

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

INVESTISSEMENT TERMINAL CHEZ LES FEMELLES TÉNÉBRIONS MEUNIER (TENEbrio
MOLITOR) : UN TEST DU MODÈLE À SEUIL DYNAMIQUE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ(E)

COMME EXIGENCE PARTIELLE

MATRISE EN BIOLOGIE

PAR

ANDRÉANNE NAULT

AOÛT 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.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

Je tiens tout d'abord à remercier ma famille ainsi que mes amis pour leur soutien indéfectible tout au long de ma maîtrise. Leur présence, leur patience et leurs encouragements constants ont été essentiels à la réussite de ce projet.

Je souhaite également exprimer toute ma gratitude à mon directeur, **Clint Kelly**, pour son accompagnement, ses conseils avisés et sa disponibilité à chaque étape de ce travail. Sa confiance et son appui au cours des trois dernières années m'ont permis d'évoluer tant sur le plan académique que personnel et de mener à bien cette maîtrise.

DÉDICACE

Je dédie ce mémoire à ma famille et à mes amis, qui m'ont
toujours encouragée à persévérer et à croire en mes
capacités

Je dédie ce mémoire à mon petit amoureux des bêtes
mon filleul Lenny

AVANT-PROPOS

Ce mémoire représente l'aboutissement de plusieurs années d'efforts, de questionnements et de découvertes. Au-delà d'un simple travail académique, il témoigne d'un parcours marqué par la curiosité scientifique, mais aussi par des apprentissages personnels.

La réalisation de ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien constant de ma famille, de mes amis et de toutes les personnes qui m'ont accompagnée de près ou de loin dans cette aventure. Ces années de maîtrise ont été l'occasion de relever des défis, d'approfondir mes connaissances, mais surtout de développer une réelle passion pour la recherche scientifique.

Ce travail reflète autant une étape académique qu'un cheminement humain, et je souhaite qu'il puisse, à sa manière, contribuer à enrichir la compréhension du domaine dans lequel il s'inscrit.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
DÉDICACE	iii
AVANT-PROPOS.....	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	x
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xi
RÉSUMÉ	xii
ABSTRACT	xiii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION	Erreur ! Signet non défini.
CHAPITRE 2 MATÉRIEL ET MÉTHODE	7
2.1 Population de provenance	7
2.2 Croissance des individus	7
2.3 Système immunitaire	9
2.4 Investissement reproductif	10
2.5 Coûts énergétiques d'un défi immunitaire	11
2.6 Survie après un défi immunitaire.....	12
2.7 Analyses des données	12
2.7.1 Nombre et tailles des œufs pondus.....	12
2.7.2 Survie des individus	14
2.7.3 Taux métabolique de base.....	15
CHAPITRE 3 RÉSULTATS.....	17
3.1 Nombre d'œufs pondus	17
3.1.1 Six premiers jours.....	17
3.1.2 Longévité totale	20
3.2 Taille des œufs pondus	23
3.2.1 6 premiers jours.....	23
3.2.2 Longévité totale	26
3.3 Survie des individus.....	28

3.4 Taux métabolique de base	30
CHAPITRE 4 DISCUSSION	33
CHAPITRE 5 CONCLUSION	39
ANNEXE A Résultats conRT1.1	40
ANNEXE B Résultats conRT2.1.....	42
ANNEXE C Résultats conRT1.2.....	43
ANNEXE D Résultats conRT2.2	45
ANNEXE E Résultats conRT1.3.....	46
ANNEXE F Résultats conRT2.3	48
ANNEXE G Résultats conRT1.4	49
ANNEXE H Résultats conRT2.4	51
ANNEXE I Librairies R.....	52
RÉFÉRENCES	54

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Prédications de l'investissement de reproduction par rapport à la menace à la survie basée sur le seuil de l'investissement terminal et la valeur résiduelle de reproduction. À des niveaux faibles de menace, les individus vont investir dans leur reproduction de manière intermédiaire afin de balancer leur énergie dans l'immunité et la reproduction. Lorsque la menace augmente, l'investissement dans l'immunité augmente afin de combattre l'infection, ce qui diminue l'investissement dans la reproduction. À des taux élevés de menace et passé le seuil d'investissement terminal (ligne en pointillée), une stratégie d'investissement terminal avec une augmentation de l'investissement dans la reproduction est prédite. (Duffield <i>et al.</i> , 2018).....	3
Figure 1.2 Prédications sur le nombre d'œufs pondus et la taille des œufs selon l'âge (jeune ou vieux) et le traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) pour A) une période de 6 jours après le traitement, et B) pour la période de longévité complète.....	5
Figure 1.3 Prédications sur le taux métabolique de base (en production de CO ₂) selon l'âge (jeune ou vieux) et le traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments).	6
Figure 2.1 Face ventrale de l'abdomen des adultes et des pupes de <i>Tenebrio molitor</i> , montrant les différences morphologiques entre la femelle et le mâle	8
Figure 3.1 Les effets des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments) sur a) comparaison du nombre d'œufs pondus selon l'âge pour chaque traitement, b) comparaison du nombre d'œufs pondus selon les traitements, et ce, pour chaque catégorie d'âge. * p <0,05, ** p<0,01, *** p<0,001.....	18
Figure 3.2 : Les effets des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments) sur a) comparaison du nombre d'œufs pondus selon l'âge pour chaque traitement, b) comparaison du nombre d'œufs pondus selon les traitements, et ce, pour chaque catégorie d'âge. * p <0,05, ** p<0,01, *** p<0,001.....	21
Figure 3.3 : Comparaison de la taille moyenne des œufs pondus (en mm) selon l'âge des femelles (jeune, âgée) par rapport au traitement reçu (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) lors des six premiers jours suivant le traitement.	25
Figure 3.4 : Les effets des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) sur a) comparaison de la taille moyenne des œufs pondus (en mm) selon l'âge pour chaque traitement, b) comparaison de la taille moyenne des œufs (en mm) pondus selon les traitements, et ce, pour chaque catégorie d'âge. * p <0,05, ** p<0,01, *** p<0,001.	26
Figure 3.5 : Courbe de survie selon l'âge des individus (vieux ou jeune) en fonction du temps (en nombre de jours) et du traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments).	29

Figure 3.6 : Courbe de survie selon l'âge des individus (vieux ou jeune) en fonction du temps (en nombre de jours) et du traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments).	30
Figure 3.7 : Taux métabolique de base (production de CO ₂ en ppm) en fonction des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments). * p <0,01, ** p<0,05, *** p<0,001, **** p<0,0001.	32

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Analyse de Poisson de type hurdle de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé) et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur a) la probabilité de pondre un œuf, b) le nombre d'œufs pondus, et ce, lors des six premiers jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001	18
Tableau 2 : Analyse de Poisson de type hurdle de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé) et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur a) la probabilité de pondre un œuf, b) le nombre d'œufs pondus, et ce, lors des trente jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001	20
Tableau 3 : Analyse linéaire généralisée de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé), la taille du pronotum et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur a) la taille des œufs pondus lors de l'analyse incluant les interactions, b) la taille des œufs pondus excluant les interactions, et ce, lors des six premiers jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001	24
Tableau 4 : Analyse linéaire généralisée de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé), la taille du pronotum et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur la taille des œufs pondus lors des trente jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001.....	26
Tableau 5 : Analyse de régression de Cox de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé) et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur le taux de survie des femelles. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001	28
Tableau 6 : Analyse de la régression linéaire généralisée de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments) et de l'âge (jeune, âgé) sur le taux métabolique de base des femelles (production de CO ₂ en ppm) comparativement au traitement manipulé *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001	31

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

PBS : *Phosphate-Buffered Saline* (solution tampon phosphate salin, contrôle expérimental)

LPS : *Lipopolysaccharide* (composant de la paroi des bactéries Gram-, utilisé pour simuler une infection)

GLM : *Generalized Linear Model* (modèle linéaire généralisé)

CO₂ : Dioxyde de carbone (mesure du métabolisme)

ppm : *part per million* (unité de concentration / mesure métabolique)

HPG : *Hypothalamic–Pituitary–Gonadal axis* (axe hypothalamo–hypophyso–gonadique, régulation de la reproduction)

R : *R Statistical Environment* (logiciel et environnement pour les analyses statistiques)

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

N : Nombre d'œufs pondus (unitaire)

Taille des œufs : Longueur des œufs mesurée (mm)

Métabolisme de base : Production de CO₂ : en ppm

g : Masse (en gramme)

Taille du pronotum : Longueur du pronotum (en cm)

RÉSUMÉ

Résumé

La reproduction et l'immunité sont deux fonctions vitales qui utilisent une grande quantité de ressources énergétiques chez un organisme. Selon l'hypothèse de l'investissement terminal, les individus âgés devraient privilégier la reproduction au détriment de leur survie, contrairement aux jeunes individus qui devraient investir davantage dans leur survie. Les femelles ténébrions meuniers (*Tenebrio molitor*) ont été soumises à différents traitements : l'injection de LPS (faible ou forte dose) pour simuler une attaque bactérienne, l'insertion de monofilament pour simuler une attaque parasitaire afin de comparer la ponte et la taille des œufs, la survie et le métabolisme de base entre les jeunes et les vieilles femelles.

Nos résultats ne soutiennent pas la théorie de l'investissement terminal, car bien que l'âge et l'activation du système immunitaire ont modifié la taille et le nombre d'œufs pondus, d'autres facteurs semblent expliquer les modifications de la fécondité des femelles.

Mots clés : *Tenebrio molitor*, investissement terminal, lipopolysaccharides (LPS), monofilament, reproduction, survie, métabolisme

ABSTRACT

Abstract

Reproduction and immunity are two essential functions that demand substantial energetic resources from an organism. The terminal investment hypothesis predicts that older individuals should prioritize reproduction at the cost of survival, whereas younger individuals are expected to invest more in their survival. In this study, female mealworms (*Tenebrio molitor*) were subjected to different treatments: low or high doses of LPS to simulate bacterial infection, and monofilament insertion to mimic parasitic attack. We measured egg production, egg size, survival, and basal metabolism in both young and old females.

Our results do not support the terminal investment hypothesis. Although age and immune activation influenced egg number and size, other factors seem to contribute to changes in female fecundity.

Keywords : *Tenebrio molitor*, terminal investment, lipopolysaccharides (LPS), monofilament, reproduction, survival, métabolism

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

CHAPITRE 2 Le système immunitaire est un élément central pour la survie des organismes. La survie d'un individu dépend de sa capacité à combattre les infections et les attaques parasitaires. Bien que primordial, ce système est très coûteux pour les individus en termes d'énergie et de ressources (Cotter *et al.*, 2004; Drayton *et al.*, 2013; Shoemaker et Adamo, 2007; Schwenke *et al.*, 2016). Lorsqu'ils font face à une infection, les insectes peuvent réagir de manière hyperactive et produire une quantité très importante de produits inflammatoires, ce qui peut mener à une réduction de la survie des organismes (Khan, Agashe et Rolff, 2017; Zuk et Stoehr, 2002). Chez le ténébrion meunier, il a été constaté que l'introduction de monofilaments réduisait leur longévité, et ce, même sous des conditions ad libitum (Armitage *et al.*, 2003). Afin de faire face à ces infections, les individus vont investir énormément d'énergie dans leur réponse immunitaire, ce qui va, par conséquent, augmenter de façon significative leur taux métabolique au repos (Ardia *et al.*, 2012; Lind *et al.*, 2020). En effet, le taux métabolique de base peut constituer jusqu'à 50% des dépenses énergétiques d'un individu, mais pendant une infection, l'individu va entrer dans un état hypermétabolique afin de supporter l'augmentation du système immunitaire (Burton *et al.*, 2011; Lochmiller et Deerenberg, 2000). Lors des infections, le métabolisme au repos des individus peut augmenter de 15 à 55% selon l'intensité et du type d'infection (Lochmiller et Deerenberg, 2000).

Étant donné que les organismes ne peuvent pas allouer, en même temps, un maximum d'énergie dans tous les traits d'histoire de vie, ils vont ajuster leur comportement afin de maximiser leur fitness (Creighton *et al.*, 2009; Kaplan et Gangestad, 2004; Billman *et al.*, 2014). Confronté à un défi immunitaire, les femelles devraient allouer la majeure partie de leur énergie dans leur immunité pour combattre l'infection afin de survivre et participer aux prochaines reproductions (Schwenke *et al.*, 2016; Kaplan et Gangestad, 2004; Duffield *et al.*, 2017). Par contre, lorsque les individus sont confrontés à une infection très forte, les femelles pourraient opter pour une stratégie alternative en augmentant plutôt leur investissement dans la reproduction (Schwenke *et al.*, 2016; Shoemaker et Adamo, 2007; Duffield *et al.*, 2017; Duffield *et al.*, 2018). C'est aussi le cas lorsque les individus sont âgés. Les individus qui sont âgés présentent une valeur résiduelle de reproduction qui est faible, c'est-à-dire que leur chance de reproduction future est faible (Clutton-Brock, 1984). Comparativement aux jeunes qui eux présentent une valeur résiduelle de

reproduction élevée, donc une espérance de reproduction future élevée (Farchmin *et al.*, 2020; Billman *et al.*, 2014; Rodriguez-Munoz *et al.*, 2019; Clutton-Brock, 1984). Dans les cas où les individus font face à d'importantes infections ou qu'ils sont âgés, la survie des individus est menacée et leur participation aux reproductions futures compromises. Ils vont donc, de manière adaptative, déplacer leur allocation d'énergie et de ressources dans la reproduction au détriment de la survie. La stratégie d'investissement terminal serait, dans ce cas, la meilleure option afin d'augmenter leur fitness (Schwenke *et al.*, 2016; Shoemaker et Adamo, 2007; Duffield *et al.*, 2017; Duffield *et al.*, 2018).

L'investissement terminal est une stratégie de reproduction alternative où les individus vont investir toutes leur énergie dans la reproduction au détriment de leur survie. L'hypothèse de l'investissement terminal suggère que les individus qui font face à un événement qui menace leur survie, donc réduit leur valeur résiduelle de reproduction, devraient allouer toute l'énergie disponible dans la présente reproduction afin de maximiser leur fitness (Clutton-Brock, 1984). Les facteurs à l'origine de l'augmentation du risque de mortalité sont nombreux. Le premier est l'âge, plus un individu est âgé, plus ses chances de survie sont réduites. Ceci s'explique par le fait qu'il y a toujours un risque constant de mortalité, donc plus l'individu a une longévité importante plus ces chances de mourir sont élevées (Rodd *et al.*, 1980). Il y a aussi la sénescence qui explique qu'avec l'âge les individus ont un risque plus élevé de mourir. Avec l'âge, les cellules cessent de se diviser, se dégradent et finissent par causer la mort des individus (Nylin, 2001). En d'autres mots, plus un individu devient vieux, plus sa valeur résiduelle de reproduction va diminuer, ce qui signifie que ses chances de se reproduire dans le futur sont faibles (Velando, Drummond et Torres, 2006). Un autre facteur à l'origine du risque de mortalité est une infection aiguë ou un défi immunitaire. En effet, lors d'une infection aiguë, toute l'énergie disponible est redirigée vers le système immunitaire et, dans le cas où l'infection est trop importante, l'infection se propage et il n'est plus possible de l'arrêter. Il s'ensuivra la mort de l'individu. Ces facteurs seront aussi multiplicatifs. C'est-à-dire qu'un individu âgé souffrant d'une infection intense aura plus de chance d'investir de manière terminale qu'un individu âgé souffrant d'une infection plus faible.

La théorie de l'investissement terminal dicte qu'il y a un compromis entre la présente reproduction et les reproductions futures (Clutton-Brock, 1984). Lorsque les chances d'un individu de produire des petits dans une future reproduction sont élevées, il devrait investir dans la présente reproduction de façon sous-optimale afin de pouvoir participer à la prochaine reproduction. Le contraire est aussi vrai. Si les chances

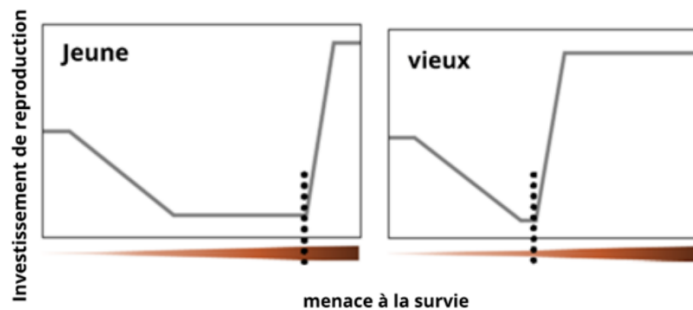
de produire des petits dans le futur sont faibles, l'individu devrait allouer la majorité de son énergie dans la présente reproduction (Duffield *et al.*, 2017).

L'hypothèse de l'investissement terminal est considérée comme statique, car le changement d'investissement vers la reproduction se produit uniquement lorsque l'individu fait face à une menace pour sa survie ou pour une reproduction future. Le niveau ou l'intensité de la menace qui a poussé l'individu à investir de manière terminale dans la reproduction est considéré comme le seuil de l'investissement terminal (Duffield *et al.*, 2018). Le seuil est, quant à lui, dynamique, car l'intensité du déclencheur va varier selon la valeur résiduelle de l'individu. L'âge, l'intensité d'un défi immunitaire, ou un environnement défavorable sont différents déclencheurs qui vont modifier le seuil de l'investissement terminal de l'individu (Duffield *et al.*, 2018). Ce seuil de l'investissement terminal surviendra lorsque la valeur reproductive résiduelle sera très faible. C'est-à-dire que les chances d'un individu de se reproduire dans le futur sont presque nulles. Au seuil de l'investissement, l'énergie investie dans la reproduction sera faible, car un déclencheur trop important empêchera l'organisme d'investir dans la reproduction (Duffield *et al.*, 2017).

Le seuil d'investissement diffère d'un individu à l'autre à cause de facteurs intrinsèques et extrinsèques. Plus la valeur de reproduction résiduelle est faible, plus l'individu a intérêt à investir de manière terminale. Les jeunes individus ont une valeur résiduelle de reproduction élevée; ils vont donc avoir besoin d'une intensité de menace très élevée pour induire un investissement terminal. Leur seuil d'investissement sera alors très important. Pour les individus plus âgés, comme leur valeur résiduelle de reproduction est plus faible, leur seuil d'investissement sera beaucoup plus bas : ils auront besoin d'une faible menace pour basculer vers un investissement de reproduction terminal (Figure 1.1) (Duffield *et al.*, 2017, Duffield *et al.*, 2018; Farchmin *et al.*, 2020).

Figure 1.1 Prédiction de l'investissement de reproduction par rapport à la menace à la survie basée sur le seuil de l'investissement terminal et la valeur résiduelle de reproduction. À des niveaux faibles de menace, les individus vont investir dans leur reproduction de manière intermédiaire afin de balancer leur énergie dans l'immunité et la reproduction. Lorsque la menace augmente, l'investissement dans l'immunité augmente afin de combattre l'infection, ce qui diminue l'investissement dans la reproduction. À des taux élevés de menace et passé le seuil d'investissement terminal (ligne en pointillée), une stratégie

d'investissement terminal avec une augmentation de l'investissement dans la reproduction est prédite. (Duffield *et al.*, 2018).



Quelques études ont testé l'hypothèse de l'investissement terminal (Frachmin *et al.*, 2020; Hudson *et al.*, 2020; Miyashita *et al.*, 2019; Kivleniece *et al.*, 2010; Krams *et al.*, 2011; Krams *et al.*, 2014), mais très peu ont tenté d'étudier les effets de l'âge sur l'investissement. Duffield *et al.* (2018) ont démontré que les mâles âgés de grillons des champs (*Gryllodes sigillatus*) ayant reçu une forte dose d'agent pathogène augmentaient leurs efforts d'attraction des partenaires, ce qui n'était pas le cas pour les jeunes mâles (Duffield *et al.*, 2018). Plus récemment, Jehan et ses collaborateurs (2022) ont tenté de démontrer que l'âge était important pour déclencher un investissement terminal chez les femelles de ténébrions meuniers (*Tenebrio molitor*). Malheureusement, leur expérience n'a pas été concluante. Les jeunes femelles qui ont été infectées ont restreint leur reproduction, mais ont maintenu leur longévité, tandis que les femelles plus âgées ont maintenu leur système immunitaire et leur longévité, ce qui suggère que les individus vont investir dans les reproductions futures plutôt que d'investir de manière terminale (Jehan *et al.*, 2022). Finalement, l'étude de Rutkowski (2023) n'a pas réussi à démontrer de manière claire que l'âge des mâles et l'intensité de la réaction immunitaire pouvaient induire un investissement terminal chez les mâles grillons des champs du Pacifique (*Teleogryllus oceanicus*).

L'objectif de cette expérience est de tester l'hypothèse de l'investissement terminal selon laquelle les femelles confrontées à un risque élevé de mortalité, c'est-à-dire une faible probabilité de reproduction future, augmenteront de manière adaptative leur investissement dans la reproduction plutôt que d'investir dans leur survie. Par la même occasion, cette expérience va permettre de tester le modèle du seuil dynamique de l'investissement terminal où les femelles âgées, qui représentent une valeur résiduelle de reproduction faible, vont nécessiter un défi immunitaire faible afin d'investir de manière terminale.

Nous allons tester si les individus suivent la même tendance sur une période courte et sur leur longévité totale.

Figure 1.2 Prédiction sur le nombre d'œufs pondus et la taille des œufs selon l'âge (jeune ou vieux) et le traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) pour A) une période de 6 jours après le traitement, et B) pour la période de longévité complète.

A)	NOMBRE D'OEUFs		TAILLE DES OEUFs	
TRAITEMENT	JEUNE	VIEUX	JEUNE	VIEUX
MANIPULÉ	0	0	0	0
BLESSÉ	0	0	0	0
PBS	0	0	0	0
LPS FAIBLE	0	+	0	0
LPS ÉLEVÉ	+	++	0	0
1 MONOFILAMENT	0	+	0	0
3 MONOFILAMENTS	+	++	0	0

B)	NOMBRE D'OEUFs		TAILLE DES OEUFs	
TRAITEMENT	JEUNE	VIEUX	JEUNE	VIEUX
MANIPULÉ	0	0	0	0
BLESSÉ	0	0	0	0
PBS	0	0	0	0
LPS FAIBLE	0	++	0	+
LPS ÉLEVÉ	++	+++	++	+++
1 MONOFILAMENT	0	++	0	+
3 MONOFILAMENTS	++	+++	++	+++

Nous allons tester la prédiction que les femelles plus jeunes auront besoin d'un grand défi immunitaire afin d'investir de façon terminale, tandis que les femelles plus âgées auront besoin d'un défi moins intense, car elles ont une valeur résiduelle de reproduction plus faible. Ceci se manifestera par le fait que les femelles plus jeunes pondront plus d'œufs lorsqu'elles auront reçu des défis immunitaires importants comparativement aux femelles témoins ou les femelles ayant reçu de faibles défis immunitaires. En ce qui concerne les femelles âgées, on s'attend à ce qu'elles pondent plus d'œufs que les femelles témoins, peu importe le traitement qu'elles auront reçu. Les femelles âgées confrontées à un défi immunitaire intense devraient pondre plus d'œufs que les femelles âgées confrontées à un défi immunitaire faible, car elles devraient faire preuve d'un investissement terminal plus fort.

Les femelles immunodéprimées qui n'investissent pas en phase terminale (par exemple, les femelles ayant reçu un défi faible) devraient connaître une baisse de la reproduction, à court terme. Ceci s'explique par le fait que lors de l'activation du système immunitaire, les individus devront faire un compromis énergétique qui engendrera une baisse de la reproduction, chez les animaux. Bien que les femelles puissent survivre à un défi immunitaire en détournant les ressources de la reproduction vers l'immunité, nous ne savons pas comment un tel compromis affecte la forme physique à long terme. Une possibilité serait que les femelles compenseraient pour leur reproduction réduite liée à la maladie en augmentant leur production de petits une fois en bonne santé. Cela pourrait leur permettre d'égaliser la production de petit fait par les femelles témoins. Par conséquent, en plus d'examiner les effets à court terme (c'est-à-dire dans les six premiers jours après le traitement) d'un défi immunitaire faible ou fort sur la reproduction des femelles, je vais aussi explorer les effets à long terme (c'est-à-dire dans les 30 jours suivants le traitement) pour déterminer si les femelles qui survivent à un défi immunitaire peuvent compenser leur baisse de reproduction lors d'une infection ou si ce coût de reproduction a des conséquences à long terme.

Les tests de l'hypothèse de l'investissement terminal supposent que les défis immunogéniques administrés expérimentalement imposent un coût de survie à l'individu qui le reçoit. Cependant, aucune donnée n'a permis de confirmer cette hypothèse. Premièrement, je vais enregistrer la survie des individus suivant le traitement afin de tester la prédiction selon laquelle les individus immunodéprimés auront une durée de vie post-traitement plus courte que les témoins et que les individus âgés auront une longévité réduite par rapport aux jeunes. Deuxièmement, je vais comparer la dépense métabolique des individus immunodéprimés avec celle d'individus sains pour tester la prédiction selon laquelle un défi immunitaire est énergétiquement coûteux.

Figure 1.3 Prédications sur le taux métabolique de base (en production de CO₂) selon l'âge (jeune ou vieux) et le traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments).

TRAITEMENT	TAUX MÉTABOLIQUE	
	JEUNE	VIEUX
MANIPULÉ	0	-
BLESSÉ	0	-
PBS	0	-
LPS FAIBLE	+	--
LPS ÉLEVÉ	+++	---
1 MONOFILAMENT	+	--
3 MONOFILAMENTS	+++	---

CHAPITRE 3

MATÉRIEL ET MÉTHODE

3.1 Population de provenance

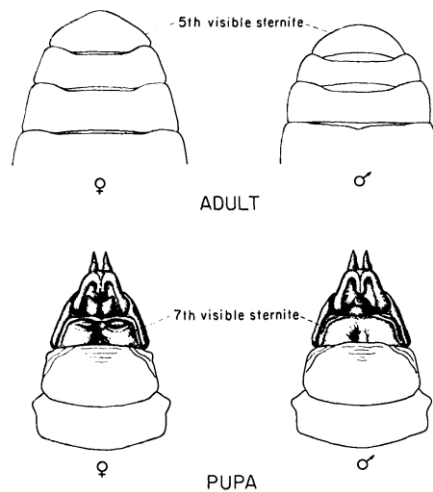
Les ténébrions appartiennent à la famille des ténébrionidés. Ces insectes sont considérés comme des ravageurs de produits céréaliers, car ils s'en nourrissent lorsque ceux-ci sont entreposés. Les ténébrions sont des animaux polyandres, c'est-à-dire qu'ils s'accouplent avec plusieurs partenaires. Les femelles produisent en moyenne 250 à 500 œufs au cours de leur vie, qu'elles pondent seuls ou en petites masses (Frooninckz *et al.*, 2022; Ribeiro *et al.*, 2018; Errico *et al.*, 2022). En laboratoire, elles pondent environ 12 œufs par jour (Frooninckx *et al.*, 2022).

Les insectes utilisés dans cette étude proviennent d'une culture maintenue à l'Université du Québec à Montréal. Ils ont été gardés dans un environnement contrôlé à 25°C, avec un taux d'humidité relative de 70% et un cycle lumineux de 12h jour / 12h nuit. Les larves ont été élevées individuellement dans des contenants en plastique de 59 ml contenant du son de blé biologique (Moulin Lacoste OnlineOrganics, QC, Canada) et ont reçu, *ad libitum*, des morceaux de pommes de terre ou de carottes comme supplément alimentaire.

3.2 Croissance des individus

Pour l'expérience, il était essentiel que les individus soient vierges lors des manipulations. Pour s'en assurer, les pupes ont été isolées individuellement dans des contenants de plastique de 59 ml (deli cups, Uline Canada, Ontario, Canada) dès leur transformation. À ce stade, les pupes ont été sexés en les observant au binoculaire. Les femelles se distinguent par la présence d'une paire de papilles sur le 7^e sternite de l'abdomen, sur la face ventrale (figure 2.1).

Figure 3.1 Face ventrale de l'abdomen des adultes et des pupes de *Tenebrio molitor*, montrant les différences morphologiques entre la femelle et le mâle¹



Les femelles ténébrions ont été élevées individuellement dans des contenants séparés, tandis que les mâles ont été gardés dans des contenants plus grands, en groupes d'environ une vingtaine d'individus. Les mâles ont été seulement utilisés à titre de géniteurs. Ceux sélectionnés pour les tests avaient tous entre 10 et 14 jours afin de minimiser l'effet de l'âge sur la qualité du sperme transféré.

Une fois les pupes devenues adultes, les contenants ont été remplis au tiers avec du son de blé tendre blanc (Moulin Lacoste OnlineOrganics, QC, Canada). Des morceaux de coton humide ont été placés à l'intérieur afin d'assurer une humidité adéquate pour le développement et la croissance des ténébrions. Tout au long de l'expérience, les insectes ont été maintenus dans un incubateur à 25°C et un cycle lumineux de 12h jour /12h nuit.

Après leur transformation en adulte, les femelles ont été séparées en deux groupes selon leur âge : jeunes (adultes depuis 12 jours) et âgées (40 jours d'âge adulte). Avant l'application des traitements, tous les spécimens (n=1120) ont été pesés sur une balance d'analyse Sartorius Secura 224-1S, et ce, avec une précision de 0.0001g. Durant cette période, les spécimens ont été photographiés numériquement à l'aide d'une caméra Leica SC170 HD (Leica Microsystems Inc., Concord, ON, Canada) connectée à un microscope Leica S6D (Leica Application Suite) permettant d'ajouter numériquement une barre d'échelle sur chaque

¹ L'image provient de l'article de Bhattacharya et al., 1997.

image. Les clichés ont ensuite été importés dans ImageJ (National Institutes of Health, États-Unis) pour mesurer la longueur du pronotum, utilisée comme approximation de la taille corporelle des ténébrions.

Pour procéder à l'accouplement, un mâle et une femelle, tous les deux vierges, ont été mis en contact pendant trois heures. Bien que la plupart des expériences utilisent des périodes de contact plus courtes, cette durée prolongée garantit la copulation. Chaque mâle a été identifié, au préalable, par une tâche de peinture appliquée sur le pronotum afin de les différencier des femelles. Après la période d'accouplement de trois heures, les femelles et les mâles ont été à nouveau séparés.

3.3 Système immunitaire

Pour activer le système immunitaire, une injection de lipopolysaccharides (LPS : Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) ou l'introduction de monofilament a été performé sur les femelles moins d'une heure après leur séparation avec les mâles. Les injections ont été administrées dans l'hémocoele entre le troisième et le quatrième sternite abdominal à l'aide d'une seringue Hamilton 10- μ L équipée d'une aiguille de métal (Hamilton, metal Hub, needle size 22 ga (bevel tip), needle L 51 mm). Pour l'introduction des monofilaments (Redwolf, Siglon V transparent; 0,25mm diameter, Pure fishing spirit lake, Iowa, États-Unis), des filaments de nylon de 2 mm ont été insérés à l'aide de micro-pince (Excelta, 5-SA-SE) entre le troisième et le quatrième sternite abdominal préalablement percé à l'aide d'une épingle à insectes. Sept groupes de traitement ont été établis afin d'évaluer les différents effets de l'activation du système immunitaire : 1) une injection d'une faible concentration de LPS (2.5 μ g dissous dans 5 μ L de solution saline tamponnée au phosphate - PBS, Sigma Aldrich, St. Louis, MO, USA) pour simuler une faible infection bactérienne; 2) une injection d'une concentration élevée de LPS (5.0 μ g/5 μ L PBS) pour simuler une infection bactérienne aiguë; 3) l'insertion d'un monofilament de 2mm dans l'hémocoele pour reproduire une attaque de macroparasites; 4) l'insertion de trois monofilaments de 2mm dans l'hémocoele; 5) une injection témoin de solution saline tamponnée au phosphate (PBS, Sigma Aldrich, St. Louis, MO, USA) pour contrôler les effets liés à l'injection elle-même; 6) la perforation des femelles sans injection afin de contrôler les effets liés à la blessure due à la perforation; 7) la manipulation des femelles sans blessure ni perforation.

Le LPS est un stimulateur de système immunitaire chez les insectes (Fenton et Golenbock, 1998; Duffield *et al.*, 2017; Moret et Siva-Jothy, 2003; Rutkowski *et al.*, 2023; Ahmed *et al.*, 2002), incluant le ténébrion meunier (Haines *et al.*, 2008). Il provient d'une molécule de surface des bactéries à GRAM négatif (Fenton et Golenbock, 1998; Ahmed *et al.*, 2002; Drayton *et al.*, 2012; Rutkowski *et al.*, 2023). Le LPS est utilisé afin

de créer un défi immunitaire aigu, et ce, de courte durée. Plusieurs études ont montré que l'injection de LPS chez les insectes (Drayton *et al.*, 2012; Rutkowski *et al.*, 2023; Schwenke *et al.*, 2016; Jacot *et al.*, 2004; Shoemaker et Adamo, 2007) notamment chez le ténébrion meunier (Dhinaut, 2017) modifiait certains traits d'histoire de vie ainsi que certains traits sexuels en conséquence de l'activation de leur système immunitaire. En particulier, il a été démontré que le LPS incite les insectes femelles à effectuer un compromis entre la ponte et la production d'œufs au profit de l'immunité (Moreau *et al.*, 2012; Kelly *et al.*, 2011; Duffield *et al.*, 2017).

L'insertion de monofilament de nylon dans l'hémocoel des ténébrions est utilisée pour stimuler une réaction immunitaire par des pathogènes, et ce, de manière artificiel (Siva-Jothy *et al.*, 2005; Lawniczak *et al.*, 2007). Les monofilaments restent dans l'abdomen du ténébrion pour leur vie entière, créant ainsi un défi immunitaire chronique. Cette insertion provoque une réaction locale de mélanisation au site de la blessure cutané. La mélanisation est un processus au cours duquel la synthèse de la mélanine est déclenchée, permettant à cette dernière de s'attacher aux parois des pathogènes ou des lésions, entraînant la mort des pathogènes par encapsulation ou la solidification du caillot de la plaie (Siva-Jothy *et al.*, 2005).

Les 3 trois groupes témoins (les groupes 5, 6 et 7) permettent de s'assurer que les différences observées dans la fécondité résultent de la réponse au LPS et non des effets de la manipulation, de la blessure ou de l'injection dans l'hémocoel.

Après les traitements, les femelles sont remises dans leur boîte de pétri pour observer la ponte des œufs. Avant cela, les contenants sont essuyés avec du papier absorbant pour enlever les résidus alimentaires et les œufs non fécondés pondus précédemment.

3.4 Investissement reproductif

Différents traits d'histoire de vie ont été analysés afin de mesurer la fécondité des femelles après l'administration des traitements. Les caractéristiques liées à la ponte des œufs (taille et quantité) ont été mesurées quotidiennement, dès le lendemain de l'injection jusqu'à la mort des individus. Les œufs ont été retirés chaque jour afin de garantir la validité des données.

À l'aide du microscope Leica S6D et des accessoires Leica (Leica Microsystems Inc., Concord, ON, Canada; Leica Application Suite), la taille des œufs a été mesurée. Cette mesure correspond à la longueur des œufs prise d'une extrémité à l'autre (voir ANNEXE I). Chaque jour, le nombre d'œufs pondus a été calculé et les œufs ont été retirés.

3.5 Coûts énergétiques d'un défi immunitaire

Un nouveau groupe de femelles (n=420) a été créé afin de mesurer le métabolisme de base des ténébrions. Ce groupe a été divisé comme précédemment en sept traitements : contrôle salin, insecte manipulé, insecte blessé, concentration faible en LPS, concentration élevée en LPS, 1 monofilament, 3 monofilaments. Chaque traitement a été subdivisé en deux groupes d'âge : jeunes (12 jours) et âgées (40 jours). Le protocole d'activation du système immunitaire est identique à celui décrit précédemment (cf. méthodologie, système immunitaire).

Le métabolisme de base de chaque ténébrion a été calculé par respirométrie à débit d'arrêt en évaluant la production de CO₂ (VCO₂) à l'aide du système Qubit Systems RP1LP Low Range Respiration Package. La production de CO₂ de chaque insecte a été mesurée pendant une période de 35 min, précédée d'une période d'acclimatation de 5 min dans la chambre de respirométrie. Le débit de gaz dans la chambre a été maintenu à 25 mL min⁻¹ à une température de 25 °C (±1 °C). Le volume de la chambre de respirométrie a été fixé à 1880 mm³ pour tous les individus testés.

Le respiromètre et les analyseurs de gaz ont été calibrés par la moyenne de calibration des gaz (i.e. CO₂ et N₂). Chaque chambre à insecte a été alimentée en air sec ne contenant aucun CO₂ (5-7% RH). Cet air sans CO₂ a été produit en faisant passer de l'air sur de la Drierite (W.A. Hammond Drierite Co. Ltd, Xenia, OH, USA) et des granules de chaux sodée avec un débit de 60 mL min⁻¹. L'erreur de base de l'analyseur a été corrigée lors de l'analyse en prenant les mesures au début et à la fin de chaque essai en utilisant une chambre vide (Duncan, 2003; Duncan & Byrne, 2005; Gray & Bradley, 2006).

Après avoir procédé à l'analyse du métabolisme, les ténébrions ont été euthanasiés et ont été jetés adéquatement afin de ne pas contaminer la colonie.

3.6 Survie après un défi immunitaire

Afin de mesurer leur longévité, les femelles ont été maintenues dans des boîtes de pétri, placées dans l'incubateur. La longévité a été calculée en nombre de jours écoulés entre la transformation au stade adulte et le décès de chaque individu. La survie post-défi immunitaire a aussi été mesurée. Cette dernière correspond au nombre de jours entre l'injection du traitement et la mort de l'individu.

3.7 Analyses des données

3.7.1 Nombre et tailles des œufs pondus

Les analyses portant sur le nombre et la taille des œufs ont été réalisées sur deux échelles temporelles soit à court terme et à long terme. La période à court terme correspond aux six premiers jours suivant les traitements, tandis que la période à long terme couvre les trente jours suivants le traitement. La période longue est de trente jours, car elle inclut la période totale de ponte de toutes les femelles à l'exception d'une.

Dans un premier temps, je validerai que le nombre d'œufs pondus ne diffère pas significativement entre les 3 groupes contrôles. Ensuite, je testerai si les femelles exposées à de faibles et fortes doses de LPS produisent respectivement moins et plus d'œufs que celles des groupes contrôles. Je testerai ma prédiction que les femelles recevant une faible dose de LPS produiront moins d'œufs que celles recevant une forte dose. Je testerai également l'hypothèse selon laquelle un monofilament aurait un effet similaire à une faible dose de LPS sur la taille et le nombre d'œufs, et que le traitement avec trois monofilaments produirait des effets comparables à une forte dose de LPS. Les femelles plus âgées, quant à elles, devraient augmenter leur investissement reproductif face à un risque élevé de mortalité, avec des prédictions inverses à celles des jeunes femelles. Je validerai que les femelles âgées ayant reçu une dose élevée de LPS ou trois monofilaments ont pondu significativement plus d'œufs que les groupes contrôles, ce qui soutiendrait l'hypothèse de l'investissement terminal.

Pour évaluer l'effet du traitement et de l'âge sur le nombre d'œufs pondus, des modèles de régression de Poisson de type hurdle ont été utilisés. Ce type de modèle a été utilisé, car il est adapté aux données de comptage présentant un grand nombre de zéros. Le modèle comprend deux parties soit : un modèle

logistique qui correspond à la probabilité d'avoir pondu au moins un œuf et le modèle de comptage qui correspond au nombre d'œufs pondus lorsque plus grand que 0.

Modèle pour les 6 premiers jours :

$$\text{nombre d'œufs}_{1-6} \sim \text{traitement} * \text{age}$$

Modèle hurdle avec distribution de Poisson

Modèle pour la période totale :

$$\text{nombre d'œufs}_{\text{total}} \sim \text{traitement} * \text{age}$$

Modèle hurdle avec distribution de Poisson

Le modèle comprend deux facteurs explicatifs soient l'âge des femelles (deux modalités : jeunes ou âgées) et le traitement en défi immunitaire (sept modalités : manipulé, blessé, contrôle salin, concentration faible en LPS, concentration élevée en LPS, un monofilament, trois monofilaments) ainsi que leurs interactions. L'interaction (*) permet de tester si l'effet du traitement dépend de l'âge. Le groupe jeune et le traitement manipulé ont été utilisés comme références.

Lorsque l'interaction était significative dans la partie comptage du modèle, des comparaisons post-hoc (package emmeans, R 4.3.0) ont été effectuées pour évaluer séparément les effets de l'âge et du traitement.

Concernant la taille des œufs, je validerai qu'il n'y a aucune différence significative de la taille des œufs entre les groupes contrôles. Ensuite, je testerai qu'il n'y a pas de différence significative entre les traitements sur la période de ponte courte autant chez les jeunes femelles que les femelles âgées. Pour ce qui est de la période complète d'observation, je vais tester l'hypothèse selon laquelle les faibles défis immunitaires (faible dose de LPS et un monofilament) ne devraient pas modifier significativement la taille des œufs chez les jeunes femelles, tandis que les forts défis (forte dose de LPS et trois monofilaments)

devraient augmenter la taille des œufs, permettant la production de descendants de meilleure qualité. Finalement, je vais vérifier que les femelles âgées vont produire des œufs de taille supérieure à celle des jeunes femelles, et ce, suivant l'intensité de l'infection.

Pour analyser la taille des œufs, nous avons inclus la taille du pronotum (en cm) comme covariable, en plus du traitement et de l'âge. Les analyses ont été effectuées séparément pour les six premiers jours de ponte et pour la période complète de ponte. Le modèle linéaire généralisé (GLM) a été utilisé, car la taille des œufs peut dépendre de plusieurs facteurs simultanément (traitement, âge, taille du pronotum et leurs interactions) et le GLM permet de modéliser de manière flexible ces relations complexes. Suivant ces résultats, un deuxième modèle GLM sans interaction a été appliqué pour estimer l'effet individuel du traitement et de l'âge. Pour la période de ponte complète, un modèle linéaire (LM) avec interaction a été appliqué pour tester l'effet du traitement, de l'âge et de leurs interactions sur la taille totale des œufs.

Modèle pour les 6 premiers jours :

$$\text{Taille des œufs}_{1-6} \sim \text{traitement} * \text{age} + \text{pronotum}$$

Modèle linéaire généralisé (GLM) (famille= Gaussian)

Modèle pour la période totale :

$$\text{Taille des œufs}_{\text{total}} \sim \text{traitement} * \text{age} + \text{pronotum}$$

Modèle linéaire normal

3.7.2 Survie des individus

Afin de comparer la survie entre les jeunes et les vieilles femelles, un modèle basé sur la fonction `survfit` a été utilisé. Par la suite, des modèles de régression de Cox ont été effectués pour chaque traitement individuellement afin de tester l'effet de l'âge sur le risque de décès des individus. Toujours à l'aide d'un modèle de régression Cox, l'effet combiné du traitement et de l'âge sur la survie a été testé. Enfin, les

données ont été séparées en deux groupes : les femelles jeunes et les femelles âgées. Les effets du traitement sur la survie ont été analysés en fonction de ces deux groupes d'âge.

Les jeunes femelles devraient présenter une survie plus élevée que les femelles âgées, car elles possèdent une valeur résiduelle plus importante et n'ont pas encore été significativement affectées par la senescence cellulaire. Les femelles non-contestées devraient posséder un taux de survie plus élevées que celles qui ont reçu un défi immunitaire. Plus le défi est intense, plus les chances de survie de l'individu sont faibles.

3.7.3 Taux métabolique de base

Pour commencer, je validerai que le taux métabolique de base des femelles ne diffère pas significativement entre les trois groupes contrôles. Je vais ensuite tester si les femelles soumises à des traitements faibles (LPS faible et un monofilament) présentent un taux métabolique différent de celles soumises à des traitements forts (LPS fort et trois monofilaments). Les groupes contrôles devraient posséder le métabolisme le plus bas. Je testerai aussi que les jeunes femelles ont un taux métabolique significativement plus élevée que les femelles âgées. Ces résultats supporteraient l'hypothèse de la senescence où les cellules des femelles âgées sont plus endommagées/décédées. Ils ont donc moins de cellules qui sont en mesure d'effectuer les fonctions de l'organisme. Ainsi, on peut s'attendre à ce que les dépenses énergétiques diffèrent significativement selon les différents groupes de traitement et selon l'âge des individus. Les femelles qui ont reçu une faible infection devraient dépenser moins d'énergie dans le système immunitaire que les femelles qui ont reçu une forte infection, donc elle devrait posséder un taux métabolique plus élevé que les défis immunitaires élevées.

En utilisant un modèle de régression linéaire généralisé (GLM), l'effet des traitements et de l'âge sur le taux métabolique de base (en ppm) a été testé. Le taux métabolique correspond à la production de CO₂ par les femelles. Pour débiter, un premier modèle a été construit pour tester les effets des traitements, de l'âge, mais en ajoutant les interactions entre ces 2 facteurs.

Modèle incluant les interactions

Métabolisme ~ traitement * age

Modèle linéaire généralisé (GLM) (famille= Gaussian)

Un deuxième modèle a été construit pour tester les effets des traitements et de l'âge sur le taux métabolique de base, mais sans l'interaction entre le traitement et l'âge.

Modèle excluant les interactions

Métabolisme ~ traitement + age

Modèle linéaire généralisé (GLM) (famille= Gaussian)

Toutes mes analyses statistiques seront menées dans l'environnement statistique R (R Core Team 4.3.0) (2023) (Annexe I pour les librairies utilisées).

CHAPITRE 4

RÉSULTATS

4.1 Nombre d'œufs pondus

Pour les tests de nombre d'œufs, de la taille des œufs et la survie des individus, 1126 ténébrions ont été analysés, ce qui représente $n=6$ individus de plus que ce qui était attendu. Sur ce nombre, un individu a été retiré des analyses, car il est mort avant de recevoir le traitement. Pour les jeunes femelles, les informations de $n=82$ femelles manipulées, $n=80$ blessées, injectées de PBS et injectées d'une faible dose de LPS, $n=76$ femelles injectées d'une forte dose de LPS et $n=84$ femelles qui ont reçu un ou trois monofilaments.

4.1.1 Six premiers jours

Il y avait peu d'effet de l'âge ou du traitement sur la probabilité qu'une femelle pondre au moins un œuf (Tableau 1a). En revanche, mon modèle hurdle (modèle de comptage) a démontré des interactions significatives dans le modèle. Notamment, l'âge interagit de manière significative sur le nombre d'œufs pondus (Estimation= 1.836 ± 0.72 ; $t=2.54$; $p<0,05$ *, Tableau 1b) ou encore les traitements PBS et low LPS vont modifier le nombre d'œufs pondus par les femelles (tableau 1b). En effet, une comparaison post-hoc des moyennes semble étayer l'hypothèse de l'investissement terminal, car les femelles âgées ayant reçu une forte dose de LPS ont pondu beaucoup plus d'œufs au cours des six premiers jours suivant le traitement que les jeunes femelles ayant reçu la même dose (Estimation= -1.33 ± 0.51 , $t=-2.62$, $p=0.009$; Annexe B). Cependant, les femelles manipulées de contrôle (Estimation= -1.55 ± 0.44 , $t=-3.55$, $p=0.0004$) et blessées (Estimation= -1.54 ± 0.54 , $t=-2.88$, $p=0.004$) ont également montré le même modèle de ponte, ce qui est contraire à ma prédiction (Annexe B).

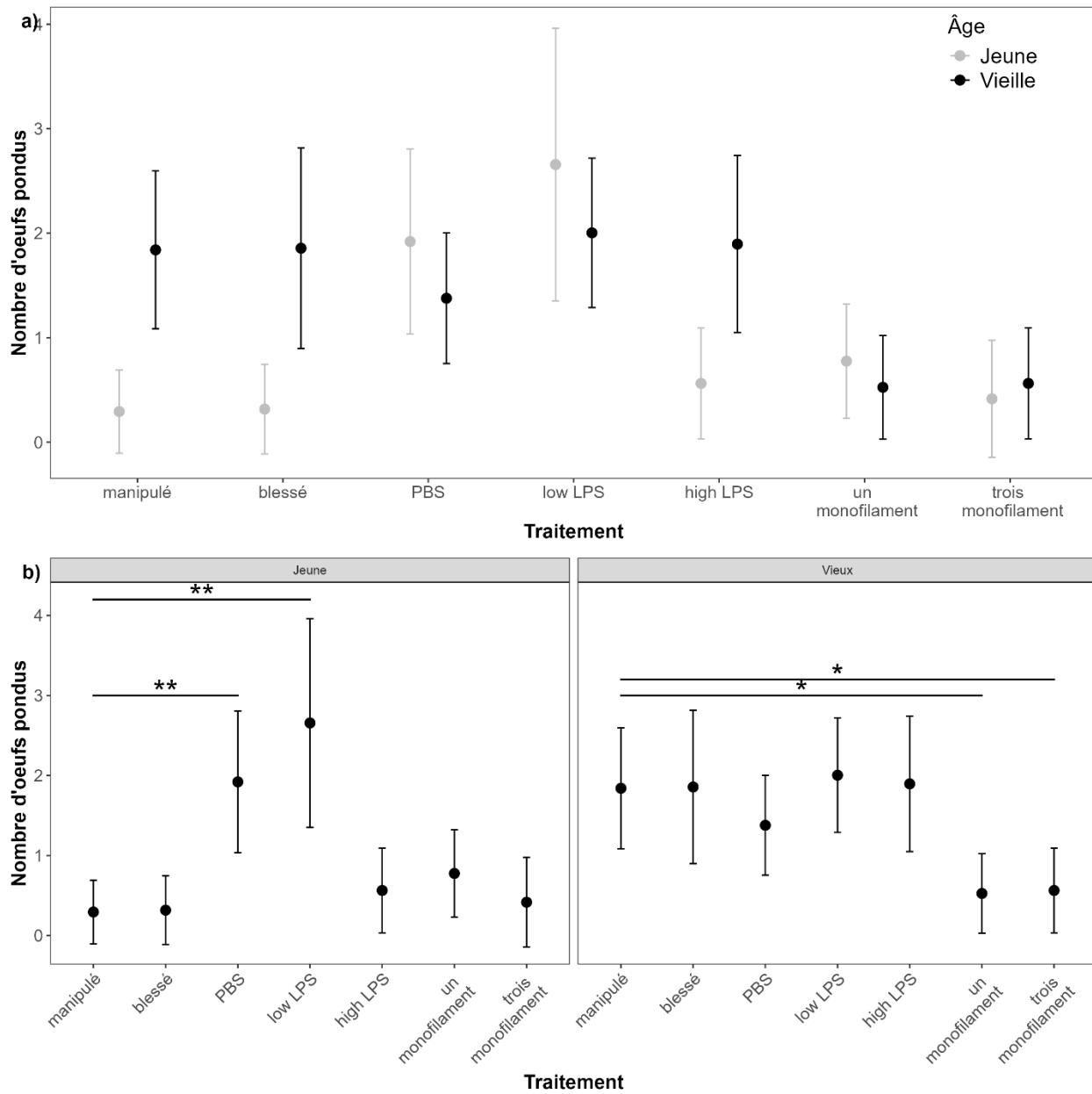
Une analyse post-hoc par groupe d'âge montre que les jeunes femelles traitées avec du PBS (Estimation= -1.63 ± 0.49 , $t=-3.29$, $p=0.018$, Annexe A) ou du LPS faible (Estimation= -2.36 ± 0.69 , $t=-3.402$, $p=0.012$, Annexe A) pondent plus d'œufs que les femelles manipulées tandis que les vieilles femelles traitées avec un (Estimation= 1.32 ± 0.46 , $t=2.85$, $p=0.07$, Annexe A) ou trois (Estimation= 1.28 ± 0.47 , $t=2.72$, $p=0.1$, Annexe A) monofilaments pondent moins d'œufs que les femelles manipulées (Figure 3.1 b).

Tableau 1 : Analyse de Poisson de type hurdle de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé) et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur a) la probabilité de pondre un œuf, b) le nombre d'œufs pondus, et ce, lors des six premiers jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001

<i>Paramètre du modèle</i>	<i>Estimation</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Valeur z</i>	<i>p-Value</i>
<i>(a) Probabilité de pondre un œuf</i>				
<i>Intercept</i>	-1,669	0,302	-5,52	<0.001***
<i>Blessé</i>	-0,065	0,435	-0,15	0,880
<i>PBS</i>	-0,065	0,435	-0,15	0,880
<i>Low LPS</i>	-0,675	0,498	-1,36	0,175
<i>High LPS</i>	0,091	0,429	0,21	0,832
<i>un mono</i>	0,222	0,411	0,54	0,588
<i>trois mono</i>	-0,451	0,465	-0,97	0,332
<i>Age old</i>	0,283	0,412	0,69	0,492
<i>Blessé : age old</i>	-0,494	0,618	-0,80	0,424
<i>PBS : age old</i>	0,285	0,580	0,49	0,623
<i>Low LPS : age old</i>	0,912	0,629	1,45	0,147
<i>High LPS : age old</i>	-0,329	0,595	-0,55	0,580
<i>un mono : age old</i>	-0,371	0,578	-0,64	0,520
<i>trois mono : age old</i>	0,154	0,621	0,25	0,804
<i>(b) Seules les femelles qui ont pondu des œufs</i>				
<i>Intercept</i>	-1,226	0,691	-1,77	0,076
<i>Blessé</i>	0,076	0,977	0,08	0,938
<i>PBS</i>	1,879	0,730	2,57	<0,05 *
<i>Low LPS</i>	2,203	0,735	3,00	<0,01 **
<i>High LPS</i>	0,652	0,842	0,77	0,439
<i>un mono</i>	0,972	0,779	1,25	0,720
<i>trois mono</i>	0,349	0,973	0,36	0,720
<i>Age old</i>	1,836	0,722	2,54	<0,05 *
<i>Blessé : age old</i>	-0,068	1,033	-0,07	0,948
<i>PBS : age old</i>	-2,168	0,794	-2,73	<0,01 **
<i>Low LPS : age old</i>	-2,118	0,786	-2,70	<0,01 **
<i>High LPS : age old</i>	-0,622	0,897	-0,69	0,488
<i>un mono : age old</i>	-2,225	0,939	-2,37	<0,05 *

Figure 4.1 Les effets des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments) sur a) comparaison du nombre d'œufs pondus selon l'âge pour

chaque traitement, b) comparaison du nombre d'œufs pondus selon les traitements, et ce, pour chaque catégorie d'âge. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.



4.1.2 Longévité totale

Il y avait peu d'effet de l'âge ou du traitement sur la probabilité qu'une femelle pondre au moins un œuf (Tableau 2a). En revanche, le nombre d'œufs pondus par les femelles a été considérablement affecté par l'interaction entre l'âge et le traitement (Tableau 2b). Comme on l'a vu sur une période de 6 jours, les femelles âgées qui ont reçu une dose élevée de LPS ont pondu plus d'œufs sur leur durée de vie totale que les jeunes femelles ayant reçu la même dose de LPS (Estimation= -1.19 ± 0.39 $t = -3.102$, $p = 0.002$; Figure 3.2a; Annexe D). Comme auparavant, les femelles manipulées (Estimation= -1.53 ± 0.32 , $t = -4.82$, $p = <0.0001$, Annexe D) et blessées (Estimation= -0.67 ± 0.36 , $t = -1.85$, $p = 0.07$, Annexe D) ont montré un modèle similaire de ponte. J'ai également constaté que les femelles qui ont été mises au défi d'un monofilament lorsqu'elles étaient jeunes ont pondu beaucoup plus d'œufs que les femelles qui ont été mises au défi lorsqu'elles étaient plus âgées (Estimation= 0.62 ± 0.31 , $t = 1.98$, $p = 0.05$; Figure 6a; Annexe D).

Une analyse post-hoc par groupe d'âge montre que les jeunes femelles blessées (Estimation= -0.90 ± 0.31 , $t = -2.89$, $p = 0.06$), traitées avec du PBS (Estimation= -1.52 ± 0.34 , $t = -4.45$, $p = <0.0001$) et du LPS faible (Estimation= -1.57 ± 0.33 , $t = -4.76$, $p = <0.0001$) pondent plus d'œufs que les femelles manipulées tandis que les vieilles femelles traitées avec un (Estimation= -1.71 ± 0.33 , $t = 5.25$, $p = <0.0001$) ou trois (Estimation= -1.14 ± 0.37 , $t = 3.06$, $p = 0.04$) monofilaments pondent significativement moins d'œufs que les femelles manipulées (Figure 3.2b, Annexe C).

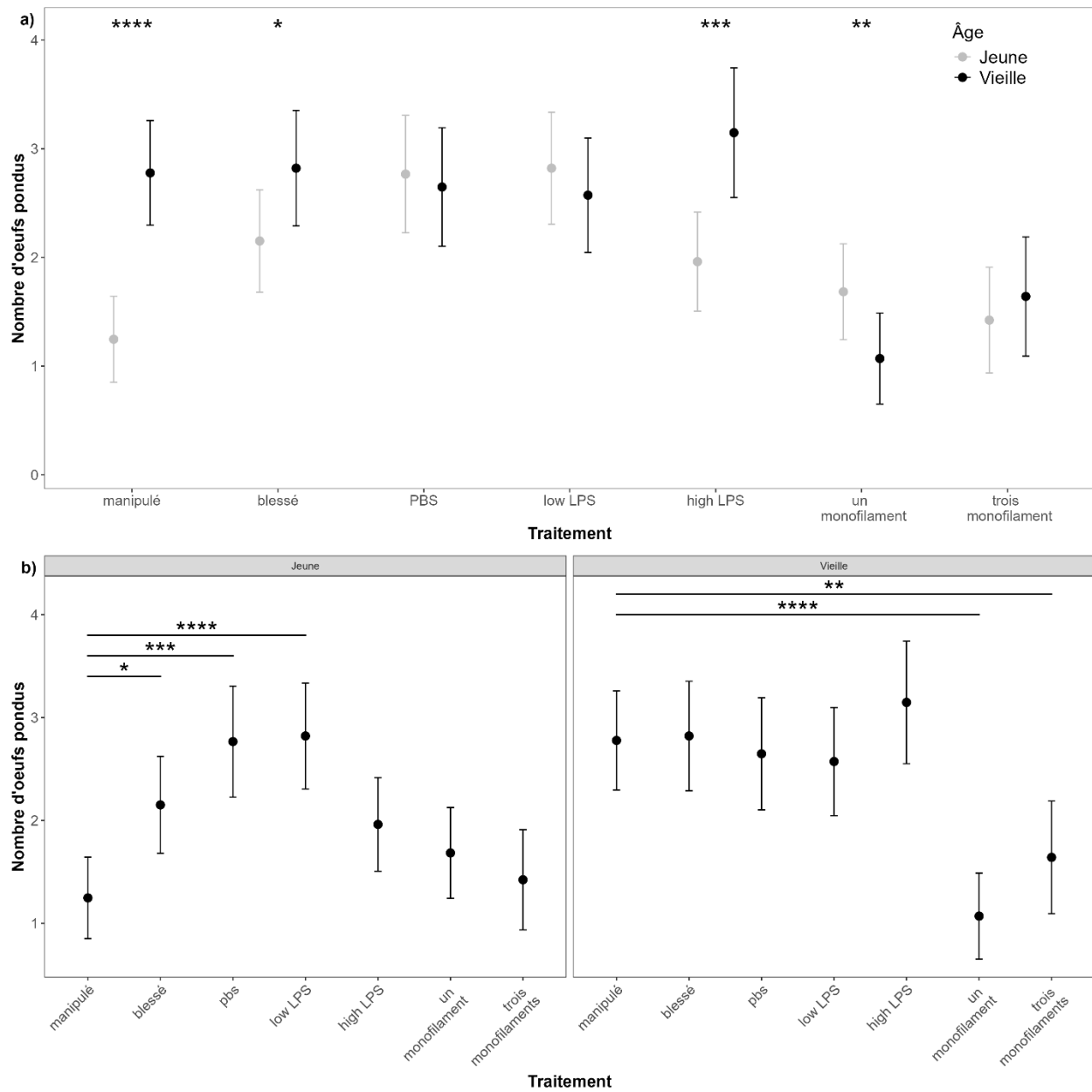
Tableau 2 : Analyse de Poisson de type hurdle de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé) et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur a) la probabilité de pondre un œuf, b) le nombre d'œufs pondus, et ce, lors des trente jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001

	Estimation	Erreur standard	Valeur z	P-Value
<i>(a) Probabilité de pondre un oeuf</i>				
<i>Intercept</i>	0,147	0,162	0,66	0,508
<i>Blessé</i>	0,156	0,196	0,49	0,623
<i>PBS</i>	-0,047	0,190	-0,15	0,883
<i>Low LPS</i>	0,207	0,186	0,65	0,514
<i>High LPS</i>	0,281	0,200	0,87	0,384

<i>un mono</i>	-0,051	0,210	-0,16	0,869
<i>trois mono</i>	-0,632	0,238	-2,00	<0,05 *
<i>Age old</i>	0,528	0,184	1,63	0,103
<i>Blessé : age old</i>	-0,629	0,236	-1,39	0,166
<i>PBS : age old</i>	-0,628	0,234	-1,39	0,166
<i>Low LPS : age old</i>	-0,755	0,231	-1,66	0,097
<i>High LPS : age old</i>	-1,031	0,239	-2,25	<0,05 *
<i>un mono : age old</i>	-0,852	0,303	-1,89	0,059
<i>trois mono : age old</i>	-0,717	0,305	-1,57	0,117
<i>(a) Seules les femelles qui ont pondu des œufs</i>				
<i>Intercept</i>	0,221	0,162	1,37	0,171
<i>Blessé</i>	0,545	0,196	2,78	<0,01 *
<i>PBS</i>	0,797	0,190	4,20	<0.001***
<i>Low LPS</i>	0,816	0,186	4,38	<0.001***
<i>High LPS</i>	0,453	0,200	2,26	<0,05 *
<i>un mono</i>	0,301	0,210	1,43	0,152
<i>trois mono</i>	0,132	0,238	0,56	0,579
<i>Age old</i>	0,801	0,184	4,35	<0.001***
<i>Blessé : age old</i>	-0,530	0,236	-2,25	<0.05 *
<i>PBS : age old</i>	-0,845	0,234	-3,61	<0.001***
<i>Low LPS : age old</i>	-0,893	0,231	-3,86	<0.001***
<i>High LPS : age old</i>	-0,328	0,239	-1,37	0,171
<i>un mono : age old</i>	-1,255	0,303	-4,15	<0.001***
<i>trois mono : age old</i>	-0,658	0,305	-2,16	<0,05 *

Figure 4.2 : Les effets des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments) sur a) comparaison du nombre d'œufs pondus selon l'âge pour

chaque traitement, b) comparaison du nombre d'œufs pondus selon les traitements, et ce, pour chaque catégorie d'âge. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.



4.2 Taille des œufs pondus

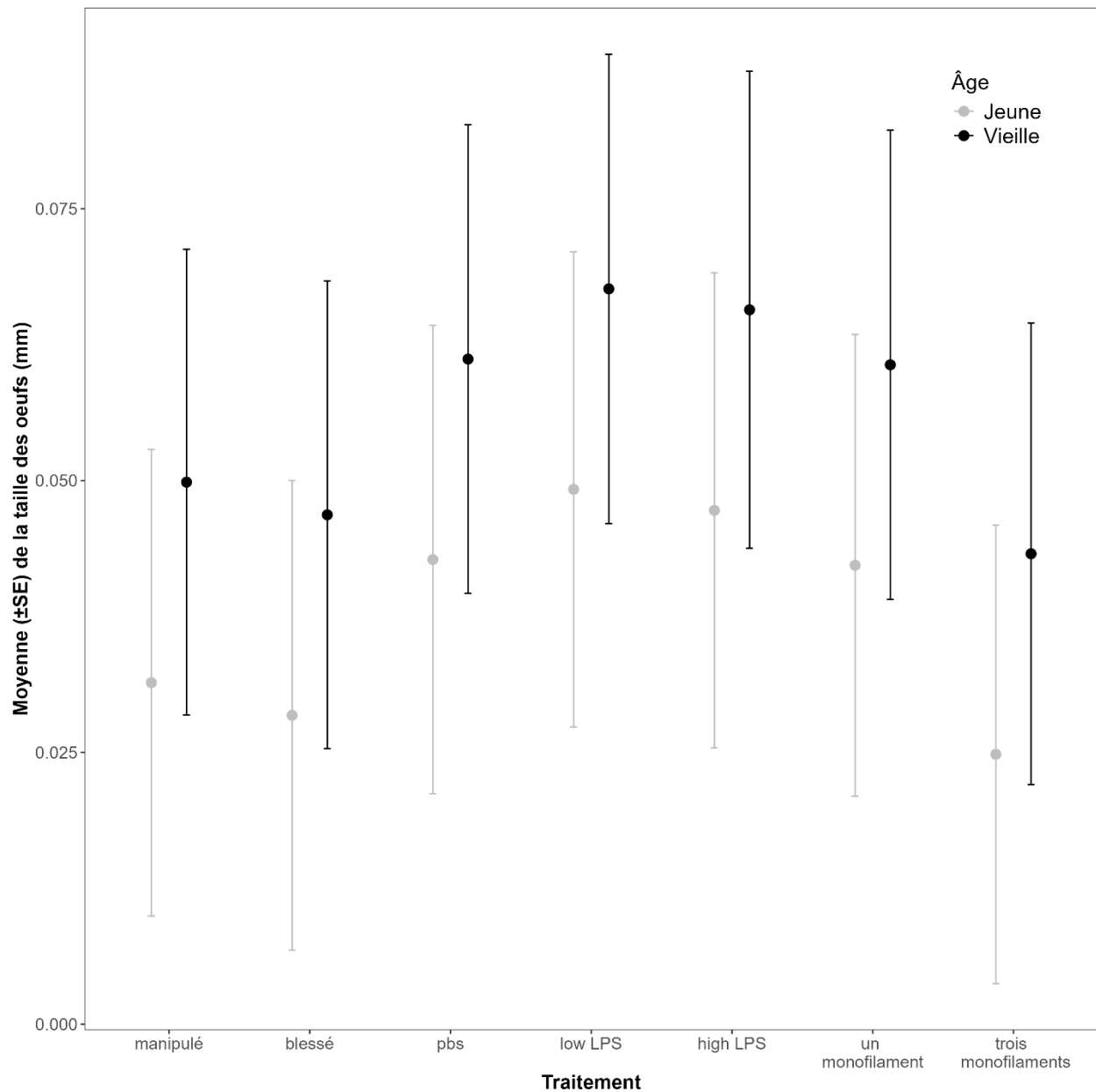
4.2.1 6 premiers jours

L'interaction entre les traitements et l'âge des individus n'explique pas de façon significative les différences dans la taille des œufs pondus (Tableau 3a). Par contre, le modèle linéaire sans interaction a démontré que, contrairement à nos attentes, le pronotum n'a pas d'effet significatif sur la taille des œufs pondus (Estimation= 0.071 ± 0.061 , $t=1.14$, $p=0.253$, Tableau 3b). Par contre, l'âge des individus modifie de manière significative la taille des œufs pondus (Estimation= 0.018 ± 0.008 ; $t=2.34$; $p<0,05$, Tableau 3b, Figure 3.3), et ce, même à court terme. Les femelles âgées ont produit des œufs de plus grande taille que les jeunes femelles.

Tableau 3 : Analyse linéaire généralisée de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé), la taille du pronotum et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur a) la taille des œufs pondus lors de l'analyse incluant les interactions, b) la taille des œufs pondus excluant les interactions, et ce, lors des six premiers jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001

	<i>Paramètre estimé</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Valeur t</i>	<i>P-Value</i>
<i>a) Taille des œufs avec interaction</i>				
<i>Intercept</i>	-0,009	0,031	-0,29	0,772
<i>Blessé</i>	0,008	0,020	0,37	0,708
<i>PBS</i>	0,011	0,020	0,55	0,585
<i>Low LPS</i>	0,020	0,020	0,98	0,329
<i>High LPS</i>	0,035	0,021	1,69	0,092
<i>un mono</i>	0,026	0,020	1,31	0,191
<i>trois mono</i>	0,010	0,020	0,52	0,603
<i>Age old</i>	0,037	0,030	1,82	0,070
<i>Pronotum</i>	0,069	0,062	1,11	0,267
<i>Blessé : age old</i>	-0,022	0,029	-0,74	0,458
<i>PBS : age old</i>	0,0001	0,029	0,01	0,996
<i>Low LPS : age old</i>	-0,005	0,029	-0,16	0,874
<i>High LPS : age old</i>	-0,038	0,029	-1,30	0,194
<i>un mono : age old</i>	-0,032	0,029	-1,10	0,270
<i>trois mono : age old</i>	-0,034	0,029	-1,20	0,229
<i>b) Taille des oeufs sans interaction</i>				
<i>Intercept</i>	-0,0003	0,029	-0,01	0,990
<i>Blessé</i>	-0,003	0,014	-0,21	0,835
<i>PBS</i>	0,011	0,014	0,78	0,434
<i>Low LPS</i>	0,018	0,014	1,23	0,220
<i>High LPS</i>	0,016	0,015	1,09	0,278
<i>Un monofilament</i>	0,011	0,014	0,75	0,455
<i>Trois monofilaments</i>	-0,007	0,014	-0,46	0,646
<i>Ageold</i>	0,018	0,008	2,34	<0,05 *
<i>Pronotum</i>	0,071	0,061	1,14	0,253

Figure 4.3 : Comparaison de la taille moyenne des œufs pondus (en mm) selon l'âge des femelles (jeune, âgée) par apport au traitement reçu (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) lors des six premiers jours suivant le traitement.



4.2.2 Longévité totale

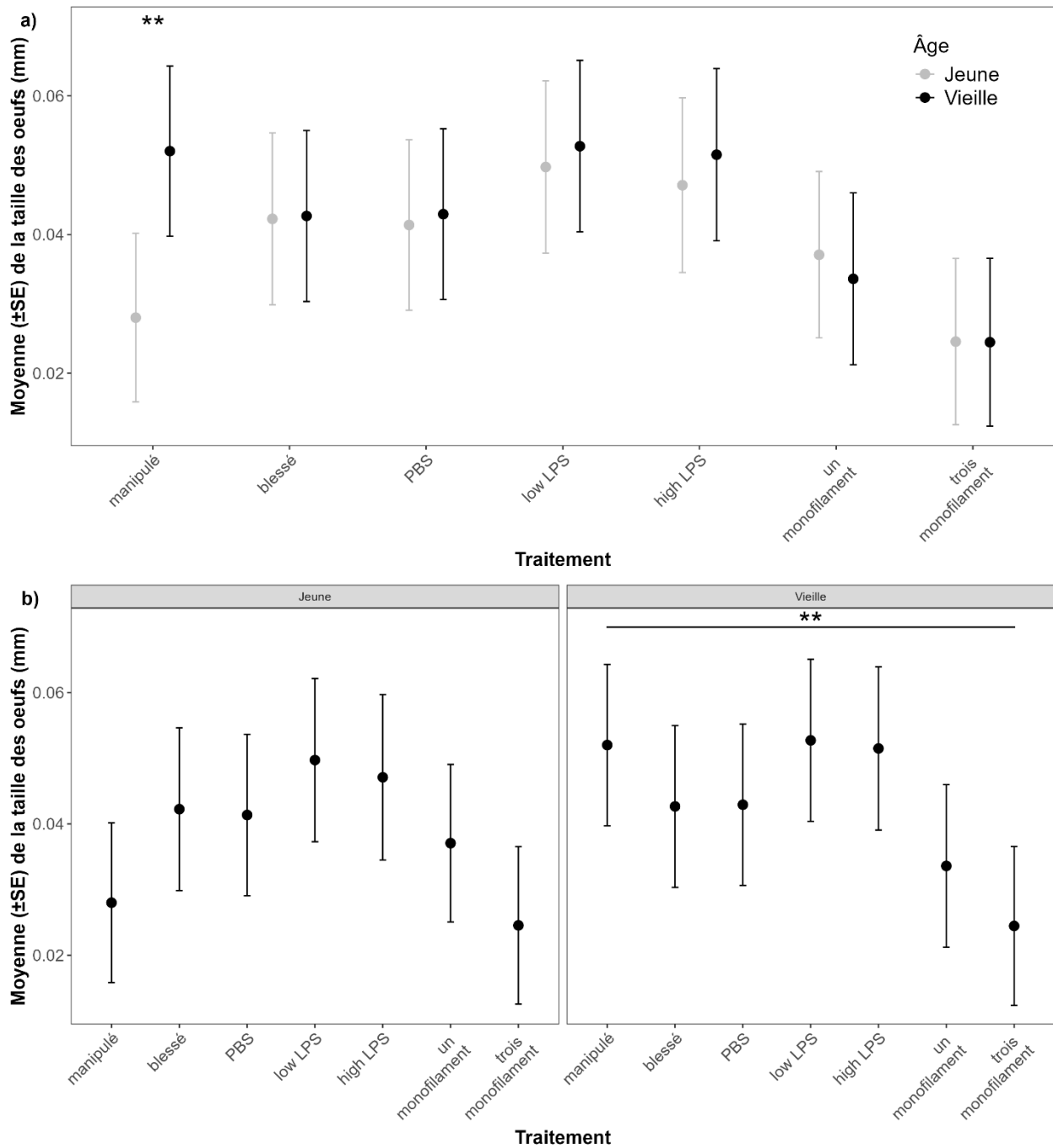
Il y avait un effet de l'âge et du traitement sur la taille des œufs pondus lorsque l'on regarde la période de ponte complète (Tableau 4, Figure 3.4). Comme observé pour la période de 6 jours, les femelles âgées ont pondu des œufs de plus grande taille comparativement aux jeunes femelles (Estimation= 0.024 ± 0.027 , $t=2.73$, $p<0.01$, Tableau 4). Les femelles qui ont reçu les traitements à forte dose de LPS (Estimation= 0.022 ± 0.009 , $t= 2.46$, $p= <0.05$, Tableau 4) et à faible dose (Estimation= 0.019 ± 0.009 , $t= 2.19$, $p= <0.05$, Tableau 4) de LPS ont pondu des œufs plus grands que les femelles manipulées.

Tableau 4 : Analyse linéaire généralisée de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé), la taille du pronotum et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur la taille des œufs pondus lors des trente jours suivant le traitement. *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001

	<i>Paramètre estimé</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Valeur t</i>	<i>P-Value</i>
<i>Intercept</i>	0,030	0,013	2,33	<0,05 *
<i>Blessé</i>	0,014	0,009	1,62	0,106
<i>PBS</i>	0,013	0,009	1,52	0,129
<i>Low LPS</i>	0,022	0,009	2,46	<0,05 *
<i>High LPS</i>	0,019	0,009	2,14	<0,05 *
<i>un mono</i>	0,009	0,009	1,04	0,299
<i>trois mono</i>	-0,003	0,009	-0,40	0,691
<i>Âge vieux</i>	0,024	0,027	2,73	<0,01 **
<i>Pronotum</i>	-0,006	0,009	-0,24	0,812
<i>Blessé : âge vieux</i>	-0,024	0,013	-1,89	0,060
<i>PBS : âge vieux</i>	-0,022	0,012	-1,80	0,072
<i>LPS faible : âge vieux</i>	-0,021	0,013	-1,68	0,093
<i>LPS élevé : âge vieux</i>	-0,196	0,013	-1,56	0,119
<i>un mono : âge vieux</i>	-0,028	0,012	-2,21	<0,05 *
<i>trois mono : âge vieux</i>	-0,024	0,012	-1,95	0,051

Figure 4.4 : Les effets des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) sur a) comparaison de la taille moyenne des œufs pondus (en mm)

selon l'âge pour chaque traitement, b) comparaison de la taille moyenne des œufs (en mm) pondus selon les traitements, et ce, pour chaque catégorie d'âge. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.



4.3 Survie des individus

Pour les tests de survie, 19 individus ont été retirés des analyses soit; un jeune ténébrion blessé, un jeune ténébrion ayant reçu une injection de PBS, cinq jeunes ténébrions avec une faible dose de LPS, trois jeunes ténébrions qui ont reçu un monofilament, une vieille femelle manipulée, une vieille femelle qui a reçu une forte dose de LPS, trois vieilles femelles qui ont reçu un monofilament et quatre vieilles femelles qui ont eu trois monofilaments. Ces individus ont été retirés, car la date de mort de ces individus était inconnue. Il n'était, donc, pas possible de connaître la longévité des individus.

La régression de Cox a démontré que l'interaction de l'âge et du traitement avait de faibles effets sur la survie des femelles. Comme attendu, les jeunes femelles ont démontré des taux de survie significativement plus élevés que les femelles âgées (coefficient = -0.488, $z=-3.09$, $p= <0.05$, Tableau 5, Figure 3.5). Les traitements à un monofilament (coefficient=0.545, $z=3.38$, $p= <0.001$) et 3 monofilaments (coefficient = 0.621, $z=3.87$, $p= <0.001$) sont les seuls traitements qui ont modifié de manière significative la survie des individus en réduisant la probabilité de survie (Tableau 5, Figure 3.5).

Tableau 5 : Analyse de régression de Cox de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments), de l'âge (jeune et âgé) et de leurs interactions par apport au traitement manipulé sur le taux de survie des femelles. * p -value $<0,05$, ** p -value $<0,01$, *** p -value $<0,001$

	<i>Coefficient</i>	<i>Exp (coefficient)</i>	<i>Statistique z</i>	<i>p-value</i>
<i>Âge jeune</i>	-0,488	0,614	-3,09	<0.05**
<i>Traitement blessé</i>	-0,605	0,546	-3,80	<0.001***
<i>Traitement PBS</i>	-0,233	0,792	-1,46	0,144
<i>Traitement LPS faible</i>	0,150	1,162	0,94	0,345
<i>Traitement LPS élevé</i>	-0,313	0,731	-1,96	0,051
<i>Traitement un monofilament</i>	0,545	1,724	3,38	<0.001***
<i>Traitement 3 mono</i>	0,621	1,860	3,87	<0.001***
<i>Âge : jeune Traitement blessé</i>	0,426	1,530	1,90	0,058
<i>Âge : jeune Traitement PBS</i>	-0,028	0,973	-0,12	0,901
<i>Âge : jeune Traitement LPS faible</i>	-0,088	0,916	-0,39	0,698
<i>Âge : jeune Traitement LPS élevé</i>	0,148	1,159	0,65	0,513

Âge : jeune Traitement un monofilament	-0,202	0,817	-0,90	0,369
Âge : jeune Traitement 3 mono	-0,510	0,601	-2,29	<0.05*

Figure 4.5 : Courbe de survie selon l'âge des individus (vieux ou jeune) en fonction du temps (en nombre de jours) et du traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments).

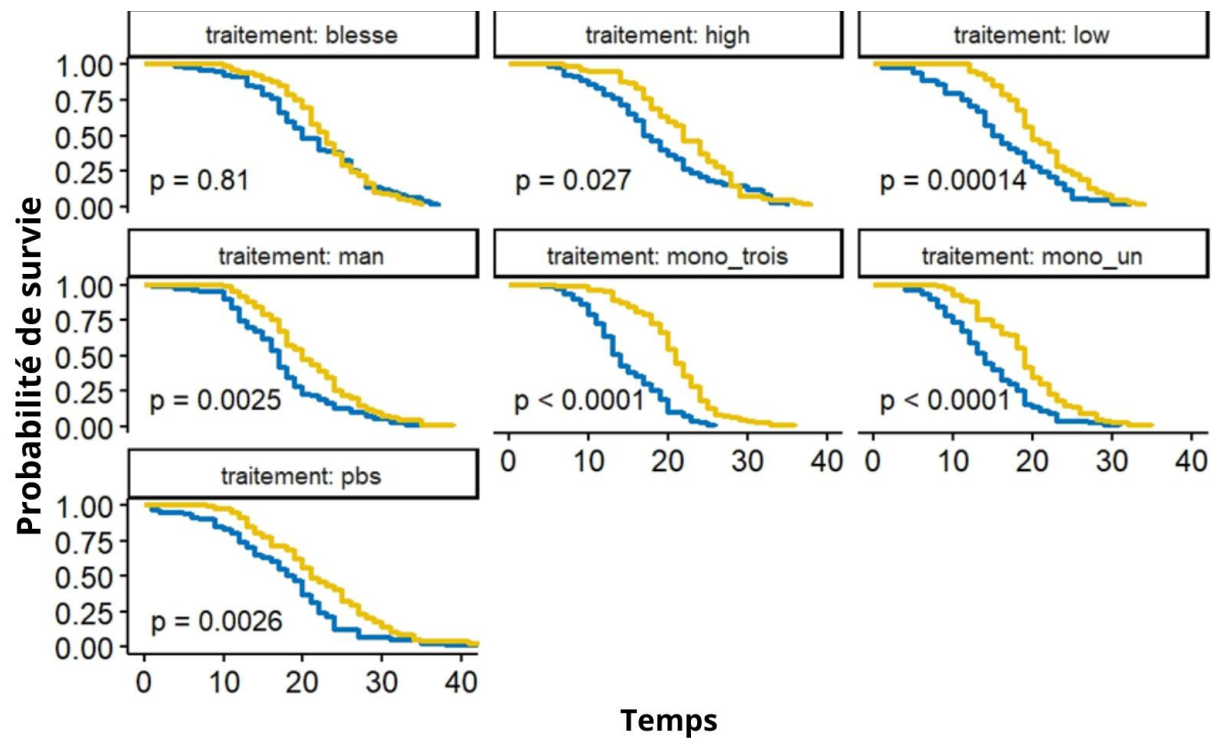
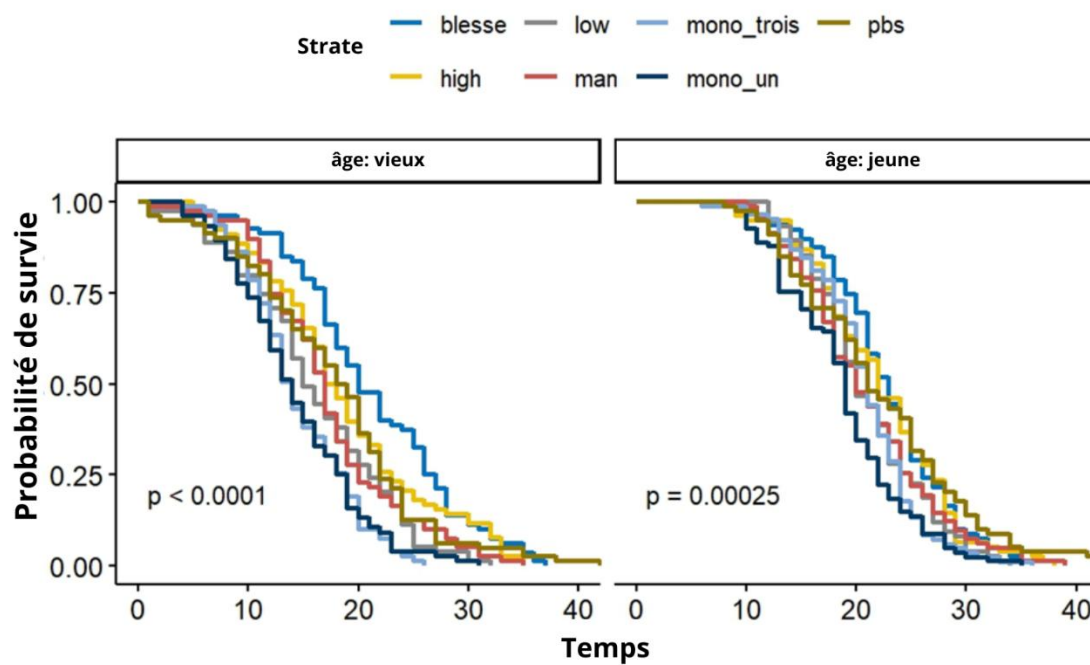


Figure 4.6 : Courbe de survie selon l'âge des individus (vieux ou jeune) en fonction du temps (en nombre de jours) et du traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments).



4.4 Taux métabolique de base

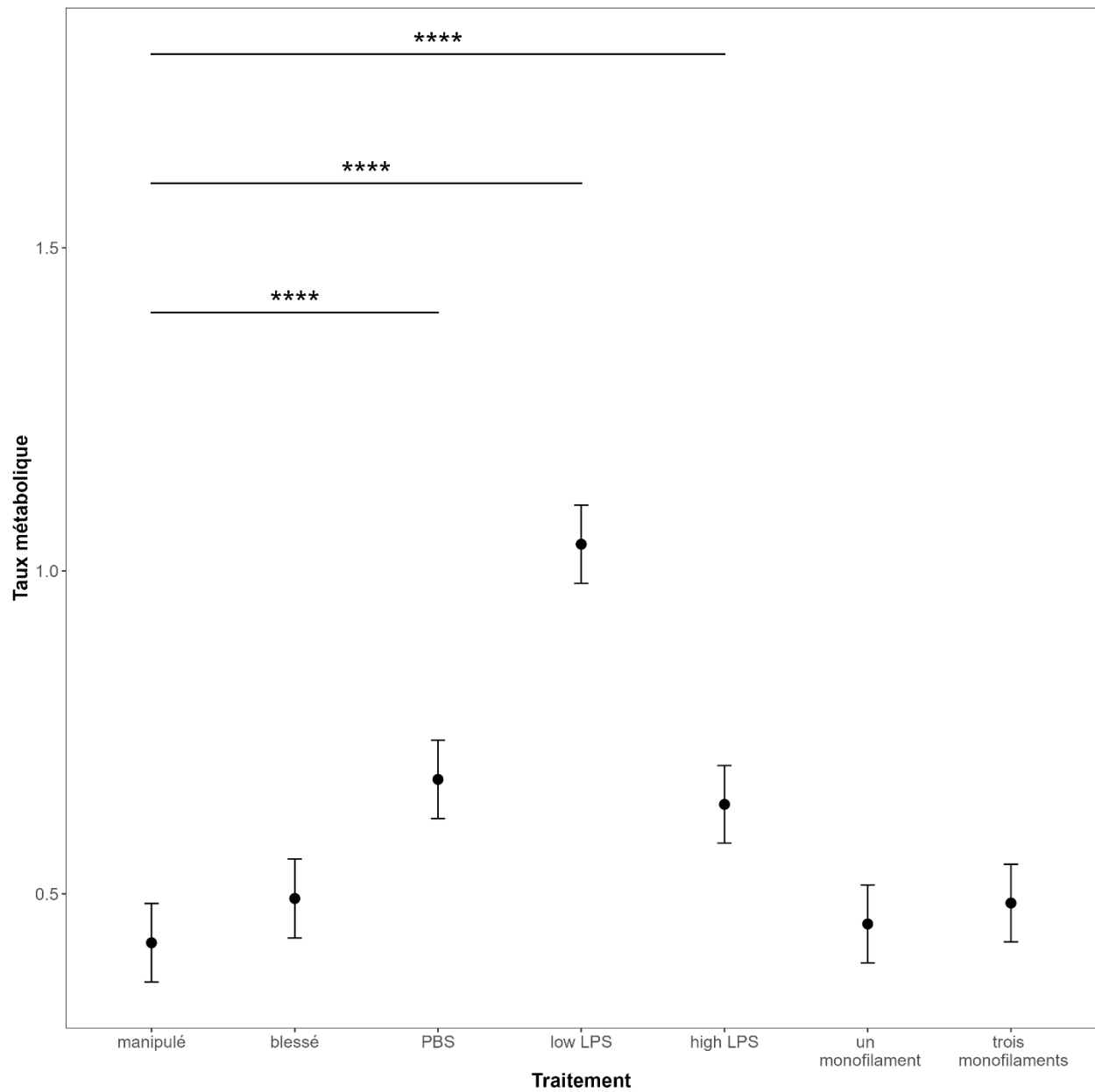
420 ténébrions ont été utilisés dans le test du taux métabolique de base. Sur ces individus, cinq ont dû être retirés des analyses, car au minimum une donnée était manquante. Ces individus correspondent à une jeune femelle blessée, une jeune femelle injectée au PBS, une femelle injectée avec une faible dose de LPS, une femelle âgée manipulée et une femelle blessée.

Le modèle de régression complet a démontré que le traitement et l'âge n'interagissent pas de façon significative, par conséquent, l'interaction a été supprimée du modèle. Le modèle réduit a montré que les femelles injectées, que ce soit avec le PBS (Estimation= 0.253 ± 0.044 , $t=5,79$, $p<0.0001$), le LPS faible (Estimation= 0.617 ± 0.044 , $t=14,13$, $p<0.0001$) et le LPS élevé (Estimation= 0.214 ± 0.043 , $t=4,93$, $p<0.0001$) ont des taux métaboliques de base significativement plus élevés que les femelles manipulées (Tableau 6, Figure 3.7).

Tableau 6 : Analyse de la régression linéaire généralisée de l'effet des différents traitements (blessé, PBS, low LPS, high LPS, un monofilament, trois monofilaments) et de l'âge (jeune, âgé) sur le taux métabolique de base des femelles (production de CO₂ en ppm) comparativement au traitement manipulé *p-value <0,05, **p-value<0,01, ***p-value<0,001

	<i>Estimation</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Test statistique</i>	<i>p-value</i>
<i>Intercept</i>	0,412	0,033	12.46	<0.001***
<i>Blessé</i>	0,069	0,044	1,56	0,119
<i>PBS</i>	0,253	0,044	5,79	<0.001***
<i>Low LPS</i>	0,617	0,044	14,13	<0.001***
<i>High LPS</i>	0,214	0,043	4,93	<0.001***
<i>un monofilaments</i>	0,029	0,043	0,67	0,503
<i>trois monofilament</i>	0,062	0,043	1,415	0,158
<i>Age young</i>	0,024	0,023	1,04	0,299

Figure 4.7 : Taux métabolique de base (production de CO₂ en ppm) en fonction des sept différents traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments). * p < 0,01, ** p < 0,05, *** p < 0,001, **** p < 0,0001.



CHAPITRE 5

DISCUSSION

L'hypothèse de l'investissement terminal suggère que les individus qui ont une valeur résiduelle de reproduction faible, c'est-à-dire peu de chances de se reproduire dans le futur, devraient augmenter leur effort de reproduction. Plusieurs études, menées sur de nombreux taxons (mammifères, oiseaux, insectes, etc.), ont démontré les effets de l'investissement terminal (Creighton *et al.*, 2009; Velando *et al.*, 2016; Part, Gustafsson et Moreno, 1992; Giehr *et al.*, 2017; Duffield *et al.*, 2015; Thanda Win, Kojima et Ishikawa, 2013; Velando, Drummond et Torres, 2006). D'autres études ont quant à elles démontré peu de preuves d'un investissement terminal chez des animaux immunodéprimés (Clutton et Brock, 1984; Hoffman *et al.*, 2010; Duffield *et al.*, 2018; Reid, 1988; Langley et Clutton-Brock, 1998) ce qui démontre que l'investissement terminal est un phénomène encore mal compris. Dans les dernières années, une hypothèse a été déclarée suggérant qu'un seuil dynamique individuel déterminé par l'état interne des individus, et qui serait modifié par plusieurs facteurs interactifs, déterminerait le potentiel des individus à investir de manière terminale (Duffield *et al.*, 2017). Ainsi, les femelles âgées présentant un fort défi immunitaire seraient plus susceptibles d'investir de manière terminale comparativement à un jeune individu qui ferait face à un faible défi immunitaire, car elles auraient une valeur de reproduction résiduelle plus faible. Cette étude teste l'hypothèse de l'investissement terminal en défiant des jeunes et des vieilles femelles immunodéficientes avec différents traitements soit : une légère dose de LPS, une forte dose de LPS ou l'insertion d'un (faible défi) ou trois (fort défi) monofilaments dans leur abdomen. Je m'attendais à ce que les femelles âgées présentant un fort défi immunitaire pondent plus d'œufs et de plus grande taille que les jeunes femelles ayant un défi fort ou bien que les femelles âgées présentant un faible défi immunitaire.

Notre étude a démontré qu'à court terme, les jeunes femelles ayant reçu une injection de PBS ou de LPS faible ont pondu une quantité plus importante d'œufs que les femelles manipulées. Pour ce qui est des femelles âgées, celles qui se sont fait insérer un ou trois monofilaments ont pondu une quantité plus faible d'œufs que les femelles manipulées. Ces résultats semblent indiquer que le système immunitaire ne serait pas le principal facteur qui expliquerait le profil de ponte. L'injection de PBS et de faible LPS sont des injections qui demandaient une quantité importante d'eau. Cette acquisition de liquide pourrait avoir

stimulé la production et l'ovoposition des œufs des jeunes femelles. Ce phénomène a été démontré chez d'autres espèces de coléoptères, notamment *Callosobruchus maculatus*. Ursprung *et al.* (2009) ont démontré que les femelles qui avaient des suppléments en eau ont produit plus d'œufs que les femelles qui étaient moins hydratées. Ils ont conclu que pour certaines espèces de coléoptères, l'eau serait un élément limitant pour la fécondité des femelles. Cependant, cet effet n'a été observé que chez les jeunes femelles, ce qui diminue la véracité de cette hypothèse alternative.

Lorsque l'on regarde la période complète de ponte des femelles, le même profil de ponte se dessine. C'est-à-dire que les jeunes femelles qui ont reçu une injection de PBS et de LPS faible, mais aussi les femelles qui ont été blessées ont un profil de ponte plus important que les femelles manipulées. Ce patron de ponte n'a jamais été observé dans d'autres études. En ce qui concerne les femelles âgées, celles qui ont reçu un ou trois monofilaments ont pondu beaucoup moins d'œufs que les femelles manipulées. Une hypothèse qui pourrait expliquer que les traitements qui ont nécessité l'introduction de monofilament ont diminué le nombre d'œufs pondus est que les réponses immunitaires associées avec l'encapsulation d'objets étrangers pourraient entraîner des réponses immunitaires et inflammatoires qui causeraient des dommages aux tissus et organes internes de l'individu, réduisant ainsi leur capacité de ponte (Krams *et al.*, 2012; Kangassalo *et al.*, 2018; Hurd *et Arme*, 1986). Une hypothèse alternative serait expliquée par la fragilité des œufs. L'insertion des morceaux de nylon dans l'abdomen des femelles pourrait avoir causé la destruction des œufs présents, ce qui aurait réduit la capacité des femelles à pondre beaucoup d'œufs pendant la totalité de la ponte.

Les résultats obtenus sur le nombre d'œufs pondus par les femelles ne correspondent pas à mes prédictions où les jeunes femelles auraient dû pondre plus d'œufs seulement pour les défis intenses indépendamment du type de défi, alors que pour les femelles âgées, tous les défis immunitaires auraient dû augmenter le nombre d'œufs pondus. De plus, contrairement à ce qui était attendu, aucun changement dans le temps, pour le nombre d'œufs pondus, n'a été observé selon les traitements reçus. D'autres facteurs sous-jacents, excluant l'activation du système immunitaire, expliqueraient les résultats obtenus.

Lorsque l'on regarde la taille des œufs à court terme, cette dernière n'a pas été modifiée par la taille du pronotum, ni par le traitement reçu, mais elle a été modifiée par l'âge des femelles. En effet, les femelles âgées ont pondu des œufs de plus grande taille comparativement aux jeunes femelles. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'à court terme, la récente activation du système immunitaire n'a pas eu le temps

de modifier l'investissement d'énergie pour observer une différence significative entre les traitements reçus. Une autre hypothèse qui expliquerait que seulement l'âge modifierait la taille des œufs est la maturation des œufs. Les jeunes femelles n'auraient pas encore atteint leur pleine maturation de reproduction (maturation atteinte après 2 semaines) (Morales *et al.*, 2012), par conséquent, elles n'auraient pas la capacité physique de produire des œufs de grande taille.

Sur le long terme, les femelles âgées ont encore une fois pondus des œufs de plus grande taille que les jeunes femelles. Par contre, les traitements reçus ont modifié la taille des œufs pondus puisque les traitements de faibles et forts LPS ont produit des œufs plus grands que les femelles manipulées. Par contre, les traitements de monofilaments n'ont pas modifié de manière significative la taille des œufs. À long terme, les femelles qui ont reçu les injections de LPS ont pu modifier leur allocation d'énergie et investi de manière terminale ce qui serait traduit par la production de petits de grande taille. Alors que pour les monofilaments, il y aurait la possibilité qu'il y ait une destruction des œufs. Les femelles devraient ainsi produire de nouveaux œufs, mais elles auraient moins de nutriments restants pour le faire ce qui résulterait en la production d'œufs plus petits (Lochmiller et Deerenberg, 2000; Minkenberg, Tatar et Rosenheim, 1992; Telang et Wells, 2004).

L'absence de preuves concernant l'aptitude des ténébrions meuniers femelles à investir de façon terminale peut s'expliquer de plusieurs manières. En effet, plusieurs épisodes de cannibalisme ont été observés pendant la période complète de l'étude. Les femelles ont été aperçues en train de se nourrir de leurs œufs réduisant ainsi le nombre d'œufs dénombrés lors du comptage hebdomadaire. Ces observations nous portent à croire que le nombre d'œufs réellement pondus pendant l'étude était plus élevé. D'autres études, dont celle de Deruytter, ont démontré que le ténébrion et d'autres insectes de différentes familles faisaient preuve de cannibalisme sur les œufs lorsque placés dans des conditions d'élevage ou dans des environnements défavorables (Deruytter *et al.*, 2019; Richardson *et al.*, 2010; Mayntz et Toft, 2006). Nos femelles étaient placées dans des conditions de famine afin de mesurer les effets des compromis d'énergie ce qui aurait pu les conduire à consommer leurs œufs. La consommation de leurs œufs, qui sont riches en nutriments, pourrait leur permettre d'acquérir assez d'énergie pour combattre les infections sans démontrer un investissement terminal. L'étude menée sur les araignées lous (*Pardosa prativaga*) a démontré que lors d'évènements de cannibalisme, les individus augmentaient les nutriments ingérés et qu'il était fréquent qu'il soit une source d'énergie de meilleure qualité comparativement à leur régime alimentaire habituel (Mayntz et Toft, 2006).

Une autre hypothèse qui pourrait expliquer nos résultats est qu'en captivité, les animaux vont développer des adaptations qui vont modifier plusieurs de leurs traits, et ce, à long terme (Woodworth *et al.*, 2002; Francuski *et al.*, 2014; Sellem *et al.*, 2024). En effet, les environnements de captivité vont réduire les habiletés cognitives des animaux, ce qui va modifier leur conscience spatiale, leur capacité à chercher de la nourriture ou encore à développer leur comportement anti prédateur (Crates *et al.*, 2023; Lewis *et al.* 2022; Carrete et Tella, 2015). Plusieurs études ont aussi démontré que dans des environnements contrôlés, les animaux (de plusieurs familles différentes) ont une habileté à exprimer des comportements de survie et de reproduction restreints comparativement aux individus élevés dans leur milieu naturel (Crates *et al.*, 2023; Farquharson, *et al.*, 1998; Carrete et Tella, 2015). Nos ténébrions sont élevés en laboratoire, depuis des milliers de générations, ils pourraient donc s'être adaptés à cet environnement qui ne représente aucune menace et qui contient une source d'énergie infinie. Dans ces conditions, ils auraient pu évoluer de manière à perdre leur capacité à investir de façon terminale.

De plus, il est possible que l'âge choisi afin de représenter les groupes jeunes et vieilles des femelles n'était pas adéquat afin de démontrer un investissement terminal. L'étude de Jehan *et al.*, (2022) a utilisé des jeunes femelles ténébrions de 30 jours depuis le stade adulte, alors que les vieilles femelles étaient âgées de 60 jours. Il serait possible que nos vieilles femelles aient investi de manière terminale si nous avions choisi des femelles plus âgées comme celle de Jehan (Jehan *et al.*, 2022).

Bien que ces possibilités puissent être véridiques, il est également possible que mes défis immunitaires n'aient pas activé de manière significative le système immunitaire et n'auraient pas constitué une menace pour la survie. En effet, l'injection de LPS n'a pas réduit de manière significative la survie des femelles. Il était attendu que les défis immunitaires intenses soient plus coûteux que les défis faibles, ce qui résulterait en une survie réduite des individus. Comme mentionné précédemment, les injections de LPS constituent une absorption d'eau supplémentaire. Il a été démontré dans certaines études, dont celle de Ursprung *et al.* (2009), que chez certains coléoptères (*Callosobruchus maculatus*), un supplément en eau augmente la longévité de ces individus. De plus, l'alimentation au stade larvaire et, par conséquent, l'énergie emmagasinée lors de ce stade de vie dicterait la capacité des individus à combattre les infections (Collins *et al.*, 2023). Le supplément en eau et l'alimentation au stade larvaire balancerait les effets de l'infection, ce qui expliquerait que les traitements de LPS n'ont pas réduit la survie des individus. Contrairement aux traitements de LPS, l'insertion de monofilaments a réduit de manière significative la survie des femelles ténébrions. La réduction de la survie, lors de l'insertion de monofilaments, peut s'expliquer par la

destruction directe des organes lors du traitement (Krams *et al.*, 2012; Kangassalo *et al.*, 2018). L'activation du système immunitaire, lors de ce type d'infection à long terme (insertion d'un objet étranger), l'organisme doit investir dans l'immunité sur une plus longue période, ce qui nécessiterait un investissement plus important d'énergie, ce qui réduirait la longévité de l'individu.

Bien que le LPS n'a pas réduit la survie des femelles, il augmenterait le taux métabolique de base indépendamment de l'âge, ce qui suggère que les défis immunitaires ont imposé un coût énergétique significatif aux femelles, autant pour les défis faibles que forts, ce qui correspond aux conclusions de Haine *et al.* (2008). Nous notons également que les femelles traitées par le PBS ont connu des taux métaboliques élevés. Les résultats suggèrent que l'injection d'un liquide augmente généralement le taux métabolique. Il faut noter que bien que j'aie trouvé un effet significatif du traitement LPS sur la dépense énergétique des femelles, cette dépense n'a pas réduit le taux d'oviposition des femelles. Mes résultats ne seraient pas cohérents avec l'hypothèse du compromis énergétique, car les femelles ayant reçu une dose faible ou forte de LPS ont investi dans l'activation du système immunitaire (taux de survie maintenu) ainsi que dans la reproduction (augmentation du nombre d'œufs pondus) simultanément. Contrairement à nos attentes, les traitements de monofilaments n'ont pas modifié le taux métabolique de base des ténébrions. Une hypothèse qui permet d'expliquer ces résultats est le temps d'attente entre l'insertion du nylon et l'enregistrement du taux métabolique serait trop faible. En effet, seulement dix minutes se sont écoulées entre l'injection du traitement et le départ des calculs de la production de CO₂. L'étude de Krams (2014) a testé le taux métabolique au repos des ténébrions, mais a laissé une journée entre le traitement et la prise de mesure. Ils ont réussi à démontrer que l'activation du système immunitaire augmente le taux métabolique de base du *T. molitor*, ce qui viendrait affirmer l'hypothèse.

Une hypothèse qui pourrait expliquer que la survie des individus n'est pas réduite, mais qu'une augmentation du taux métabolique est survenue lors des traitements de LPS et de PBS est que l'injection de liquide dans l'abdomen des ténébrions augmenterait la pression à l'intérieur de celui-ci, ce qui ferait augmenter le métabolisme sans réduire la survie. Le liquide augmenterait la pression exercée sur les organes des individus, ce qui augmenterait l'énergie utilisée par les cellules afin de réduire cette pression anormale. Aucune étude chez les insectes n'a prouvé cette théorie, mais chez les organismes aquatiques, la pression hydrostatique pourrait augmenter significativement le métabolisme. Brown *et ses collaborateurs* ont démontré que la modification de la pression externe d'une espèce de crabe; *Lithodes maja*, augmenterait l'activité métabolique à cause de la modification des voies biochimiques qui sont

sensibles aux changements de pression (Brown et al., 2017). Tandis que chez les mammifères, la pression sanguine est directement liée aux taux métaboliques des organes (Seymour et al., 2011; Mancina et al., 2007; Cuspidi et al., 2008).

Contrairement à ce qui était attendu, le taux métabolique de base n'a pas été modifié par l'âge des insectes. Piironen et ses collègues ont observé que chez le doryphore, le taux métabolique possède une courbe en forme de cloche selon l'âge de l'individu, indépendamment des facteurs extrinsèques. Après la transformation en adulte, le métabolisme augmente pendant quelques jours et commence à diminuer par la suite (Piironen et al., 2010). Ce phénomène pourrait aussi se produire chez le ténébrion, ce qui pourrait expliquer que le taux métabolique de base soit sensiblement le même pour les jours 12 et 40 chez les femelles jeunes ou âgées.

Finalement, la souche bactérienne qui a été utilisée, dans l'étude, est celle de la bactérie *Serratia marcescens* (*S.marcescens*). Bien que cette bactérie soit un pathogène opportuniste, elle possède des mécanismes de résistance distincts, ce qui pourrait influencer la réussite des hôtes à la combattre efficacement. Une bactérie alternative qui aurait pu modifier les conclusions de notre étude est *Escherichia coli* (*E. coli*). Cette bactérie, elle aussi, un pathogène opportuniste, possède une capacité de résistance plus importante, ce qui pourrait contribuer à augmenter son pouvoir invasif sur l'hôte. Avec les conditions de notre étude, il se pourrait que les ténébrions aient plus de facilité à combattre l'infection avec la souche de *S. marcescens* et que le défi soit peu coûteux pour les individus. Des études ont montré que le système immunitaire des insectes réagit différemment à ces deux bactéries selon la souche utilisée et les conditions environnementales (He et al., 2023; Anacarso et al., 2016).

CHAPITRE 5

CONCLUSION

Nous n'avons pas d'évidence claire confirmant la présence du seuil et de l'investissement terminal, chez les femelles ténébrions meuniers, bien que l'âge et l'activation du système immunitaire modifiait la taille et le nombre d'œufs pondus. Il semblerait que d'autres facteurs intrinsèques et extrinsèques seraient plus susceptibles d'expliquer les modifications de la fécondité des femelles. De plus, nous avons seulement de faible évidence que l'activation du système immunitaire soit coûteuse pour les individus. Il serait intéressant de vérifier si les ténébrions élevés depuis plusieurs centaines de générations modifient leur comportement comparativement à des individus en nature. De plus, dans quelle mesure l'élevage modifie les traits d'histoire de vie des ténébrions. Ces informations sont primordiales afin de comprendre les modifications de comportement de plusieurs espèces d'insectes.

ANNEXE A
Résultats contrRT1.1

Toutes les interactions possibles des traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) pour le nombre d'œufs pondus pour les six premiers jours, et ce, selon l'âge des individus

Age = young :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	-0.023	0.298	1098	-0.078	1.000
Man – pbs	-1.627	0.495	1098	-3.287	0.018
Man - low	-2.363	0.694	1098	-3.402	0.012
Man - high	-0.269	0.338	1098	-0.798	0.985
Man – mono_un	-0.482	0.344	1098	-1.401	0.801
Man – mono_trois	-0.122	0.350	1098	-0.350	1.000
Blesse – pbs	-1.604	0.502	1098	-3.197	0.024
Blesse – low	-2.340	0.699	1098	-3.346	0.015
Blesse - high	-0.246	0.348	1098	-0.708	0.992
Blesse – mono_un	-0.459	0.354	1098	-1.298	0.853
Blesse – mono_trois	-0.099	0.359	1098	-0.276	1.000
pbs – low	-0.736	0.803	1098	-0.917	0.967
pbs – high	1.357	0.526	1098	2.580	0.133
pbs – mono_un	1.144	0.530	1098	2.159	0.319
pbs – mono_trois	1.504	0.534	1098	2.818	0.072
Low – high	2.094	0.717	1098	2.919	0.055
Low – mono_un	1.881	0.720	1098	2.612	0.123
Low – mono_trois	2.241	0.723	1098	3.100	0.034
High – mono_un	-0.213	0.388	1098	-0.549	0.998

high – mono_trois	0.147	0.393	1098	0.375	1.000
Mono_un – mono_trois	0.360	0.398	1098	0,904	0.972

Age= old :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	-0.016	0.622	1098	-0.026	1.000
Man – pbs	0.463	0.499	1098	0.926	0.968
Man - low	-0.163	0.530	1098	-0.308	1.000
Man - high	-0.056	0.578	1098	-0.096	1.000
Man – mono_un	1.315	0.461	1098	2.854	0.066
Man – mono_trois	1.277	0.470	1098	2.715	0.095
Blesse – pbs	0.479	0.583	1098	0.821	0.983
Blesse – low	-0.147	0.609	1098	-0.242	1.000
Blesse - high	-0.039	0.652	1098	-0.061	1.000
Blesse – mono_un	1.331	0.550	1098	2.419	0.192
Blesse – mono_trois	1.293	0.558	1098	2.317	0.237
pbs – low	-0.626	0.484	1098	-1.294	0.855
pbs – high	-0.518	0.536	1098	-0.966	0.961
pbs – mono_un	0.852	0.406	1098	2.096	0.356
pbs – mono_trois	0.815	0.417	1098	1.921	0.447
Low – high	0.108	0.565	1098	0.191	1.000
Low – mono_un	1.478	0.443	1098	3.333	0.016
Low – mono_trois	1.441	0.454	1098	3.176	0.026
High – mono_un	1.370	0.500	1098	2.738	0.090
high – mono_trois	1.333	0.509	1098	2.617	0.122
Mono_un – mono_trois	-0.037	0.370	1098	-0.101	1.000

ANNEXE B
Résultats conRT2.1

Différences statistiques selon l'âge des individus (vieux ou jeune) pour chaque traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) selon le nombre d'œufs pondus pour les six premiers jours de ponte

Traitement = man :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-1.547	0.435	1098	-3.554	0.0004

Traitement = blessé :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-1.540	0.535	1098	-2.877	0.004

Traitement = pbs

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	0.543	0.552	1098	0.983	0.326

Traitement = low :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	0.653	0.758	1098	0.862	0.389

Traitement = high :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-1.333	0.509	1098	-2.617	0.009

Traitement = mono_un :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	0.250	0.376	1098	0.665	0.506

Traitement = mono_trois :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.147	0.393	1098	-0.375	0.708

ANNEXE C
Résultats conRT1.2

Toutes les interactions possibles des traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) pour le nombre d'œufs pondus pour la période de ponte complète, et ce, selon l'âge des individus

Age = young :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	-0.904	0.314	1098	-2.885	0.061
Man – pbs	-1.520	0.341	1098	-4.453	<0.0001
Man - low	-1.574	0.331	1098	-4.760	<0.0001
Man - high	-0.714	0.308	1098	-2.323	0.234
Man – mono_un	-0.437	0.302	1098	-1.448	0.776
Man – mono_trois	-0.176	0.320	1098	-0.551	0.998
Blesse – pbs	-0.615	0.365	1098	-1.684	0.627
Blesse – low	-0.670	0.356	1098	-1.884	0.491
Blesse - high	0.190	0.334	1098	0.569	0.998
Blesse – mono_un	0.467	0.329	1098	1.420	0.791
Blesse – mono_trois	0.728	0.345	1098	2.109	0.348
pbs – low	-0.055	0.380	1098	-0.144	1.000
pbs – high	0.805	0.360	1098	2.235	0.278
pbs – mono_un	1.082	0.356	1098	3.044	0.038
pbs – mono_trois	1.344	0.371	1098	3.625	0.006
Low – high	0.860	0.350	1098	2.455	0.177
Low – mono_un	1.137	0.345	1098	3.292	0.018
Low – mono_trois	1.398	0.361	1098	3.873	0.002
High – mono_un	0.277	0.323	1098	0.857	0.979

high – mono_trois	0.538	0.340	1098	1.584	0.693
Mono_un – mono_trois	0.261	0.335	1098	0.780	0.987

Age = old :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	-0.043	0.367	1098	-0.118	1.000
Man – pbs	0.123	0.371	1098	0.350	1.000
Man - low	0.205	0.363	1098	0.564	0.998
Man - high	-0.370	0.391	1098	-0.948	0.965
Man – mono_un	1.708	0.325	1098	5.253	<0.0001
Man – mono_trois	1.137	0.372	1098	3.057	0.037
Blesse – pbs	0.173	0.388	1098	0.446	0.999
Blesse – low	0.248	0.381	1098	0.651	0.995
Blesse - high	-0.327	0.407	1098	-0.803	0.985
Blesse – mono_un	1.752	0.345	1098	5.079	<0.0001
Blesse – mono_trois	1.180	0.389	1098	3.032	0.040
pbs – low	0.075	0.386	1098	0.195	1.000
pbs – high	-0.450	0.412	1098	-1.215	0.889
pbs – mono_un	1.578	0.350	1098	4.508	0.0001
pbs – mono_trois	1.007	0.394	1098	2.557	0.141
Low – high	-0.575	0.405	1098	-1.419	0.792
Low – mono_un	1.503	0.343	1098	4.388	0.0003
Low – mono_trois	0.932	0.387	1098	2.407	0.197
High – mono_un	2.078	0.371	1098	5.598	<0.0001
high – mono_trois	1.507	0.413	1098	3.651	0.005
Mono_un – mono_trois	-0.571	0.351	1098	-1.626	0.666

ANNEXE D
Résultats conRT2.2

Différences statistiques selon l'âge des individus (vieux ou jeune) pour chaque traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) selon le nombre d'œufs pondus pour la période de ponte totale

Traitement = man :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-1.531	0.318	1098	-4.820	<0.0001

Traitement = blesse :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.670	0.362	1098	-1.850	0.065

Traitement = pbs:

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	0.118	0.391	1098	0.303	0.762

Traitement = low :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	0.248	0.375	1098	0.662	0.508

Traitement = high :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-1.187	0.382	1098	-3.102	0.002

Traitement = mono_un :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	0.615	0.310	1098	1.982	0.048

Traitement = mono_trois :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.218	0.374	1098	-0.584	0.560

ANNEXE E
Résultats conRT1.3

Toutes les interactions possibles des traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) pour la taille des œufs pondus pour les six premiers jours, et ce, selon l'âge des individus

Age = young :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	0.003	0.014	1117	0.208	1.000
Man – pbs	-0.011	0.014	1117	-0.783	0.987
Man - low	-0.018	0.014	1117	-1.226	0.884
Man - high	-0.016	0.015	1117	-1.085	0.933
Man – mono_un	-0.011	0.014	1117	-0.748	0.990
Man – mono_trois	0.007	0.014	1117	0.460	0.999
Blesse – pbs	-0.014	0.015	1117	-0.988	0.957
Blesse – low	-0.021	0.015	1117	-1.430	0.786
Blesse - high	-0.019	0.015	1117	-1.286	0.858
Blesse – mono_un	-0.014	0.014	1117	-0.954	0.964
Blesse – mono_trois	0.004	0.014	1117	0.249	1.000
pbs – low	-0.006	0.015	1117	-0.443	0.999
pbs – high	-0.005	0.015	1117	-0.310	1.000
pbs – mono_un	0.001	0.014	1117	0.036	1.000
pbs – mono_trois	0.018	0.014	1117	1.248	0.875
Low – high	0.002	0.015	1117	0.130	1.000
Low – mono_un	0.007	0.015	1117	0.479	0.999
Low – mono_trois	0.024	0.014	1117	1.686	0.626
High – mono_un	0.005	0.015	1117	0.348	1.000

high – mono_trois	0.022	0.014	1117	1.551	0.713
Mono_un – mono_trois	0.017	0.014	1117	1.217	0.888

Age = old :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	0.003	0.014	1117	0.208	1.000
Man – pbs	-0.011	0.014	1117	-0.783	0.987
Man - low	-0.018	0.014	1117	-1.226	0.884
Man - high	-0.016	0.015	1117	-1.085	0.933
Man – mono_un	-0.011	0.014	1117	-0.748	0.989
Man – mono_trois	0.007	0.014	1117	0.460	0.999
Blesse – pbs	-0.014	0.015	1117	-0.988	0.957
Blesse – low	-0.021	0.015	1117	-1.430	0.786
Blesse - high	-0.019	0.015	1117	-1.286	0.858
Blesse – mono_un	-0.014	0.014	1117	-0.954	0.964
Blesse – mono_trois	0.004	0.014	1117	0.249	1.000
pbs – low	-0.006	0.015	1117	-0.443	0.999
pbs – high	-0.005	0.015	1117	-0.310	1.000
pbs – mono_un	0.001	0.014	1117	0.036	1.000
pbs – mono_trois	0.024	0.014	1117	1.248	0.875
Low – high	0.002	0.015	1117	0.130	1.000
Low – mono_un	0.007	0.015	1117	0.479	0.999
Low – mono_trois	0.024	0.014	1117	1.686	0.626
High – mono_un	0.005	0.015	1117	0.348	1.000
high – mono_trois	0.022	0.014	1117	1.551	0.713
Mono_un – mono_trois	0.017	0.014	1117	1.217	0.888

ANNEXE F
Résultats conRT2.3

Différences statistiques selon l'âge des individus (vieux ou jeune) pour chaque traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) selon la taille des œufs pondus pour les six premiers jours de ponte

Traitement = man :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = blessé :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = pbs:

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = low :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = high :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = mono_un :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = mono_trois :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

ANNEXE G
Résultats conRT1.4

Toutes les interactions possibles des traitements (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, élevé LPS, un monofilament, trois monofilaments) pour la taille des œufs pondus pour la période de ponte totale, et ce, selon l'âge des individus

Age = young :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	0.003	0.014	1117	0.208	1.000
Man – pbs	-0.011	0.014	1117	-0.783	0.987
Man - low	-0.018	0.014	1117	-1.226	0.884
Man - high	-0.016	0.015	1117	-1.085	0.933
Man – mono_un	-0.011	0.014	1117	-0.748	0.989
Man – mono_trois	0.007	0.014	1117	0.460	0.999
Blesse – pbs	-0.014	0.015	1117	-0.988	0.957
Blesse – low	-0.021	0.015	1117	-1.430	0.786
Blesse - high	-0.019	0.015	1117	-1.286	0.858
Blesse – mono_un	-0.014	0.015	1117	-0.954	0.964
Blesse – mono_trois	0.004	0.014	1117	0.249	1.000
pbs – low	-0.006	0.015	1117	-0.443	0.999
pbs – high	-0.005	0.015	1117	-0.310	1.000
pbs – mono_un	0.001	0.014	1117	0.036	1.000
pbs – mono_trois	0.018	0.014	1117	1.248	0.875
Low – high	0.002	0.015	1117	0.130	1.000
Low – mono_un	0.007	0.015	1117	0.479	0.999
Low – mono_trois	0.024	0.014	1117	1.686	0.626
High – mono_un	0.005	0.015	1117	0.348	1.000

high – mono_trois	0.022	0.014	1117	1.551	0.713
Mono_un – mono_trois	0.017	0.014	1117	1.217	0.888

Age = old :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Man – blesse	0.003	0.014	1117	0.208	1.000
Man – pbs	-0.011	0.014	1117	-0.783	0.987
Man - low	-0.018	0.014	1117	-1.226	0.884
Man - high	-0.016	0.015	1117	-1.085	0.933
Man – mono_un	-0.011	0.014	1117	-0.748	0.989
Man – mono_trois	0.007	0.014	1117	0.460	0.999
Blesse – pbs	-0.014	0.015	1117	-0.988	0.957
Blesse – low	-0.021	0.015	1117	-1.430	0.786
Blesse - high	-0.019	0.015	1117	-1.286	0.858
Blesse – mono_un	-0.014	0.014	1117	-0.954	0.964
Blesse – mono_trois	0.004	0.014	1117	0.249	1.000
pbs – low	-0.006	0.015	1117	-0.443	0.999
pbs – high	-0.005	0.015	1117	-0.310	1.000
pbs – mono_un	0.001	0.014	1117	0.036	1.000
pbs – mono_trois	0.018	0.014	1117	1.248	0.875
Low – high	0.002	0.015	1117	0.130	1.000
Low – mono_un	0.007	0.015	1117	0.479	0.999
Low – mono_trois	0.024	0.014	1117	1.686	0.626
High – mono_un	0.005	0.015	1117	0.348	1.000
high – mono_trois	0.022	0.014	1117	1.551	0.713
Mono_un – mono_trois	0.017	0.014	1117	1.217	0.888

ANNEXE H

Résultats conRT2.4

Différences statistiques selon l'âge des individus (vieux ou jeune) pour chaque traitement (manipulé, blessé, PBS, LPS faible, LPS élevé, un monofilament, trois monofilaments) selon la taille des œufs pondus pour la période de ponte totale

Traitement =man :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = blesse :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = pbs:

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = low :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = high :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = mono_un :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

Traitement = mono_trois :

Contrast	Estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Young - old	-0.018	0.008	1117	-2.345	0.019

ANNEXE I

Librairies R

Listes complètes des packages utilisés lors des analyses statistiques R (4.3.0) et leur référence :

- **dplyr** (Wickham et al., 2023)
- **data.table** 1.15.4 (Dowle et Srinivasan, 2023)
- **ggeffects** (Lüdtke, 2018)
- **ggplot2** (Wickham, 2016)
- **ggpubr** (Kassambara, 2020)
- **performance** (Lüdtke et al., 2021)
- **MASS** (Venables & Ripley, 2002)
- **tidyr** (Wickham et al., 2023)
- **lme4** (Bates et al., 2015)
- **lmerTest** (Kuznetsova et al., 2017)
- **pscl** (Jackman, 2020)
- **brms** 2.21.0 (Bürkner, 2017)
- **Rcpp** (Eddelbuettel & François, 2011)
- **tidybayes** (Kay, 2020)
- **broom.mixed** (Bolker & Robinson, 2020)
- **emmeans** (Lenth, 2022)
- **cowplot** (Wilke, 2020)
- **survival** (Therneau, 2022)
- **ggsurvfit** (Huang & Le, 2022)
- **survminer** (Kassambara et al., 2019)
- **forcats** (Wickham, 2019)
- **sjPlot** (Lüdtke, 2021)
- **rstatix** (Kassambara, 2021)

- **ggprism** (Lukowski, 2022)

RÉFÉRENCES

- Adamo, S. A. (1999). Evidence for adaptive changes in egg laying in crickets exposed to bacteria and parasites. *Animal Behaviour*, 57(1), 117-124.
- Ahmed, A. M., Baggott, S. L., Maingon, R., & Hurd, H. (2002). The costs of mounting an immune response are reflected in the reproductive fitness of the mosquito *Anopheles gambiae*. *Oikos*, 97(3), 371-377.
- Akman, O., & Whitman, D. (2008). Analysis of body size and fecundity in a grasshopper. *Journal of Orthoptera Research*, 17(2), 249-257.
- Anacarso, I., Iseppi, R., Sabia, C., Messi, P., Condò, C., Bondi, M., & De Niederhäusern, S. (2016). Conjugation-mediated transfer of antibiotic-resistance plasmids between Enterobacteriaceae in the digestive tract of *Blaberus craniifer* (Blattodea: Blaberidae). *Journal of Medical Entomology*, 53(3), 591-597.
- Armitage, S. A., Thompson, J. J., Rolff, J., & Siva-Jothy, M. T. (2003). Examining costs of induced and constitutive immune investment in *Tenebrio molitor*. *Journal of evolutionary biology*, 16(5), 1038-1044.
- Berger, D., Walters, R., & Gotthard, K. (2008). What limits insect fecundity? Body size-and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology*, 22(3), 523-529.
- Billman, E. J., Creighton, J. C., & Belk, M. C. (2014). Prior experience affects allocation to current reproduction in a burying beetle. *Behavioral Ecology*, 25(4), 813-818.
- Brown, A., Thatje, S., Morris, J. P., Oliphant, A., Morgan, E. A., Hauton, C., ... & Pond, D. W. (2017). Metabolic costs imposed by hydrostatic pressure constrain bathymetric range in the lithodid crab *Lithodes maja*. *Journal of Experimental Biology*, 220(21), 3916-3926.
- Carrete, M., & Tella, J. L. (2015). Rapid loss of antipredatory behaviour in captive-bred birds is linked to current avian invasions. *Scientific Reports*, 5(1), 18274.
- Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123(2), 212-229.
- Cotter, S. C., Hails, R. S., Cory, J. S., & Wilson, K. (2004). Density-dependent prophylaxis and condition-dependent immune function in Lepidopteran larvae: a multivariate approach. *Journal of Animal Ecology*, 73(2), 283-293.

- Crates, R., Stojanovic, D., & Heinsohn, R. (2023). The phenotypic costs of captivity. *Biological Reviews*, 98(2), 434-449.
- Creighton, J. C., Heflin, N. D., & Belk, M. C. (2009). Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a burying beetle. *The American Naturalist*, 174(5), 673-684.
- Cuspidi, C., Valerio, C., Sala, C., Negri, F., Esposito, A., Masaidi, M., ... & Mancina, G. (2009). Metabolic syndrome and biventricular hypertrophy in essential hypertension. *Journal of human hypertension*, 23(3), 168-175.
- Deruytter, D., Coudron, C. L., & Teerlinck, S. (2019). Influence of crate size, oviposition time, number of adults and cannibalism on the reproduction of *Tenebrio molitor*. *Journal of Insects as Food and Feed*, 5(4), 247-255.
- Dhinaut, J. (2017). *Ecologie évolutive du priming immunitaire chez le ténébrion meunier, Tenebrio molitor* (Doctoral dissertation, Bourgogne Franche-Comté).
- Drayton, J. M., Boeke, J. E., & Jennions, M. D. (2013). Immune challenge and pre-and post-copulatory female choice in the cricket *Teleogryllus commodus*. *Journal of insect behavior*, 26(2), 176-190.
- Duffield, K. R., Hunt, J., Rapkin, J., Sadd, B. M., & Sakaluk, S. K. (2015). Terminal investment in the gustatory appeal of nuptial food gifts in crickets. *Journal of evolutionary biology*, 28(10), 1872-1881.
- Duffield, K. R., Bowers, E. K., Sakaluk, S. K., & Sadd, B. M. (2017). A dynamic threshold model for terminal investment. *Behavioral ecology and sociobiology*, 71(12), 1-17.
- Duffield, K. R., Hampton, K. J., Houslay, T. M., Hunt, J., Rapkin, J., Sakaluk, S. K., & Sadd, B. M. (2018). Age-dependent variation in the terminal investment threshold in male crickets. *Evolution*, 72(3), 578-589.
- Echtenacher, B., Freudenberg, M. A., Jack, R. S., & Männel, D. N. (2001). Differences in innate defense mechanisms in endotoxemia and polymicrobial septic peritonitis. *Infection and immunity*, 69(12), 7271-7276.
- Farchmin, P. A., Eggert, A. K., Duffield, K. R., & Sakaluk, S. K. (2020). Dynamic terminal investment in male burying beetles. *Animal Behaviour*, 163, 1-7.
- Fenton, M. J., & Golenbock, D. T. (1998). LPS-binding proteins and receptors. *Journal of leukocyte biology*, 64(1), 25-32.
- Farquharson, K. A., Hogg, C. J., & Grueber, C. E. (2018). A meta-analysis of birth-origin effects on reproduction in diverse captive environments. *Nature Communications*, 9(1), 1055.

- Frooninckx, L., Berrens, S., Van Peer, M., Wuyts, A., Broeckx, L., & Van Miert, S. (2022). Determining the effect of different reproduction factors on the yield and hatching of *Tenebrio Molitor* eggs. *Insects*, 13(7), 615.
- Giehr, J., Grasse, A. V., Cremer, S., Heinze, J., & Schrempf, A. (2017). Ant queens increase their reproductive efforts after pathogen infection. *Royal Society open science*, 4(7), 170547.
- Honěk, A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, 483-492.
- Hudson, A. L., Moatt, J. P., & Vale, P. F. (2020). Terminal investment strategies following infection are dependent on diet. *Journal of Evolutionary Biology*, 33(3), 309-317.
- Jacot, A., Scheuber, H., & Brinkhof, M. W. (2004). Costs of an induced immune response on sexual display and longevity in field crickets. *Evolution*, 58(10), 2280-2286.
- Jehan, C., Sabarly, C., Rigaud, T., & Moret, Y. (2022). Age-specific fecundity under pathogenic threat in an insect: Terminal investment versus reproductive restraint. *Journal of Animal Ecology*, 91(1), 101-111.
- Kangassalo, K., Valtonen, T. M., Sorvari, J., Kecko, S., Pölkki, M., Krams, I., ... & Rantala, M. J. (2018). Independent and interactive effects of immune activation and larval diet on adult immune function, growth and development in the greater wax moth (*Galleria mellonella*). *Journal of Evolutionary Biology*, 31(10), 1485-1497.
- Kaplan, H. S., & Gangestad, S. W. (2004). Life history theory and evolutionary psychology. *The handbook of evolutionary psychology*, 68-95.
- Khan, I., Agashe, D., & Rolff, J. (2017). Early-life inflammation, immune response and ageing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1850), 20170125.
- Kivleniece, I., Krams, I., Daukste, J., Krama, T., & Rantala, M. J. (2010). Sexual attractiveness of immune-challenged male mealworm beetles suggests terminal investment in reproduction. *Animal Behaviour*, 80(6), 1015-1021.
- Krams, I., Daukste, J., Kivleniece, I., Krama, T., Rantala, M. J., Ramey, G., & Šauša, L. (2011). Female choice reveals terminal investment in male mealworm beetles, *Tenebrio molitor*, after a repeated activation of the immune system. *Journal of Insect Science*, 11(1).
- Krams, I., Daukste, J., Kivleniece, I., Krama, T., & Rantala, M. J. (2013). Previous encapsulation response enhances within individual protection against fungal parasite in the mealworm beetle *Tenebrio molitor*. *Insect Science*, 20(6), 771-777.

- Krams, I. A., Krama, T., Moore, F. R., Kivleniece, I., Kuusik, A., Freeberg, T. M., ... & Mänd, M. (2014). Male mealworm beetles increase resting metabolic rate under terminal investment. *Journal of evolutionary biology*, 27(3), 541-550.
- Langley, P. A., & Clutton-Brock, T. H. (1998). Does reproductive investment change with age in tsetse flies, *Glossina morsitans morsitans* (Diptera: Glossinidae)? *Functional Ecology*, 12(6), 866-870.
- Larsson, F. K. (1989). Female longevity and body size as predictors of fecundity and egg length in *Graphosoma lineatum* L. (Hemiptera, Pentatomidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 36(4-5), 329-334.
- Lochmiller, R. L., & Deerenberg, C. (2000). Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity?. *Oikos*, 88(1), 87-98.
- Mancia, G., Bombelli, M., Corrao, G., Facchetti, R., Madotto, F., Giannattasio, C., ... & Sega, R. (2007). Metabolic syndrome in the Pressioni Arteriose Monitorate E Loro Associazioni (PAMELA) study: daily life blood pressure, cardiac damage, and prognosis. *Hypertension*, 49(1), 40-47.
- Mayntz, D., & Toft, S. (2006). Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology*, 75(1), 288-297.
- Minkenberg, O. P., Tatar, M., & Rosenheim, J. A. (1992). Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos*, 134-142.
- Miyashita, A., Lee, T. Y. M., McMillan, L. E., Easy, R., & Adamo, S. A. (2019). Immunity for nothing and the eggs for free: Apparent lack of both physiological trade-offs and terminal reproductive investment in female crickets (*Gryllus texensis*). *PloS one*, 14(5), e0209957.
- Morales-Ramos, J. A., Rojas, M. G., Kay, S., Shapiro-Ilan, D. I., & Tedders, W. L. (2012). Impact of adult weight, density, and age on reproduction of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Entomological Science*, 47(3), 208-220.
- Moreau, J., Martinaud, G., Troussard, J. P., Zanchi, C., & Moret, Y. (2012). Trans-generational immune priming is constrained by the maternal immune response in an insect. *Oikos*, 121(11), 1828-1832.
- Moret, Y., & Schmid-Hempel, P. (2000). Survival for immunity: the price of immune system activation for bumblebee workers. *Science*, 290(5494), 1166-1168.
- Moret, Y., & Siva-Jothy, M. T. (2003). Adaptive innate immunity? Responsive-mode prophylaxis in the mealworm beetle, *Tenebrio molitor*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1532), 2475-2480.

- Nagel, L., Mlynarek, J. J., & Forbes, M. R. (2011). Immune response to nylon filaments in two damselfly species that differ in their resistance to ectoparasitic mites. *Ecological Entomology*, 36(6), 736-743.
- Nakhleh, J., El Moussawi, L., & Osta, M. A. (2017). The melanization response in insect immunity. *Advances in insect physiology*, 52, 83-109.
- Nylin, S. (2001). Life history perspectives on pest insects: What's the use?. *Austral Ecology*, 26(5), 507-517.
- O'Neill, M., DeLandro, D., & Taylor, D. (2019). Age-related responses to injury and repair in insect cuticle. *Journal of Experimental Biology*, 222(1), jeb182253.
- Park, J. H., Kim, Y. G., & Núñez, G. (2009). RICK promotes inflammation and lethality after gram-negative bacterial infection in mice stimulated with lipopolysaccharide. *Infection and immunity*, 77(4), 1569-1578.
- Part, T., Gustafsson, L., & Moreno, J. (1992). "Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The American Naturalist*, 140(5), 868-882.
- Piironen, S., Lindström, L., & Lyytinen, A. (2010). Resting metabolic rate can vary with age independently from body mass changes in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Journal of Insect Physiology*, 56(3), 277-282.
- Rantala, M. J., & Roff, D. A. (2007). Inbreeding and extreme outbreeding cause sex differences in immune defence and life history traits in *Epirrita autumnata*. *Heredity*, 98(5), 329-336.
- Reid, W. V. (1988). Age-specific patterns of reproduction in the glaucous-winged gull: increased effort with age. *Ecology*, 69(5), 1454-1465.
- Richardson, M. L., Mitchell, R. F., Reagel, P. F., & Hanks, L. M. (2010). Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects. *Annual review of entomology*, 55(1), 39-53.
- Rodd, F. H., Plowright, R. C., & Owen, R. E. (1980). Mortality rates of adult bumble bee workers (Hymenoptera: Apidae). *Canadian Journal of Zoology*, 58(9), 1718-1721.
- Rodríguez-Muñoz, R., Boonekamp, J. J., Liu, X. P., Skicko, I., Fisher, D. N., Hopwood, P., & Tregenza, T. (2019). Testing the effect of early-life reproductive effort on age-related decline in a wild insect. *Evolution*, 73(2), 317-328.
- Rosenheim, J. A., Heimpel, G. E., & Mangel, M. (2000). Egg maturation, egg resorption and the costliness of transient egg limitation in insects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1452), 1565-1573.

- Rutkowski, N. A. J., Foo, Y. Z., Jones, T. M., & McNamara, K. B. (2023). Age, but not an immune challenge, triggers terminal investment in the Pacific field cricket, *Teleogryllus oceanicus*. *Behavioral Ecology*, 34(3), 468-479.
- Schmid-Hempel, P. (2005). Evolutionary ecology of insect immune defenses. *Annu. Rev. Entomol.*, 50(1), 529-551.
- Schwenke, R. A., Lazzaro, B. P., & Wolfner, M. F. (2016). Reproduction–immunity trade-offs in insects. *Annual review of entomology*, 61, 239.
- Sellem, E., Paul, K., Donkpegan, A., Li, Q., Masseron, A., Chauveau, A., ... & Lefebvre, T. (2024). Multitrait genetic parameter estimates in a *Tenebrio molitor* reference population: high potential for breeding gains. *animal*, 18(6), 101197.
- Seymour, R. S., Smith, S. L., White, C. R., Henderson, D. M., & Schwarz-Wings, D. (2012). Blood flow to long bones indicates activity metabolism in mammals, reptiles and dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1728), 451-456.
- Shoemaker, K. L., & Adamo, S. A. (2007). Adult female crickets, *Gryllus texensis*, maintain reproductive output after repeated immune challenges. *Physiological Entomology*, 32(2), 113-120.
- Telang, A., & Wells, M. A. (2004). The effect of larval and adult nutrition on successful autogenous egg production by a mosquito. *Journal of Insect Physiology*, 50(7), 677-685.
- Thanda Win, A., Kojima, W., & Ishikawa, Y. (2013). Age-related male reproductive investment in courtship display and nuptial gifts in a moth, *Ostrinia scapularis*. *Ethology*, 119(4), 325-334.
- Vasconcellos, L. R. C., Carvalho, L. M. F., Silveira, F. A., Gonçalves, I. C., Coelho, F. S., Talyuli, O. A., ... & Lopes, A. H. (2019). Natural infection by the protozoan *Leptomonas wallacei* impacts the morphology, physiology, reproduction, and lifespan of the insect *Oncopeltus fasciatus*. *Scientific Reports*, 9(1), 17468.
- Velando, A., Drummond, H., & Torres, R. (2006). Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1593), 1443-1448.
- Woodworth, L. M., Montgomery, M. E., Briscoe, D. A., & Frankham, R. (2002). Rapid genetic deterioration in captive populations: causes and conservation implications. *Conservation Genetics*, 3, 277-288.
- Yanagi, S. I., & Tuda, M. (2012). Female size constrains egg size via the influence of reproductive organ size and resource storage in the seed beetle *Callosobruchus chinensis*. *Journal of Insect Physiology*, 58(11), 1432-1437.

Zuk, M., & Stoehr, A. M. (2002). Immune defense and host life history. *the american naturalist*, 160(S4), S9-S22.

