (1997). Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61(3), 603-610. <u>https://doi.org/10.2307/3802168</u>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2), 101-112. <u>https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x</u>
- Fantle-Lepczyk, J. E., Haubrock, P. J., Kramer, A. M., Cuthbert, R. N., Turbelin, A. J., Crystal-Ornelas, R., ... & Courchamp, F. (2022). Economic costs of biological invasions in the United States. *Science of the Total Environment*, 806, 151318. <u>https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151318</u>
- Ferguson, A. W., Klukowski, Z., Walczak, B., Perry, J. N., Mugglestone, M. A., Clark, S. J., & Williams, I. H. (2000). The spatio-temporal distribution of adult *Ceutorhynchus assimilis* in a crop of winter oilseed rape in relation to the distribution of their larvae and that of the parasitoid *Trichomalus perfectus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95(2), 161-171. <u>https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00654.x</u>
- Ferguson, A. W., & Williams, I. H. (1991). Deposition and longevity of oviposition-deterring pheromone in the cabbage seed weevil. *Physiological entomology*, 16(1), 27-33. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1991.tb00540.x</u>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. Global ecology and biogeography, 16(3), 265-280. <u>https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x</u>
- Floate, K. D., & Skovgård, H. (2004). Winter survival of nuisance fly parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) in Canada and Denmark. *Bulletin of entomological research*, 94(4), 331-340. <u>https://doi.org/10.1079/BER2003308</u>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Helkowski, J. H. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574. <u>https://doi.org/10.1126/science.1111772</u>

- Foray, V., Desouhant, E., Voituron, Y., Larvor, V., Renault, D., Colinet, H., & Gibert, P. (2013). Does cold tolerance plasticity correlate with the thermal environment and metabolic profiles of a parasitoid wasp? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 164(1), 77-83. <u>https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.10.018</u>
- Fusser, M. S., Holland, J. M., Jeanneret, P., Pfister, S. C., Entling, M. H., & Schirmel, J. (2018). Interactive effects of local and landscape factors on farmland carabids. *Agricultural and Forest Entomology*, 20(4), 549-557. <u>https://doi.org/10.1111/afe.12288</u>
- Gallé, R., Császár, P., Makra, T., Gallé-Szpisjak, N., Ladányi, Z., Torma, A., ... & Szilassi, P. (2018). Small-scale agricultural landscapes promote spider and ground beetle densities by offering suitable overwintering sites. *Landscape Ecology*, 33, 1435-1446. <u>https://doi.org/10.1007/s10980-018-0677-1</u>
- Gallé, R., Geppert, C., Földesi, R., Tscharntke, T., & Batáry, P. (2020). Arthropod functional traits shaped by landscape-scale field size, local agri-environment schemes and edge effects. *Basic and Applied Ecology*, 48, 102-111. <u>https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.09.006</u>
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., ... & DiFonzo, C. D. (2009). Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions*, 15(4), 554-564. <u>https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00563.x</u>
- Gardner, J., Hoffmann, M. P., Pitcher, S. A., & Nyrop, J. P. (2012). Recurrent warming to improve cold storage of Trichogrammatids (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Biocontrol Science and Technology*, 22(3), 261-270. <u>https://doi.org/10.1080/09583157.2011.651099</u>
- Gariepy, T. D., Mason, P. G., Haye, T., Miall, J. H., Labrie, G., Cárcamo, H. A., ... & Gibson, G. A. (2024). *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), Cabbage Seedpod Weevil/Charançon de la graine du chou (Coleoptera: Curculionidae). Dans M. A. Vankosky & V. Martel (dir.), *Biological Control Programmes in Canada, 2013-2023* (p. 163-172). CABI. <a href="https://doi.org/10.1079/9781800623279.0016">https://doi.org/10.1079/9781800623279.0016</a>
- Gaudon, J. M., & Smith, S. M. (2020). Augmentation of native North American natural enemies for the biological control of the introduced emerald ash borer in central Canada. *BioControl*, 65(1), 71-79. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-019-09986-6</u>
- Geiger, F., Wäckers, F. L., & Bianchi, F. J. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, 54, 529-535. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5</u>
- Géneau, C. E., Wäckers, F. L., Luka, H., Daniel, C., & Balmer, O. (2012). Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic and Applied Ecology*, 13(1), 85-93. <u>https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.10.005</u>
- Geodatos. (2024). *Canada Geographic coordinates*. Geodatos. <u>https://www.geodatos.net/en/coordinates/canada</u>
- Gharbi, N. (2014). Influences of cold storage period and rearing temperature on the biological traits of *Trichogramma oleae*. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 9(2), 143-153. https://doaj.org/article/08203fce4ec14d3d849d95b7be85fe17

- Gibb, T. J., & Oseto, C. (2020). Chapter 1 Equipment and collection methods. Dans Gibb T. J., & Oseto C. (dir.), *Insect Collection and Identification: Techniques for the Field and Laboratory* (2<sup>e</sup> éd., p. 5-69), Academic Press. <u>https://doi.org/10.1016/C2018-0-00136-X</u>
- Gibson, G. A., Baur, H., Ulmer, B., Dosdall, L., & Muller, F. (2005). On the misidentification of chalcid (Hymenoptera: Chalcidoidea) parasitoids of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) in North America. *The Canadian Entomologist*, 137(4), 381-403. <u>https://doi.org/10.4039/n05-012</u>
- Gibson, G. A., Gillespie, D. R., & Dosdall, L. (2006). The species of Chalcidoidea (Hymenoptera) introduced to North America for biological control of the cabbage seedpod weevil, and the first recovery of *Stenomalina gracilis* (Chalcidoidea: Pteromalidae). *The Canadian Entomologist*, *138*(3), 285-291. <u>https://doi.org/10.4039/n05-110</u>
- Gillespie, D. R., Broadbent, A. B., Mason, P. G., Haye, T., Clarke, P., Goettel, M. S., & Leung, B. (2019). Use of life tables to predict the impact of introducing exotic parasitoids, against the cabbage seedpod weevil in North America. *Biocontrol Science and Technology*, 29(10), 940-964. <u>https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1625028</u>
- Gómez, J. M., & Zamora, R. (1994). Top- down effects in a tritrophic system: Parasitoids enhance plant fitness. *Ecology*, 75(4), 1023-1030. <u>https://doi.org/10.2307/1939426</u>
- Gonçalves, R. S., Andreazza, F., Lisbôa, H., Grützmacher, A. D., Valgas, R. A., Manica-Berto, R., ... & Nava, D. E. (2016). Basis for the development of a rearing technique of *Aganaspis pelleranoi* (Hymenoptera: Figitidae) in *Anastrepha fraterculus* (Tephritidae: Diptera). *Journal of Economic Entomology*, *109*(3), 1094-1101. <u>https://doi.org/10.1093/jee/tow069</u>
- González, E., Salvo, A., & Valladares, G. (2015). Arthropods on plants in a fragmented Neotropical dry forest: a functional analysis of area loss and edge effects. *Insect Science*, 22(1), 129-138. <u>https://doi.org/10.1111/1744-7917.12107</u>
- González, E., Salvo, A., & Valladares, G. (2017a). Arthropod communities and biological control in soybean fields: forest cover at landscape scale is more influential than forest proximity. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 239*, 359-367. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.002</u>
- González, E., Salvo, A., & Valladares, G. (2017b). Natural vegetation cover in the landscape and edge effects: differential responses of insect orders in a fragmented forest. *Insect Science*, 24(5), 891-901. <u>https://doi.org/10.1111/1744-7917.12377</u>
- González, E., Štrobl, M., Janšta, P., Hovorka, T., Kadlec, T., & Knapp, M. (2022). Artificial temporary non-crop habitats support parasitoids on arable land. *Biological Conservation*, 265, 109409. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109409</u>
- Good, W. R., Story, J. M., & Callan, N. W. (1997). Winter cold hardiness and supercooling of *Metzneria paucipunctella* (Lepidoptera: Gelechiidae), a moth introduced for biological control of spotted knapweed. *Environmental entomology*, 26(5), 1131-1135. <u>https://doi.org/10.1093/ee/26.5.1131</u>
- Gordon, R.D. (1985). The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico. *Journal of the New York Entomological Society*, 93(1), 1-912. <u>http://www.jstor.org/stable/25009452</u>

- Gouvernement du Canada (2022, 09 décembre). *Données statistiques*. Gouvernement du Canada. https://scf.rncan.gc.ca/profilstats/foret/QC
- Gouvernement du Québec (2024, 20 décembre). *Normales climatiques du Québec 1981-2010*. Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs. https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp
- Grab, H., Danforth, B., Poveda, K., & Loeb, G. (2018). Landscape simplification reduces classical biological control and crop yield. *Ecological Applications*, 28(2), 348-355. <u>https://doi.org/10.1002/eap.1651</u>
- Grandgirard, J., Hoddle, M. S., Petit, J. N., Roderick, G. K., & Davies, N. (2008). Engineering an invasion: classical biological control of the glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca vitripennis*, by the egg parasitoid *Gonatocerus ashmeadi* in Tahiti and Moorea, French Polynesia. *Biological Invasions*, 10(2), 135-148. <u>https://doi.org/10.1007/s10530-007-9116-y</u>
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589-596. <u>https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9</u>
- Grenier, S. (2012). Artificial rearing of entomophagous insects, with emphasis on nutrition and parasitoids-general outlines from personal experience. *Karaelmas Fen ve Mühendislik Dergisi*, 2(2), 1-12.
- Grenier, S., & Clercq, P. D. (2003). Comparison of artificially vs. naturally reared natural enemies and their potential for use in biological control. Dans J. C. van Lenteren (dir.), *Quality control and* production of biological control agents: theory and testing procedures (p. 115-131). CABI Publishing. <u>https://doi.org/10.1079/9780851996882.0115</u>
- Grez, A. A., & Prado, E. (2000). Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental entomology*, 29(6), 1244-1250. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.6.1244</u>
- Grez, A. A., Zaviezo, T., Hernández, J., Rodríguez-San Pedro, A., & Acuña, P. (2014). The heterogeneity and composition of agricultural landscapes influence native and exotic coccinellids in alfalfa fields. *Agricultural and forest entomology*, *16*(4), 382-390. <u>https://doi.org/10.1111/afe.12068</u>
- Gunton, R. M., & Pöyry, J. (2016). Scale-specific spatial density dependence in parasitoids: a multi-factor meta-analysis. *Functional Ecology*, 30(9), 1501-1510. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2435.12627</u>
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., Landis, D. A., & You, M. (2017). Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annual review of entomology*, 62(1), 91-109. <u>https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035050</u>
- Guzman, D. R., & Petersen, J. J. (1986). Cold acclimation and prolonged low temperature survival of filth fly parasites (Hymenoptera: Pteromalidae). *Environmental entomology*, 15(4), 936-942. <u>https://doi.org/10.1093/ee/15.4.936</u>
- Haan, N. L., Iuliano, B. G., Gratton, C., & Landis, D. A. (2021). Chapter Five Designing agricultural landscapes for arthropod-based ecosystem services in North America. Dans D. A. Bohan, & A. J. Vanbergen (dir.), *Advances in ecological research* (vol. 64, p. 191-250). Academic Press. https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2021.01.003

- Haan, N. L., Zhang, Y., & Landis, D. A. (2020). Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression. *Trends in ecology & evolution*, 35(2), 175-186. <u>https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.003</u>
- Häckermann, J., Rott, A. S., Tschudi-Rein, K., & Dorn, S. (2008). Cold stored ectoparasitoid of *Cydia* fruit moths released under different temperature regimes. *BioControl*, 53, 857-867. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-007-9147-4</u>
- Haddad, N. M., Bowne, D. R., Cunningham, A., Danielson, B. J., Levey, D. J., Sargent, S., & Spira, T. (2003). Corridor use by diverse taxa. *Ecology*, *84*(3), 609-615. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0609:CUBDT]2.0.CO;2
- Haenke, S., Kovács-Hostyánszki, A., Fründ, J., Batáry, P., Jauker, B., Tscharntke, T., & Holzschuh, A. (2014). Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *Journal of applied ecology*, 51(2), 505-513. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.12221</u>
- Hagler, J. R., & Jackson, C. G. (2001). Methods for marking insects: current techniques and future prospects. *Annual review of entomology*, 46(1), 511-543. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.511
- Hahn, D. A., & Denlinger, D. L. (2007). Meeting the energetic demands of insect diapause: Nutrient storage and utilization. *Journal of Insect Physiology*, 53, 760-773. <u>https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.03.018</u>
- Hahn, D. A., Martin, A. R., & Porter, S. D. (2008). Body size, but not cooling rate, affects supercooling points in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Environmental entomology*, 37(5), 1074-1080. <u>https://doi.org/10.1093/ee/37.5.1074</u>
- Hamilton, W. D. (1967). Extraordinary Sex Ratios: A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology. *Science*, 156(3774), 477-488. <u>https://doi.org/10.1126/science.156.3774.477</u>
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., & Boivin, G. (2007). Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52, 107-126. <u>https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091333</u>
- Häner, N., Amiresmaeili, N., Stähli, N., Romeis, J., & Collatz, J. (2022). Overwintering of two pupal parasitoids of *Drosophila* under natural conditions. *Journal of Thermal Biology*, 106, 103231. <u>https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2022.103231</u>
- Hanna, A. D. (1935). Fertility and toleration of low temperature in *Euchalcidia caryobori*, Hanna (Hymenoptera, Chalcidinae). *Bulletin of Entomological Research*, *26*(3), 315-322. https://doi.org/10.1017/S0007485300036622
- Hanson, A. A., & Venette, R. C. (2013). Thermocouple design for measuring temperatures of small insects. *CryoLetters*, 34(3), 261-266.
- Hanson, A. A., Venette, R. C., & Lelito, J. P. (2013). Cold tolerance of Chinese emerald ash borer parasitoids: *Spathius agrili* Yang (Hymenoptera: Braconidae), *Tetrastichus planipennisi* Yang (Hymenoptera: Eulophidae), and *Oobius agrili* Zhang and Huang (Hymenoptera: Encyrtidae). *Biological Control*, 67(3), 516-529. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.08.015
- Haro-Barchin, E., Scheper, J., Ganuza, C., De Groot, G. A., Colombari, F., van Kats, R., & Kleijn, D. (2018). Landscape-scale forest cover increases the abundance of *Drosophila suzukii* and parasitoid wasps. *Basic and Applied Ecology*, 31, 33-43. <u>https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.07.003</u>
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brosofske, K. D., Saunders, S. C., ... & Esseen, P. A. (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation biology*, 19(3), 768-782. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x
- Haslett, J. R. (2001). Biodiversity and conservation of Diptera in heterogeneous land mosaics: A fly's eye view. *Journal of insect conservation*, 5(2), 71-75. <u>https://doi.org/10.1023/A:1011321005040</u>
- Hatt, S., Uyttenbroeck, R., Lopes, T., Chen, J. L., Piqueray, J., Monty, A., & Francis, F. (2018). Effect of flower traits and hosts on the abundance of parasitoids in perennial multiple species wildflower strips sown within oilseed rape (*Brassica napus*) crops. *Arthropod-Plant Interactions*, 12, 787-797. <u>https://doi.org/10.1007/s11829-017-9567-8</u>
- Hausmann, J., & Brandes, M. (2022). The potential for reducing non-target effects on parasitoids of *Ceutorhynchus obstrictus* Marsham (Coleoptera: Curculionidae) through spatially targeted insecticide applications. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 129(6), 1417-1427. <u>https://doi.org/10.1007/s41348-022-00647-y</u>
- Hawkins, B. A. (1993). Parasitoid Species Richness, Host Mortality, and Biological Control. *The American Naturalist*, 141(4), 634-641. <u>https://doi.org/10.1086/285495</u>
- Hawkins, B. A., & Cornell, H. V. (1994). Maximum parasitism rates and successful biological control. Science, 266(5192), 1886-1886. <u>https://doi.org/10.1126/science.266.5192.1886</u>
- Hawro, V., Ceryngier, P., Tscharntke, T., Thies, C., Gagic, V., Bengtsson, J., Bommarco, R., Winqvist, C., Weisser, W. W., & Clement, L. W. (2015). Landscape complexity is not a major trigger of species richness and food web structure of European cereal aphid parasitoids. *Biocontrol*, 60, 451-461. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-015-9660-9</u>
- Haye, T., Mason, P. G., Dosdall, L. M., Gillespie, D. R., Gibson, G. A., & Kuhlmann, U. (2013). *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae). Dans P. G. Mason, & D. R. Gillespie (dir.), *Biological control programmes in Canada 2001-2012* (p. 119-129). CABI Publishing. <u>https://doi.org/10.1079/9781780642574.0119</u>
- Haye, T., Mason, P. G., Dosdall, L. M., & Kuhlmann, U. (2010). Mortality factors affecting the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), in its area of origin: A life table analysis. *Biological Control*, 54(3), 331-341. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.06.004</u>
- Haye, T., Mason, P. G., Gillespie, D. R., Miall, J. H., Gibson, G. A. P., Diaconu, A., ... & 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. <u>https://doi.org/10.1080/09583157.2014.945900</u>

- Haye, T., Olfert, O., Weiss, R., Mason, P. G., Gibson, G., Gariepy, T. D., & Gillespie, D. R. (2018).
  Bioclimatic analyses of *Trichomalus perfectus* and *Mesopolobus morys* (Hymenoptera: Pteromalidae) distributions, two potential biological control agents of the cabbage seedpod weevil in North America. *Biological Control*, 124, 30-39. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.06.003
- Hedge, I. C. (1976). A systematic and geographical survey of the Old World Cruciferae. Dans J. G. Vaughan, A. J. Macleod, & B. M. G. Jones (dir.) *The Biology and Chemistry of the Cruciferae* (p. 1-45). Academic Press.
- Heimbach, U., & Müller, A. (2013). Incidence of pyrethroid-resistant oilseed rape pests in Germany. Pest Management Science, 69(2), 209-216. <u>https://doi.org/10.1002/ps.3351</u>
- Hoffmann, A. (1951). Contribution à l'étude de *Ceutorrhynchus assimilis* Payk (le Ceuthorrhynque des siliques). *Revue Path*, *30*, 238-252.
- Hoffmann, M. P., Wright, M. G., Pitcher, S. A., & Gardner, J. (2002). Inoculative releases of *Trichogramma ostriniae* for suppression of *Ostrinia nubilalis* (European corn borer) in sweet corn: field biology and population dynamics. *Biological Control*, 25(3), 249-258. <u>https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00105-6</u>
- Holland, J. M., Birkett, T., & Southway, S. (2009). Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl*, 54, 19-33. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-008-9152-2</u>
- Holland, J., Southway, S., Birkett, T., & Moreby, S. (2006). The relative merits of field and boundary habitats for conservation biocontrol. *IOBC/WPRS Bulletin*, 29(6), 57-60.
- Holmes, M. R. J. (1980). Nutrition of the oilseed rape crop (p. 1-158). Applied Science Publishers.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A., & Martinez, N. D. (1999). Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology*, *80*(5), 1495-1504. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1495:TRATSA]2.0.CO;2
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x</u>
- Horváth, R., Magura, T., Péter, G., & Tóthmérész, B. (2002). Edge effect on weevils and spiders. *Web Ecology*, *3*(1), 43-47. <u>https://doi.org/10.5194/we-3-43-2002</u>
- Hovorka, T., Saska, P., Stará, J., & Kocourek, F. (2021). Attractiveness of oilseed rape cultivars to Brassicogethes aeneus and Ceutorhynchus obstrictus as a potential control strategy. Plant, Soil and Environment, 67(10), 608-615. <u>https://doi.org/10.17221/367/2021-PSE</u>
- Hough-Goldstein, J. A., Lake, E., D'Amico, V., & Berg, S. H. (2012). Preferential edge habitat colonization by a specialist weevil, *Rhinoncomimus latipes* (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental entomology*, 41(6), 1466-1473. <u>https://doi.org/10.1603/EN12090</u>

- Huey, R. B., Ma, L., Levy, O., & Kearney, M. R. (2021). Three questions about the eco-physiology of overwintering underground. *Ecology Letters*, 24(2), 170-185. <u>https://doi.org/10.1111/ele.13636</u>
- Humble, L. M. (2006). Overwintering adaptations in Arctic sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae) and their parasitoids: cold tolerance. *The Canadian Entomologist*, *138*(1), 59-71. https://doi.org/10.4039/n05-804
- Humble, L. M., & Ring, R. A. (1985). Inoculative freezing of a larval parasitoid within its host. *CryoLetters*, *6*, 59-66.
- Hussain, A., Mittapelly, P., Blake, A. J., Dupuis, J. R., Bouchard, P., Skolrud, T. D., ... & Mori, B. A. (2023). Biology and management of *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae) in spring-planted canola on the Northern Great Plains. *Journal of Integrated Pest Management*, 14(1), 17. <u>https://doi.org/10.1093/jipm/pmad015</u>
- Ismail, M., Tougeron, K., Vriamont, A., Hance, T., & Albittar, L. (2022). Thermal tolerance of the rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* and its parasitoids: Effect of low temperatures on some fitness activities of *Aphidius matricariae*. *Journal of Thermal Biology*, *110*, 103377. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2022.103377
- Ismail, M., Van Baaren, J., Hance, T., Pierre, J. S., & Vernon, P. (2013). Stress intensity and fitness in the parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae): temperature below the development threshold combined with a fluctuating thermal regime is a must. *Ecological Entomology*, 38(4), 355-363. <u>https://doi.org/10.1111/een.12025</u>
- Ismail, M., Vernon, P., Hance, T., Pierre, J. S., & Van Baaren, J. (2012). What are the possible benefits of small size for energy-constrained ectotherms in cold stress conditions? *Oikos*, 121(12), 2072-2080. <u>https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20582.x</u>
- Iuliano, B., Gratton, C., Kim, T. N., & Spiesman, B. J. (2024). Semi-natural habitat, but not aphid amount or continuity, predicts lady beetle abundance across agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 61(8), 1881-1893. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.14698</u>
- Izadi, H., Mohammadzadeh, M., & Mehrabian, M. (2019). Cold tolerance of the *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae), under different thermal regimes: impact of cold acclimation. *Journal* of Economic Entomology, 112(4), 1983-1988. <u>https://doi.org/10.1093/jee/toz089</u>
- Jaworski, C. C., Thomine, E., Rusch, A., Lavoir, A. V., Wang, S., & Desneux, N. (2023). Crop diversification to promote arthropod pest management: A review. *Agriculture Communications*, 1(1), 100004. <u>https://doi.org/10.1016/j.agrcom.2023.100004</u>
- Jenner, W. H., Kuhlmann, U., Cappuccino, N., & Mason, P. G. (2010). Pre-release analysis of the overwintering capacity of a classical biological control agent supporting prediction of establishment. *BioControl*, 55, 351-362. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-009-9264-3</u>
- Jenner, W. H., Mason, P. G., Cappuccino, N., & Kuhlmann, U. (2010). Native range assessment of classical biological control agents: impact of inundative releases as pre-introduction evaluation. *Bulletin of entomological research*, 100(4), 387-394. <u>https://doi.org/10.1017/S0007485309990368</u>

- Jennings, D. E., Duan, J. J., & Follett, P. A. (2017). Environmental Impacts of Arthropod Biological Control: An Ecological Perspective. Dans M. Coll, & E. Wajnberg (dir.), *Environmental Pest Management: Challenges for Agronomists, Ecologists, Economists and Policymakers* (p. 105-129). John Wiley & Sons Ltd. <u>https://doi.org/10.1002/9781119255574.ch5</u>
- Johnen, A., Williams, I. H., Nilsson, C., Klukowski, Z., Luik, A., & Ulber, B. (2010). The proPlant Decision Support System: Phenological Models for the Major Pests of Oilseed Rape and Their Key Parasitoids in Europe. Dans I. H. Williams (dir.), *Biocontrol-Based Integrated Management* of Oilseed Rape Pests (1<sup>e</sup> éd., p. 381-403). Springer Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\_15
- Jonsson, M., Buckley, H. L., Case, B. S., Wratten, S. D., Hale, R. J., & Didham, R. K. (2012). Agricultural intensification drives landscape-context effects on host–parasitoid interactions in agroecosystems. *Journal of applied ecology*, 49(3), 706-714. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02130.x</u>
- Jourdheuil P., Coutin R., & Lacote J. P. (1974). Evolution du niveau des populations de *Ceutorhynchus* assimilis Payk. dans le Lauragais (Aude, Fr). Dans *Proceedings of the 4th International Rape Congress, Giessen, Germany, 4-8 June 1974* (p. 511-518). Pascal et Francis. http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=PASCAL7538004934
- Kabore, A., Ba, N. M., Dabire-Binso, C. L., & Sanon, A. (2017). Field persistence of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) following augmentative releases against the millet head miner, *Heliocheilus albipunctella* (de Joannis) (Lepidoptera: Noctuidae), in the Sahel. *Biological Control*, 108, 64-69. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.03.001</u>
- Karam, G. (2021). Population dynamics and overwintering capabilities of the stable fly *Stomoxys* calcitrans (L.) (Diptera: Muscidae) and their pupal parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Ichneumonidae) on dairy operations in southern Manitoba [Mémoire de maîtrise, University of Manitoba]. MSpace. <u>http://hdl.handle.net/1993/35248</u>
- Karlsson, D., Hartop, E., Forshage, M., Jaschhof, M., & Ronquist, F. (2020). The Swedish Malaise trap project: a 15 year retrospective on a countrywide insect inventory. *Biodiversity data journal*, 8, e47255. <u>https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e47255</u>
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., ... & O'rourke, M. E. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(33), E7863-E7870. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115</u>
- Keller, S., & Häni, F. (2000). Ansprüche von Nützlingen und Schädlingen an den Lebensraum. Dans W. Nentwig (dir.), Streifenförmige ökologische Ausgleichsflächen in der Kulturlandschaft: Ackerkrautstreifen, Buntbrache, Feldränder (p. 199-217). Verlag Agrarökologie.
- Kenis, M. (1996). Factors affecting sex ratio in rearing of *Coeloides sordidator* (Hym.: Braconidae). *Entomophaga*, 41(2), 217-224. <u>https://doi.org/10.1007/BF02764247</u>
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M. A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M. J., ... & Lopez-Vaamonde, C. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21-45. <u>https://doi.org/10.1007/s10530-008-9318-y</u>

- Kenis, M., & Branco, M. (2010). Chapter 5: Impact of alien terrestrial arthropods in Europe. Alien terrestrial arthropods of Europe. BioRisk, 4(1), 51-71. <u>http://dx.doi.org/10.3897/biorisk.4.42</u>
- Kheirodin, A., Cárcamo, H. A., & Costamagna, A. C. (2020). Contrasting effects of host crops and crop diversity on the abundance and parasitism of a specialist herbivore in agricultural landscapes. *Landscape ecology*, 35, 1073-1087. <u>https://doi.org/10.1007/s10980-020-01000-0</u>
- Kidane, D., Ferrante, M., Man, X. M., Liu, W. X., Wan, F. H., & Yang, N. W. (2020). Cold storage effects on fitness of the whitefly parasitoids *Encarsia sophia* and *Eretmocerus hayati*. *Insects*, 11(7), 428.
- Kidane, D., Yang, N. W., & Wan, F. H. (2015). Effect of cold storage on the biological fitness of *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *European Journal of Entomology*, *112*(3), 460. <u>https://doi.org/10.14411/eje.2015.066</u>
- Kimura, M. T. (2019). Overwintering of reproductively mature females of a pro-ovigenic parasitic wasp, *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Figitidae). *Entomological Science*, 22(3), 264-269. <u>https://doi.org/10.1111/ens.12365</u>
- King, B. H., & Fischer, C. R. (2010). Male mating history: effects on female sexual responsiveness and reproductive success in the parasitoid wasp *Spalangia endius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 607-615. <u>https://doi.org/10.1007/s00265-009-0878-3</u>
- Kingsolver, J. G., Arthur Woods, H., Buckley, L. B., Potter, K. A., MacLean, H. J., & Higgins, J. K. (2011). Complex life cycles and the responses of insects to climate change. *Integrative and Comparative Biology*, 51(5), 719-732. <u>https://doi.org/10.1093/icb/icr015</u>
- Kirichenko, N., Haubrock, P. J., Cuthbert, R. N., Akulov, E., Karimova, E., Shneider, Y., ... & Courchamp, F. (2021). Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia. *NeoBiota*, 67, 103-130. <u>https://dx.doi.org/10.3897/neobiota.67.58529</u>
- Kirk, W. D. (1992). Insects on cabbages and oilseed rape. Richmond Publishing.
- Klander, B. (2001). Die Rüsselkäfer der Unterfamilie Ceutorhychinae und deren Parasitoide auf Winterraps und begleitenden Unkräutern in Schleswig-Holstein [Mémoire de maîtrise, Zoologisches Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel].
- Knapp, M., Saska, P., Knappová, J., Vonička, P., Moravec, P., Kůrka, A., & Anděl, P. (2013). The habitat-specific effects of highway proximity on ground-dwelling arthropods: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 164, 22-29. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.012
- Koch, R. L., Carrillo, M. A., Venette, R. C., Cannon, C. A., & Hutchison, W. D. (2004). Cold hardiness of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental entomology*, 33(4), 815-822. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.815</u>
- Koch, R. L., & Galvan, T. L. (2008). Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis. BioControl*, 53(1), 23-35. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6939-0\_3</u>

- Koh, I., Rowe, H. I., & Holland, J. D. (2013). Graph and circuit theory connectivity models of conservation biological control agents. *Ecological applications*, 23(7), 1554-1573. <u>https://doi.org/10.1890/12-1595.1</u>
- Korotyaev, B. A., & Anderson, R. S. (2002). Ceutorhynchinae. Dans R. H., Arnett, M. C., Thomas, P. E. Skelley, & H. J. Frank (dir.), *American beetles Vol. 2, Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (vol. 2, p. 747-754). CRC Press.
- Koštál, V., Renault, D., Mehrabianova, A., & Bastl, J. (2007). Insect cold tolerance and repair of chillinjury at fluctuating thermal regimes: role of ion homeostasis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 147(1), 231-238. <u>https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.12.033</u>
- Kovács, G., Kaasik, R., Kaart, T., Metspalu, L., Luik, A., & Veromann, E. (2017). In search of secondary plants to enhance the efficiency of cabbage seed weevil management. *BioControl*, 62(1), 29-38. https://doi.org/10.1007/s10526-016-9765-9
- Kovács, G., Kaasik, R., Lof, M. E., van der Werf, W., Kaart, T., Holland, J. M., & Veromann, E. (2019). Effects of land use on infestation and parasitism rates of cabbage seed weevil in oilseed rape. *Pest management science*, 75(3), 658-666. <u>https://doi.org/10.1002/ps.5161</u>
- 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. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.01.011</u>
- Kovács, G., Kaasik, R., Treier, K., Luik, A., & Veromann, E. (2016). Do different field bordering elements affect cabbage seed weevil damage and its parasitism rate differently in winter oilseed rape. *IOBC/WPRS Bulletin*, 116, 75-80.
- Kozlowski, M. W., Lux, S., & Dmoch, J. (1983). Oviposition behaviour and pod marking in the cabbage seed weevil, *Ceutorhynchus assimilis*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 34(3), 277-282. <u>https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1983.tb03334.x</u>
- Krewenka, K. M., Holzschuh, A., Tscharntke, T., & Dormann, C. F. (2011). Landscape elements as potential barriers and corridors for bees, wasps and parasitoids. *Biological Conservation*, 144(6), 1816-1825. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.014</u>
- Kruess, A. (2003). Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26(3), 283-290. <u>https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03402.x</u>
- Kruess, A., & Tscharntke, T. (1994). Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264(5165), 1581-1584. <u>https://doi.org/10.1126/science.264.5165.1581</u>
- Kruess, A., & Tscharntke, T. (2000). Effects of Habitat Fragmentation on Plant-Insect Communities. Dans B. Ekborn, M. E. Irwin, & Y. Robert (dir.), *Interchanges of Insects between Agricultural and Surrounding Landscapes* (1<sup>e</sup> éd., p. 53-70). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-94-017-1913-1\_4</u>

- Kuhar, T. P., Wright, M. G., Hoffmann, M. P., & Chenus, S. A. (2002). Life table studies of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) with and without inoculative releases of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental entomology*, *31*(3), 482-489. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.3.482</u>
- Kuhlmann, U., Dosdall, L. M., & Mason, P. G. (2002). *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae). Dans P. G. Mason, & J. T. Huber (dir.), *Biological* control programmes in Canada, 1981-2000 (p. 52-58). CABI Publishing. https://doi.org/10.1079/9780851995274.0052
- Kuhlmann, U., Mason, P. G., Hinz, H. L., Blossey, B., De Clerck-Floate, R. A., Dosdall, L. M., ... & Wiedenmann, R. N. (2006). Avoiding conflicts between insect and weed biological control: selection of non-target species to assess host specificity of cabbage seedpod weevil parasitoids. *Journal of Applied Entomology*, *130*(3), 129-141. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01040.x
- Kukal, O. (1991). Behavioral and Physiological Adaptations to Cold in a Freeze-Tolerant Arctic Insect. Dans R. E. Lee, & D. L. Denlinger (dir.), *Insects at Low Temperature* (1<sup>e</sup> éd., p. 276-300). Springer Boston, MA. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0190-6\_12</u>
- Labana, K. S., & Gupta, M. L. (1993). Importance and origin. Dans K. S. Labana, S. S. Banga, & S. K. Banga (dir.), *Breeding Oilseed Brassicas* (1<sup>e</sup> éd., p. 1-7). Springer Berlin, Heidelberg.
- Lacey, L., Millar, L., Kirk, A., & Perring, T. (1999). Effect of storage temperature and duration on survival of eggs and nymphs of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) and pupae of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 92(3), 430-434. <u>https://doi.org/10.1093/aesa/92.3.430</u>
- Laffin, R. D., Dosdall, 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. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.2.504</u>
- Landis, D. A., & Haas, M. J. (1992). Influence of landscape structure on abundance and within-field distribution of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) larval parasitoids in Michigan. *Environmental Entomology*, 21(2), 409-416. <u>https://doi.org/10.1093/ee/21.2.409</u>
- Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual review of entomology*, 45(1), 175-201. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175
- Langer, A., & Hance, T. (2000). Overwintering strategies and cold hardiness of two aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Insect Physiology*, *46*(5), 671-676. https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00155-9
- Langer, V., & Jensen, S. M. (2024). Parasitoids of the cabbage seed weevil deliver high and consistent parasitism in variable landscapes: A showcase of conservation biocontrol. *Pest Management Science*, 80(5), 2362-2370. <u>https://doi.org/10.1002/ps.7679</u>

- Lavandero, B., Wratten, S. D., Didham, R. K., & Gurr, G. (2006). Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: a double-edged sward? *Basic and applied Ecology*, 7(3), 236-243. <u>https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.09.004</u>
- 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
- Leather, S. R. (1993). Overwintering in six arable aphid pests: a review with particular relevance to pest management. *Journal of Applied Entomology*, *116*(1-5), 217-233. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1993.tb01192.x
- Lee, J. C., Andow, D. A., & Heimpel, G. E. (2006). Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecological Entomology*, 31(5), 470-480. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00800.x</u>
- Lee Jr, R. E. (1991). Principles of Insect Low Temperature Tolerance. Dans R. E. Lee, & D. L. Denlinger (dir.), *Insects at Low Temperature* (1<sup>e</sup> éd., p. 17-46). Springer New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0190-6\_2
- Lee Jr, R. E., & Costanzo, J. P. (1998). Biological ice nucleation and ice distribution in cold-hardy ectothermic animals. *Annual Review of Physiology*, *60*(1), 55-72. https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.60.1.55
- Lee Jr, R. E., & Denlinger, D. L. (1985). Cold tolerance in diapausing and non-diapausing stages of the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Physiological Entomology*, *10*(3), 309-315. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1985.tb00052.x
- Lefebvre, I., Gagnon, M. (2017). *Cécidomyie du chou-fleur*. Agri-Réseau. https://www.agrireseau.net/documents/Document 95391.pdf
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B. E., & Baudry, J. (2013). Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 166*, 94-101. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.020</u>
- Legault, S., Hébert, C., Blais, J., Berthiaume, R., Bauce, E., & Brodeur, J. (2012). Seasonal ecology and thermal constraints of *Telenomus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasitoids of the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae). *Environmental Entomology*, 41(6), 1290-1301. <u>https://doi.org/10.1603/EN12129</u>
- Le Lann, C., Roux, O., Serain, N., Van Alphen, J. J., Vernon, P., & Van Baaren, J. (2011). Thermal tolerance of sympatric hymenopteran parasitoid species: does it match seasonal activity? *Physiological Entomology*, *36*(1), 21-28. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2010.00758.x</u>
- Lenteren, J. V., & Tommasini, M. G. (2003). Mass production, storage, shipment and release of natural enemies. Dans J. C. van Lenteren (dir.), *Quality control and production of biological control agents: theory and testing procedures* (p. 181-189). CABI Publishing. <u>https://doi.org/10.1079/9780851996882.0181</u>

- Leopold, R. A. (1998). Cold Storage of Insects for Integrated Pest Management. Dans G. J. Hallman, & D. L. Denlinger (dir.), *Temperature Sensitivity In Insects And Application In Integrated Pest Management* (1e éd., p. 235-267). CRC Press.
- Lerin, J. (1987). A short bibliographical review of *Trichomalus perfectus* Walker, a parasite of the seed pod weevil, *Ceuthorrhynchus assimilis* Payk. *IOBC/WPRS Bulletin*, 10(4), 74-78.
- Lerin, J., & Rivault, E. (1982). Estimation de l'action du charançon des siliques (*Ceuthorrhynchus assimilis* Payk.) sur la productivité du colza d'hiver I. Aspects méthodologiques. Agronomie, 2(10), 1005-1014. <u>https://doi.org/10.1051/agro:19821014</u>
- Letourneau, D. K., Armbrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., ... & Mejía, J. L. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological applications*, 21(1), 9-21. <u>https://doi.org/10.1890/09-2026.1</u>
- Levie, A., Vernon, P., & Hance, T. (2005). Consequences of acclimation on survival and reproductive capacities of cold-stored mummies of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae). *Journal of economic entomology*, *98*(3), 704-708. <u>https://doi.org/10.1603/0022-0493-98.3.704</u>
- Li, J., Wang, Y., Chen, Y. Z., Liu, P. C., & Hu, H. Y. (2023). Effects of male age, body size and mating status on female mate preference and offspring sex ratio in *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *European Journal of Entomology*, *120*, 1-8. <u>https://doi.org/10.14411/eje.2023.001</u>
- Li, J., Zhao, L., Li, Y., Zhao, Z., & Ma, R. (2016). Inoculative releases of *Trichogramma dendrolimi* for suppressing the oriental fruit moth (*Grapholita molesta*) in peach orchard in China. *Fruits*, 71(2), 123-128. <u>https://doi.org/10.1051/fruits/2015054</u>
- Li, W. J., Chen, J. H., Avila, G. A., Ali, M. Y., Tian, X. Y., Luo, Z. Y., ... & Zhang, J. P. (2023). Performance of two egg parasitoids of brown marmorated stink bug before and after cold storage. *Frontiers in physiology*, 14, 1102216. <u>https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1102216</u>
- Li, Y., Zhang, L., Chen, H., Koštál, V., Simek, P., Moos, M., & Denlinger, D. L. (2015). Shifts in metabolomic profiles of the parasitoid *Nasonia vitripennis* associated with elevated cold tolerance induced by the parasitoid's diapause, host diapause and host diet augmented with proline. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 63, 34-46. <u>https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2015.05.012</u>
- Li, Y., Zhang L., Zhang Q., Cheng H., & Denlinger, D. L. (2014). Effects of cryoprotectants added in host feed and host diapause on the cold resistance of *Nasonia vitripennis*. The Proceedings of Chinese Society of Plant Protection in 2014, Fujian, China, 5-7 December, 2014. Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS), Scientech Documentation and Information Centre.
- Lin, J., Yang, D., Hao, X., Cai, P., Guo, Y., Shi, S., ... & Ji, Q. (2021). Effect of cold storage on the quality of *Psyttalia incisi* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Insects*, 12(6), 558. <u>https://doi.org/10.3390/insects12060558</u>
- Liu, K., Fu, B., Lin, J., Fu, Y., Peng, Z., & Jin, Q. A. (2014). Effect of temperatures and cold storage on performance of *Tetrastichus brontispae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Brontispa longissima* (Coleptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Science*, 14(1), 257. <u>https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu119</u>

- Lopes, T., Hatt, S., Xu, Q., Chen, J., Liu, Y., & Francis, F. (2016). Wheat (*Triticum aestivum* L.) based intercropping systems for biological pest control. *Pest management science*, 72(12), 2193-2202. https://doi.org/10.1002/ps.4332
- Lowenstein, D. M., Andrews, H., Hilton, R. J., Kaiser, C., & Wiman, N. G. (2019). Establishment in an introduced range: dispersal capacity and winter survival of *Trissolcus japonicus*, an adventive egg parasitoid. *Insects*, *10*(12), 443. <u>https://doi.org/10.3390/insects10120443</u>
- Lü, X., Han, S., Li, J., Liu, J., & Li, Z. (2019). Effects of cold storage on the quality of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on artificial medium. *Pest Management Science*, 75(5), 1328-1338. <u>https://doi.org/10.1002/ps.5247</u>
- Lu, Z. X., Zhu, P. Y., Gurr, G. M., Zheng, X. S., Read, D. M., Heong, K. L., ... & Xu, H. X. (2014). Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect science*, 21(1), 1-12. https://doi.org/10.1111/1744-7917.12000
- Luczynski, A., Nyrop, J. P., & Shi, A. (2007). Influence of cold storage on pupal development and mortality during storage and on post-storage performance of *Encarsia formosa* and *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Biological Control*, 40(1), 107-117. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.08.006
- Lustig, A., Stouffer, D. B., Doscher, C., & Worner, S. P. (2017). Landscape metrics as a framework to measure the effect of landscape structure on the spread of invasive insect species. *Landscape Ecology*, 32, 2311-2325. <u>https://doi.org/10.1007/s10980-017-0570-3</u>
- Lysyk, T. J. (2004). Effects of cold storage on development and survival of three species of parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) of house fly, *Musca domestica* L. *Environmental entomology*, 33(4), 823-831. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.823</u>
- Macfadyen, S., Hopkinson, J., Parry, H., Neave, M. J., Bianchi, F. J. J. A., Zalucki, M. P., & Schellhorn, N. A. (2015). Early-season movement dynamics of phytophagous pest and natural enemies across a native vegetation-crop ecotone. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 200*, 110-118. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.012</u>
- Macfadyen, S., & Muller, W. (2013). Edges in agricultural landscapes: species interactions and movement of natural enemies. *PloS one*, 8(3), e59659. <u>https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059659</u>
- Machekano, H., Mvumi, B. M., & Nyamukondiwa, C. (2018). Loss of coevolved basal and plastic responses to temperature may underlie trophic level host-parasitoid interactions under global change. *Biological Control*, 118, 44-54. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.12.005</u>
- Maciel-Vergara, G., Jensen, A. B., Lecocq, A., & Eilenberg, J. (2021). Diseases in edible insect rearing systems. *Journal of Insects as Food and Feed*, 7(5), 621-638. https://doi.org/10.3920/JIFF2021.0024
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689-710. <u>https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2</u>

- MacMillan, H. A., Williams, C. M., Staples, J. F., & Sinclair, B. J. (2012). Reestablishment of ion homeostasis during chill-coma recovery in the cricket *Gryllus pennsylvanicus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(50), 20750-20755. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.1212788109</u>
- Madeira, F., Tscharntke, T., Elek, Z., Kormann, U. G., Pons, X., Rösch, V., ... & Batáry, P. (2016). Spillover of arthropods from cropland to protected calcareous grassland-the neighbouring habitat matters. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 235*, 127-133. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.012
- Maguire, D. Y., James, P. M., Buddle, C. M., & Bennett, E. M. (2015). Landscape connectivity and insect herbivory: a framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Global Ecology* and Conservation, 4, 73-84. <u>https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.05.006</u>
- Magura, T. (2002). Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and* management, 157(1-3), 23-37. <u>https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00654-X</u>
- Mainali, B. P., Kim, S., & Lim, U. T. (2012). Interactive influence of temperature and relative humidity on egg parasitoids of *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae). *Journal of economic* entomology, 105(5), 1524-1531. <u>https://doi.org/10.1603/EC12104</u>
- Maisonhaute, J. É., Labrie, G., & Lucas, E. (2016). Population dynamics of the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) in Quebec (Canada). *Journal of economic entomology*, *109*(3), 1465-1468. <u>https://doi.org/10.1093/jee/tow048</u>
- Maisonhaute, J. É., Labrie, G., & Lucas, E. (2017). Direct and indirect effects of the spatial context on the natural biocontrol of an invasive crop pest. *Biological Control*, *106*, 64-76. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.12.010</u>
- Maisonhaute, J. É., & Lucas, É. (2011). Influence of landscape structure on the functional groups of an aphidophagous guild: active-searching predators, furtive predators and parasitoids. *European Journal of Environmental Sciences*, 1(1), 41-50. <u>https://doi.org/10.14712/23361964.2015.64</u>
- Maisonhaute, J. É., Peres-Neto, P., & Lucas, É. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, ecosystems & environment*, 139(4), 500-507. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.09.008</u>
- Malaj, E., & Morrissey, C. A. (2022). Increased reliance on insecticide applications in Canada linked to simplified agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 32(3), e2533. <u>https://doi.org/10.1002/eap.2533</u>
- Manandhar, R., & Wright, M. G. (2015). Enhancing biological control of corn earworm, *Helicoverpa zea* and thrips through habitat management and inundative release of *Trichogramma pretiosum* in corn cropping systems. *Biological Control*, 89, 84-90. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.05.020</u>
- Marja, R., Tscharntke, T., & Batáry, P. (2022). Increasing landscape complexity enhances species richness of farmland arthropods, agri-environment schemes also abundance-A meta-analysis. Agriculture, Ecosystems & Environment, 326, 107822. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107822</u>
- Marshall, K. E., & Sinclair, B. J. (2012). Threshold temperatures mediate the impact of reduced snow cover on overwintering freeze-tolerant caterpillars. *Naturwissenschaften*, 99, 33-41. <u>https://doi.org/10.1007/s00114-011-0866-0</u>

- Martins, D. J. (2013). Effect of parasitoids, seed-predators and ant-mutualists on fruiting success and germination of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *African Journal of Ecology*, 51(4), 562-570. https://doi.org/10.1111/aje.12067
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., ... & Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology letters*, 22(7), 1083-1094. <u>https://doi.org/10.1111/ele.13265</u>
- Martin, A. E., Graham, S. L., Henry, M., Pervin, E., & Fahrig, L. (2018). Flying insect abundance declines with increasing road traffic. *Insect Conservation and Diversity*, 11(6), 608-613. <u>https://doi.org/10.1111/icad.12300</u>
- Martin, E. A., Seo, B., Park, C. R., Reineking, B., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological applications*, *26*(2), 448-462. <u>https://doi.org/10.1890/15-0856</u>
- Martín-Park, A., Delfin-González, H., Sosenski, P., Reyes-Novelo, E., Meléndez-Ramírez, V., Navarrete-Carballo, J., ... & Manrique-Saide, P. (2018). Diversity of Tabanidae, Asilidae and Syrphidae (Diptera) in natural protected areas of Yucatan, Mexico. *Journal of insect conservation*, 22, 85-97. <u>https://doi.org/10.1007/s10841-017-0040-x</u>
- Mason, P. G., Baute, T., Olfert, O., & Roy, M. (2003). Cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae) in Ontario and Québec. *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 Quebec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 146(2), 224-235. <u>https://doi.org/10.4039/tce.2013.65</u>
- 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. <u>https://doi.org/10.4039/n11-041</u>
- Mason, P. G., Olfert, O. O., Haye, T., Gariepy, T. D., Abram, P. K., & Gillespie, D. R. (2017). 1.2 Risks and Benefits of Accidental Introductions of Biological Control Agents in Canada. Dans P. G. Mason, D. R. Gillespie, & C. Vincent (dir.), *Proceedings of the 5<sup>th</sup> International Symposium on Biological Control of Arthropods* (p. 6-8). CAB International 2017.
- McCaffrey, J. P., O'Keeffe, L. E., & Homan, H. W. (1986). Cabbage seedpod weevil control in winter rapeseed (Current information series-Cooperative Extension Service No. 782). University of Idaho, College of Agriculture.
- McCravy, K. W. (2018). A review of sampling and monitoring methods for beneficial arthropods in agroecosystems. *Insects*, 9(4), 170. <u>https://doi.org/10.3390/insects9040170</u>

- McDonald, D. B., Parchman, T. L., Bower, M. R., Hubert, W. A., & Rahel, F. J. (2008). An introduced and a native vertebrate hybridize to form a genetic bridge to a second native species. *Proceedings* of the National Academy of Sciences, 105(31), 10837-10842. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.0712002105</u>
- McIntyre, T., Andaloori, L., Hood, G. R., Feder, J. L., Hahn, D. A., Ragland, G. J., & Toxopeus, J. (2023). Cold tolerance and diapause within and across trophic levels: endoparasitic wasps and their fly host have similar phenotypes. *Journal of Insect Physiology*, 146, 104501. <u>https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2023.104501</u>
- McLeod, J. H. (1951). Biological control investigations in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 47, 27-36.
- McLeod, J. H. (1962). Cabbage seedpod weevil-*Ceutorhynchus assimilis* (Payk.) Curculionidae. Dans J.
  H. McLeod, B. M. McGugan, & H. C. Copped (dir.), A review of the biological control attempts against insects and weeds in Canada (p. 5-6). Commonwealth Agricultural Bureaux (CAB).
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H., & Landis, D. A. (1999). Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological applications*, 9(2), 634-641. <u>https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0634:DALSAP]2.0.CO;2</u>
- Merkosky, K., Leibovitz, A., & Wong, S. (2024). Cabbage Seedpod Weevil (*Ceutorhynchus obstrictus*) Management in Canola (*Brassica napus*) across western Canada. *Plant Health Cases*, n°2024. <u>https://doi.org/10.1079/planthealthcases.2024.0014</u>
- Michaud, J. P. (2000). Development and reproduction of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the citrus aphids *Aphis spiraecola* Patch and *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). *Biological Control*, 18(3), 287-297. <u>https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0833</u>
- Midega, C. A., Jonsson, M., Khan, Z. R., & Ekbom, B. (2014). Effects of landscape complexity and habitat management on stemborer colonization, parasitism and damage to maize. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 188,* 289-293. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.028</u>
- Moericke, V. (1953). Wie finden geflügelte Blattläuse ihre Wirtspflanze. *Mitt. Biol. Reichsanst. Berlin*, 75, 90-97.
- Moezipour, M., Kafil, M., & Allahyari, H. (2008). Functional response of *Trichogramma brassicae at* different temperatures and relative humidities. *Bulletin of Insectology*, *61*(2), 245-250.
- Mohamed, H. O., & El-Heneidy, A. H. (2020). Effect of cold storage temperature on quality of the parasitoid, *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30, 1-13. <u>https://doi.org/10.1186/s41938-020-00288-z</u>
- Mooney, H. A. (2005). Invasive alien species: the nature of the problem. Dans H. A. Mooney, R. N. Mack, J. A. McNeely, L. E. Neville, P. J. Schei, & J. K. Waage (dir.), *Invasive alien species: A new synthesis* (p. 1-15). Island Press.

- Morales-Ramos, J. A., Goolsby, J. A., Geden, C., Rojas, M. G., Garcia-Cancino, M. D., Rodríguez-Vélez, B., ... & Hoelmer, K. A. (2023). Chapter 5 Production of hymenopteran parasitoids. Dans J. A. Morales-Ramos, M. G. Rojas, & D. I. Shapiro-Ilan (dir.), *Mass Production of Beneficial Organisms: Invertebrates and Entomopathogens* (2<sup>e</sup> éd., p. 101-155). Academic Press. <a href="https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822106-8.00016-6">https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822106-8.00016-6</a>
- Morales-Ramos, J. A., Rojas, M. G., & Shapiro-Ilan, D. I. (2022). Mass Production of Beneficial Organisms: Invertebrates and Entomopathogens (2<sup>e</sup> éd.). Academic Press. <u>https://doi.org/10.1016/C2018-0-00128-0</u>
- Morandin, L. A., Long, R. F., & Kremen, C. (2014). Hedgerows enhance beneficial insects on adjacent tomato fields in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 189*, 164-170. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.03.030</u>
- Morey, A. C., Hutchison, W. D., Venette, R. C., & Burkness, E. C. (2012). Cold hardiness of *Helicoverpa* zea (Lepidoptera: Noctuidae) pupae. Environmental Entomology, 41(1), 172-179. <u>https://doi.org/10.1603/EN11026</u>
- Muhammad Sarwar, M. S. (2017). Integrated control of insect pests on canola and other Brassica oilseed crops in Pakistan. Dans G. V. P. Reddy (dir.), *Integrated management of insect pests on canola and other Brassica oilseed crops* (p. 193-221). Wallingford UK: CABI.
- Muller, F. J., Baur, H., Gibson, G. A., Mason, P. G., & Kuhlmann, U. (2007). Review of the species of *Trichomalus* (Chalcidoidea: Pteromalidae) associated with *Ceutorhynchus* (Coleoptera: Curculionidae) host species of European origin. *The Canadian Entomologist*, 139(5), 643-657. <u>https://doi.org/10.4039/n06-059</u>
- Muller, F. J., Mason, P. G., Dosdall, 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. <u>https://doi.org/10.4039/n10-057</u>
- Mulligan, G. A. (2002). Weedy introduced mustards (Brassicaceae) of Canada. Canadian Field-Naturalist, 116(4), 623-631. <u>https://doi.org/10.5962/p.363514</u>
- Muneret, L., Auriol, A., Bonnard, O., Richart-Cervera, S., Thiéry, D., & Rusch, A. (2019). Organic farming expansion drives natural enemy abundance but not diversity in vineyard-dominated landscapes. *Ecology and evolution*, 9(23), 13532-13542. <u>https://doi.org/10.1002/ece3.5810</u>
- Muñoz, P. T., Torres, F. P., & Megías, A. G. (2015). Effects of roads on insects: a review. *Biodiversity* and Conservation, 24(3), 659-682. <u>https://doi.org/10.1007/s10531-014-0831-2</u>
- Murchie, A. K. (1996). *Parasitoids of cabbage seed weevil and brassica pod midge in oilseed rape* [Thèse de doctorat, University of Keele]. Rothamsted Research. <u>https://repository.rothamsted.ac.uk/item/8774x/parasitoids-of-cabbage-seed-weevil-and-brassica-pod-midge-in-oilseed-rape</u>
- Murchie, A. K., & Williams, I. H. (1998). A bibliography of the parasitoids of the cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.). *IOBC/WPRS Bulletin*, 21(5), 163-169.

- Murchie, A. K., Williams, I. H., & Alford, D. V. (1997). Effects of commercial insecticide treatments to winter oilseed rape on parasitism of *Ceutorhynchus assimilis* Paykull (Coleoptera: Curculionidae) by *Trichomalus perfectus* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Crop Protection*, 16(3), 199-202. <u>https://doi.org/10.1016/S0261-2194(96)00103-2</u>
- Murchie, A. K., Williams, I. H., & Perry, J. (1999). Edge distributions of *Ceutorhynchus assimilis* and its parasitoid *Trichomalus perfectus* in a crop of winter oilseed rape (*Brassica napus*). *Biocontrol*, 44, 379-390. <u>https://doi.org/10.1023/A:1009997917947</u>
- Mutamiswa, R., Chidawanyika, F., & Nyamukondiwa, C. (2018a). Thermal plasticity potentially mediates the interaction between host *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera: Crambidae) and endoparasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae) in rapidly changing environments. *Pest Management Science*, 74(6), 1335-1345. <u>https://doi.org/10.1002/ps.4807</u>
- Mutamiswa, R., Chidawanyika, F., & Nyamukondiwa, C. (2018b). Comparative assessment of the thermal tolerance of spotted stemborer, *Chilo partellus* (Lepidoptera: Crambidae) and its larval parasitoid, *Cotesia sesamiae* (Hymenoptera: Braconidae). *Insect Science*, 25(5), 847-860. <u>https://doi.org/10.1111/1744-7917.12466</u>
- Nadeem, S., & Hamed, M. (2011). Biological control of sugarcane borers with inundative releases of *Trichogramma chilonis* (Ishii) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in farmer fields. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 48(1), 71-74.
- Nagaraja, H. (2013). Mass production of trichogrammatid parasitoids. Dans S. Sithanantham, C. R. Ballal, S. K. Jalali, & N. Bakthavatsalam (dir.), *Biological Control of Insect Pests Using Egg Parasitoids* (1<sup>e</sup> éd., p. 175-189). Springer New Delhi. <u>https://doi.org/10.1007/978-81-322-1181-5\_8</u>
- Nakai, Z., Kondo, T., & Akimoto, S. (2011). Parasitoid attack of the seed-feeding beetle *Bruchus loti* enhances the germination success of *Lathyrus japonicus* seeds. *Arthropod-Plant Interactions*, 5(3), 227-234. <u>https://doi.org/10.1007/s11829-011-9132-9</u>
- Narváez Vásquez, C. 2011. Efecto de diferentes recursos alimenticios sobre longevidad, metabolismo de carbohidratos y dinamica ovarica en dos parasitoides de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) [Mémoire de maitrise, Universidad Nacional de Colombia]. Institutional Repository of Universidad Nacional. https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/7611
- Nguyen, H. D. D., & Nansen, C. (2018). Edge-biased distributions of insects. A review. Agronomy for sustainable development, 38, 1-13. <u>https://doi.org/10.1007/s13593-018-0488-4</u>
- 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. <u>https://doi.org/10.1093/jee/83.6.2246</u>
- Noordijk, J., Schaffers, A. P., Heijerman, T., & Sýkora, K. V. (2011). Using movement and habitat corridors to improve the connectivity for heathland carabid beetles. *Journal for Nature Conservation*, *19*(5), 276-284. <u>https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.05.001</u>
- Noordijk, J., Schaffers, A., & Sýkora, K. V. (2008). Diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in roadside verges with grey hair-grass vegetation. *European Journal of Entomology*, 105(2), 257-265. <u>https://doi.org/10.14411/EJE.2008.036</u>

- Noyes, J. S. (1982). Collecting and preserving chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Journal of Natural History*, 16(3), 315-334. <u>https://doi.org/10.1080/00222938200770261</u>
- Noyes, J. S. (1989). A study of five methods of sampling Hymenoptera (Insecta) in a tropical rainforest, with special reference to the Parasitica. *Journal of Natural History*, 23(2), 285-298. https://doi.org/10.1080/00222938900770181
- Numata, H., & Shintani, Y. (2023). Diapause in univoltine and semivoltine life cycles. *Annual Review of Entomology*, 68(1), 257-276. <u>https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-101047</u>
- Öckinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N. E., & Bommarco, R. (2012). Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography*, *35*(3), 259-267. <u>https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06870.x</u>
- Ode, P. J., & Hardy, I. C. (2008). Parasitoid sex ratios and biological control. Dans E. Wajnberg, C. Bernstein, & J. van Alphen (dir.), *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids: From Theoretical Approaches to Field Applications* (p. 253-291). Blackwell Publishing Ltd. <u>https://doi.org/10.1002/9780470696200</u>
- O'Dowd, D. J., Green, P. T., & Lake, P. S. (2003). Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecology* Letters, 6(9), 812-817. <u>https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00512.x</u>
- Odum, E. P. (1971). Fundamentals of ecology. Saunders Philadelphia.
- Öhman, K., & Eriksson, L. O. (1998). The core area concept in forming contiguous areas for long-term forest planning. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(7), 1032-1039. <u>https://doi.org/10.1139/x98-076</u>
- Olfert, O., & Weiss, R. M. (2006). Impact of climate change on potential distributions and relative abundances of *Oulema melanopus*, *Meligethes viridescens* and *Ceutorhynchus obstrictus* in Canada. *Agriculture, ecosystems & environment*, 113(1-4), 295-301. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.10.017
- Onagbola, E. O., Fadamiro, H. Y., & Mbata, G. N. (2007). Longevity, fecundity, and progeny sex ratio of *Pteromalus cerealellae* in relation to diet, host provision, and mating. *Biological Control*, 40(2), 222-229. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.10.010</u>
- Organisation pour l'alimentation et l'agriculture (FAO). (2002). Agriculture mondiale : horizon 2015/2030. Organisation pour l'alimentation et l'agriculture (FAO). https://www.fao.org/4/y3557f/y3557f00.htm#TopOfPage
- Orr, D., & Fox, A. (2012). Augmentation and conservation of natural enemies. Dans D. P. Abrol, & U. Shankar (dir.), *Integrated Pest Management: Principles and Practice* (p. 58-91). CABI Publishing. <u>https://doi.org/10.1079/9781845938086.0058</u>
- Orrock, J. L., Curler, G. R., Danielson, B. J., & Coyle, D. R. (2011). Large-scale experimental landscapes reveal distinctive effects of patch shape and connectivity on arthropod communities. *Landscape Ecology*, 26(10), 1361-1372. <u>https://doi.org/10.1007/s10980-011-9656-5</u>

- Ortiz-Martinez, S. A., & Lavandero, B. (2018). The effect of landscape context on the biological control of *Sitobion avenae*: temporal partitioning response of natural enemy guilds. *Journal of Pest Science*, 91(1), 41-53. <u>https://doi.org/10.1007/s10340-017-0855-y</u>
- Otani, J., & Cárcamo, H. (2011). Biology and management of *Lygus* in canola. *Prairie Soils & Crops Journal*, *4*, 42-53.
- Özder, N. (2008). Effect of cold storage of adult *Trichogramma brassicae*, *T. cacoeciae* and *T. evanescens* (Hym.: Trichogrammatidae). *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, *41*(4), 296-299. https://doi.org/10.1080/03235400600759347
- Özder, N., & Sağlam, Ö. (2005). Overwintering of the egg parasitoids *Trichogramma brassicae* and *T. cacoeciae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in the Thrace region of Turkey. *Journal of Pest Science*, 78, 129-132. <u>https://doi.org/10.1007/s10340-005-0083-8</u>
- Panda, N., & Khush, G. A. (1995). Host plant resistance to insects. CAB international.
- Pandey, R. R., & Johnson, M. W. (2005). Effects of cool storage on Anagyrus ananatis Gahan (Hymenoptera: Encyrtidae). Biological Control, 35(1), 9-16. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.06.003</u>
- Parra, J. R. P. (2010). Mass rearing of egg parasitoids for biological control programs. Dans F. L. Consoli, J. R. P. Parra, & R. A. Zucchi (dir.), *Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma* (1<sup>e</sup> éd., p. 267-292). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9110-0\_10</u>
- Parra, J. R. P., & Coelho Jr, A. (2022). Insect rearing techniques for biological control programs, a component of sustainable agriculture in Brazil. *Insects*, 13(1), 105. <u>https://doi.org/10.3390/insects13010105</u>
- Pavuk, D. M. (2011). Habitat area trumps fragmentation effects on arthropods in an experimental landscape system. *Landscape ecology*, 26(7), 1035-1048. <u>https://doi.org/10.1007/s10980-011-9627-x</u>
- Pecheur, E., Piqueray, J., Monty, A., Dufrêne, M., & Mahy, G. (2020). The influence of ecological infrastructures adjacent to crops on their carabid assemblages in intensive agroecosystems. *PeerJ*, 8, e8094. <u>https://doi.org/10.7717/peerj.8094</u>
- Pellissier, M. E., & Jabbour, R. (2018). Herbivore and parasitoid insects respond differently to annual and perennial floral strips in an alfalfa ecosystem. *Biological control*, 123, 28-35. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.04.014</u>
- Perez-Alvarez, R., Nault, B. A., & Poveda, K. (2019). Effectiveness of augmentative biological control depends on landscape context. *Scientific reports*, 9(1), 1-15. https://doi.org/10.1038/s41598-019-45041-1
- Perović, D. J., Gurr, G. M., Raman, A., & Nicol, H. I. (2010). Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: a cost-distance approach. *Biological Control*, 52(3), 263-270. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.014</u>

- Perrings, C., Williamson, M., Barbier, E. B., Delfino, D., Dalmazzone, S., Shogren, J., ... & Watkinson, A. (2002). Biological invasion risks and the public good: an economic perspective. *Conservation Ecology*, 6(1). <u>http://www.jstor.org/stable/26271860</u>
- Pfannenstiel, R. S., Unruh, T. R., & Brunner, J. F. (2010). Overwintering hosts for the exotic leafroller parasitoid, *Colpoclypeus florus*: Implications for habitat manipulation to augment biological control of leafrollers in pome fruits. *Journal of Insect Science*, 10(1), 75. <u>https://doi.org/10.1673/031.010.7501</u>
- Pfiffner, L., & Wyss, E. (2004). Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests. Dans G. M. Gurr, S. D. Wratten, & M. A. Altieri (dir.), *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods* (p. 165-186). CSIRO Publishing, CABI Publishing.
- Pickett, C. H., Swezey, S. L., Nieto, D. J., Bryer, J. A., Erlandson, M., Goulet, H., & Schwartz, M. D. (2009). Colonization and establishment of *Peristenus relictus* (Hymenoptera: Braconidae) for control of *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae) in strawberries on the California Central Coast. *Biological Control*, 49(1), 27-37. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.09.009
- Pimentel, D. (2002). Non-Native Invasive Species of Arthopods and Plant Pathogens in the British Isles. Dans D. Pimentel (dir.), *Biological Invasions: Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species* (p. 151-158). CRC Press.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52(3), 273-288. <u>https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002</u>
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F., & Halffter, G. (2005). Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19(2), 400-410. <u>https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00531.x</u>
- Pinheiro, J. C., & Bates, D.M. (2000). Linear Mixed-Effects Models: Basic Concepts and Examples. Dans J. C. Pinheiro, & D. M. Bates (dir.), *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS* (1<sup>e</sup> éd.). Springer, New York, NY. <u>https://doi.org/10.1007/0-387-22747-4\_1</u>
- Pitcher, S. A., Hoffmann, M. P., Gardner, J., Wright, M. G., & Kuhar, T. P. (2002). Cold storage of *Trichogramma ostriniae* reared on *Sitotroga cerealella* eggs. *BioControl*, 47, 525-535. <u>https://doi.org/10.1023/A:1016533116798</u>
- Plath, M., Dorn, S., Riedel, J., Barrios, H., & Mody, K. (2012). Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*, 169(2), 477-487. <u>https://doi.org/10.1007/s00442-011-2215-6</u>
- Plećaš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N. G., Tomanović, Ž., ... & Ćetković, A. (2014). Landscape composition and configuration influence cereal aphid-parasitoidhyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agriculture, ecosystems & environment*, 183, 1-10. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.016</u>
- Polgár, L. (1986). Effect of cold storage on the emergence, sex-ratio and fecundity of *Aphidius matricariae*. Dans I. Hodek (dir.), *Ecology of Aphidophaga* (p. 255-260). Academia, Dordrecht.

- Pollier, A., Tricault, Y., Plantegenest, M., & Bischoff, A. (2019). Sowing of margin strips rich in floral resources improves herbivore control in adjacent crop fields. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(1), 119-129. <u>https://doi.org/10.1111/afe.12318</u>
- Poncio, S., Nunes, A. M., Gonçalves, R. D. S., Lisboa, H., Manica-Berto, R., Garcia, M. S., & Nava, D. E. (2018). Strategies for establishing a rearing technique for the fruit fly parasitoid: *Doryctobracon brasiliensis* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of economic entomology*, 111(3), 1087-1095. <u>https://doi.org/10.1093/jee/toy058</u>
- Pope, R.D. (1977). A checklist of British Insects. Dans G. S. Kloet, & W. D. Hincks (dir.), *Handbooks for the Identification of British Insects* (2<sup>e</sup> éd., vol. 11, p. 1-105). Royal Entomological Society.
- Porensky, L. M., & Young, T. P. (2013). Edge-effect interactions in fragmented and patchy landscapes. Conservation Biology, 27(3), 509-519. <u>https://doi.org/10.1111/cobi.12042</u>
- Prakash, S. (1980). Cruciferous oilseeds in India. Dans S. Tsunoda, K. Hinata, & C. Gomez-Campo (dir.), Brassica crops and wild allies. Biology and breeding (p. 151-163). Japan Scientific Societies Press.
- Prevedello, J. A., Figueiredo, M. S., Grelle, C. E., & Vieira, M. V. (2013). Rethinking edge effects: the unaccounted role of geometric constraints. *Ecography*, 36(3), 287-299. <u>https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07820.x</u>
- Pywell, R. F., James, K. L., Herbert, I., Meek, W. R., Carvell, C., Bell, D., & Sparks, T. H. (2005). Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation*, 123(1), 79-90. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.010</u>
- Quan, W. L., Zheng, X. L., Li, X. X., Zhou, X. M., Ma, W. H., & Wang, X. P. (2013). Overwintering strategy of endoparasitoids in *Chilo suppressalis*: a perspective from the cold hardiness of a host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146(3), 398-403. <u>https://doi.org/10.1111/eea.12036</u>
- Queiroz, A., Bueno, A. d. F., Pomari-Fernandes, A., Grande, M., Bortolotto, O., & Silva, D. (2017). Low temperature storage of *Telenomus remus* (Nixon) (Hymenoptera: Platygastridae) and its factitious host *Corcyra cephalonica* (Stainton) (Lepidoptera: Pyralidae). *Neotropical entomology*, 46, 182-192. <u>https://doi.org/10.1007/s13744-016-0442-6</u>
- Quicke D. L. J. (1997) Parasitic Wasps. Chapman & Hall Ltd.
- Quijano-Cuervo, L. G., del-Val, E., Macías-Ordóñez, R., Dáttilo, W., & Negrete-Yankelevich, S. (2024). Spider guilds in a maize polyculture respond differently to plant diversification, landscape composition and stage of the agricultural cycle. *Agricultural and Forest Entomology*, 26(3), 373-385. <u>https://doi.org/10.1111/afe.12620</u>
- Rako, L., & Hoffmann, A. A. (2006). Complexity of the cold acclimation response in *Drosophila* melanogaster. Journal of insect physiology, 52(1), 94-104. <u>https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.007</u>
- Rakow, G., & Woods, D. L. (1987). Outcrossing in rape and mustard under Saskatchewan prairie conditions. *Canadian Journal of Plant Science*, 67(1), 147-151. <u>https://doi.org/10.4141/cjps87-017</u>

- Rand, T. A., & Tscharntke, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, *116*(8), 1353-1362. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15871.x
- Rand, T. A., Tylianakis, J. M., & Tscharntke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letters*, 9(5), 603-614. <u>https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x</u>
- Rand, T. A., Waters, D. K., Blodgett, S. L., Knodel, J. J., & Harris, M. O. (2014). Increased area of a highly suitable host crop increases herbivore pressure in intensified agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 186*, 135-143. https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.022
- Rathee, M., & Ram, P. (2018). Retracted article: Impact of cold storage on the performance of entomophagous insects: An overview. *Phytoparasitica*, *46*(4), 421-449. <u>https://doi.org/10.1007/s12600-018-0683-5</u>
- Raymer, P. L. (2002). Canola: an emerging oilseed crop. Trends in new crops and new uses, 1, 122-126.
- R Core Team. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. <u>https://www.R-project.org/</u>
- Redlich, S., Martin, E. A., & Steffan-Dewenter, I. (2018). Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of applied ecology*, 55(5), 2419-2428. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.13126</u>
- Reid, R. W. (1957). The Bark Beetle Complex Associated with Lodgepole Pine Slash in Alberta: Part II-Notes on the Biologies of Several Hymenopterous Parasites. *The Canadian Entomologist*, 89(1), 5-8. <u>https://doi.org/10.4039/Ent895-1</u>
- Reim, C., Teuschl, Y., & Blanckenhorn, W. U. (2006). Size-dependent effects of temperature and food stress on energy reserves and starvation resistance in yellow dung flies. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 1215-1234. <u>https://doi.org/10.5167/uzh-76182</u>
- Renault, D., Hance, T., Vannier, G., & Vernon, P. (2003). Is body size an influential parameter in determining the duration of survival at low temperatures in *Alphitobius diaperinus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae)? *Journal of Zoology*, 259(4), 381-388. <u>https://doi.org/10.1017/S0952836902003382</u>
- Renault, D., Manfrini, E., Leroy, B., Diagne, C., Ballesteros-Mejia, L., Angulo, E., & Courchamp, F. (2021). Biological invasions in France: Alarming costs and even more alarming knowledge gaps. *NeoBiota*, 67, 191-224. <u>https://dx.doi.org/10.3897/neobiota.67.59134</u>
- Renault, D., Salin, C., Vannier, G., & Vernon, P. (2002). Survival at low temperatures in insects: what is the ecological significance of the supercooling point? *CryoLetters*, 23(4), 217-228.
- Renault, D., Vernon, P., & Vannier, G. (2005). Critical thermal maximum and body water loss in first instar larvae of three Cetoniidae species (Coleoptera). *Journal of Thermal Biology*, 30(8), 611-617. <u>https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2005.09.003</u>

- Riddick, E. W. (2009). Benefits and limitations of factitious prey and artificial diets on life parameters of predatory beetles, bugs, and lacewings: a mini-review. *BioControl*, 54(3), 325-339. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-008-9171-z</u>
- Ridgway, R. L., & Morrison, R. K. (1985). Worldwide perspective on practical utilization of *Trichogramma* with special reference to control of *Heliothis* on cotton. *Southwestern Entomologist*, 8, 190-198.
- Rieger, M. A., Lamond, M., Preston, C., Powles, S. B., & Roush, R. T. (2002). Pollen-mediated movement of herbicide resistance between commercial canola fields. *Science*, 296(5577), 2386-2388. <u>https://doi.org/10.1126/science.1071682</u>
- Ries, L., Fletcher Jr, R. J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004). Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 491-522. <u>https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148</u>
- Ries, L., Murphy, S. M., Wimp, G. M., & Fletcher, R. J. (2017). Closing persistent gaps in knowledge about edge ecology. *Current Landscape Ecology Reports*, 2, 30-41. <u>https://doi.org/10.1007/s40823-017-0022-4</u>
- Rigaux, M., Vernon, P., & Hance, T. (2000). Relationship between acclimation of *Aphidius rhopalosiphi* (De Stefani-Peres) in autumn and its cold tolerance (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). *Mededelingen-Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen*, *Universiteit Gent*, 65(2a), 253-263. <u>http://hdl.handle.net/2078.1/132109</u>
- Ritchie, H., & Roser, M. (2024, mai). Land Use: How is humanity using the Earth's land? And how can we decrease our land use so that more land is left for wildlife? Our World in Data. https://ourworldindata.org/land-use
- Ritz, C., Baty, F., Streibig, J. C., & Gerhard, D. (2015). Dose-response analysis using R. *PloS one*, 10(12), e0146021. <u>https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146021</u>
- Rivers, D. B., Lee Jr, R. E., & Denlinger, D. L. (2000). Cold hardiness of the fly pupal parasitoid Nasonia vitripennis is enhanced by its host Sarcophaga crassipalpis. Journal of Insect Physiology, 46(1), 99-106. <u>https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00106-7</u>
- Roland, J., & Taylor, P. D. (1997). Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 386(6626), 710-713. <u>https://doi.org/10.1038/386710a0</u>
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological monographs*, 43(1), 95-124. <u>https://doi.org/10.2307/1942161</u>
- Rösch, V., Tscharntke, T., Scherber, C., & Batary, P. (2013). Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 387-394. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.12056</u>
- Roschewitz, I., Hücker, M., Tscharntke, T., & Thies, C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, ecosystems & environment, 108*(3), 218-227. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.02.005</u>

- Rossetti, M. R., Salvo, A., Videla, M., & Valladares, G. (2013). Forest remnants contribute to parasitoid conservation: experimental evaluation of parasitism on a leafminer host. *Journal of insect conservation*, 17, 1137-1144. <u>https://doi.org/10.1007/s10841-013-9594-4</u>
- Roume, A., Ouin, A., Raison, L., & Deconchat, M. (2011). Abundance and species richness of overwintering ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are higher in the edge than in the centre of a woodlot. *European Journal of Entomology*, 108(4), 615-622. https://doi.org/10.14411/eje.2011.080
- Roy, H., Brown, P., & Majerus, M. (2006). Harmonia axyridis: a successful biocontrol agent or an invasive threat? Dans J. Eilenberg, & H. M. T. Hokkanen (dir.), An Ecological and Societal Approach to Biological Control (1<sup>e</sup> éd., p. 295-309). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4401-4\_15</u>
- Rozsypal, J. (2015). The role of water, ice nucleators, and inoculation in insect cold survival. *Open Access Insect Physiology*, 5, 21-30. <u>https://doi.org/10.2147/OAIP.S64952</u>
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 345-354. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.12055</u>
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J. P., & Roger-Estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Dans D. L. Sparks ((dir.), *Advances in agronomy* (vol. 109, p. 219-259). Academic Press. <u>https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2</u>
- Sabin, T.E., & Stafford, S.G. (1990). Assessing the Need for Transformation of Response Variables [Rapport technique]. Oregon State University, Forest Research Laboratory. https://ir.library.oregonstate.edu/concern/technical\_reports/1z40kt73s
- Saeidi, M., & Moharramipour, S. (2017). Physiology of cold hardiness, seasonal fluctuations, and cryoprotectant contents in overwintering adults of *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology*, 46(4), 960-966. <u>https://doi.org/10.1093/ee/nvx089</u>
- SAgE pesticides. (2024). *Rechercher des traitements phytosanitaires : recherche entonnoir*. SAgE pesticides. <u>https://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/RechercheTraitement</u>
- Salin, C., Dagbert, T., & Hance, T. (2011). Lutte biologique contre les pucerons des fraisiers : pour faire face à l'imprévisible diversité des pucerons, associer plusieurs hyménoptères parasitoïdes. *Phytoma-La Défense des Végétaux*, (644), 54-57. http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=24196130
- Salt, R. W. (1936). *Studies on the Freezing Process in Insects* (Rapport n°116) [Bulletin technique]. University of Minnesota. Minnesota Agricultural Experiment Station.
- Salt, R. W. (1953). The Influence of Food on Cold Hardiness of Insects. *The Canadian Entomologist*, 85(7), 261-269. <u>https://doi.org/10.4039/Ent85261-7</u>
- Salt, R. W. (1961). Principles of insect cold-hardiness. *Annual review of entomology*, 6(1), 55-74. https://doi.org/10.1146/annurev.en.06.010161.000415

- Salvo, A., Fenoglio, M. S., & Videla, M. (2005). Parasitism of a leafminer in managed versus natural habitats. Agriculture, Ecosystems & Environment, 109(3-4), 213-220. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.03.014
- Samaranayake, K. G. L. I., & Costamagna, A. C. (2018). Levels of predator movement between crop and neighboring habitats explain pest suppression in soybean across a gradient of agricultural landscape complexity. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 259*, 135-146. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.009</u>
- Sandanayaka, W. R. M., Davis, V. A., Chhagan, A., Connolly, P. G., & Charles, J. G. (2015). Influence of cold storage on survival and fitness of *Mastrus ridens* an ectoparasitoid of codling moth. *New Zealand Plant Protection*, 68, 197-203. <u>https://doi.org/10.30843/nzpp.2015.68.5806</u>
- Scarisbrick, D. H., & R. W. Daniels (1986). Oilseed rape. Collins Professional and Technical Books.
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., & Sýkora, K. V. (2012). Successful overwintering of arthropods in roadside verges. *Journal of Insect Conservation*, 16(4), 511-522. <u>https://doi.org/10.1007/s10841-011-9437-0</u>
- Scherr, A., Quinn, N. F., Tallamy, D., & Duan, J. J. (2023). Effect of Forest Microhabitat and Larval Stage on Overwintering Survival, Development, and Phenology of *Spathius galinae* (Hymenoptera: Braconidae), Biological Control Agent of Emerald Ash Borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae). *Florida Entomologist*, *106*(2), 104-109. <u>https://doi.org/10.1653/024.106.0206</u>
- Schirmel, J., Thiele, J., Entling, M. H., & Buchholz, S. (2016). Trait composition and functional diversity of spiders and carabids in linear landscape elements. *Agriculture, ecosystems & environment, 235*, 318-328. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.028</u>
- Schlein, O., Büchs, W., & Niepold, F. (2006). Proof of pest larval consumption by predators using the PCR-technique and microscopical gut dissection. Dans *Proceedings of the International Symposium on Integrated Pest Management in Oilseed Rape, Göttingen, Germany 3-5 April 2006* (p. 3-5). Georg-August-Universität Göttingen.
- Schmidt, M. H., Thies, C., Nentwig, W., & Tscharntke, T. (2008). Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 35(1), 157-166. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01774.x</u>
- Schmidt, M. H., & Tscharntke, T. (2005). The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. Agriculture, ecosystems & environment, 105(1-2), 235-242. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.03.009</u>
- Schneider, G., Krauss, J., Riedinger, V., Holzschuh, A., & Steffan-Dewenter, I. (2015). Biological pest control and yields depend on spatial and temporal crop cover dynamics. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1283-1292. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.12471</u>
- Schüepp, C., Herrmann, J. D., Herzog, F., & Schmidt-Entling, M. H. (2011). Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. *Oecologia*, 165(3), 713-721. <u>https://doi.org/10.1007/s00442-010-1746-6</u>

- Schweiger, O., Maelfait, J. P., Van Wingerden, W. K. R. E., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., ... & Bukacek, R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of applied Ecology*, 42(6), 1129-1139. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01085.x</u>
- Severtson, D., Flower, K., & Nansen, C. (2016). Spatially-optimized sequential sampling plan for cabbage aphids *Brevicoryne brassicae* L. (Hemiptera: Aphididae) in canola fields. *Journal of economic entomology*, 109(4), 1929-1935. <u>https://doi.org/10.1093/jee/tow147</u>
- Shackelford, G., Steward, P. R., Benton, T. G., Kunin, W. E., Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., & Sait, S. M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, 88(4), 1002-1021. <u>https://doi.org/10.1111/brv.12040</u>
- Shaw, M. R., & Bonsall, M. (1997). Rearing Parasitic Hymenoptera. The Amateur Entomologist, 25, 1-46.
- Sheikh, A. H., Thomas, M., Bhandari, R., & Meshram, H. (2016). Malaise trap and insect sampling: Mini Review. *Bio Bulletin*, 2(2), 35-40.
- Sheng, J., Gao, F., Andile, M., Wang, L., Sandhu, H. S., Ouyang, F., & Zhao, Z. H. (2017). Crop diversity and land simplification effects on pest damage in northern china. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(1), 91-96. <u>https://doi.org/10.1093/aesa/saw058</u>
- Shweta, M., & Rajmohana, K. (2018). A comparison of sweep net, yellow pan trap and malaise trap for sampling parasitic Hymenoptera in a backyard habitat in Kerala. *Entomon*, 43(1), 33-44. <u>https://www.entomon.in/index.php/Entomon/article/view/353</u>
- Silva, G., Bueno, A. d. F., Favetti, B., & Neves, P. (2019). Use of low temperature storage to preserve host and parasitoid to improve the rearing of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Platygastridae) on *Euschistus heros* (Hemiptera: Pentatomidae) eggs. *Neotropical entomology*, 48, 126-135. <u>https://doi.org/10.1007/s13744-018-0609-4</u>
- Sinclair, B. J., Alvarado, L. E. C., & Ferguson, L. V. (2015). An invitation to measure insect cold tolerance: methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology*, 53, 180-197. <u>https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.11.003</u>
- Sinclair, B. J., & Chown, S. L. (2005). Deleterious effects of repeated cold exposure in a freeze-tolerant sub-Antarctic caterpillar. *Journal of Experimental Biology*, 208(5), 869-879. <u>https://doi.org/10.1242/jeb.01455</u>
- Sinclair, B. J., & Chown, S. L. (2005). Climatic variability and hemispheric differences in insect cold tolerance: support from southern Africa. *Functional Ecology*, 19(2), 214-221. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00962.x</u>
- Sinclair, B. J., Terblanche, J. S., Scott, M. B., Blatch, G. L., Klok, C. J., & Chown, S. L. (2006). Environmental physiology of three species of Collembola at Cape Hallett, north Victoria Land, Antarctica. *Journal of Insect Physiology*, 52(1), 29-50. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.002

- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., ... & Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33), 16442-16447. <u>https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116</u>
- Sjödin, N. E., Bengtsson, J., & Ekbom, B. (2008). The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 763-772. <u>http://www.jstor.org/stable/20144030</u>
- Skelley, L. H., & Hoy, M. A. (2004). A synchronous rearing method for the Asian citrus psyllid and its parasitoids in quarantine. *Biological Control*, 29(1), 14-23. https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00129-4
- Sømme, L. (1982). Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 73(4), 519-543. https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90260-2
- Southwood, T.R.E. (1978). *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations* (2<sup>e</sup> éd.). Chapman and Hall.
- Sovero, M. (1993). Rapeseed, a new oilseed crop for the United States. Dans J. Janick, & J. E. Simon (dir.), *New crops* (p. 302-307). John Wiley and Sons, Inc.
- Stangler, E. S., Hanson, P. E., & Steffan-Dewenter, I. (2015). Interactive effects of habitat fragmentation and microclimate on trap-nesting Hymenoptera and their trophic interactions in small secondary rainforest remnants. *Biodiversity and Conservation*, 24, 563-577. <u>https://doi.org/10.1007/s10531-014-0836-x</u>
- Statista. (2024). *Leading producing countries of rapeseed in 2023/2024 (in million metric tons)*. Statista. <u>https://www.statista.com/statistics/263930/worldwide-production-of-rapeseed-by-country/</u>
- Statistique Canada. (2022, 11 mai). *Grandes cultures et foin, Recensement de l'agriculture, 2021*. Statistique Canada. <u>https://www150.statcan.gc.ca/t1/tb11/fr/tv.action?pid=3210030901</u>
- Statistique Canada. (2024, 16 septembre). Estimation de la superficie, du rendement, de la production, du prix moyen à la ferme et de la valeur totale à la ferme des principales grandes cultures, en unités métriques et impériales. Statistique Canada. https://www150.statcan.gc.ca/t1/tbl1/fr/cv.action?pid=3210035901
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmi, S., ... & Steffan-Dewenter, I. (2014). Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biological Conservation*, 172, 56-64. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.015
- Steidle, J. L., Kimmich, T., Csader, M., & Betz, O. (2022). Negative impact of roadside mowing on arthropod fauna and its reduction with 'arthropod-friendly' mowing technique. *Journal of Applied Entomology*, 146(5), 465-472. <u>https://doi.org/10.1111/jen.12976</u>
- Steidle, J. L., & Reinhard, J. (2003). Low humidity as a cue for habitat preference in the parasitoid Lariophagus distinguendus. BioControl, 48, 169-175. <u>https://doi.org/10.1023/A:1022695912500</u>

- Steiner, S., Henrich, N., & Ruther, J. (2008). Mating with sperm-depleted males does not increase female mating frequency in the parasitoid *Lariophagus distinguendus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 126(2), 131-137. <u>https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00641.x</u>
- Stenoien, C. M., Christianson, L., Welch, K., Dregni, J., Hopper, K. R., & Heimpel, G. E. (2023). Cold tolerance and overwintering survival of *Aphelinus certus* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) in North America. *Bulletin of Entomological Research*, 113(4), 516-528. <u>https://doi.org/10.1017/S0007485323000196</u>
- St-Onge, M. (2016). Optimisation de l'élevage de masse du parasitoïde *Trichogramma ostriniae* [Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal]. Archipel. <u>http://archipel.uqam.ca/id/eprint/8808</u>
- Storey, K. B., & Storey, J. M. (1988). Freeze tolerance in animals. *Physiological Reviews*, 68(1), 27-84. https://doi.org/10.1152/physrev.1988.68.1.27
- Storey, K. B., & Storey, J. M. (2012). Insect cold hardiness: metabolic, gene, and protein adaptation. *Canadian Journal of Zoology*, 90(4), 456-475. <u>https://doi.org/10.1139/z2012-011</u>
- Story, J. M., Good, W. R., & Callan, N. W. (1993). Supercooling capacity of Urophora affinis and U. quadrifasciata (Diptera: Tephritidae), two flies released on spotted knapweed in Montana. Environmental entomology, 22(4), 831-836. <u>https://doi.org/10.1093/ee/22.4.831</u>
- Strauss, S. Y., Lau, J. A., & Carroll, S. P. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecology letters*, 9(3), 357-374. <u>https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00874.x</u>
- Sulg, S., Kovács, G., Willow, J., Kaasik, R., Smagghe, G., Lövei, G. L., & Veromann, E. (2024). Spatiotemporal distancing of crops reduces pest pressure while maintaining conservation biocontrol in oilseed rape. *Pest Management Science*, 80(5), 2250-2259. <u>https://doi.org/10.1002/ps.7391</u>
- Sunderland, K. D., De Snoo, G. R., Dinter, A., Hance, T., Helenius, J., Jepson, P., ... & Ulber, B. (1995). Density estimation for invertebrate predators in agroecosystems. Dans S. Toft, & W. Riedel (dir.), Arthropod Natural Enemies in Arable Land. Part 1 Density, spatial heterogeneity and dispersal: 1st EU Workshop on Enhancement, Dispersal and Population Dynamics of Beneficial Insects in Integrated Agroecosystems (vol., 70, p. 133-162). Aarhus University Press.
- Sutter, L., Amato, M., Jeanneret, P., & Albrecht, M. (2018). Overwintering of pollen beetles and their predators in oilseed rape and semi-natural habitats. *Agriculture, ecosystems & environment*, 265, 275-281. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.06.030</u>
- Szczepanski, H. (1972). The rape Pteromalid-*Trichomalus perfectus* (Walk.) (Hymenoptera, Pteromalidae) in forest biocoenosis and the problem of the biological protection of rape. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 42(4), 865-871.
- Takasuka, K., & Tanaka, K. (2013). Seasonal life cycle of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an ectoparasitoid of *Parasteatoda tepidariorum* (Araneae: Theridiidae), in southwestern Japan. *Pacific Science*, 67(1), 105-111. <u>https://doi.org/10.2984/67.1.7</u>

- Tansey, J. A. (2009). Mechanisms of cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*, resistance associated with novel germplasm derived from *Sinapis alba x Brassica napus* [Thèse de doctorat, University of Alberta]. ERA: Education and Research Archive. <u>https://doi.org/10.7939/R3MP9R</u>
- Tansey, J. A., Dosdall, L. M., & Keddie, B. A. (2011). Incorporation of Novel *Ceutorhynchus obstrictus*resistant Canola Genotypes Into Mixed Cropping Strategies: Evidence for Associational Resistance. *Journal of insect behavior*, 24(2), 116-131. <u>https://doi.org/10.1007/s10905-010-9241-9</u>
- Tansey, J. A., Dosdall, L. M., Keddie, B. A., & Olfert, O. (2010a). Flight activity and dispersal of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae) are related to atmospheric conditions. *Environmental entomology*, 39(4), 1092-1100. <u>https://doi.org/10.1603/EN10026</u>
- Tansey, J. A., Dosdall, L. M., Keddie, B. A., & Noble, S. D. (2010b). Contributions of visual cues to cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) (Coleoptera: Curculionidae), resistance in novel host genotypes. *Crop protection*, 29(5), 476-481. <u>https://doi.org/10.1016/j.cropro.2009.11.005</u>
- Tatsumi, E., & Takada, H. (2005). Effects of photoperiod and temperature on adult oligopause of Aphelinus asychis and larval diapause of A. albipodus (Hymenoptera: Aphelinidae). Applied Entomology and Zoology, 40(3), 447-456. <u>https://doi.org/10.1303/aez.2005.447</u>
- Tatsumi, E., & Takada, H. (2006). Overwintering of the aphid parasitoids Aphelinus asychis and A. albipodus (Hymenoptera: Aphelinidae) under natural conditions in Kyoto, Japan. Applied Entomology and Zoology, 41(1), 139-144. <u>https://doi.org/10.1303/aez.2006.139</u>
- Tauber, M. J., Tauber, C. A., & Masaki, S. (1986). Seasonal adaptations of insects. Oxford University Press.
- Tee, H. S., & Lee, C. Y. (2015). Water balance profiles, humidity preference and survival of two sympatric cockroach egg parasitoids *Evania appendigaster* and *Aprostocetus hagenowii* (Hymenoptera: Evaniidae; Eulophidae). *Journal of insect physiology*, 77, 45-54. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.04.007
- Teraoka, T., & Numata, H. (2000). Effects of feeding on reproduction and overwintering in female adults of *Ocencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae). *Applied Entomology and Zoology*, 35(3), 361-367. <u>https://doi.org/10.1303/aez.2000.361</u>
- Teraoka, T., & Numata, H. (2004). Winter survival and oviposition before and after overwintering of a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae). *Entomological science*, 7(2), 105-111. <u>https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2004.00055.x</u>
- Tezze, A. A., & Botto, E. N. (2004). Effect of cold storage on the quality of *Trichogramma nerudai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Biological control*, 30(1), 11-16. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.09.008</u>
- Thierry, M., Hrček, J., & Lewis, O. T. (2019). Mechanisms structuring host-parasitoid networks in a global warming context: a review. *Ecological Entomology*, 44(5), 581-592. https://doi.org/10.1111/een.12750

- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, *101*(1), 18-25. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x
- Thies, C., & Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285(5429), 893-895. <u>https://doi.org/10.1126/science.285.5429.893</u>
- Thies, C., & Tscharntke, T. (2010). Biological Rape Pest Control in Spatio-Temporally Changing Landscapes. Dans I. H. Williams (dir.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (1<sup>e</sup> éd., p. 273-284). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\_9</u>
- Thorbek, P., & Topping, C. J. (2005). The influence of landscape diversity and heterogeneity on spatial dynamics of agrobiont linyphiid spiders: an individual-based model. *Biocontrol*, 50(1), 1-33. https://doi.org/10.1007/s10526-004-1114-8
- Torgersen, T. R., & Ryan, R. B. (1981). Field biology of *Telenomus californicus* Ashmead, an important egg parasite of Douglas-fir tussock moth. *Annals of the Entomological Society of America*, 74(2), 185-186. <u>https://doi.org/10.1093/aesa/74.2.185</u>
- Tóthmérész, B., Nagy, D. D., MIzser, S., Bogyó, D., & Magura, T. (2014). Edge effects on grounddwelling beetles (Carabidae and Staphylinidae) in oak forest-forest edge-grassland habitats in Hungary. *European Journal of Entomology*, 111(5), 686-691. https://doi.org/10.14411/eje.2014.091
- Tougeron, K., Brodeur, J., Le Lann, C., & van Baaren, J. (2020). How climate change affects the seasonal ecology of insect parasitoids. *Ecological Entomology*, 45(2), 167-181. <u>https://doi.org/10.1111/een.12792</u>
- Tougeron, K., Van Baaren, J., Burel, F., & Alford, L. (2016). Comparing thermal tolerance across contrasting landscapes: first steps towards understanding how landscape management could modify ectotherm thermal tolerance. *Insect Conservation and Diversity*, 9(3), 171-180. <u>https://doi.org/10.1111/icad.12153</u>
- Tremblay, L., Labrie, G., & Pageau, D. (2011). Gestion intégrée des insectes nuisibles dans la culture du canola au Québec. Solution publicité. Agri-réseau. <u>https://www.agrireseau.net/phytoprotection/documents/80951/gestion-integree-des-insectes-nuisibles-dans-la-culture-du-canola-au-quebec</u>
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., ... & Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43(3), 294-309. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.006</u>
- Tscharntke, T., & Brandl, R. (2004). Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Reviews in Entomology*, 49(1), 405-430. <u>https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123339</u>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8), 857-874. <u>https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x</u>

- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological research*, *17*(2), 229-239. https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00482.x
- Tunca, H., Yeşil, A. N., & Çalişkan, T. F. (2014). Cold storage possibilities of a larval parasitoid, Venturia canescens (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Turkish Journal of Entomology, 38(1), 19-29.
- Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Essl, F., Haubrock, P. J., Ricciardi, A., & Courchamp, F. (2023). Biological invasions are as costly as natural hazards. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21(2), 143-150. <u>https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.03.002</u>
- Turchin, P. (1998). *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Massachusetts, Estados Unidos: Sinauer Associates.
- Turnbull, K. F., McNeil, J. N., & Sinclair, B. J. (2023). Burrowing depth mediates the extent of metabolic suppression in a soil-overwintering insect. *Functional Ecology*, 37(10), 2718-2733. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2435.14426</u>
- Turnock, W. J., & Fields, P. G. (2005). Winter climates and cold hardiness in terrestrial insects. European Journal of Entomology, 102(4), 561-576. <u>https://doi.org/10.14411/eje.2005.081</u>
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11(12), 1351-1363. <u>https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x</u>
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., & Wratten, S. D. (2004). Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology*, 85(3), 658-666. <u>https://doi.org/10.1890/03-0222</u>
- Uçkan, F., & Erginin, E. (2003). Temperature and food source effects on adult longevity of *Apanteles* galleriae Wilkinson (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 32(3), 441-446. https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.3.441
- Ulber, B., & Vidal, S. (1998). Influence of host density and host distribution on parasitism of *Ceutorhynchus assimilis* by *Trichomalus perfectus*, *IOBC/WPRS Bulletin*, 21(5), 185-195. https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?gro-2/128527
- Ulber, B., Williams, I. H., Klukowski, Z., Luik, A., & Nilsson, C. (2010). Parasitoids of Oilseed Rape Pests in Europe: Key Species for Conservation Biocontrol. Dans I. H. Williams (dir.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (1<sup>e</sup> éd., p. 45-76). Springer Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\_2
- Ulmer, B. J., & Dosdall, L. M. (2006). Spring emergence biology of the cabbage seedpod weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 99(1), 64-69. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)099[0064:SEBOTC]2.0.CO;2
- United States Department of Agriculture (USDA), Foreign Agricultural Service (2024, juillet), *Oilseeds: World Markets and Trade*. USDA Foreign Agricultural Service. https://fas.usda.gov/sites/default/files/2024-07/oilseeds.pdf

- Valladares, G., Salvo, A., & Cagnolo, L. (2006). Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology*, 20(1), 212-217. <u>https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00337.x</u>
- Van Driesche, R. G., & Bellows, T. S. (1996). Pest Origins, Pesticides, and the History of Biological Control. Dans R. G. Driesche, & T. S. Bellows (dir.), *Biological Control* (1<sup>e</sup> éd., p. 3-20). Springer New York, NY. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1157-7\_1</u>
- Van Emden, H. F. (2022). Conservation biological control of insect pests. CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources, 17(024), 1-11. <u>https://doi.org/10.1079/cabireviews202217024</u>
- van Neerbos, F. A., de Boer, J. G., Salis, L., Tollenaar, W., Kos, M., Vet, L. E., & Harvey, J. A. (2020). Honeydew composition and its effect on life-history parameters of hyperparasitoids. *Ecological Entomology*, 45(2), 278-289. <u>https://doi.org/10.1111/een.12799</u>
- van Nouhuys, S. (2005). Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. Annales Zoologici Fennici, 42(4), 433-447. <u>http://www.jstor.org/stable/23735888</u>
- Van Wilgen, B. W. (2009). The evolution of fire and invasive alien plant management practices in fynbos. South African Journal of Science, 105(9-10), 335-342. <u>https://doi.org/10.4102/sajs.v105i9/10.106</u>
- Vargas, R. I., Leblanc, L., Putoa, R., & Eitam, A. (2007). Impact of introduction of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) and classical biological control releases of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on economically important fruit flies in French Polynesia. *Journal of economic entomology*, 100(3), 670-679. <u>https://doi.org/10.1093/jee/100.3.670</u>
- Veldtman, R., Lado, T. F., Botes, A., Procheş, Ş., Timm, A. E., Geertsema, H., & Chown, S. L. (2011). Creating novel food webs on introduced Australian acacias: indirect effects of galling biological control agents. *Diversity and Distributions*, 17(5), 958-967. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00781.x
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., & Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. Agriculture, Ecosystems & Environment, 166, 110-117. <u>https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027</u>
- Verhulst, N. O., Loonen, J. A., & Takken, W. (2013). Advances in methods for colour marking of mosquitoes. *Parasites & vectors*, 6, 1-7. <u>https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-200</u>
- Veromann, E., Toome, M., Kännaste, A., Kaasik, R., Copolovici, L., Flink, J., ... & Niinemets, Ü. (2013). Effects of nitrogen fertilization on insect pests, their parasitoids, plant diseases and volatile organic compounds in *Brassica napus*. Crop protection, 43, 79-88. <u>https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.09.001</u>
- Veromann, E., Williams, I. H., Kaasik, R., & Luik, A. (2010). Potential of parasitoids to control populations of the weevil *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) on winter oilseed rape. *International Journal of Pest Management*, 57(1), 85-92. https://doi.org/10.1080/09670874.2010.539714

- Vilumets, S., Kaasik, R., Lof, M., Kovács, G., Holland, J., & Veromann, E. (2023). Landscape complexity effects on *Brassicogethes aeneus* abundance and larval parasitism rate: a two-year field study. *Scientific Reports*, *13*(1), 22373. <u>https://doi.org/10.1038/s41598-023-49690-1</u>
- Vitousek, P. M. (1986). Biological Invasions and Ecosystem Properties: Can Species Make a Difference? dans H. A. Mooney, & J. A. Drake (dir.), *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* (1<sup>e</sup> éd., p. 163-176). Springer New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4988-7\_10
- Vitousek, P. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1), 1-16. <u>http://www.jstor.org/stable/24054520</u>
- Vyn, R. J. (2022). Estimation des dépenses annuelles relatives aux espèces exotiques envahissantes par les municipalités canadiennes : Résultats de l'Enquête nationale de 2021. Invasive Species Centre. <u>https://www.invasivespeciescentre.ca/wp-content/uploads/2022/10/Rapportfinal.Resultats-Enquete-nationale-2021.pdf</u>
- Waage, J. K., & Greathead, D. J. (1988). Biological control: challenges and opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 318(1189), 111-128. <u>https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0001</u>
- Wäckers, F. L. (2005). Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. Dans F. L. Wäckers, P. C. J. van Rijn, & J. Bruin (dir.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: protective mutualism and its applications* (p. 17-74). Cambridge University Press. <u>https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.003</u>
- Wang, X., Ramualde, N., Aparicio, E. M., Maspero, M., Duan, J. J., & Smith, L. (2021). Optimal conditions for diapause survival of *Aprostocetus fukutai*, an egg parasitoid for biological control of *Anoplophora chinensis*. *Insects*, 12(6), 535. <u>https://doi.org/10.3390/insects12060535</u>
- Wang, Y., Hou, Y. Y., Iqbal, A., Wang, S., Monticelli, L. S., Desneux, N., & Zang, L. S. (2024). Inundative release of *Trichogramma dendrolimi* at different developmental stages enhances the control efficacy over *Ostrinia furnacalis*. *Journal of Pest Science*, 97, 1889-1898. <u>https://doi.org/10.1007/s10340-023-01731-4</u>
- Wei, K., Gao, S., Tang, Y., Wang, X., & Yang, Z. (2017). Determination of the optimal parasitoid-to-host ratio for efficient mass-rearing of the parasitoid, *Sclerodermus pupariae* (Hymenoptera: Bethylidae). *Journal of Applied Entomology*, 141(3), 181-188. <u>https://doi.org/10.1111/jen.12317</u>
- Wells, W., & Decker, T. (2006). A Comparison Of Three Types Of Insect Traps For Collecting Non-Formicidae Hymenopera On The Island Of Dominica. *Southwestern Entomologist*, *31*(1), 59-68.
- Whaley, D. K., Young, F. L., Sowers, K., & Roe, D. (2016). Cabbage Seedpod Weevil Management in Canola (FS224E) [Rapport]. Washington State University Extension. <u>https://hdl.handle.net/2376/6384</u>
- Wharton, D. A. (1999). Parasites and low temperatures. *Parasitology*, *119*(S1), S7-S17. <u>https://doi.org/10.1017/S0031182000084614</u>

- Williams, I. H. (2003). Parasitoids of cabbage seed weevil. Dans D. V. Alford (dir.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (p. 97-112). Blackwell Science Ltd. <u>https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch6</u>
- Williams, I. H. (2006). The EU project MASTER (Management Strategies for European Rape pests): an update. *IOBC/WPRS Bulletin*, 29(7), 39-42.
- Williams, I. H. (2010). The Major Insect Pests of Oilseed Rape in Europe and Their Management: An Overview. Dans I. H. Williams (dir.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (1<sup>e</sup> éd., p. 1-43). Springer Dordrecht. <u>https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\_1</u>
- Williams, I. H., Büchi, R. & Ulber, B. (2003). Sampling, trapping and rearing oilseed rape pests and their parasitoids. Dans D. V. Alford (dir.), *Biocontrol of Oilseed Rape Pests* (p. 145-160). Blackwell Science Ltd. <u>https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch10</u>
- Williams, I. H., & Ferguson, A. W. (2010). Spatio-Temporal Distributions of Pests and Their Parasitoids on the Oilseed Rape Crop. Dans I. H. Williams (dir.), *Biocontrol-Based Integrated Management* of Oilseed Rape Pests (1<sup>e</sup> éd., p. 245-271). Springer Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5\_8
- Willmer, J. N. G., Puettker, T., & Prevedello, J. A. (2022). Global impacts of edge effects on species richness. *Biological Conservation*, 272, 109654. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109654</u>
- Wimp, G. M., & Murphy, S. M. (2021). Habitat edges alter arthropod community composition. Landscape Ecology, 36, 2849-2861. <u>https://doi.org/10.1007/s10980-021-01288-6</u>
- Winkler, K., Wäckers, F., Bukovinszkine-Kiss, G., & Van Lenteren, J. (2006). Sugar resources are vital for *Diadegma semiclausum* fecundity under field conditions. *Basic and applied ecology*, 7(2), 133-140. <u>https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.06.001</u>
- Winkler, K., Wäckers, F. L., Termorshuizen, A. J., & van Lenteren, J. C. (2010). Assessing risks and benefits of floral supplements in conservation biological control. *BioControl*, 55, 719-727. <u>https://doi.org/10.1007/s10526-010-9296-8</u>
- With, K. A., & Pavuk, D. M. (2019). Habitat configuration matters when evaluating habitat-area effects on host-parasitoid interactions. *Ecosphere*, 10(2), e02604. <u>https://doi.org/10.1002/ecs2.2604</u>
- Wittman, J. T., Aukema, B. H., Duan, J. J., & Venette, R. C. (2021). Forecasting overwintering mortality of *Spathius galinae* in North America. *Biological Control*, 160, 104694. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104694
- Wogin, M. J. (2011). Competition between parasitoids of the cabbage seedpod weevil: effects on sex ratios and consequences for biological control [Mémoire de maîtrise, Simon Fraser University]. Summit Research Repository.
- Wratten, S. D., Bowie, M. H., Hickman, J. M., Evans, A. M., Sedcole, J. R., & Tylianakis, J. M. (2003). Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, 134, 605-611.
- Wratten, S., Lavandero, B., Scarratt, S., & Vattala, D. (2003). Conservation biological control of insect pests at the landscape scale. *IOBC/WPRS Bulletin*, 26(4), 215-220. <u>https://doi.org/10.1007/s00442-002-1128-9</u>

- Wright, M. G., Kuhar, T. P., Hoffmann, M. P., & Chenus, S. A. (2002). Effect of inoculative releases of *Trichogramma ostriniae* on populations of *Ostrinia nubilalis* and damage to sweet corn and field corn. *Biological Control*, 23(2), 149-155. <u>https://doi.org/10.1006/bcon.2001.0993</u>
- Xing, B., Yang, L., Gulinuer, A., Li, F., & Wu, S. (2022). Effect of pupal cold storage on reproductive performance of *Microplitis manilae* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insects*, 13(5), 449. <u>https://doi.org/10.3390/insects13050449</u>
- Yang, J. P., Zhang, Y., Yu, F., Dai, R. H., Yang, H., Hu, D. M., ... & Wang, Y. (2022). Biological quality of *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae) reared with cold-stored larvae of *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae). *Journal of Stored Products Research*, 97, 101974. <u>https://doi.org/10.1016/j.jspr.2022.101974</u>
- Yang, J. P., Zhang, Y., Yu, F., Yang, H., Liu, T. X., Zhang, X. M., ... & Dai, R. H. (2024). Optimal cold storage protocol for *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae), a biological control agent for coleopteran pests in stored products. *Pest Management Science*, 80(2), 776-785. https://doi.org/10.1002/ps.7805
- Yang, Z. Q., Wang, X. Y., Gould, J. R., Reardon, R. C., Zhang, Y. N., Liu, G. J., & Liu, E. S. (2010).
   Biology and behavior of *Spathius agrili*, a parasitoid of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in China. *Journal of Insect Science*, 10(1), 30. <a href="https://doi.org/10.1673/031.010.3001">https://doi.org/10.1673/031.010.3001</a>
- Yekwayo, I., Pryke, J. S., Roets, F., & Samways, M. J. (2016). Surrounding vegetation matters for arthropods of small, natural patches of indigenous forest. *Insect Conservation and Diversity*, 9(3), 224-235. <u>https://doi.org/10.1111/icad.12160</u>
- Yokoyama, V. Y., Rendón, P. A., & Sivinski, J. (2008). *Psyttalia* cf. concolor (Hymenoptera: Braconidae) for Biological Control of Olive Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in California. *Environmental Entomology*, 37(3), 764-773. <u>https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[764:PCCHBF]2.0.CO;2</u>
- Zabel, J., & Tscharntke, T. (1998). Does fragmentation of Urtica habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? Oecologia, 116(3), 419-425. <u>https://doi.org/10.1007/s004420050605</u>
- Zachariassen, K. E. (1982). Nucleating agents in cold-hardy insects. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 73(4), 557-562. <u>https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90262-6</u>
- Zachariassen, K. E. (1985). Physiology of cold tolerance in insects. *Physiological reviews*, 65(4), 799-832. https://doi.org/10.1152/physrev.1985.65.4.799
- Zachariassen, K. E., & Husby, J. A. (1982). Antifreeze effect of thermal hysteresis agents protects highly supercooled insects. *Nature*, 298(5877), 865-867. <u>https://doi.org/10.1038/298865a0</u>
- Zaller, J. G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C., & Frank, T. (2008). Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and applied ecology*, 9(6), 682-690. <u>https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.10.004</u>
- Zamojska, J., Dworzańska, D., & Węgorek, P. (2018), Susceptibility level of cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.) (Coleoptera: Curculionidae) to selected active substances of insecticides in Poland. *Journal of Plant Protection Research*, 58, 73-82. <u>https://doi.org/10.24425/119120</u>

- Zhao, F., Evans, E. J., Bilsborrow, P. E., & Syers, J. K. (1994). Influence of nitrogen and sulphur on the glucosinolate profile of rapeseed (*Brassica napus* L). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 64(3), 295-304. <u>https://doi.org/10.1002/jsfa.2740640309</u>
- Zhao, Z. H., Hui, C., Hardev, S., Ouyang, F., Dong, Z., & Ge, F. (2014). Responses of cereal aphids and their parasitic wasps to landscape complexity. *Journal of economic entomology*, 107(2), 630-637. <u>https://doi.org/10.1603/EC13054</u>
- Zhao, Z. H., & Reddy, G. V. (2019). Semi-natural habitats mediate influence of inter-annual landscape variation on cereal aphid-parasitic wasp system in an agricultural landscape. *Biological control*, 128, 17-23. <u>https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.09.011</u>
- Zheng, X., Cheng, W., Wang, X., & Lei, C. (2011). Enhancement of supercooling capacity and survival by cold acclimation, rapid cold and heat hardening in *Spodoptera exigua*. *Cryobiology*, 63(3), 164-169. <u>https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2011.07.005</u>
- Ziska, L. H., Blumenthal, D. M., Runion, G. B., Hunt, E. R., & Diaz-Soltero, H. (2011). Invasive species and climate change: an agronomic perspective. *Climatic Change*, 105(1-2), 13-42. <u>https://doi.org/10.1007/s10584-010-9879-5</u>
- Zoghlami, S., Bergeron, M., Moore, H., Labrie, G., Pageau, D., Robert, L., Tardif, É., & Tremblay, G. (2013). *Guide de Production du Canola*. Agri-Réseau. <u>https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/85913/guide-de-production-du-canola</u>
- Zouba, A., Chermiti, B., Chraiet, R., & Mahjoubi, K. (2013). Effect of two indigenous *Trichogramma* species on the infestation level by tomato miner *Tuta absoluta* in tomato greenhouses in the southwest of Tunisia. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 8(2), 87-106.
- Zuur, A., Ieno, E.N., & Elphick, C.S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*, 3-14. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x