

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ÉTUDE DE LA CAPACITÉ DE DISCRIMINATION ET DU PATRON DE
CONSOMMATION DE LA LIVRÉE DES FORÊTS (*Malacosoma disstria*)
CONFRONTÉE À UNE VARIATION INTRA ET INTERSPÉCIFIQUE DE LA
QUALITÉ DE SES HÔTES ALIMENTAIRES

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

HUGO LAROUCHE TROTTIER

JUILLET 2010

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.01-2006). 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.»

AVANT-PROPOS

J'ai été la principale personne à effectuer les expériences décrites dans ce mémoire. J'ai également été l'auteur principal des trois chapitres inclus dans ce mémoire.

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier mon directeur, Yves Mauffette, pour ses conseils et pour m'avoir accepté, plutôt à l'improviste, comme étudiant tard un certain mois de septembre 2007. Ce fût une expérience très instructive et enrichissante. J'aimerais remercier particulièrement mon épouse, Geneviève, sans qui un retour à la maîtrise n'aurait jamais pu être possible. Geneviève, merci de ton support, de tes conseils et de tes encouragements. Merci pour ta patience et ta compréhension, mais surtout, merci de croire en moi.

Merci aussi à Éric Lucas et François Lorenzetti pour leurs précieux conseils. Merci à Stéphane Daigle pour ses recommandations au niveau des analyses statistiques. Je tiens également à remercier l'Université McGill pour m'avoir permis l'accès au centre de recherche du Mont-St-Hilaire.

Mes remerciements vont aussi à mes collègues à l'université, Jonathan St-Amand Lusignan, Fatiha Bensadia, Guillaume Dury, Maria Caicedo, Mélanie Dappën et Elsa Étilé pour leurs nombreux conseils et leur aide lors de cette épopée que fut la maîtrise.

Je dédie ce mémoire à mes parents, qui m'ont toujours supporté et encouragé à continuer des études universitaires.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iiii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Problématique	1
1.2 Biologie de l'insecte.....	3
1.3 Hôtes	5
1.4 Variation de la chimie foliaire.....	5
1.5 Impact sur les performances biologiques.....	7
1.6 Sélection de l'alimentation.....	8
1.7 Comportement alimentaire et discrimination.....	10
1.8 Objectifs et hypothèses	11
CHAPITRE II	
CAPACITÉ DE DISCRIMINATION ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE LA LIVRÉE DES FORÊTS CONFRONTÉE À UNE VARIATION INTRA ET INTERSPÉCIFIQUE DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DE SES HÔTES ALIMENTAIRES.....	15
2.1 Introduction	15
2.2 Méthodologie	18
2.2.1 Insectes.....	18
2.2.3 Hôtes	19
2.2.3 Élevage.....	20
2.2.4 Bioessais.....	21
2.2.5 Préparation des chenilles.....	22
2.2.6 Dispositifs expérimentaux et prise de données	22
2.2.7 Analyses vidéo et analyses photo.....	24
2.2.8 Caractérisation physique des feuilles	25
2.2.9 Analyses statistiques	25

2.3	Résultats	29
2.3.1	Données de lumière et de température	29
2.3.2	Comportement alimentaire de base	29
2.3.3	Discrimination intraspécifique	311
2.3.4	Discrimination interspécifique	311
2.3.5	Différences intra et interspécifique	32
2.3.6	Test binomiaux de préférence	32
2.4	Discussion	47
2.4.1	Différences PET et ERS	47
2.4.2	Test de comportement alimentaire de base	48
2.4.3	Discrimination	49
2.4.4	Discrimination intraspécifique	49
2.4.5	Discrimination interspécifique	51
2.4.6	Préférence	52
2.4.7	Coût du changement de diète	53

CHAPITRE III

	PROFIL DE CONSOMMATION DE LA LIVRÉE DES FORÊTS EN PRÉSENCE DE VARIATION DE QUALITÉ NUTRITIVE INTER ET INTRASPÉCIFIQUE DE SES HÔTES	55
3.1	Introduction	55
3.2	Méthodologie	58
3.2.1	Insectes	58
3.2.2	Hôtes	58
3.2.3	Élevage	59
3.2.4	Bioessais	600
3.2.5	Préparation des chenilles	611
3.2.6	Dispositifs expérimentaux et prise de données	611
3.2.7	Analyses vidéo et analyses photo	622
3.2.8	Analyses statistiques	63
3.3	Résultats	64
3.3.1	Taux de consommation	64

3.3.2	Consommation comportement alimentaire de base (sans choix)	6565
3.3.3	Impact de la présence du choix sur la consommation	65
3.4	Discussion	711
3.4.1	Variations des quantités consommées selon les hôtes.....	71
3.4.2	Lien entre les patrons d'alimentation et les performances biologiques.....	71
3.4.3	Impacts du choix sur les patrons de consommation	73
3.4.4	Impacts pour les arbres et prévisions épidémiques	75
CONCLUSION GÉNÉRALE		77
BIBLIOGRAPHIE		81

LISTE DES FIGURES

- Figure 2.1** - Montage des pétris pour les expériences de discrimination (avec choix) et de comportement alimentaire de base (sans choix)..... 27
- Figure 2.2** - Montage des différents répliqués pour la prise des vidéos et des photos..... 28
- Figure 2.3** - Intensités lumineuses (en lux) mesurées par les stations météo *Hobos* sous les tentes et au-dessus de la canopée du 02-05-08 au 11-06-08. Les données sont les moyennes journalières, du lever au coucher du soleil..... 34
- Figure 2.4** - Températures moyennes de l'air ambiant (°C) obtenues à chaque jour telles que mesurées par les stations météo *Hobos* sous les tentes et dans la canopée du 02-05-2008 au 11-06-2008..... 35
- Figure 2.5** - Températures moyennes de l'air ambiant (°C) obtenues à chaque nuit telles que mesurées par les stations météo *Hobos* sous les tentes et dans la canopée du 02-05-2008 au 11-06-2008..... 36
- Figure 2.6** - Comportement alimentaire de base (sans choix) exprimé en proportion du temps visible (sur 100%) passé à effectuer les différents comportements alimentaires. Les proportions sont basées sur les temps moyens totaux pour chaque comportement selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées 40
- Figure 2.7** - Temps moyens des occurrences de comportement (en seconde) obtenus lors des tests de comportements alimentaires de base (sans choix), selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées 41
- Figure 2.8** - Répartition (temps total en minute) des comportements alimentaires de la livrée des forêts lors des tests discrimination intraessence (deux choix). Les temps sont les temps totaux moyens pour chaque comportement selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées. Le temps passé sur la surface de transition est mis à titre indicatif seulement 42
- Figure 2.9** - Répartition (temps total en minute) des comportements alimentaires de la livrée des forêts lors des tests discrimination interessence (deux choix). Les temps sont les temps totaux moyens pour chaque comportement selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées. Le temps passé sur la surface de transition est mis à titre indicatif seulement 43

Figure 3.1 - Évolution de la consommation cumulative moyenne de poids frais foliaire dans les tests de comportement alimentaire de base (sans choix) lors de la prise de photos aux heures, durant 6 heures. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement 68

Figure 3.2 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles de peuplier lumière (PL) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement 68

Figure 3.3 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles de peuplier ombre (PO) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement 69

Figure 3.4 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles d'érable lumière (EL) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement 69

Figure 3.5 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles d'érable ombre (EO) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement 70

Figure 3.6 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles d'érable de sous-bois (EF) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement 70

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 2.1** - Données moyennes pour les caractérisations physiques des feuilles récoltées. PO= peuplier ombre; PL= peuplier lumière; EO=érable ombre; EL=érable lumière et EF=érable sous-bois. 377
- Tableau 2.2** - Tableau des valeurs statistiques liées aux analyses de variances (degré de liberté, F et P) associées à l'étude du comportement alimentaire de base de la livrée (sans choix)..... 38
- Tableau 2.3** - Tableau des valeurs statistiques liées aux analyses de variances (degré de liberté, F et P) effectuées sur les valeurs obtenues avec le dispositif d'étude de la capacité de discrimination de la livrée (avec choix). 39
- Tableau 2.4** - Tableau des tests de préférences représentant la tendance générale de préférence de chaque chenille durant les six heures de suivi photo pour tous les traitements. Les chiffres sont le nombre de chenilles ayant consommé l'une ou l'autre des feuilles présentées. La valeur de « prob » est obtenue à l'aide d'un test binomial indiquant que la préférence est différente d'une répartition normale de 50-50 lorsque $P \leq 0,05$ 444
- Tableau 2.5** - Tableau des tests de préférences pour chaque heure durant les six heures de suivi photo pour tous les traitements. Les chiffres sont le nombre de chenilles ayant consommé l'une ou l'autre des feuilles présentées. La valeur de « *prob* » est obtenue à l'aide d'un test binomial indiquant que la préférence est différente d'une répartition normale de 50-50 lorsque $P \leq 0,05$ 455
- Tableau 2.6** - Tableau de probabilité de changement de feuille selon le traitement présenté. La valeur de « prob » est obtenue à l'aide d'un test binomial indiquant si la probabilité de changement est différente d'une répartition normale de 50-50 (significativité $\leq 0,05$). 466
- Tableau 3.1** - Taux de consommation moyens des tests de comportements alimentaires de base (sans choix) pour la première heure de consommation selon les traitements foliaires. PO= peuplier ombre; PL= peuplier lumière; EO=érable ombre; EL=érable lumière et EF=érable sous-bois (dl= 4, F ratio= 5,758, p= 0,0006). 67
- Tableau 3.2** - Taux de consommation moyens des tests de discrimination (avec choix) pour la première heure de consommation selon les traitements foliaires. PO= peuplier ombre; PL= peuplier lumière; EO=érable ombre; EL=érable lumière et EF=érable sous-bois (dl= 4, F ratio= 12,393, p= <.0001)..... 67



RÉSUMÉ

La livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner) est un des principaux ravageurs épidémiques des forêts de feuillus de l'Amérique du Nord. Ce lépidoptère polyphage épidémique peut s'alimenter de plusieurs hôtes différents. Au Québec, son hôte primaire est le peuplier faux tremble et des dégâts ont été fréquemment observés sur l'érable à sucre, un hôte secondaire. Les lépidoptères sont sensibles au contenu chimique des feuilles consommées. Le sucre, principal résidu de la photosynthèse, est un important phagostimulant. Une variation de la chimie foliaire est présente d'une essence à l'autre. Au sein d'une même essence, l'environnement de croissance a un impact significatif sur la chimie foliaire. Cette expérience a visé à tester la capacité de discrimination de la livrée des forêts et à connaître son patron de consommation. Elle a été confrontée à une variation inter et intraspécifique des concentrations en sucres de ses hôtes alimentaires. Les chenilles ont eu à consommer des feuilles d'érable à sucre et de peuplier ayant poussé en pleine lumière, des feuilles d'érable à sucre ayant poussé en sous-bois et des feuilles de ces deux mêmes essences ayant poussé sous des toiles ombragées avec 30% de pénétration lumineuse. Des tests de consommation avec deux choix et des tests de consommation forcée sans choix ont été effectués avec des chenilles de stade quatre dans des pétris fermés. Les insectes dans les pétris ont été filmés durant la première heure des tests et des photos ont été prises à toutes les heures durant 6 heures. Le comportement alimentaire a été analysé à partir des séquences vidéo et les volumes foliaires consommés ont été évalués à partir des photographies. De manière générale, la livrée des forêts a discriminé négativement les feuilles d'érable à sucre ayant poussé à l'ombre. Dans les tests de discrimination avec deux choix et dans les tests de comportement de base sans choix, le traitement de peuplier ayant poussé à l'ombre a été le plus consommé et le traitement d'érable à sucre ayant poussé à l'ombre a été le moins consommé. Ces résultats indiquent que la chenille aurait un grand seuil d'acceptation de nourriture. Elle discriminerait négativement seulement des sources alimentaires dont la très faible stimulation en sucre ne suffirait pas à surpasser la stimulation négative causée par les différents composés secondaires inhibant la consommation. La relation n'est pas linéaire entre la hausse de sucre et de la consommation. Il s'agit d'un phénomène complexe où les interactions entre plusieurs autres facteurs chimiques de la feuille comme les tannins et les glycosides phénoliques, et des facteurs physiques comme l'épaisseur et le contenu en eau, auraient un impact plus grand sur la consommation que seule la variation des concentrations de sucres.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

La livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner) est un ravageur phytophage largement répandu (Stehr and Cook 1968, Martineau 1985, Fitzgerald 1995). Ses populations explosent et forment des épidémies de manière cyclique tous les 10-12 ans qui durent environ 4 ans (Martineau 1985, Lachance 1995, Comtois 1998). Au Québec, dans les années 1950, une épidémie importante a touché 384 540 km² (Cooke and Lorenzetti 2006). Entre 1984 et 1987, les aires avec défoliation (de légère à grave) pour la province de Québec sont passées de 185 ha à 908 213 ha (Lachance 1995). Selon le service de la Direction de la conservation des forêts (DCF) du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, les deux dernières grandes épidémies furent en 1988 et en 2001, avec 1 093 742 ha et 1 250 198 ha infestés (DCF 2005). Dans son bulletin de mi-saison de 2007, la Direction de l'environnement et de la protection des forêts (DEPF) indique des traces de présences de plus en plus fréquentes, et ce, dans plusieurs régions du Québec (DEPF 2007, Forêts 2007).

Ces dommages touchent principalement le peuplier faux tremble et l'érable à sucre mais la livrée des forêts s'attaque également au bouleau blanc et au chêne rouge (Witter 1979, Fitzgerald 1995, Lachance 1995). Malgré ces préférences, en cas d'épidémies la livrée des forêts s'attaque à presque toutes les essences feuillues à l'exception de l'érable rouge (Martineau 1985). Les défoliations sévères, causées par les épidémies, si répétées durant plusieurs années, affaiblissent grandement les arbres et les rendent vulnérables face à différents pathogènes et stress environnementaux pouvant augmenter leur mortalité (Churchill et al. 1964, Martineau 1985, Frey et al. 2004, Hartmann and Messier 2008). L'étendue des dommages causés justifie que l'on s'intéresse d'avantage à son alimentation.

Cette étude innove en testant les liens entre la chimioréception de contact (Dethier 1939, Dethier and Kuch 1971, Albert and Jerrett 1981, Albert et al. 1982, Schoonhoven and Blom 1988, Chapman 1995, Panzuto et al. 2001, Chapman 2003, Sandoval and Albert 2007) et le réel comportement d'alimentation de la livrée. Il est primordial que les expériences soient réalisées avec de vraies feuilles présentant des caractéristiques chimiques différentes et non des diètes (Despland and Noseworthy 2006, Colasurdo et al. 2007, Dussutour et al. 2007) ou des disques de celluloses (Panzuto et al. 2002) puisque les lépidoptères sont très sensibles à la texture de l'aliment consommé (Barbosa and Wagner 1989, Schoonhoven et al. 2005, Peeters et al. 2007).

1.2 Biologie de l'insecte

En Amérique, la livrée des forêts est principalement retrouvée aux États-Unis et au Canada, suivant la distribution des espèces feuillues (Stehr and Cook 1968, Fitzgerald 1995). Au Canada, on la retrouve de la Nouvelle-Écosse jusqu'en Colombie-Britannique (Comtois 1998). En Ontario et au Québec, le peuplier faux tremble est son hôte d'oviposition préféré (Martineau 1985, Rose and Lindquist 1997)

Les œufs sont pondus en bagues sessiles et résistantes sur les branches à la fin juillet (Witter 1979). On les retrouve généralement dans la partie moyenne ou haute de la couronne des arbres (Batzer et al. 1995). Les œufs sont souvent pondus sur les arbres en bordure et près de trouées (observation personnelle) mais dans certains cas, les masses d'œufs se retrouvent en plus grande quantité sur les arbres situés à l'intérieur de la zone boisée (Batzer et al. 1995). Dans les œufs, les larves se développent durant la fin de l'été. Ce sont ces larves qui entreront en diapause durant l'hiver et qui sortiront des œufs en avril ou mai de l'année suivante (Fitzgerald 1995).

L'éclosion des œufs est intimement liée au débourrement des bourgeons et le précède généralement légèrement. On constate effectivement que la livrée des forêts fait partie des premiers folivores à apparaître au printemps (Parry et al. 2001). Les jeunes chenilles arrivent à surmonter la basse température printanière en se thermorégulant grâce à l'agrégation et en s'exposant au soleil (Parry et al. 2001, Colasurdo and

Despland 2005). L'augmentation de la température liée à l'agrégation permet un métabolisme plus actif et une croissance plus rapide (Costa 1993).

M. disstria possède de 5 à 6 stades larvaires. La livrée des forêts s'alimente et se déplace en groupe pour les premiers stades larvaires (Despland and Hamzeh 2004). C'est généralement autour du 4^{ième} stade larvaire que les chenilles deviennent solitaires (Fitzgerald and Visscher 1996, Colasurdo and Despland 2005). Ce qui distingue *M. disstria*, c'est qu'elle est la seule à ne pas faire de tentes dans sa quête alimentaire. Elle est donc nomade et fait des bivouacs de soie (et non des tentes) entre ses sites de consommation. Elle se déplace en suivant des traces de phéromones laissées sur des soies par les individus qui l'ont précédée. Elle préfère également se déplacer sur des traces de soies que se déplacer sur un substrat nu (Fitzgerald and Edgerly 1979). Les soies sont, entre autres, des instruments utilisés pour le recrutement des individus pour l'alimentation (Colasurdo and Despland 2005).

La livrée des forêts se nourrit exclusivement du limbe des feuilles de ses hôtes. Lorsque les jeunes chenilles mangent en groupe, elles consomment la majeure partie de la feuille, pour ne laisser que les nervures. Les chenilles de stades plus âgés ne mangent qu'une portion de la feuille et leur lieu de consommation privilégié est sur la surface supérieure de la feuille, souvent exposé au soleil (Heinrich 1979).

1.3 Hôtes

Face à sa grande diversité d'hôtes (peuplier faux tremble, érable à sucre, bouleau blanc et chêne rouge, non exclusivement), la livrée des forêts peut être considérée comme polyphage (Stehr and Cook 1968, Witter 1979, Lachance 1995). Pour une région donnée, cependant, les jeunes chenilles de stades larvaires s'alimentent sur une seule ou quelques espèces favorites, suggérant qu'elles tendraient à être oligophages sur une échelle plus rapprochée (Parry and Goyer 2004). Au Québec et dans la partie nord de sa distribution, la livrée des forêts préfère le peuplier faux tremble aux autres espèces (Rose and Lindquist 1997). Mais de multiples épidémies ont été répertoriées dans des érablières (Cooke and Lorenzetti 2006). Au Québec, on retrouve des érables à sucre principalement au sud du 48°N et à l'est du 78°W. Le peuplier faux tremble quant à lui est l'espèce de peuplier la plus répandue au Canada. Sa distribution s'étend du Pacifique à l'Atlantique et se rend presque à la zone limite nordique des arbres. On retrouve des peupliers principalement dans les Prairies, en Ontario, au sud du Québec et en Abitibi (Halliday and Brown 1943).

1.4 Variation de la chimie foliaire

La composition interne des feuilles est chimiquement complexe et elle se sépare en plusieurs constituants. On y retrouve de l'eau, des protéines et acides aminés, différents sucres (fructose, glucose, sucrose), des lipides et de nombreux

métabolites secondaires (alcaloïdes, terpènes, anthocyanines, tannins, acides phénoliques, flavonoïdes) (Bernays and Chapman 1994). De plus, cette source de nutriments est très hétérogène dans le temps, selon son site de croissance et selon son environnement.

De manière générale, deux espèces d'arbres différents ne présenteront pas les mêmes patrons de chimie foliaire (Shields et al. 2003, Barbehenn et al. 2005, Rajapakse et al. 2006, Barbehenn et al. 2008). Cette variabilité de la composition chimique est également présente au sein d'une même espèce (Hemming and Lindroth 1995) et même entre les feuilles d'une même branche (Roslin et al. 2006). La feuille change également lors de son développement (Feeny 1970, Scriber and Slansky 1981, Hunter and Lechowicz 1992, Salminen et al. 2004). De plus, en consommant une feuille, l'insecte devient un agent de changement de la chimie foliaire chez les espèces à défenses induites (Karban and Myers 1989). Plus particulièrement, certains facteurs environnementaux ont des effets mesurables sur la feuille.

La chimie foliaire varie grandement selon la position verticale de la feuille dans l'arbre (Ellsworth and Reich 1993, Fortin and Mauffette 2002), ceci étant dû, entre autre, à une différence dans l'exposition lumineuse des feuilles (Hemming and Lindroth 1999, Agrell et al. 2000, Panzuto et al. 2001, Onoda et al. 2008). Les facteurs physiques (épaisseur, rigidité) de la feuille seront également transformés par l'intensité de l'exposition lumineuse (Niinemets et al. 1998). Plus l'exposition lumineuse sera importante, plus la concentration de sucres (sucrose, amidon) produite

dans la feuille sera grande (Hemming and Lindroth 1999, Agrell et al. 2000) et plus la feuille sera épaisse (Onoda et al. 2008). En effet, plus une feuille est exposée à la lumière, plus ses tissus seront pénétrés par la lumière et plus ses cellules du parenchyme palissadique (tissus cellulaire où se trouvent la majorité des chloroplastes) seront denses et en couches multiples (Ellsworth and Reich 1993). Fortin et Mauffette (2002) ont déterminé que chez l'érable à sucre, les feuilles de lumière contiennent moins d'eau, plus de phénols, de sucres, d'azote et sont plus épaisses que les feuilles d'ombre. Hemming et Lindroth (1999) ont étudié les impacts d'une faible exposition lumineuse sur la croissance et la chimie foliaire du peuplier faux tremble et ont eu des résultats similaires à la différence près que les feuilles de peuplier ayant poussé à l'ombre contenaient légèrement plus d'azote que les feuilles provenant de peupliers ayant poussé à la lumière.

1.5 Impact sur les performances biologiques

Du point de vue développemental de l'insecte, cette hétérogénéité chimique a des impacts sur le *fitness* de l'insecte (Lindroth and Bloomer 1991, Hunter and Lechowicz 1992, Hemming and Lindroth 2000, Despland and Noseworthy 2006). On sait que les compositions en azote et en eau sont positivement reliées au taux de croissance de larves d'invertébrés en général (Scriber and Slansky 1981). La diminution des qualités nutritionnelles implique une diminution des chances de survie, du taux de croissance, du poids des pupes et de la fécondité de l'insecte. Il en va de même si l'insecte mange des feuilles plus âgées (van Asch and Visser 2007).

Une augmentation de la rigidité de la feuille, une baisse en azote et en eau sont liées à la baisse de l'acceptation des feuilles pour l'insecte (Hunter and Lechowicz 1992). D'ailleurs, la livrée des forêts ne démontre pas les mêmes préférences pour tous les hôtes (Lindroth et al. 1993, Lorenzetti 1993, Panzuto et al. 2001, Drouin 2007, Étilé 2008).

1.6 Sélection de l'alimentation

Une feuille de qualité élevée pourrait être définie comme une feuille qui contient suffisamment d'eau, de sucres et d'azote, qui n'est pas trop coriace et contient une certaine quantité de tannins minimale pour effectuer la pupaison. Mais il est important de nuancer que ce qui est positif ou négatif à première vue pour l'insecte a souvent un rôle secondaire, qui est parfois complexe et avec un effet différent, comme en témoigne les deux exemples suivants. Selon Strauss et Agrawal (1999), un composé chimique peut être perçu comme composé de défense pour la plante, même si ce n'est pas sa fonction première: par exemple, les flavonoïdes sont des déterrents pour les insectes phyllophages, mais ils servent premièrement à protéger les tissus des rayons UVs. De plus, même si certains composés tel les tannins condensés emmènent un stress oxydatif lors de leur digestion (Barbehenn et al. 2008), ils sont nécessaires à la pupaison chez la livrée des forêts (Fitzgerald 1995). Les interactions plantes-insectes sont donc des relations complexes, et ce, à plusieurs niveaux.

Chez les lépidoptères, l'alimentation se passe principalement en deux étapes : la sélection (goût) et l'assimilation. Le goût (chimioréception de contact) s'effectue à l'aide de neurones gustatifs situés sous la cuticule, à la base de sensilles spécialisées. Ces dernières sont situées dans la cavité préorale, sur les pièces buccales, les tarsi, les ovipositeurs et les antennes (Schoonhoven et al. 2005). Lorsque la chenille palpe la feuille, le cocktail chimique complexe est traduit en potentiel d'action. Un signal électrique traverse les neurones gustatifs, pour aboutir au ganglion subœsophagial et finalement stimuler les muscles mandibulaires, ce qui cause l'alimentation (Schoonhoven et al. 2005). Plusieurs éléments chimiques interagissent au même moment sur différentes sensilles (Bernays and Chapman 1994). Ils sont soit stimulants : attractifs (odeurs) et phagostimulants (nutriments, sucres); soit déterrents : répulsifs et anti-appétants (composés phénoliques). Chez les lépidoptères, l'acceptation de la nourriture se fait selon des critères chimiques (composition), physiques (texture) et selon la balance entre déterrents et stimulants (Bernays and Chapman 1994)

Dans les composés ayant un impact sur l'alimentation des lépidoptères, il y a principalement les sucres (Albert and Jerrett 1981, Albert et al. 1982, Panzuto et al. 2002, Noseworthy and Despland 2006), les acides tanniques (Panzuto et al. 2002) et les glycosides (Albert and Jerrett 1981). Les protéines n'aurait pas un grand impact (Noseworthy and Despland 2006). Les sucres stimulent la consommation du repas chez la chenille. Ce sont les phagostimulateurs les plus importants. Les acides

aminés, quant à eux, vont influencer la durée et les intervalles durant le repas. Selon l'espèce, ils vont également influencer la phagostimulation, mais de manière bien moindre que les sucres (Bernays and Chapman 1994). Un des facteurs qui expliqueraient la préférence de la livrée pour le peuplier au dépend de l'érable à sucre est que le peuplier contient plus du double de la quantité de sucres par rapport à l'érable (Lindroth et al. 1993, Lorenzetti 1993). Suite à l'ingestion s'effectue l'assimilation. La digestion du repas change la composition chimique de l'hémolymphe de l'insecte. L'équilibre entre celle-ci et les besoins nutritionnels de la chenille influencera l'alimentation future de l'insecte (Simpson and Raubenheimer 1993, Simpson 1995). La chenille continuera à manger ou partira à la recherche d'un autre site alimentaire ou source alimentaire. L'insecte posséderait donc plusieurs mécanismes pour distinguer et discriminer la qualité de sa nourriture.

1.7 Comportement alimentaire et discrimination

La discrimination amène un comportement différent d'alimentation, de quête et de déplacement selon les hôtes et la phénologie. Dans ce contexte, l'alimentation de l'insecte est séparée arbitrairement en différentes étapes : recherche, déplacement vers une source alimentaire, consommation, repos (Drouin 2007, Étilé 2008). La réaction de l'insecte face à la composition chimique de la feuille influence son comportement lors de son repas (i.e. le temps total que l'insecte passe à s'alimenter, à se reposer et à se déplacer, le nombre total de repas ainsi que le nombre de pauses prises durant le repas) (Despland and Noseworthy 2006, Colasurdo et al. 2007, Étilé

2008). Basé sur la balance entre détérence et stimulation de ses sources alimentaires consommées (Schoonhoven and Blom 1988, Schoonhoven et al. 2005) la livrée devrait faire preuve d'une certaine discrimination. Plus les différences chimiques seront marquées, plus il devrait y avoir une différence dans le comportement. Comme la luminosité a un grand impact sur la chimie foliaire et que les deux hôtes principaux de la livrée des forêts présentent une forte différence chimique, cette combinaison devrait permettre d'obtenir des écarts chimiques très marqués. Une plus forte exposition à la lumière devrait faire augmenter l'appétence des feuilles (parce qu'elles contiendraient plus de sucres et d'azote), ce qui devrait stimuler l'initiation de repas et la durée de consommation ainsi que la surface consommée (Drouin 2007, Étilé 2008).

1.8 Objectifs et hypothèses

Le but de cette étude était de tester la capacité de discrimination de la livrée des forêts face à des changements chimiques et physiques survenant dans des feuilles soumises à différents régimes de lumière. Elle a été vérifiée en deux volets.

Le premier volet consiste en l'étude du comportement de base de la livrée avec des tests sans choix. Il s'est basé sur les comportements liés à la consommation forcée avec un seul des traitements à la fois.

Un second volet vise à étudier la capacité de discrimination de la livrée, à l'aide de tests de cafétéria avec deux choix, en présentant des combinaisons entre les deux

essences (peuplier faux tremble et érable à sucre) et les traitements de lumière (lumière et ombre).

Les résultats ont été obtenus grâce à l'analyse d'un suivi vidéo d'une heure (caractérisation du comportement d'alimentation) et de prises de photos aux heures durant 6 heures (volumes consommées) pour chaque pétri de chacun des deux volets.

Nos principales hypothèses sont les suivantes :

1- Si la livrée des forêts est capable de discrimination, cette préférence devrait être perceptible grâce aux indicateurs suivants :

- a. Sur les traitements préférés, les chenilles passeront moins de temps à se déplacer, consommeront durant plus longtemps (minutes) et auront plus d'incidences de repas
- b. elles consommeront également une plus grande quantité des feuillages (mg)

2- S'il y a présence de discrimination, les chenilles devraient présenter le gradient de préférence suivant :

Feuilles de peuplier lumière (haute préférence) > Feuilles de peuplier ombre
> Feuilles d'érable lumière > Feuilles d'érable ombre (moindre préférence)

Les résultats seront présentés en deux chapitres. Le premier traite du comportement alimentaire (temps passé à se déplacer, à consommer) et de la capacité de discrimination de la livrée des forêts (présence ou non de patron de préférence). Le second chapitre touchera le profil de consommation (volume consommé) de la livrée selon les traitements proposés et de l'impact de la présence ou absence de choix dans le patron de consommation de la livrée.



CHAPITRE II

CAPACITÉ DE DISCRIMINATION ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE LA LIVRÉE DES FORÊTS CONFRONTÉE À UNE VARIATION INTRA ET INTERSPÉCIFIQUE DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DE SES HÔTES ALIMENTAIRES.

2.1 Introduction

Les feuilles ont une composition interne diversifiée. On y retrouve de l'eau, des protéines et acides aminés, différents carbohydrates (fructose, glucose, sucrose), des lipides et de nombreux métabolites secondaires (alcaloïdes, terpènes, anthocyanines, tannins, acides phénoliques, flavonoïdes) (Bernays and Chapman 1994, Schoonhoven et al. 2005). Pour rajouter à cette complexité, les feuilles présentent également une variation de leurs contenus chimiques et nutritifs à une échelle temporelle (Feeny 1970), spécifique (Barbehenn et al. 2008) et spatiale (Ellsworth and Reich 1993).

De manière générale, les feuilles venant d'essences différentes ne présenteront pas les mêmes patrons de chimie foliaire (Shields et al. 2003, Barbehenn et al. 2005, Rajapakse et al. 2006, Barbehenn et al. 2008). Barbehenn et al (2008) ont testé les compositions tanniques du peuplier faux tremble et de l'érable à sucre et leurs types et quantités de tannins diffèrent fortement. Les quantités de sucres retrouvées chez

ces deux mêmes espèces sont également significativement différentes (Lindroth et al. 1993, Lorenzetti 1993). Au sein d'une même espèce, la chimie foliaire varie selon les facteurs environnementaux affectant le métabolisme de l'arbre.

L'exposition lumineuse des feuilles ne sera pas la même selon leurs positions verticales dans l'arbre et cela affectera leurs compositions chimiques (Ellsworth and Reich 1993, Hemming and Lindroth 1999, Agrell et al. 2000, Panzuto et al. 2001, Fortin and Mauffette 2002, Onoda et al. 2008). Plus l'exposition lumineuse sera importante, plus la production photosynthétique sera grande et plus la quantité de sucres retrouvée dans la feuille sera importante (Hemming and Lindroth 1999, Agrell et al. 2000). Une plus forte exposition à la lumière devrait faire augmenter l'appétence des feuilles (parce qu'elles contiendraient plus de sucres), ce qui devrait influencer positivement leur perception par un insecte défoliateur.

Les sucres, dont le sucrose, le fructose, puis le glucose, sont les principaux stimulants pour la majorité des insectes incluant les lépidoptères (Albert and Jerrett 1981, Albert et al. 1982, Bernays and Simpson 1982, Panzuto et al. 2002, Noseworthy and Despland 2006). Ils stimulent la consommation du repas chez la chenille alors que les acides aminés et les protéines, quant à eux, vont influencer la durée et les intervalles durant le repas (Bernays and Chapman 1994, Chapman 2003). La plupart des composés secondaires produisent des effets négatifs sur les insectes (Schoonhoven et al. 2005). Ils sont appelés anti-appétants. Certains phénols, dont les tannins hydrolysables, ont un effet pro-oxydants dans l'intestin des chenilles (Barbehenn et

al. 2008). Les tannins condensés ont une fonction d'anti-appétants, limitant aussi l'assimilation des protéines (Phillipe and Bohlmann 2007). Pour traiter les informations provenant du cocktail chimiquement complexe que sont les feuilles, les chenilles possèdent des outils très précis.

Chez les lépidoptères, chaque individu possède des cellules spécialisées, particulièrement sensibles à certains métabolites secondaires. Ces cellules sont appelées cellules inhibitrices (Schoonhoven and Van Loon 2002). Les chenilles possèdent également des cellules phagostimulatrices sensibles aux sucres (Chapman 2003). Lorsque la chenille palpe la feuille, le cocktail chimique complexe résultant de l'équilibre entre phagostimulants et anti-appétants est traduit en potentiel d'action traité par son système nerveux pour finalement stimuler les muscles mandibulaires et causer l'alimentation (Schoonhoven et al. 2005). Face à deux sources alimentaires différentes, la chenille ne réagira pas de la même manière.

Plusieurs insectes sont capables de discrimination lors de leur alimentation (Bernays and Chapman 1994). Ceci a été fréquemment observé chez des lépidoptères (Panzuto et al. 2001, Fortin and Mauffette 2002, Raffa et al. 2002, Shields et al. 2003, Agrell et al. 2005, Noseworthy and Despland 2006, Rajapakse et al. 2006, Dussutour et al. 2007) et des orthoptères (Chambers et al. 1997, Simpson and Raubenheimer 2001, Behmer et al. 2002, Fielding and Defoliart 2008). Un lépidoptère généraliste polyphage comme la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn) est un bon insecte modèle pour étudier la capacité de discrimination.

Lors de son repas, la réaction de la livrée des forêts face à la composition chimique de la feuille va influencer son comportement (i.e. le temps total que la chenille passe à s'alimenter, à se reposer et à se déplacer, le nombre total de repas ainsi que le nombre de pauses prises durant le repas) (Despland and Noseworthy 2006, Colasurdo et al. 2007, Drouin 2007, Étilé 2008). Plus les différences chimiques seront marquées, plus il y aura une différence dans le comportement.

Cette expérience vise à étudier le comportement alimentaire et la capacité de discrimination de la livrée des forêts face à des feuilles de deux hôtes et présentant différentes expositions lumineuses contrôlées. Une plus forte exposition à la lumière devrait faire augmenter la qualité des feuilles, ce qui devrait être corrélé avec plus d'initiation de repas, une plus longue durée de consommation ainsi qu'une préférence temporelle marquée lors des choix de repas.

2.2 Méthodologie

Les expériences se sont déroulées au centre de recherche de la réserve naturelle Gault de l'Université McGill (45.3°N, 73.0°W), au Mont St-Hilaire, Québec, Canada, durant les mois d'avril à juin 2008.

2.2.1 Insectes

Des bagues d'œufs de livrée des forêts ont été collectées au début du mois de mars 2008 au Lac St-Jean, près de St-Félicien (48°60' N, 72°52' W), sur des peupliers

matures. Une fois collectées, elles ont été conservées à l'intérieur, en réfrigération (4°C et 80% humidité). Au courant du mois d'avril, elles ont été placées en incubateur (22°C), dans le laboratoire, afin de synchroniser leur éclosion avec le débourrement des hôtes, à la fin avril 2008.

2.2.3 Hôtes

Dès le débourrement des bourgeons, nous avons sélectionné quatre arbres matures (20-25 cm dhp), deux peupliers faux trembles et deux érables à sucre, en bordure de chemin, sur le flanc sud du mont St-Hilaire, en périphérie du centre de recherche. Une partie de chaque arbre sélectionné a été recouverte par 2 à 3 toiles vertes opaques en plastique retenues par des cordes, similairement à une tente. Ces toiles ont servies à maximiser l'ombrage dès le débouillage des bourgeons et n'est pas comparable avec l'ombrage normal d'un sous-bois. Le degré d'ombrage obtenu sous les toiles variait entre 70% et 80% en fonction de la luminosité incidente au-dessus de la canopée. Les toiles ne devaient pas toucher les feuilles et devaient également favoriser la circulation d'air. Le suivi sur la température et l'exposition lumineuse a été effectué à l'aide de cinq stations météo portables *Hobo* (modèle UA-002-64). Elles ont été placées sous les toiles (une par arbre) et une dans la cime d'un des peupliers.

Deux érables à sucre de sous-bois ont été choisis avant de commencer les tests de consommation, à la fin du mois de mai. Deux érables de 15 cm dhp ont été identifiés sous couvert forestier dense (fermeture d'environ 95%). Les feuilles ont été cueillies

entre 5m et 8m de hauteur. Une comparaison de la réponse alimentaire de la livrée des forêts face à des feuilles d'érable ayant poussé sous les toiles avec celle obtenue par des feuilles provenant d'érable à sucre ayant poussé naturellement à l'ombre en sous-bois a ensuite été établie.

2.2.3 Élevage

Suite à l'éclosion des œufs, les chenilles provenant de différentes bagues ont été séparées en groupes de 40 individus et élevées dans des contenants de plastique de 1 L. Nous avons conçus deux régimes alimentaires distincts. Un premier groupe a été exclusivement nourri avec du feuillage de lumière de peuplier et n'a été utilisé que pour les tests intraspécifiques incluant la consommation de peuplier. L'autre groupe a été nourri avec une alternance de feuillage de peuplier lumière et de feuillage d'érable à sucre lumière avec changement d'essence aux deux jours afin de ne pas induire de préférence pour le peuplier ou l'érable à sucre. Ces dernières ont été utilisées pour les tests de consommation avec des feuilles d'érable et les tests de discrimination interspécifiques.

Les chenilles ont eu des feuilles fraîches, en mode d'alimentation continu. Afin de prévenir la dessiccation des feuilles, ces dernières ont été insérées dans des tubes de fleuristes contenant de l'eau distillée. Les feuilles consommées avaient le même âge de développement. Les stades larvaires ont été déterminés par le dénombrement des mues successives et la comparaison de la taille des capsules céphaliques.

2.2.4 Bioessais

Une fois le stade 4 atteint, minimalement 24 heures suivant la fin de la mue, des chenilles ont été choisies aléatoirement dans les contenants d'élevage et ont été placées individuellement dans des pétris pour être utilisées pour les tests de consommation. Chaque chenille n'a été utilisée qu'une seule fois. Deux types de pétris ont été utilisés:

1) Des pétris de 30 cm de diamètre troués avec deux embouts de fleuristes collés sur des côtés opposés du pétri pour y mettre deux feuilles non superposées ont été utilisés pour les tests de discrimination avec choix. Lors de ces tests, chaque chenille a été contrainte à un des cinq choix suivants :

1	Feuilles de peuplier lumière (PL)	vs	Feuilles de peuplier ombre (PO)
2	Feuilles d'érable lumière (EL)	vs	Feuilles d'érable ombre (EO)
3	Feuilles de peuplier lumière(PL)	vs	Feuilles d'érable lumière (EL)
4	Feuilles d'érable lumière (EL)	vs	Feuilles de peuplier ombre (PO)
5	Feuilles d'érable ombre (EO)	vs	Érable de sous-bois (EF)

2) Des pétris de 10 cm de diamètre troués avec un embout de fleuriste ont été utilisés pour les tests de comportements de consommation de base sans choix, avec une feuille de chacun des traitements ci-haut mentionnés (voir figure 2.1).

2.2.5 Préparation des chenilles

Les chenilles ont été mises en jeûne pour une période de 12 heures avant les tests, afin de s'assurer que le matériel non digéré a bien été expulsé (Despland and Noseworthy 2006) et pour favoriser un début rapide de l'alimentation au moment de l'expérimentation (Despland and Hamzeh 2004). Le jeûne s'est effectué dans les pétris du montage expérimental, sans feuilles, avant la prise de données. Ceci afin de limiter leur stress et le temps d'analyse de leur nouvel environnement. Lors du départ des tests, les chenilles ont toutes été placées au même endroit. Elles devaient avoir le corps perpendiculaire à la nervure principale des feuilles, la tête dans la même direction (vers le haut du montage expérimental) et être à environ deux centimètres de la pointe de la feuille (ou entre les deux feuilles lors des tests de discrimination) (voir figure 2.1).

2.2.6 Dispositifs expérimentaux et prise de données

L'étude comportementale s'est effectuée simultanément à l'aide de deux dispositifs expérimentaux. Le premier dispositif a été utilisé pour tester le comportement alimentaire de base de la livrée des forêts. Il s'agit de test de consommation forcée, sans choix.

Un second dispositif a été utilisé pour tester la capacité de discrimination de la livrée.

Il s'agit de tests de consommation avec choix.

Lors de l'expérience, pour chaque pétri, le comportement alimentaire a été étudié en deux volets consécutifs :

- 1) Période d'observation vidéo de 60 minutes des montages à l'aide d'une caméra vidéo mini-DV (sélection/comportement alimentaire). Les prises vidéo ont démarré au moment où les chenilles et les feuilles étaient mises dans les pétris. La quantification des observations comportementales des chenilles a été réalisée grâce au logiciel *Jwatcher*. Le temps total de manifestation du comportement (en minutes), son nombre d'occurrence et le temps moyen par occurrence (en secondes) ont été enregistrés.
- 2) Suivi temporel de ces montages à l'aide de photographies numériques (exploration/préférence). Les pétris ont été photographiés aux heures durant 6 heures, afin de déterminer l'aire de consommation des repas.

Du 29 mai 2007 au 4 juin 2007, les chenilles ont été suivies tous les jours. La prise de données s'est fait à l'aide de 12 répliqués de chaque montage expérimental et de plusieurs expériences se déroulant simultanément durant la journée de suivi. Chaque jour, à l'aide de quatre caméras, quatre répliqués étaient filmés durant une heure en 3 séries. Une série débutait à 9h, une autre à 10h et la dernière à 11h.

Suite à l'heure de vidéo, la prise de photo était poursuivie aux heures, durant 6 heures, jusqu'à ce que chacun des trente-six pétris ait été photographié six fois (voir figure 2.2). Les pétris étaient ensuite nettoyés et désinfectés. Lorsque secs, des chenilles y étaient replacées pour effectuer leurs jeûnes de 12 heures. La prise de données s'est faite dans des délais très serrés étant donné que les chenilles ne sont au stade 4 que pour quelques jours seulement.

2.2.7 Analyses vidéo et analyses photo

En tout, l'analyse des données a demandé plus de 230 heures d'observation vidéo et l'analyse de près de 2 000 photographies.

Lors de l'analyse vidéo, quatre types de comportements ont été identifiés et chronométrés, soit : 1) le déplacement (l'individu démontre une locomotion directe) ; 2) la recherche (la partie antérieure du corps de l'individu oscille dans toutes les directions) (Despland and Hamzeh 2004) ; 3) La consommation (l'individu ingère une partie de la feuille) ; 4) Repos/arrêt (l'individu est immobile).

Lors de l'analyse des photographies, l'aire de la feuille (sans pétiole) et la surface consommée ont été mesurées en pixels à l'aide du logiciel *Image J* version 1.41. La surface consommée à un temps donné a été obtenue en soustrayant la surface restante de la feuille de la surface obtenue au temps précédent. Afin de ne pas avoir de biais lié aux différences d'épaisseur des feuilles, la surface foliaire consommée (pixel) fut transformée en poids frais consommé (mg).

$$\text{Poids frais consommé (mg)} = \frac{\text{Poids frais de la feuille (mg)}}{\text{Surface de la feuille (pixel)}} * \text{Surface consommée (pixel)}$$

2.2.8 Caractérisation physique des feuilles

À la fin des expériences, 15 à 20 feuilles de chacun des arbres sélectionnés ont été collectées pour effectuer des analyses physiques. Les feuilles ont été collectées aléatoirement. Les pétioles ont été retirés des feuilles et ces dernières ont été pesées (poids frais). Ces mêmes feuilles ont été mises à sécher dans un séchoir à feuilles à 30°C durant deux semaines, et ensuite pesées (poids sec). La surface des feuilles a été calculée de la même manière que pour les surfaces de consommation. La différence entre le poids humide et le poids sec a donné le pourcentage d'eau présente dans les feuilles. La mesure de poids sec par surface de la feuille a donné la masse foliaire spécifique (MSF) pour cette feuille.

2.2.9 Analyses statistiques

Les tests statistiques ont tous été effectués à l'aide du programme de statistique JMP version 5.1. Lorsque la distribution des résidus n'était pas normale, les données ont été transformées en log. Les seuls résultats exclus sont ceux provenant de chenilles n'ayant rien consommé durant la totalité des six heures du suivi. Ces résultats ont été exclus de toutes les analyses.

Des analyses de variance de type ANOVA et des tests de Tukey ont été faits à l'aide de trois modèles différents.

Pour les tests de comportement de base, les analyses de variances ont été faites sur le temps total, le temps moyen et les occurrences des comportements en fonction des traitements foliaires et de l'essence de l'arbre.

Pour les tests de discrimination, les analyses de variances ont été faites sur le temps total, le temps moyen et l'occurrence des comportements en fonction du substrat (feuille A, feuille B et zone de transition) pour chacune des combinaisons proposées.

Pour les tests de préférence, des tests binomiaux ont été effectués. Ces tests ont servi à indiquer si le choix d'une feuille (prise d'un repas sur la feuille) par rapport à une autre dépassait un seuil réparti aléatoirement de 50/50.

La détermination de la préférence a été faite en fonction de la feuille sur laquelle la chenille a effectué son repas. La conservation temporelle de la préférence a été présumée jusqu'au prochain repas, qu'il y ait changement ou non de diète.

Des tests binomiaux ont également été utilisés pour déterminer s'il y avait plus de changement de diète suite à la consommation d'un traitement comparé à l'autre lors des tests de discrimination, avec les mêmes seuils que pour les tests de préférence.

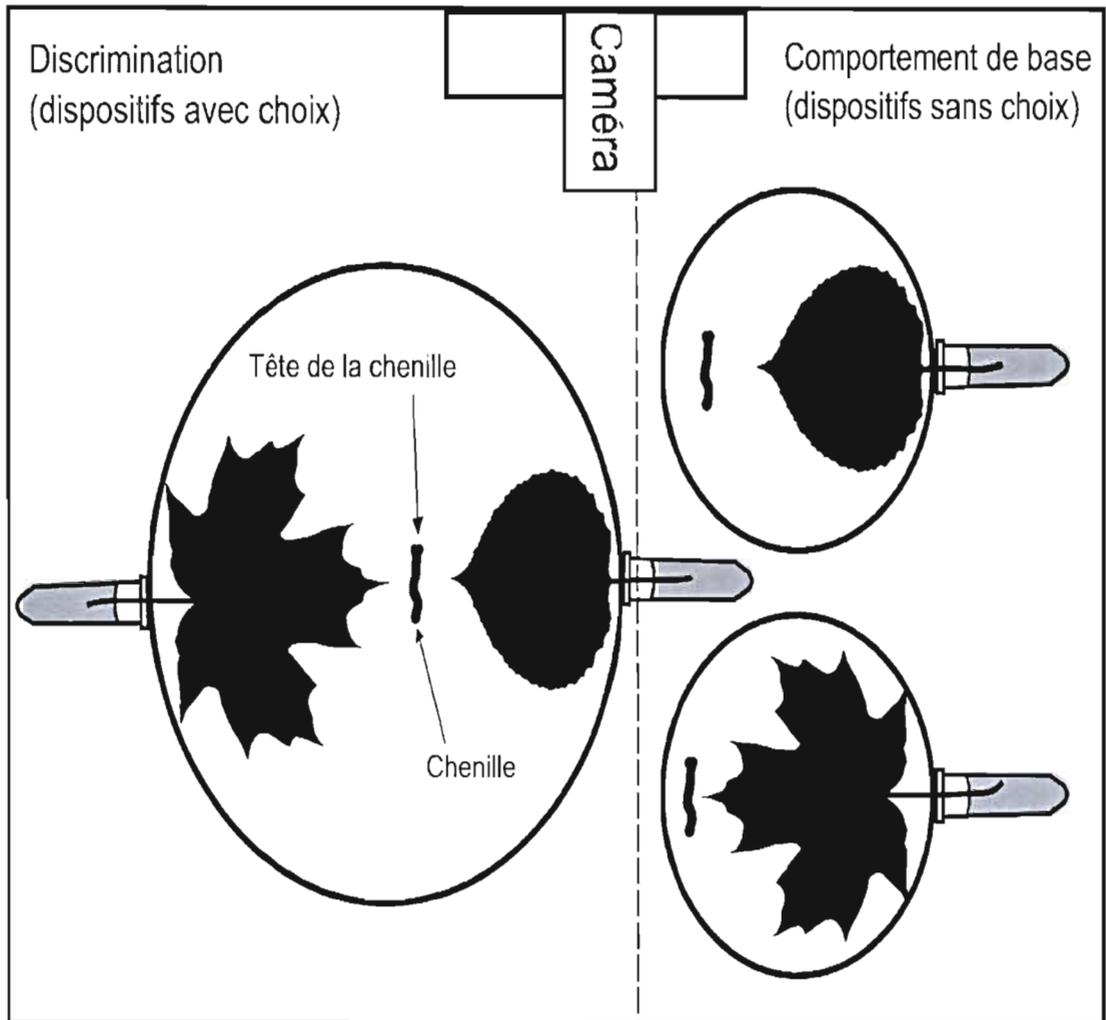


Figure 2.1 - Montage des pétris pour les expériences de discrimination (avec choix) et de comportement de consommation de base (sans choix).

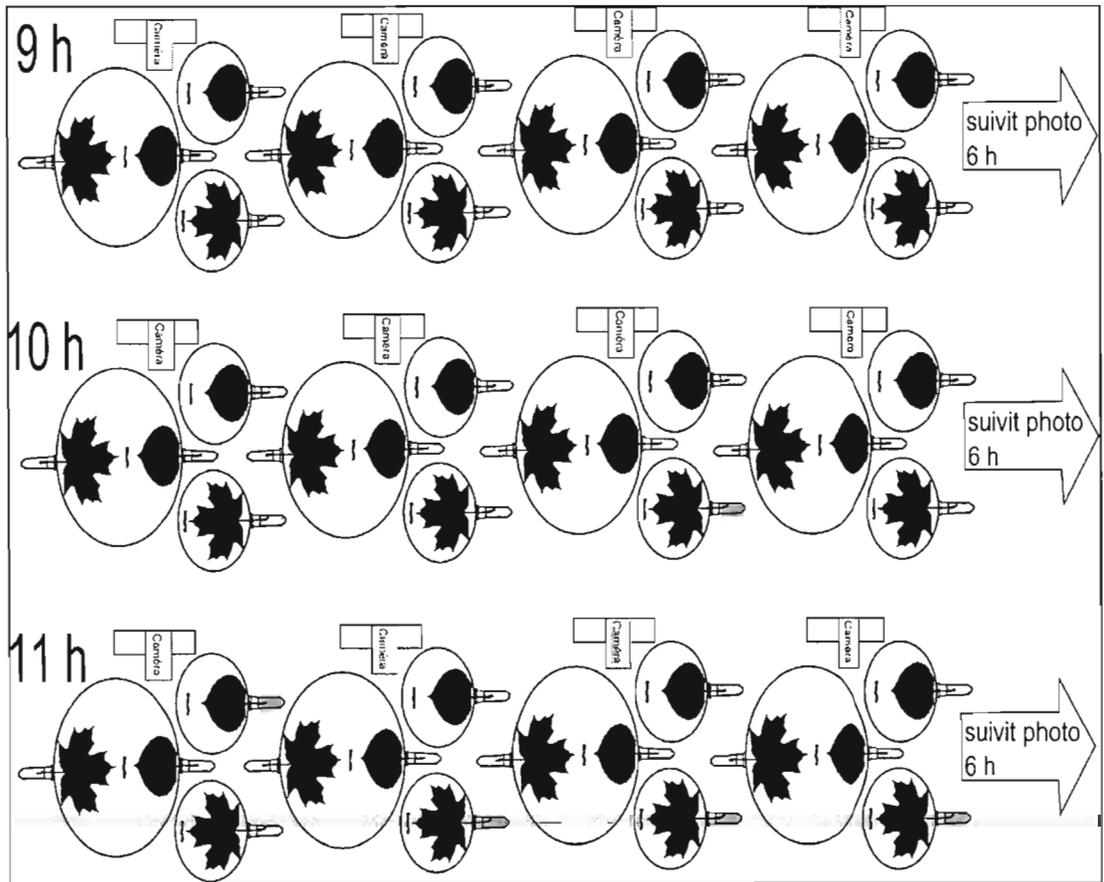


Figure 2.2 - Montage des différents réplicats pour la prise des vidéos et des photos.

2.3 Résultats

2.3.1 Données de lumière et de température

Les feuilles sous les toiles ont reçu en moyenne 35 % de l'exposition lumineuse de la canopée, là où les feuilles de lumière ont été collectées (figure 2.3). Les températures sous les toiles ont suivi de près les températures présentes dans la canopée, tant de jour (figure 2.4) que de nuit (figure 2.5). En ce qui concerne les caractéristiques physiques des feuilles (tableau 2.1), les feuilles d'ombre sont plus minces, ont un poids frais et une masse foliaire spécifique (MFS) inférieurs. Le contenu en eau des feuilles d'ombre est supérieur pour chacune des essences. Les feuilles d'érable ayant poussé en sous-bois (EF) ont des caractéristiques physiques similaires aux feuilles d'érable ayant poussé à l'ombre (EO).

2.3.2 Comportement alimentaire de base

Des tableaux contenant l'ensemble des valeurs statistiques (degré de liberté, F et P) sont présentés au début de la section résultat pour le comportement alimentaire de base (tableau 2.2) et la capacité de discrimination (tableau 2.3).

Lors de l'étude comportementale sans choix, les chenilles ont présenté des patrons de comportements significativement différents tant entre les traitements qu'au niveau des essences utilisées (figure 2.6, 2.7). Les principales différences se trouvent au niveau de la consommation et du temps de repos, les autres comportements

(recherche et déplacement) étant sensiblement les mêmes pour chaque traitement. En effet, les chenilles ont passé plus de temps à consommer du peuplier par rapport à l'érable ($P=0,004$). Elles s'y sont reposées durant moins longtemps ($P=0,047$). Elles ont consommé significativement plus longtemps les feuilles de peuplier lumière (PL) comparativement aux feuilles d'érable ayant poussé à l'ombre (EO) ($P=0,009$) (figure 2.5). On note cependant un p de 0,085 pour les temps de repos entre les traitements.

Bien que les feuilles de peuplier ayant poussé à l'ombre (PO) aient présenté un moins grand nombre de prise de repas, c'est sur ces traitements que les repas ont duré le plus longtemps ($P < 0,0001$) (figure 2.7), soit près du double de la durée des autres traitements. À l'exception de ce dernier résultat, il n'y a pas de différence significative dans les traitements d'ombre et les traitements de lumière à l'intérieur de chaque espèce en situation forcée sans choix.

Le patron de comportement de la livrée, lorsque mise en présence de feuilles d'érable ayant poussé en sous-bois (EF), présente des valeurs moyennes entre les résultats obtenus avec le peuplier pour les temps totaux (figure 2.6) et ceux obtenus avec l'érable pour les temps moyens de chaque occurrence de comportement (figure 2.5). Cependant, les chenilles de la livrée des forêts ont passé significativement plus de temps de recherche sur EF ($p=0,049$) (figure 2.6).

2.3.3 Discrimination intraspécifique

Lors de l'examen des résultats des tests de discrimination entre deux feuilles (figures 2.8 et 2.9), le comportement alimentaire ne semble pas avoir de tendance bien définie entre les tests. Pour le peuplier, la tendance est que le peuplier ombre soit consommé durant plus longtemps ($p=0,112$) (figure 2.8A) que le peuplier lumière. Les temps de déplacement ($p=0,007$) et de recherche ($p=0,006$) sont également significativement plus élevés que sur ce dernier. Pour l'érable ombre et lumière (figure 2.8B), il n'y a pas de différence significative entre les comportements selon une feuille ou l'autre. Lors des tests entre érable ombre et érable ayant poussé en sous-bois (figure 2.8C), les chenilles ont consommé durant plus longtemps de ces dernières feuilles ($p=0,031$). Elles y ont passé également plus de temps de recherche ($p=0,035$).

2.3.4 Discrimination interspécifique

Dans les tests interspécifiques, les feuilles de peuplier lumière sont significativement plus consommées que les feuilles d'érable lumière ($p=0,006$) (figure 2.9A). Dans d'autres cas, c'est le peuplier ombre qui est nettement consommé durant moins longtemps au profit de l'érable à sucre ($p=0,002$) (figure 2.9B). Les chenilles ont également passé plus de temps de repos ($p=0,027$) et de déplacement ($p=0,03$) sur l'érable lumière que sur le peuplier ombre.

2.3.5 Différences intra et interspécifique

La réponse des livrées confrontées à ce choix interspécifique ne semble pas toujours constante. Lors des tests de choix intraspécifique, le peuplier ombre était consommé durant plus longtemps que le peuplier lumière. Tandis que lors des tests interspécifiques, le peuplier ombre était consommé durant moins longtemps que l'érable lumière alors que le peuplier lumière était, lui, consommé durant plus longtemps que l'érable lumière.

Cette absence de constance pour les temps de consommation suit la même tendance au niveau des points d'initiation de repas. Lors du test PL vs PO, le nombre de point d'initiation de repas moyen a été plus grand pour PO ($p=0,043$) alors que lors du test PO vs EL, EL en a eu beaucoup plus ($p=0,003$). Lors du test PL vs EL, c'est sur les feuilles de peuplier lumière qu'il y a eu le plus de point d'initiation ($p=0,033$).

Pour tous les traitements, les chenilles ont passé beaucoup de temps (20-30 minutes) sur la surface de transition entre les deux feuilles. Ce temps cumule le repos, le déplacement et la recherche qui se sont produits sur la surface du pétri, entre les feuilles à consommer.

2.3.6 Test binomiaux de préférence

Durant les 6 heures de suivi photo, les indices de préférences et de changements de diètes n'ont pas été les mêmes selon les tests de choix présentés. Pour le test de PO vs

PL, il y a eu une tendance générale ($p=0,09$) des chenilles à avoir des épisodes de repas en plus grand nombre sur le peuplier ombre que sur le peuplier lumière (tableau 2.4), cependant, cette tendance n'est significative pour aucune heure donnée du test (tableau 2.5). Pour le test EL vs EO, il y a eu une tendance générale des chenilles à préférer les feuilles d'érable ayant poussé à la lumière ($p=0,073$) (tableau 2.4). Cette préférence est significativement présente de la deuxième heure jusqu'à la fin du test où la différence s'estompe légèrement (tableau 2.5). Pour le test PL vs EL, une très faible préférence est observée pour PL ($p=0,172$) (tableau 2.4). Cette tendance est la même de la première heure jusqu'à la dernière heure du test (tableau 2.5). Il n'y a pas de préférence générale marquée pour les deux feuilles dans les deux tests de EL vs PO et de EF vs EO (tableau 2.4). D'heure en heure, il y a eu décroissance de la préférence de EL sur PO et de EF sur EO jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de différence significative à mi-parcours des deux tests (tableau 2.5).

Les chenilles sont restées significativement plus longtemps sur la première feuille consommée dans les tests de choix contenant des feuilles de peuplier que dans les tests ne comportant que des feuilles d'érable (tableau 2.6). Il n'y a pas eu de tendance claire dans les changements de diète lorsque ceux-ci se sont produits.

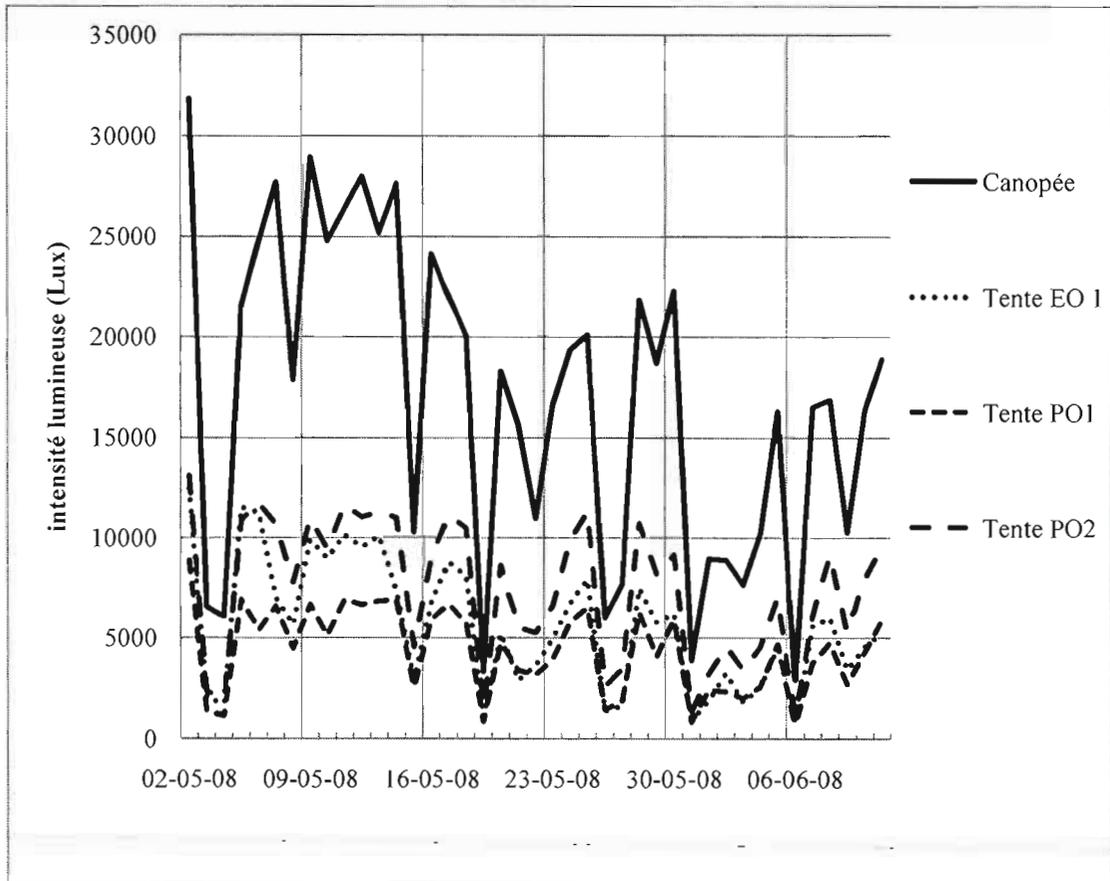


Figure 2.3 - Intensités lumineuses (en lux) mesurées par les stations météo *Hobos* sous les tentes et au-dessus de la canopée du 02-05-08 au 11-06-08. Les données sont les moyennes journalières, du lever au coucher du soleil.

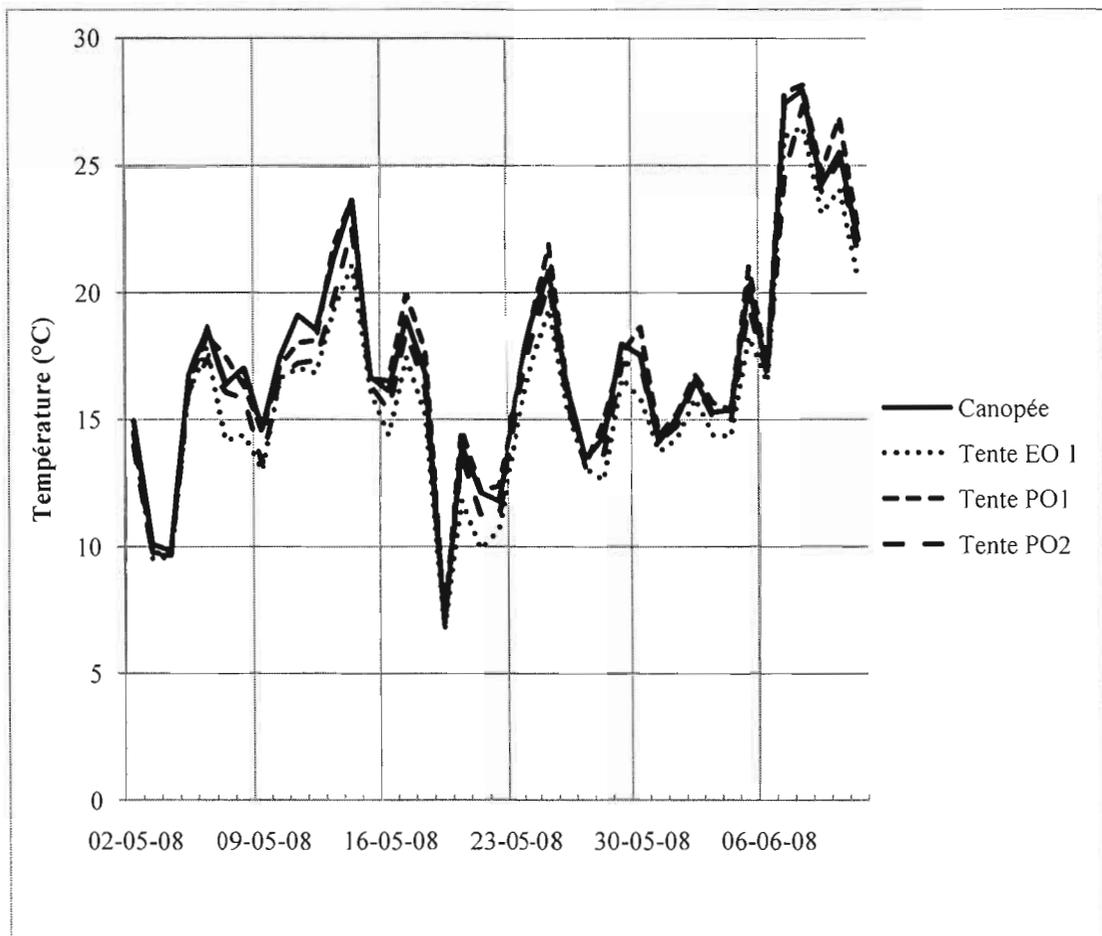


Figure 2.4 - Températures moyennes de l'air ambiant (°C) obtenues à chaque jour telles que mesurées par les stations météo *Hobos* sous les tentes et dans la canopée du 02-05-08 au 11-06-08.

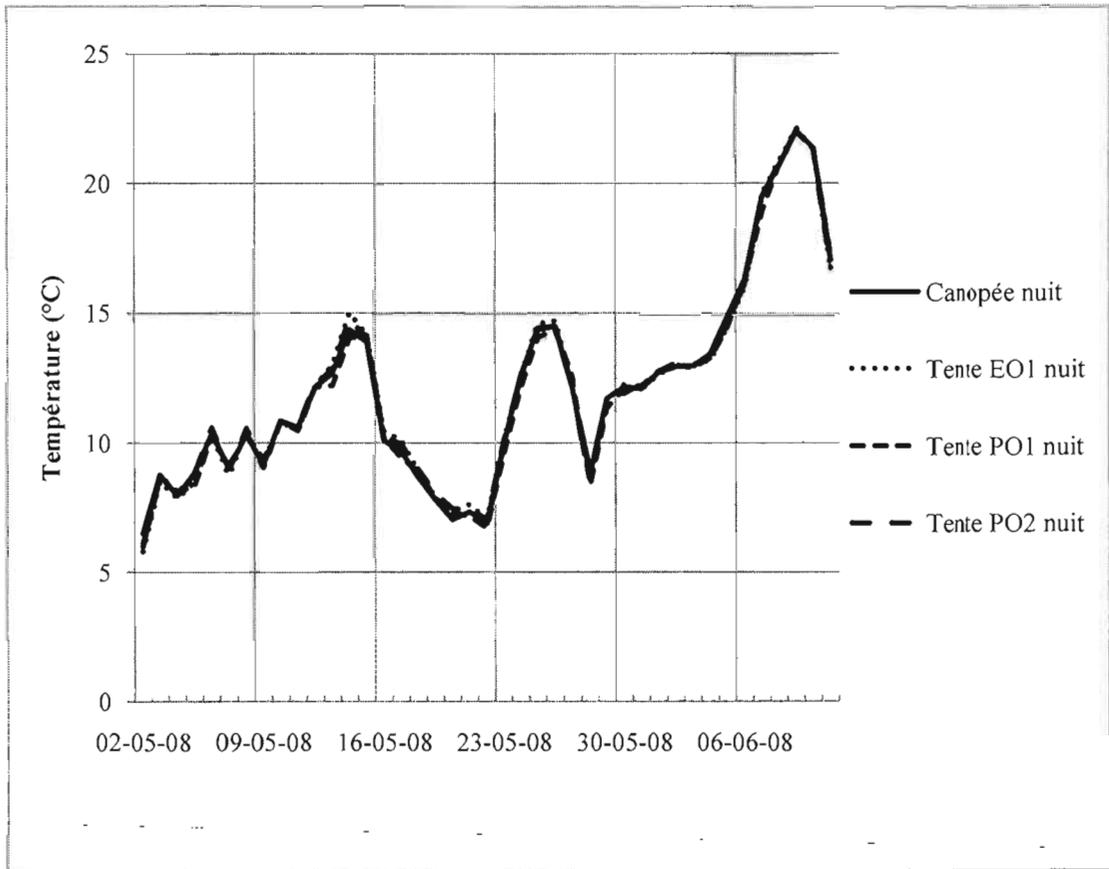


Figure 2.5 - Températures moyennes de l'air ambiant (°C) obtenues à chaque nuit telles que mesurées par les stations météo *Hobos* sous les tentes et dans la canopée du 02-05-08 au 11-06-08.

Tableau 2.1 - Données moyennes pour les caractérisations physiques des feuilles récoltées. PO= peuplier ombre; PL= peuplier lumière; EO=érable ombre; EL=érable lumière et EF=érable sous-bois. Les lettres indique les différences significatives selon un test de Tukey.

Traitements	Épaisseur moyennes des feuilles (mm) DL= 4; 104 F= 138,73 P<0,0001	Poids frais (mg/cm ²) DL= 4; 104 F= 295,87 P<0,0001	MFS DL=4; 104 F= 337, 18 P<0,0001	% contenu en eau DL= 4; 104 F= 149,40 P<0,0001
PO	0,14 (C)	16,06 (B)	0,0048 (A)	70 (A)
PL	0,18 (B)	21,77 (A)	0,0087 (B)	60 (D)
EO	0,13 (D)	8,15 (C)	0,0026 (C)	67 (B)
EL	0,2 (A)	15,38 (B)	0,0072 (D)	53 (E)
EF	0,13 (D)	8,42 (C)	0,0029 (D)	64 (C)

Tableau 2.2 - Tableau des valeurs statistiques liées aux analyses de variances (degré de liberté, F et P) associées à l'étude du comportement alimentaire de base de la livrée (sans choix).

test de consommation de base	N	comportement	valeurs (proportion)	degré de liberté	F	P
PL	15	consommation	0,59	4; 72	3,4	0,009
PO	15		0,55			
EL	13		0,4			
EO	20		0,32			
EF	10		0,58			
PL	15	déplacement	0,187	4; 72	1,004	0,412
PO	15		0,205			
EL	13		0,202			
EO	20		0,242			
EF	10		0,061			
PL	15	repos	0,131	4; 72	2,141	0,085
PO	15		0,156			
EL	13		0,268			
EO	20		0,286			
EF	10		0,187			
PL	15	recherche	0,067	4; 72	2,528	0,049
PO	15		0,065			
EL	13		0,066			
EO	20		0,068			
EF	10		0,143			

Tableau 2.3 - Tableau des valeurs statistiques liées aux analyses de variances (degré de liberté, F et P) effectuées sur les valeurs obtenues avec le dispositif d'étude de la capacité de discrimination de la livrée (avec choix).

tests de discrimination	N	comportement	valeurs (minutes)		DI	F	P
PL vs PO	15	consommation	PL = 11,43	PO = 21,09	1; 14	2,688	0,112
		déplacement	PL = 0,85	PO = 4,12	1; 14	8,511	0,007
		repos	PL = 0	PO = 0,88	1; 14	1,304	0,263
		recherche	PL = 0,30	PO = 2,06	1; 14	9,017	0,006
EL vs EO	14	consommation	EL = 13,16	EO = 7,10	1; 13	0,562	0,46
		déplacement	EL = 2,88	EO = 3,23	1; 13	0,155	0,697
		repos	EL = 0,45	EO = 2,52	1; 13	0,003	0,958
		recherche	EL = 1,40	EO = 0,72	1; 13	0,899	0,352
PL vs EL	10	consommation	PL = 25,34	EL = 4,68	1; 9	9,827	0,006
		déplacement	PL = 1,54	EL = 0,69	1; 9	1,071	0,314
		repos	PL = 0,13	EL = 1,1	1; 9	0,381	0,545
		recherche	PL = 1,34	EL = 0,73	1; 9	1,317	0,266
PO vs EL	12	consommation	PO = 4,32	EL = 21,62	1; 11	11,871	0,002
		déplacement	PO = 1,16	EL = 3,41	1; 11	5,382	0,03
		repos	PO = 0,33	EL = 8,44	1; 11	5,613	0,027
		recherche	PO = 1,46	EL = 1,61	1; 11	1,513	0,232
EO vs EF	7	consommation	EO = 5,24	EF = 28,19	1; 6	5,996	0,031
		déplacement	EO = 0,71	EF = 1,89	1; 6	1,458	0,251
		repos	EO = 0	EF = 0,72	1; 6	3,378	0,091
		recherche	EO = 0,43	EF = 2,62	1; 6	5,611	0,036

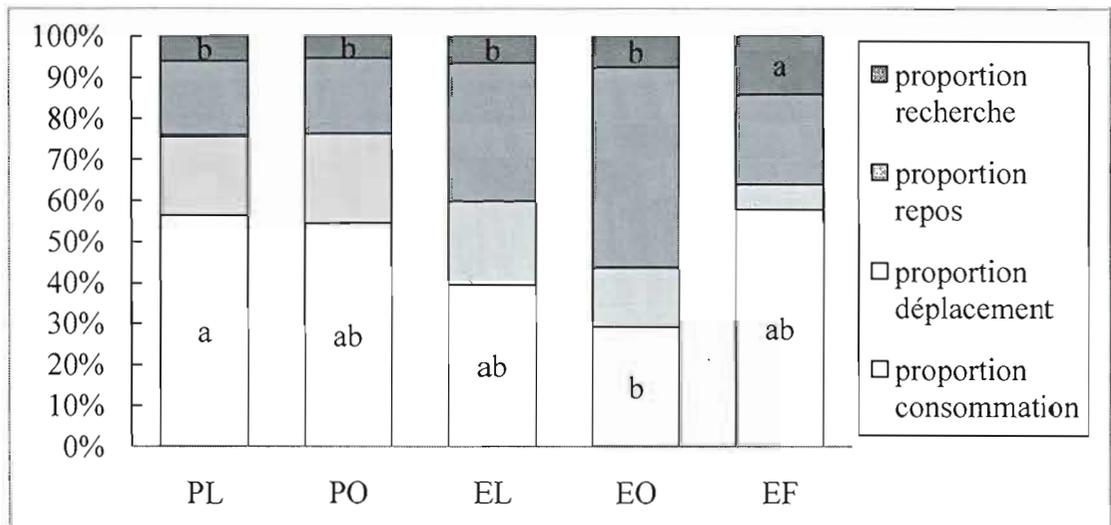


Figure 2.6 - Comportement alimentaire de base (sans choix) exprimé en proportion du temps visible (sur 100%) passé à effectuer les différents comportements alimentaires. Les proportions sont basées sur les temps moyens totaux pour chaque comportement selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées.

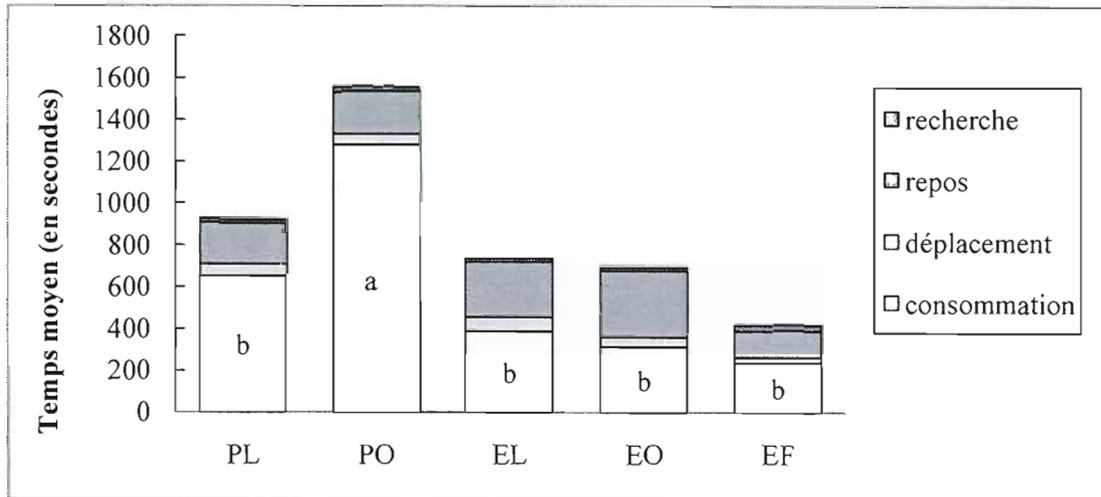


Figure 2.7 - Temps moyens des occurrences de comportement (en seconde) obtenus lors des tests de comportements alimentaires de base (sans choix), selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées.

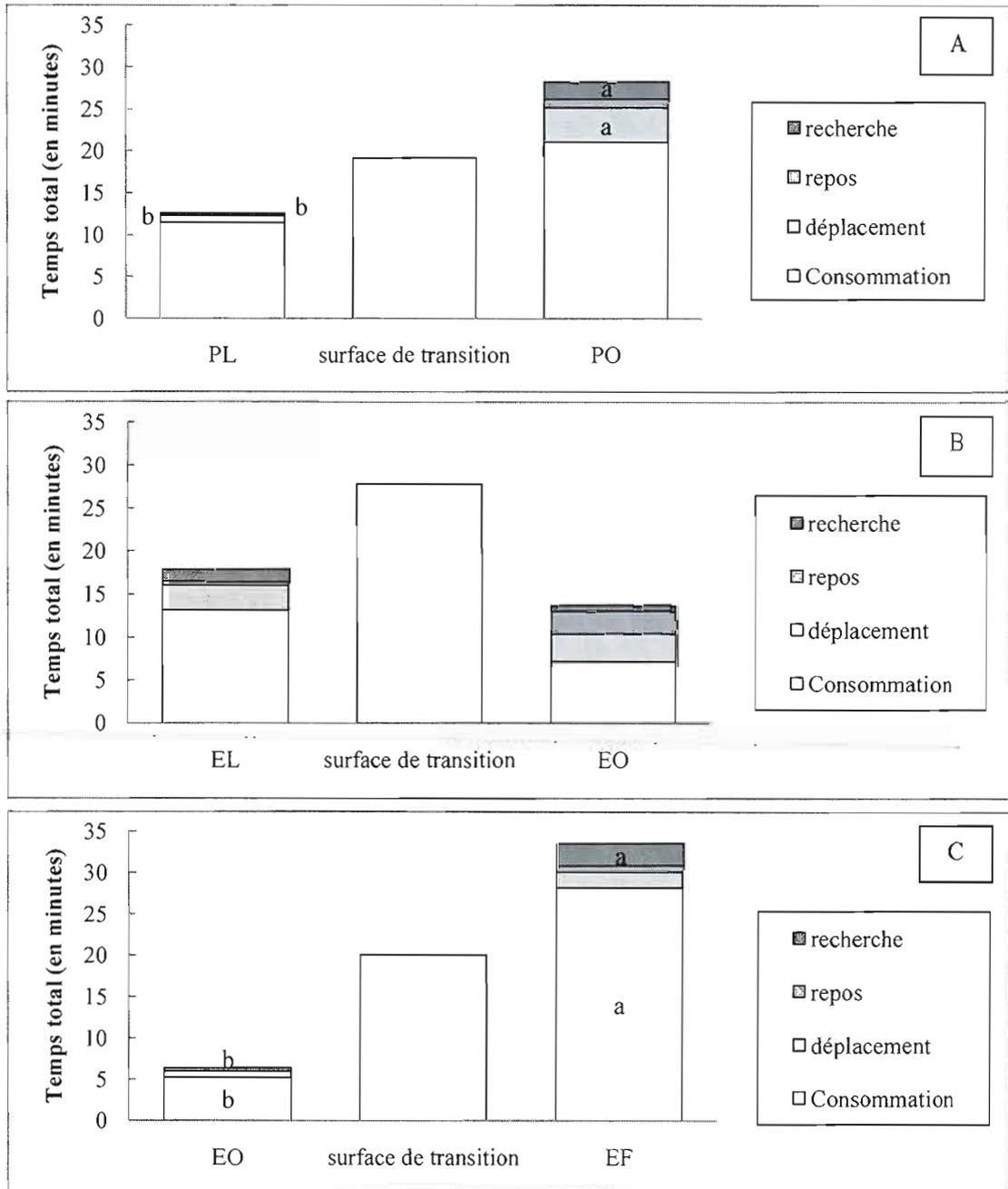


Figure 2.8 - Répartition (temps total en minute) des comportements alimentaires de la livrée des forêts lors des trois tests discrimination intra essence (deux choix) (A, B et C). Les temps sont les temps totaux moyens pour chaque comportement selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées. Le temps passé sur la surface de transition est mis à titre indicatif seulement.

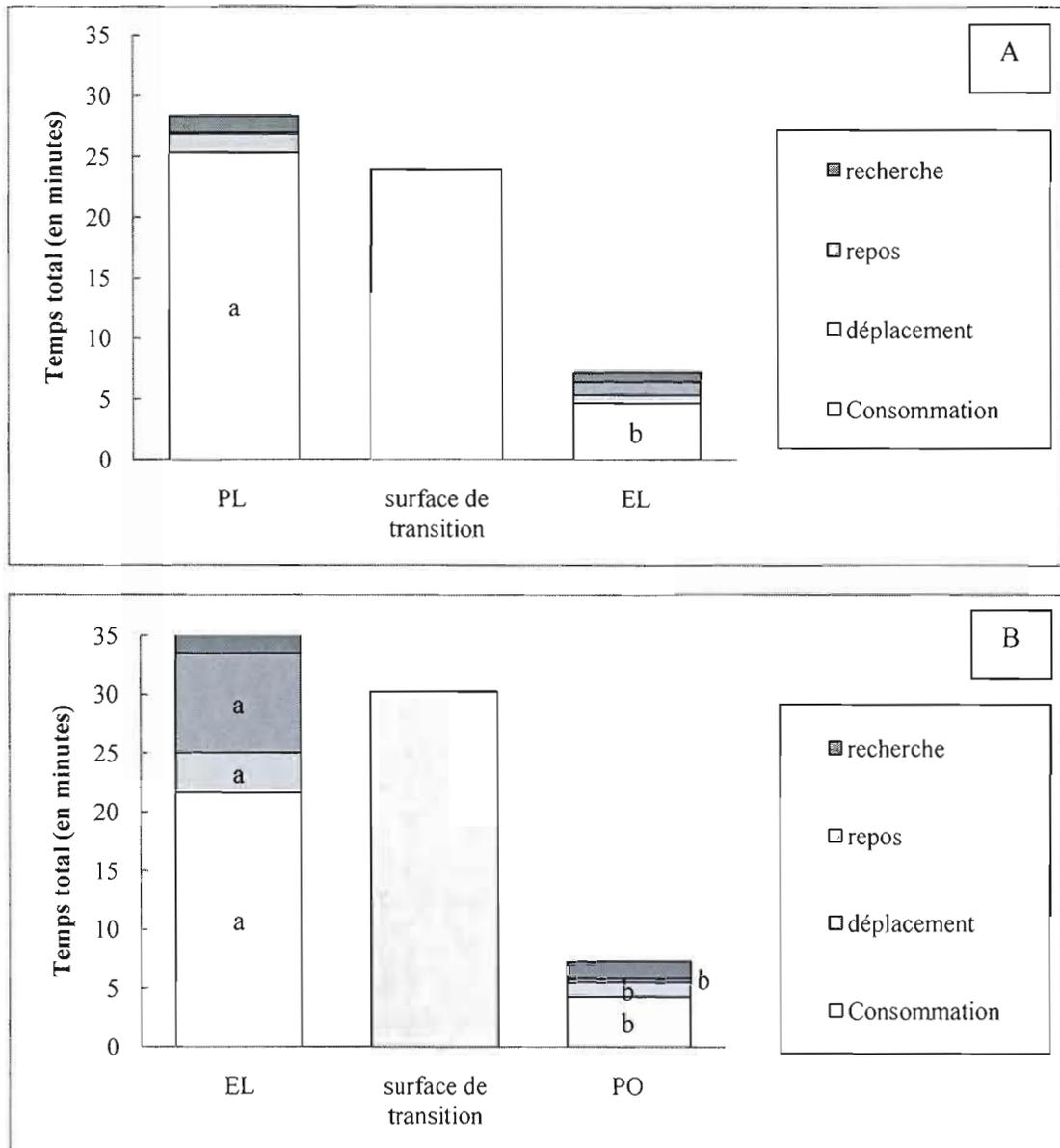


Figure 2.9 - Répartition (temps total en minute) des comportements alimentaires de la livrée des forêts lors des deux tests de discrimination inter essence (deux choix) (A, B). Les temps sont les temps totaux moyens pour chaque comportement selon les traitements foliaires. Les lettres indiquent où des différences ont été observées. Le temps passé sur la surface de transition est mis à titre indicatif seulement.

Tableau 2.4 - Tableau des tests de préférences représentant la tendance générale de préférence de chaque chenille durant les six heures de suivi photo pour tous les traitements. Les chiffres sont le nombre de chenilles ayant consommé l'une ou l'autre des feuilles présentées. La valeur de « prob » est obtenue à l'aide d'un test binomial indiquant que la préférence est différente d'une répartition normale de 50-50 lorsque $P \leq 0,05$.

Nombre (n) de chenilles ayant effectué une préférence lors de ses repas sur l'une ou l'autre des feuilles présentées au cours des 6h de tests					
traitement	n	prob	traitement	n	prob
PL	4	0,09	PL	7	0,172
PO	10		EL	3	
<i>Total</i>	14		<i>total</i>	10	
EL	9	0,073	EL	8	0,291
EO	3		PO	5	
<i>Total</i>	12		<i>total</i>	13	
EF	6	0,254			
EO	3				
<i>Total</i>	9				

Tableau 2.5I - Tableau des tests de préférences pour chaque heure durant les six heures de suivi photo pour tous les traitements. Les chiffres sont le nombre de chenilles ayant consommé l'une ou l'autre des feuilles présentées. La valeur de « *prob* » est obtenue à l'aide d'un test binomial indiquant que la préférence est différente d'une répartition normale de 50-50 lorsque $P \leq 0,05$.

Nombre (n) de chenilles ayant effectué une préférence lors de ses repas sur l'une ou l'autre des feuilles présentées d'heure en heure.						
	1H	2H	3H	4H	5H	6H
PL	5	6	6	7	6	5
PO	8	8	9	8	8	9
<i>total</i>	13	14	15	15	14	14
<i>prob</i>	0,291	0,395	0,304	0,5	0,395	0,212
EL	5	8	9	9	10	9
EO	4	2	2	3	2	4
<i>total</i>	9	10	11	12	12	13
<i>prob</i>	0,5	0,055	0,033	0,073	0,019	0,133
PL	7	8	9	8	8	7
EL	3	3	3	4	4	5
<i>total</i>	10	11	12	12	12	12
<i>prob</i>	0,172	0,113	0,073	0,194	0,194	0,387
EL	9	9	9	8	8	8
PO	1	3	4	5	5	5
<i>total</i>	10	12	13	13	13	13
<i>prob</i>	0,011	0,073	0,133	0,291	0,291	0,291
EF	7	7	7	6	6	4
EO	1	2	2	3	3	5
<i>total</i>	8	9	9	9	9	9
<i>prob</i>	0,035	0,090	0,090	0,254	0,254	0,5

Tableau 2.6- Tableau de probabilité de changement de feuille selon le traitement présenté. La valeur de « prob » est obtenue à l'aide d'un test binomial indiquant si la probabilité de changement est différente d'une répartition normale de 50-50 (significativité $\leq 0,05$).

	PL vs EL		PL vs PO		EL vs EO		EL vs PO		EF vs EO	
	N	Prob								
Changement	3	0,073	3	0,018	5	0,211	1	0,002	3	0,254
non changement	9		12		8		12		6	
total	12		15		14		13		9	

2.4 Discussion

2.4.1 Différences entre peuplier et érable

Le temps passé à consommer, les courtes périodes de repos et le peu de changements de diète sont de bons indicateurs de la préférence de la livrée des forêts pour les feuilles de peuplier. Lors de la stimulation et l'acceptation, les concentrations en sucres, plus élevées chez le peuplier (Lindroth et al. 1993, Lorenzetti 1993), sont probablement corrélées avec la plus forte alimentation. Moins sucré, l'érable est moins stimulant à consommer. Les périodes de repas y sont effectivement plus courtes. Il y aurait également une plus grande restriction à consommer de l'érable puisque les stress oxydatifs liés à son assimilation sont plus importants (Barbehenn et al. 2005).

Les composés secondaires retrouvés chez les peupliers sont en majeure partie des tannins condensés et des glycosides phénolés alors que les feuilles d'érable contiennent principalement des tannins hydrolysables (Barbehenn et al. 2008). La composition tannique du peuplier, à base de tannins condensés, serait beaucoup moins oxydative dans le système digestif de la chenille que celle de l'érable, à base de tannins hydrolysables et nuirait moins aux performances de la chenille (Barbehenn et al. 2008). Si la nourriture ingurgitée crée un stress oxydatif dans l'intestin de la chenille, il est possible que cette dernière limite sa consommation et prenne plus de pause durant le repas, augmentant ainsi son temps de repos par rapport au temps de

consommation, ce qui est le cas avec les proportions de repos pour l'érable comparé au peuplier.

2.4.2 Test de comportement alimentaire de base

Lors des tests de comportement alimentaire de base, les feuilles de peuplier ombre sont celles avec la durée moyenne des épisodes de consommation la plus élevée. Il semble que ce soit les feuilles les plus faciles à consommer et stimulant le plus la durée de la consommation. Les chenilles ont consommé durant moins longtemps les feuilles d'érable ombre, appuyant les résultats de discrimination obtenus avec des feuilles d'ombre dans les tests de discrimination intra et interspécifiques.

Les gaulis d'érable provenant de sous-bois quant à eux, ont des feuilles qui contiennent plus de sucres que les feuilles du haut de la canopée (lumière) ou du bas (ombre) d'ERS matures (Fortin and Mauffette 2002). C'est peut-être ce qui explique que le temps consommé soit plus important pour les feuilles d'érable de sous-bois que pour les autres feuilles d'érable. Comme les feuilles d'érable de sous-bois contiennent également des tannins hydrolysables à haut stress oxydatifs (Barbehenn et al. 2008), les périodes de consommation restent courtes.

2.4.3 Discrimination

En général, lors des expériences de discrimination, peu de chenilles ont eu un patron d'exploration du pétri pour voir quelles étaient les feuilles disponibles pour ensuite en choisir l'une au dépend de l'autre, comme si les chenilles prenaient aléatoirement une des deux feuilles et y restaient, à moins que cette dernière ne soit pas suffisamment appétante comme avec les feuilles d'érable ombre. Étant généraliste, la livrée des forêts possède un large éventail de sources alimentaires et il est possible que cette dernière ne discrimine que lorsque la composition chimique et physique de la nourriture cause une stimulation en-dessous de son seuil d'acceptabilité. Ce phénomène s'est déjà produit avec d'autres insectes généralistes qui ont eux aussi démontré une grande acceptation pour de multiples hôtes de qualités variables (Bernays and Minkenberg 1997).

2.4.4 Discrimination intraspécifique

Dans le cas du test de discrimination entre des feuilles de peuplier ombre et des feuilles de peuplier lumière, les chenilles ont eu tendance à consommer durant plus longtemps les feuilles de peuplier ombre. Hemming and Lindroth (1999) ont démontré que les feuilles de peuplier ombre contiennent moins de sucres et de composés secondaires que les feuilles de peuplier lumière. Il est possible que malgré la plus faible quantité de sucres chez le peuplier ombre, elles soient tout de même suffisantes pour stimuler efficacement la consommation. Le seuil de détection du

sucrose par la livrée des forêts est en moyenne de 15 mM (Dethier 1939). Les cellules phagostimulatrices ont en moyenne un seuil de captation du sucrose de 1,55 mM et un seuil de saturation de 57 mM. Le taux de sucrose généralement contenu dans une feuille est de 10-50mM/l (Schoonhoven and Van Loon 2002). Comme la feuille de peuplier est naturellement très sucrée (Lorenzetti 1993) et près du seuil de saturation, il se peut que l'insecte n'ait pas la sensibilité nécessaire pour différencier entre les feuilles de peuplier ombre et celles de peuplier lumière.

Comme la chenille mange durant plus longtemps (par occurrence) de peuplier ombre, nous serions en mesure de penser que la somme des stimulations d'appétences dépasse les stimulations anti-appétantes. Un poids plus faible, en pourcentage de poids sec, de composés de stockage et de défense cumulés (tannins condensés, et glycosides phénols) sont présents dans les feuilles de peuplier ombre (Hemming and Lindroth 1999). Les feuilles de peuplier ombre posséderaient donc moins d'anti-appétants et d'oxydants que les feuilles de peuplier lumière, ce qui pourrait être lié à une sensation de satiété et un stimulus de fin de repas plus tardif. Ceci expliquerait ainsi les plus longues consommations par occurrence. Les insectes ayant à mastiquer et croquer les feuilles étant dépendants également de l'épaisseur et de la rigidité de ces dernières (Peeters et al. 2007), il est possible que les feuilles plus minces de peuplier ayant poussé à l'ombre aient été mécaniquement plus faciles à consommer.

2.4.5 Discrimination interspécifique

Dans les tests de discrimination interspécifiques, il n'y a pas de tendance stable. Lors des tests de discrimination intraspécifiques, les feuilles de peuplier ombre ont été plus consommées que les feuilles de peuplier lumière pour être ensuite négligées au profit des feuilles d'érable lumière lors des tests interspécifiques. Lorsque les chenilles ont eu à consommer les feuilles de peuplier lumière et les feuilles d'érable lumière, elles ont consommé plus longtemps les feuilles de peuplier lumière.

Le fait que les feuilles de peuplier ombre aient été moins préférées au début des tests de choix EL vs PO pourrait s'expliquer par le fait que parfois, les généralistes rejettent des hôtes qui sont acceptables, ceci s'étant déjà produit dans un test comparant spécialistes et généralistes, ces derniers rejetant plus d'hôtes acceptables que les autres (Bernays et al. 2004). Un équilibre dans la préférence a semblé se rétablir dans les heures suivantes du test de consommation. Alors que les feuilles d'érable ombre ont constamment été moins consommées, ces feuilles étaient à l'extérieur de la palette d'acceptation par la chenille. Il se peut que cet écart soit évènementiel ou indicateur de non sélection de l'insecte lorsque l'aliment se trouve au-dessus d'un certain seuil d'acceptation physico-chimique. Il est également possible que la synergie avec d'autres facteurs que les sucres soit plus importante pour l'acceptation des feuilles de peuplier d'ombre, de peuplier lumière et des feuilles d'érable lumière. Les autres composés chimiques pouvant influencer l'acceptation sont, entre autres, la présence d'azote, de certains acides aminés, lipides et autres

composés secondaires et également la quantité d'eau présente dans la feuille (Bernays and Chapman 1994, Schoonhoven et al. 2005). D'ailleurs, plusieurs de ces composés sont connus pour interagir en synergie avec les sucres pour stimuler ou limiter l'acceptation (Albert and Jerrett 1981).

2.4.6 Préférence

Le grand nombre de changements de diète a été observé dans les tests intraspécifiques avec des feuilles d'érable lumière et des feuilles d'érable ombre. La majorité des chenilles ayant consommé des feuilles d'érable ayant poussé à l'ombre ont changé de feuille d'alimentation par la suite. Une situation similaire a été observée avec Despland and Noseworthy (2006), où il n'y avait discrimination qu'avec les cas extrêmes de variation de la composition chimique des repas consommés.

Les feuilles d'érable ayant poussé à l'ombre sont certainement le traitement le moins apprécié. C'est le traitement foliaire avec le moins de temps de consommation et le plus fréquemment discriminé négativement. L'exposition à l'ombre, autant pour le peuplier que pour l'érable, réduit légèrement mais significativement les quantités de tannins condensés (McDonald et al. 1999, Agrell et al. 2000). Chez l'érable, les tannins hydrolysables éllagitannins sont influencés positivement par la luminosité et non les gallotannins (McDonald et al. 1999, Agrell et al. 2000). Les feuilles d'érable ayant poussé à l'ombre, malgré qu'elles contiennent moins de tannins hydrolysables et de tannins condensés et qu'elles soient plus minces, n'ont pas su stimuler plus que

les feuilles d'érable ayant poussé à la lumière. Il est possible dans ce cas que ce soit les plus faibles taux de sucres qui entrent en jeu. Les chenilles étant sensibles à de faibles concentrations en sucres (Dethier 1939) ont pu peut-être *goûter* la faible appétence des feuilles d'érable ombre, en consommer moins longtemps et être poussées à un plus grand changement de diète. Il est possible également que la composition en type de sucres soit différente entre les deux feuilles et ait amené une moindre stimulation (Panzuto et al. 2001, Fortin and Mauffette 2002).

2.4.7 Coût du changement de diète

Changer de diète amène une plus grande dépense d'énergie pour se déplacer en plus de courir le risque de ne pas trouver une meilleure source alimentaire. De plus, le déplacement et la recherche amènent la chenille à s'exposer à un plus grand risque de prédation (Heinrich 1979), tout ceci pouvant apporter une baisse des performances biologiques (Begon et al. 1990). S'accommoder d'une source alimentaire sous-optimale peut également amener de moindres performances biologiques (Lindroth and Bloomer 1991, Simpson and Raubenheimer 2001, Fortin and Mauffette 2002, Barbehenn et al. 2009). Ce coût peut parfois être comblé par une consommation compensatoire plus importante (Slansky and Wheeler 1997, Berner et al. 2005, Despland and Noseworthy 2006). Évolutivement parlant, la chenille a pu développer une plus grande acceptation de nourriture de qualité variable, liée à une plus forte consommation comme c'est le cas lors de grosses épidémies.

La chenille effectue réellement une discrimination, mais ses critères d'acceptabilité ne suivent pas linéairement les variations photosynthétiques et en sucres théoriquement prévues. Une étude de la discrimination interspécifique essentiellement basée sur les sucres ne semble pas être un bon modèle opératoire. Mais pour les tests de discrimination intraspécifiques avec de l'érable, la moindre exposition à la lumière serait corrélée avec une moindre acceptabilité. Lorsque la chenille reçoit des stimulations sous un certain seuil d'acceptabilité, la chenille serait moins encline à consommer. Passé ce seuil, plusieurs facteurs chimiques comme l'azote, des nutriments, des composés secondaires et des facteurs physiques comme l'épaisseur auraient un plus grand rôle à jouer dans la sélection du repas que les sucres uniquement.

CHAPITRE III

PROFIL DE CONSOMMATION DE LA LIVRÉE DES FORÊTS EN PRÉSENCE DE VARIATION DE QUALITÉ NUTRITIVE INTER ET INTRASPÉCIFIQUE DE SES HÔTES.

3.1 Introduction

Les épidémies successives de la livrée des forêts sont un facteur important de détérioration du parc forestier de peupliers (Churchill et al. 1964, Brandt et al. 2003). Les importantes défoliations causées par les épidémies de la livrée des forêts causent une baisse de croissance et de vigueur chez l'érable à sucre (Hartmann and Messier 2008) rendant les arbres plus susceptibles à la mort lors d'épidémies subséquentes.

Dans les forêts de feuillus, la livrée des forêts est le ravageur phytophage le plus largement répandu de l'Amérique du Nord (Stehr and Cook 1968, Martineau 1985, Fitzgerald 1995). Ces épidémies sont cycliques régionalement aux dizaines d'années environ (Cooke and Lorenzetti 2006). Au Québec et au Canada, ces dommages touchent principalement le peuplier faux tremble et l'érable à sucre (Witter 1979, Fitzgerald 1995, Lachance 1995). À l'heure actuelle, nous possédons des connaissances sur le *fitness* de la livrée selon l'hôte consommé et sa préférence mais très peu de connaissance des taux de consommation et des quantités de feuillage consommées selon l'hôte.

Selon des expériences antérieures de performances biologiques de la livrée des forêts comparant érable et peuplier, il y a une baisse marquée des performances biologiques (temps de développement, poids des larves, poids des pupes, nombre d'œufs) sur l'érable (Nicol et al. 1997), et encore plus marquée sur les feuilles d'érable ayant poussé à l'ombre (Fortin and Mauffette 2002). De manière générale, les feuilles venant d'espèces d'arbres différentes ne présentent pas les mêmes patrons de chimie foliaire (Shields et al. 2003, Barbehenn et al. 2005, Rajapakse et al. 2006, Barbehenn et al. 2008). Barbehenn et al. (2008) ont testé les compositions tanniques du peuplier faux tremble et de l'érable à sucre et leurs types et quantité de tannins diffèrent fortement. Ceux de l'érable nuiraient le plus à la performance biologique (Nicol et al. 1997, Barbehenn et al. 2008). Les quantités de sucres retrouvées chez ces deux mêmes espèces sont également significativement différentes (Lindroth et al. 1993, Lorenzetti 1993).

Or, il s'avère que les sucres sont d'importants stimulants à la consommation pour les lépidoptères (Schoonhoven et al. 2005). La livrée préfère les feuilles de peuplier aux feuilles d'érable (Panzuto et al. 2001, Étilé 2008). De plus, elle préfère les feuilles ayant poussé à la lumière à celles ayant poussé à l'ombre (Panzuto et al. 2001, Fortin and Mauffette 2002). Les feuilles de peuplier faux tremble peuvent contenir jusqu'à trois fois plus de sucres que les feuilles d'érable à sucre (Lorenzetti 1993). Ayant étudié les impacts d'une faible exposition lumineuse sur la croissance et la chimie foliaire, Fortin et Mauffette (2002) ont déterminé que chez l'érable à sucre, les

feuilles de lumière contiennent plus de sucres et sont plus épaisses que les feuilles d'ombre. Hemming et Lindroth (1999) ont eu des résultats similaires pour le peuplier faux tremble.

Les différences dans les performances biologiques et les préférences laissent la place à plusieurs questions : A) Est-ce que les dommages (quantités de feuillage consommé) seront les mêmes selon les hôtes? B) Si les performances sont moins bonnes, qu'en est-il de la consommation? Y a-t-il des patrons d'alimentation différents, en lien avec les baisses de performance? C) Les patrons de consommation (taux et quantités) sont-ils constants selon que la chenille est en situation de consommation forcée (pas de choix) ou en situation de choix face à plusieurs feuilles (deux choix)?

Étant lié à une meilleure survie, la plus forte consommation devrait se retrouver sur le peuplier. Comme une plus forte exposition à la lumière fait augmenter la qualité des feuilles, ceci devrait être corrélé avec un plus haut taux de consommation et une plus grande quantité de feuillage consommée. De plus, il ne devrait pas y avoir de différence dans les taux de consommation si la chenille a plusieurs choix de feuilles à consommer.

3.2 Méthodologie

Les expériences se sont déroulées au centre de recherche de la réserve naturelle Gault de l'Université McGill (45.3°N, 73.0°W), au Mont St-Hilaire, Québec, Canada, durant les mois d'avril à juin 2008.

3.2.1 Insectes

Les bagues d'œufs de livrée des forêts utilisées sont les mêmes que celle décrites dans les expériences du chapitre précédent. Elles proviennent population cueillies sur des peupliers matures. Elles ont été collectées près de St-Félicien, au Lac St-Jean (48°60' N, 72°52' W), au début du mois de mars 2008. Les bagues ont été conservées en réfrigération (4°C et 80% humidité) et à la mi-avril, elles ont été placées en incubateur (22°C). Leur éclosion a été synchronisée avec le débourrement des hôtes vers la fin avril 2008.

3.2.3 Hôtes

Quatre arbres matures (20-25 cm dhp), deux peupliers faux trembles et deux érables à sucre, ont été sélectionnés en bordure de chemin pour favoriser l'accessibilité. La moitié inférieure de chaque arbre sélectionné a été recouverte par des toiles vertes opaques en plastique de façon à cacher le soleil et créer un environnement de croissance ombragé (20% à 30% de pénétration lumineuse). Le suivi sur la température et l'exposition lumineuse a été traité dans le chapitre précédent.

À la fin du mois de mai, deux érables à sucre de sous-bois ont été choisis pour compléter les tests de consommation. Deux érables de 15 cm dhp ont été identifiés sous couvert forestier dense (fermeture d'environ 95%).

3.2.3 Élevage

Une fois sorties de leurs bagues d'œufs, les chenilles ont été séparées en groupes de 40 individus provenant de bagues différentes. Elles ont été élevées dans des contenants de plastique fermés de 1 L. Des feuilles fraîches, de même âge de développement mais provenant d'arbres différents, leur ont été offertes en mode d'alimentation continu. Les pétioles des feuilles ont été insérés dans des tubes de fleuristes contenant de l'eau distillée pour prévenir la dessiccation. Les chenilles ont eu deux patrons d'alimentation différents. Un premier groupe, exclusivement nourri avec du feuillage de peuplier ayant poussé en pleine lumière, a été utilisé pour les tests intra-essence incluant la consommation de peuplier. L'autre groupe, utilisé pour les tests incluant de l'érable à sucre, a été nourri avec une alternance de feuillage de peuplier ayant poussé en pleine lumière (permettant une meilleure croissance des chenilles) et de feuillage d'érable à sucre ayant poussé en pleine lumière. L'alternance d'essence c'est faite aux deux jours afin de ne pas induire de préférence pour l'une ou l'autre des essences consommées. Les stades larvaires ont été estimés à l'aide du dénombrement des mues successives et par la comparaison de la taille des capsules céphaliques.

3.2.4 Bioessais

Vingt-quatre heures suivant la fin de la mue, des chenilles de stade 4 ont été choisies aléatoirement dans les contenants d'élevage pour être utilisées individuellement lors des tests de consommation. Suite à leur utilisation, les chenilles ont été placées dans un contenant d'élevage différent.

Deux types de pétris ont été utilisés:

- 1) Des pétris de 30 cm de diamètre troués avec deux embouts de fleuristes collés sur des côtés opposés du pétri pour y mettre deux feuilles non superposées. Ils ont été utilisés pour les tests de discrimination avec choix.

Lors de ces tests, chaque chenille a été contrainte à un des cinq choix suivants :

1	Feuilles de peuplier lumière (PL)	vs	Feuilles de peuplier ombre (PO)
2	Feuilles d'érable lumière (EL)	vs	Feuilles d'érable ombre (EO)
3	Feuilles de peuplier lumière(PL)	vs	Feuilles d'érable lumière (EL)
4	Feuilles d'érable lumière (EL)	vs	Feuilles de peuplier ombre (PO)
5	Feuilles d'érable ombre (EO)	vs	Érable de sous-bois (EF)

2) Des petits pétris de 10 cm de diamètre eux aussi troués avec un embout de fleuriste ont été utilisés pour les tests de comportements de base sans choix, avec une feuille de chacun des traitements ci-haut mentionnés (pour montage, voir chapitre 2 figure 2.1).

3.2.5 Préparation des chenilles

Pour favoriser un début rapide de l'alimentation (Despland and Hamzeh 2004) et s'assurer que le matériel non-digéré a bien été expulsé (Despland and Noseworthy 2006), les chenilles ont été mises en jeûne dans les pétris du montage expérimental pour une période de 12 heures avant les tests. Lors du départ des tests, les chenilles devaient avoir le corps perpendiculaire à la nervure principale des feuilles, avoir la tête dans la même direction (vers le haut du montage expérimental) et être à environ deux centimètres de la pointe de la feuille (ou entre les deux feuilles lors des tests de discrimination) (voir chapitre 2 figure 2.1).

3.2.6 Dispositifs expérimentaux et prise de données

L'étude comportementale s'est effectuée, simultanément, à l'aide de deux dispositifs expérimentaux. Le premier dispositif a été utilisé pour tester la consommation forcée, (sans choix) de la livrée et ainsi définir son comportement alimentaire de base.

Un second dispositif constitué de tests de consommation avec choix a été utilisé pour tester la capacité de discrimination et la sélection alimentaire de la livrée.

Lors de l'expérience, pour chaque pétri, le suivi temporel des montages c'est effectué à l'aide de photographies numériques. Les pétris ont été photographiés aux heures durant 6 heures, afin de déterminer l'aire de consommation des repas ainsi que les patrons temporels d'exploration et de préférence.

De plus, le temps total de consommation de chaque chenille sur les différents traitements, obtenus un chapitre précédent, a été utilisé pour trouver leur taux de consommation.

Du 29 mai 2007 au 4 juin 2007, les chenilles ont été suivies à tous les jours. La prise de données s'est fait à l'aide de 12 réplicats de chaque montage expérimental et de plusieurs expériences se déroulant simultanément durant la journée de suivi (voir figure 2.2 du chapitre 2). À chaque jour, à l'aide de quatre caméras, quatre réplicats ont été filmés et photographiés à 9h, quatre autres à 10h et quatre autres à 11h, pour un total de 12 réplicats par jours. Les photos ont été prises au temps 0h, 1h, 2h, 3h, 4h, 5h et 6h pour chaque pétri. Les pétris étaient ensuite nettoyés, désinfectés, asséchés et des chenilles y étaient replacées pour effectuer leurs jeûnes.

3.2.7 Analyses photo

Des données provenant de l'analyse vidéo de la première heure des tests, effectués en détail au chapitre précédent, un seul type de comportement a été réutilisé, soit : la consommation (l'individu ingère une partie de la feuille).

L'analyse des photographies a servi à extraire l'aire de la feuille (sans pétiole) et la surface consommée par les chenilles. Ces mesures ont été calculées en pixels à l'aide du logiciel *Image J*. La surface consommée à un temps donné a été obtenue en soustrayant la surface restante de la feuille de la surface obtenue au temps précédent. Afin de ne pas avoir de biais lié aux différences d'épaisseur des feuilles (voir tableau 2.1 du chapitre 2), la surface foliaire consommée (pixel) fut transformée en poids frais consommé (mg).

$$\text{Poids frais consommé (mg)} = \frac{\text{Poids frais de la feuille (mg)}}{\text{Surface de la feuille (pixel)}} * \text{Surface consommée (pixel)}$$

3.2.8 Analyses statistiques

Les tests statistiques ont tous été effectués à l'aide du programme de statistique JMP version 5.1. Les données ont été transformées en log lorsque leur distribution des résidus n'était pas normale. Les seuls résultats exclus sont ceux provenant de chenilles n'ayant rien consommé durant la totalité des six heures du suivi. Des analyses de variance de type ANOVA et des tests de Tukey ont été faits à l'aide de deux modèles différents.

Pour les tests de suivis temporels de la consommation, des analyses de variances ont été effectuées sur les poids frais moyens consommés des traitements foliaires pour chaque heure isolément. Il n'y a pas eu de test en série temporelle, les données n'étant pas indépendantes d'une heure à l'autre.

Pour les taux de consommation, les analyses de variances ont été effectuées sur : 1) les différents taux moyens obtenus lors des tests de comportement de base (sans choix); 2) sur les taux obtenus lors des tests de discrimination (avec choix). Les taux sans choix ont été également comparés aux taux avec choix.

Les valeurs d'erreurs types proviennent des valeurs des données brutes alors que les tests de Tukey proviennent des valeurs en log.

3.3 Résultats

3.3.1 Taux de consommation

La livrée des forêts a démontré un taux de consommation supérieur sur les feuilles de peuplier ayant poussé à l'ombre (PO) autant dans les tests de comportement alimentaire de base (sans choix) (tableau 3.1) que dans les tests de discrimination (avec choix) (tableau 3.2). Dans les deux types de tests, l'érable est l'essence la moins consommée avec peu de différences entre les traitements d'ombre, de lumière ou de sous bois. Les taux de consommation des deux traitements de peuplier (PO 34,01 mg/h et PL 30,95 mg/h) sont près du double de ceux sur érable, tous traitements confondus (EO 15,78 mg/h; EL 15,31 mg/h et EF 14,89 mg/h). Les taux de consommation n'ont pas variés significativement selon la présence ou l'absence de choix, à l'exception des feuilles de peuplier ombre, où le taux de consommation est le plus grand lors des expériences avec choix ($P=0,0453$).

3.3.2 Consommation comportement alimentaire de base (sans choix)

La consommation la plus importante a été effectuée durant la première heure, pour tous les traitements (figure 3.1). Les chenilles ont eu deux patrons d'alimentation différents selon l'essence consommée, l'érable étant l'essence la moins consommée comparativement au peuplier.

Tous les traitements d'érable ont offert des performances similaires entre eux quant à la surface consommée et n'ont pas présenté une consommation marquée passé la première heure de consommation contrairement au peuplier. Le traitement le plus fortement consommé sont les feuilles de peuplier ombre, suivit des feuilles de peuplier lumière et suivit finalement des traitements de feuilles d'érable confondus. De manière générale, la plus forte consommation a été pour les feuilles de peuplier ombre, mais à chaque temps, il n'y a pas eu de différence significative entre peuplier ombre et peuplier lumière, sauf à la cinquième heure du suivi. Pour les deux traitements de peuplier, il y a eu reprise plus importante de la consommation vers la fin du suivi indiquant la présence d'un second repas (figure 3.1).

3.3.3 Impact de la présence du choix sur la consommation

Dans tous les cas, la consommation cumulée avec choix (addition des moyennes de consommation sur chaque choix) a été similaire à la consommation obtenue sans choix (figure 3.2 à 3.6). La présence de choix n'aurait donc pas d'impact sur le

volume total de feuillage que la chenille a consommé. De plus, les chenilles consommaient principalement seulement une des deux feuilles présentées.

Pour chaque traitement, lorsque les consommations avec choix d'une essence et d'une exposition lumineuse donnée sont significativement différentes du même traitement sans choix, cela nous indique que la chenille a préféré ou délaissé une feuille par rapport à l'autre présente. Avec les feuilles de peuplier lumière (figure 3.2), la consommation a été différente lorsqu'elles étaient en présence de feuilles de peuplier ombre. Les feuilles de peuplier ombre (figure 3.3) ont été, pour presque toutes les heures du test, significativement moins consommées lorsqu'en présence de feuilles d'érable lumière.

Les feuilles d'érable lumière ont été consommées de manière similaire selon les accompagnements (figure 3.4), à l'exception de la deuxième et troisième heure du suivi, où elles ont été significativement moins consommées lorsqu'accompagnées de feuilles de peuplier lumière. Les feuilles d'érable ombre ont été les plus touchées par la présence de choix (figure 3.5). En effet, les deux tests en présence d'une autre feuille ont été significativement moins consommés que les feuilles seules, et ce, à chaque heure. Les feuilles d'érable de sous-bois ont eu la même consommation, peu importe la présence de choix ou non (figure 3.6).

Tableau 3.1 - Taux de consommation moyens des tests de comportements alimentaires de base (sans choix) pour la première heure de consommation selon les traitements foliaires. PO= peuplier ombre; PL= peuplier lumière; EO=érable ombre; EL=érable lumière et EF=érable sous-bois (dl= 4, F ratio= 5,758, p= 0,0006).

Traitements	Taux de consommation (mg/h)	Test de Tukey	N
PO	36,44	a	14
PL	31,3	ab	14
EL	19,91	bc	10
EO	18,91	bc	15
EF	12,82	c	9

Tableau 3.2 - Taux de consommation moyens des tests de discrimination (avec choix) pour la première heure de consommation selon les traitements foliaires. PO= peuplier ombre; PL= peuplier lumière; EO=érable ombre; EL=érable lumière et EF=érable sous-bois (dl= 4, F ratio= 12,393, p= <.0001).

Traitements	Taux de consommation (mg/h)	Test de Tukey	N
PO	49,08	a	12
PL	28,37	ab	12
EL	18,6	c	18
EF	15,82	bc	5
EO	15,72	c	8

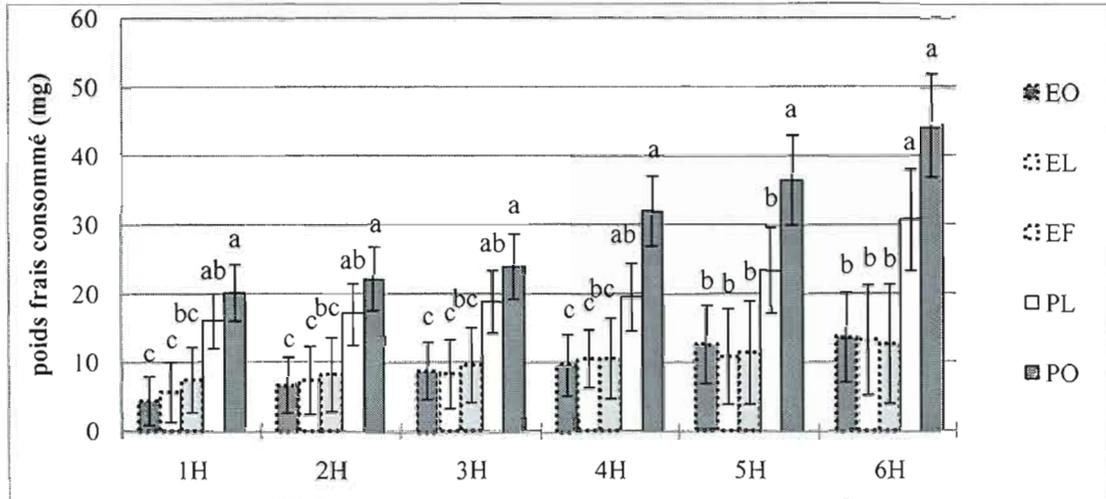


Figure 3.1 - Évolution de la consommation cumulative moyenne de poids frais foliaire dans les tests de comportement alimentaire de base (sans choix) lors de la prise de photos aux heures, durant 6 heures. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement.

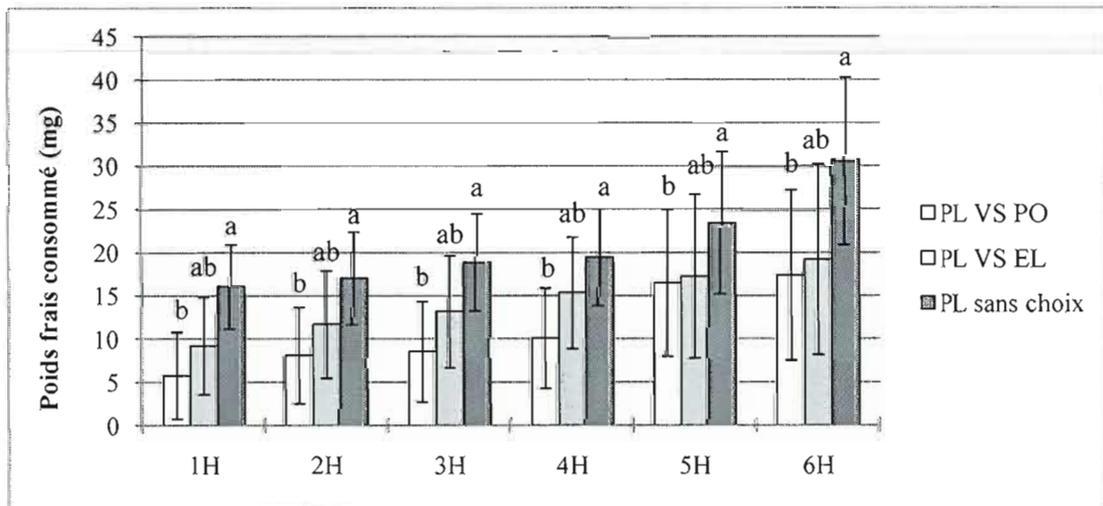


Figure 3.2 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles de peuplier lumière (PL) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement. Les analyses de variances ont été effectuées avec les valeurs en log, les barres d'erreurs sont celles des valeurs réelles.

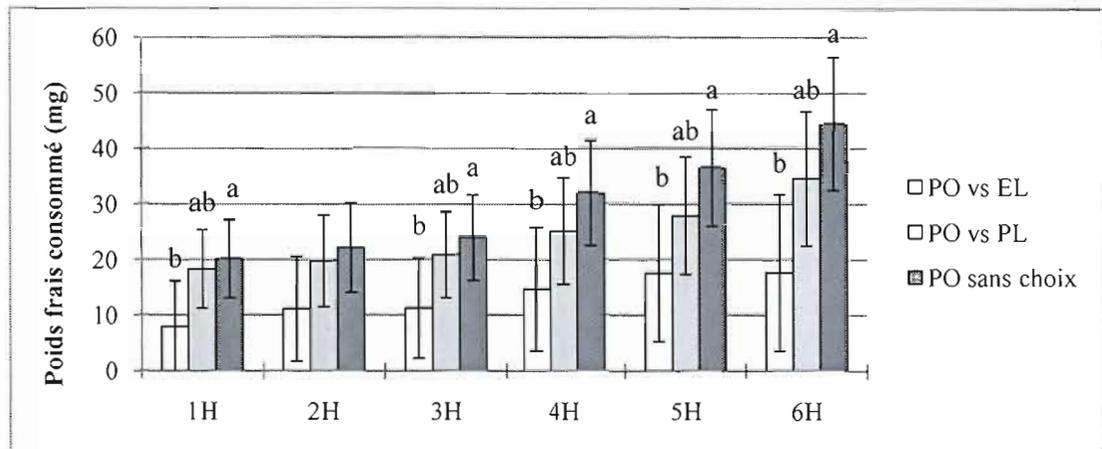


Figure 3.3 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles de peuplier ombre (PO) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement. Les analyses de variances ont été effectuées avec les valeurs en log, les barres d'erreurs sont celles des valeurs réelles.

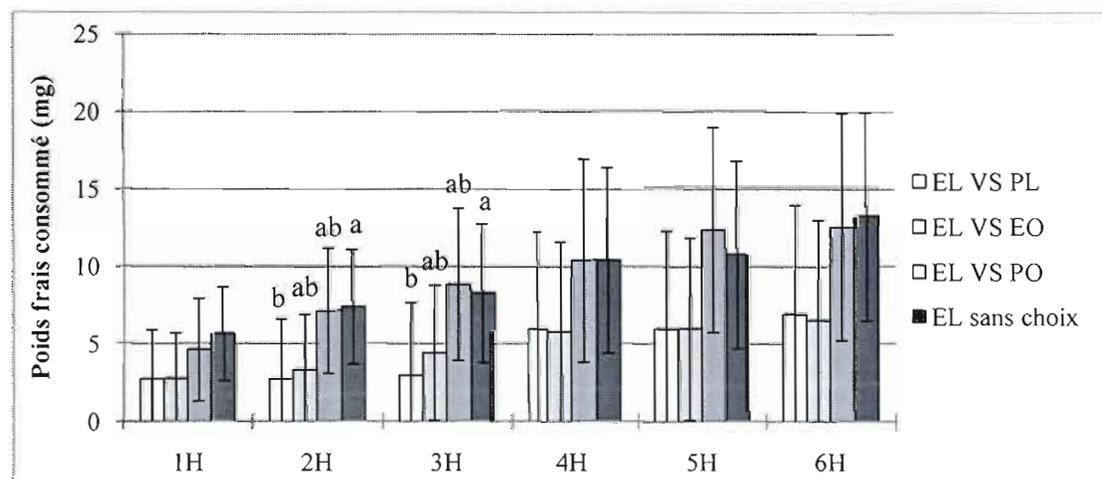


Figure 3.4 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles d'érable lumière (EL) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement. Les analyses de variances ont été effectuées avec les valeurs en log, les barres d'erreurs sont celles des valeurs réelles.

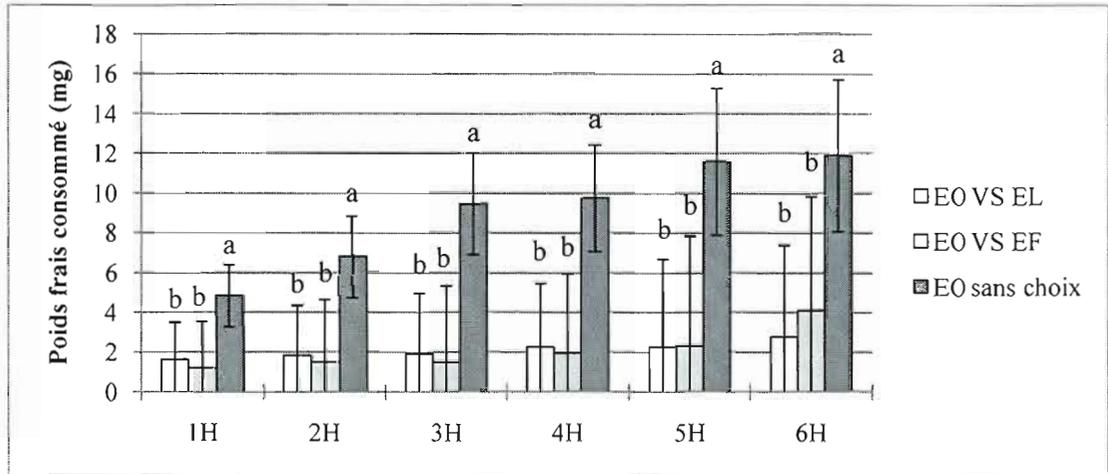


Figure 3.5 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles d'érable ombre (EO) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement. Les analyses de variances ont été effectuées avec les valeurs en log, les barres d'erreurs sont celles des valeurs réelles.

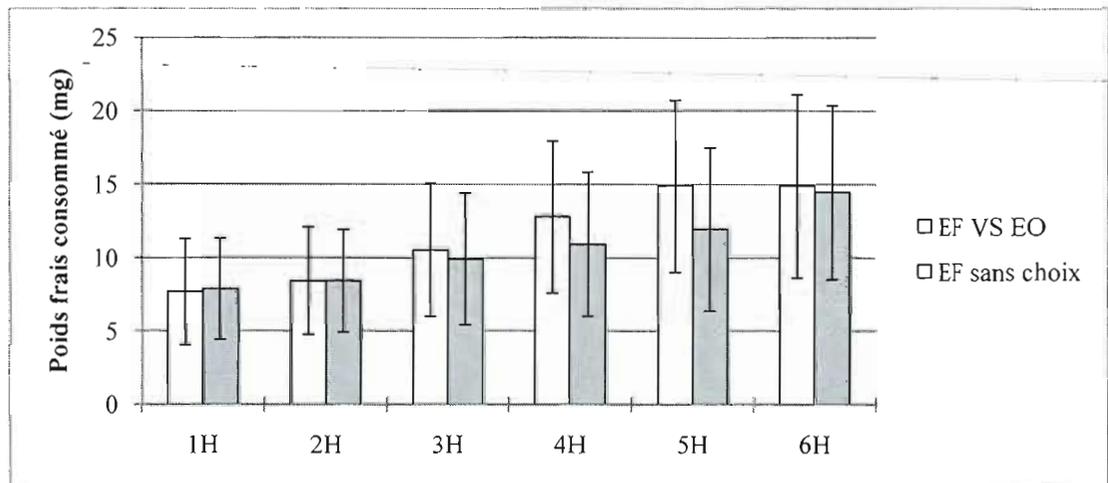


Figure 3.6 - Consommation (en mg) des traitements de feuilles d'érable de sous-bois (EF) selon l'accompagnement. Les lettres indiquent où des différences ont été observées pour chaque heure seulement. Les analyses de variances ont été effectuées avec les valeurs en log, les barres d'erreurs sont celles des valeurs réelles.

3.4 Discussion

3.4.1 Variations des quantités consommées selon les hôtes

Les taux de consommation et les quantités consommées ont été près de deux fois plus élevés sur le peuplier que sur l'érable. Nous savions déjà que la chenille avait une préférence pour le peuplier (Panzuto et al. 2001), mais cette préférence n'avait pas été bien quantifiée en termes de taux de consommation et volume consommé sur une longue durée de temps. Les concentrations en sucres plus élevées chez le peuplier (Lindroth et al. 1993, Lorenzetti 1993) sont probablement corrélées avec le plus fort taux de consommation de la livrée, les chenilles étant positivement influencées par la présence de sucres (Panzuto et al. 2002, Schoonhoven et al. 2005). Moins sucré, l'érable serait moins stimulant à consommer. Mais il est également possible que d'autres composés chimiques tels que l'azote, des nutriments, des composés secondaires et des facteurs physiques comme l'épaisseur aient influencés positivement la consommation de peuplier (Schoonhoven et al. 2005)

3.4.2 Lien entre les patrons d'alimentation et les performances biologiques

La plus forte consommation chez le peuplier permettrait une plus grande disponibilité de matériel à transformer en biomasse et un plus grand poids des pupes (Begon et al. 1990). Chez l'érable, une consommation plus faible pourrait être liée à un développement plus lent, à une plus faible biomasse et un poids de pupes inférieur. Un développement plus lent, une biomasse plus faible et de moins bonnes

performances de livrées des forêts s'alimentant d'érable à sucre ont également été observés par Nicol et al (1997). De plus, en ce qui concerne les quantités de feuillage consommées, le peuplier serait plus facile à digérer que l'érable.

Les composés secondaires retrouvés chez les peupliers sont en majeure partie des tannins condensés alors que les feuilles d'érable contiennent principalement des tannins hydrolysables (Barbehenn et al. 2008). La composition tannique du peuplier à base de tannins condensés serait beaucoup moins oxydative dans le système digestif de la chenille que celle de l'érable à base de tannins hydrolysables (Barbehenn et al. 2008). Lors de l'alimentation, les chenilles synthétisent des molécules antioxydantes pour se protéger des radicaux libres créés par la digestion des tannins. Si l'expression de radicaux libres est plus grande que les antioxydants contenus dans l'intestin de la chenille, un stress oxydatif s'en suit (Barbehenn et al. 2008).

Ces derniers auteurs ont démontré que les niveaux de radicaux libres trouvés dans la chenille suite à la consommation de peuplier faux tremble sont très bas alors qu'ils sont très élevés (près de 40 fois) chez l'érable à sucre. La composition tannique de l'érable à sucre serait donc plus oxydative que celle du peuplier, ce qui nuirait à l'assimilation, à la digestion et par extension aux performances biologiques et pourrait aussi faire diminuer la consommation. Les différences de performances biologiques pourraient donc être causées à la fois par une consommation différentielle et une chimie moins adéquate chez l'érable.

3.4.3 Impacts du choix sur les patrons de consommation

Un des résultats inattendu est la plus forte consommation de feuilles de peuplier ombre lors des tests de comportement alimentaire de base (sans choix) et en présence de peuplier lumière lors des tests avec choix. Un second résultat inattendu est l'absence de constance de cette préférence lorsque ces mêmes feuilles sont mises dans une arène de choix avec des feuilles d'érable lumière. Il est possible que les feuilles plus minces de peuplier ombre aient été plus faciles à consommer (Peeters et al. 2007). De plus, les plus faibles quantités de sucres accompagnées de plus faible teneur en composés secondaires des feuilles de peuplier ombre (Hemming and Lindroth 1999) se sont révélée suffisamment stimulante pour être consommée en plus grande quantité. La présence de choix n'a pas vraiment affecté la consommation avec les feuilles de peuplier lumière, d'érable lumière et d'érable de sous-bois. Ceci nous indique une réponse relativement constante des chenilles face à ces traitements. Le choix semblerait aléatoire. Les feuilles d'érable ombre ont, par contre, la consommation la plus faible de tous les traitements lors des tests de choix.

Les feuilles d'érable ombre sont certainement les moins appréciées lorsque mises en situation de choix. Les feuilles d'érable ombre contiennent moins de tannins hydrolysables et de tannins condensés (McDonald et al. 1999, Agrell et al. 2000). Elles sont également plus minces que les feuilles d'érable lumière. Malgré ces caractéristiques aidantes, elles n'ont pas su stimuler suffisamment pour être consommées en grande quantité. De plus, il n'y a pas une forte évidence que

plusieurs repas y soient survenus le long des 6 heures de suivi des tests de choix, alors que c'est le cas pour les autres feuilles présentées. Il est possible que ce soit les plus faibles taux de sucres présents dans ces feuilles (Fortin and Mauffette 2002) qui entrent en jeu. Les chenilles étant sensibles à de faibles concentrations en sucres (Dethier 1939) ont pu peut-être *goûter* la faible appétence des feuilles d'érable ombre et en consommer en moins grande quantité, ce qui n'a pas été le cas avec les choix de meilleure qualité.

Face à des choix de bonne qualité (PO vs PL, PL vs EL, PO vs EL), la chenille ne démontre pas de grandes différences de consommation entre ces traitements. Une situation similaire a été obtenue avec Despland and Noseworthy (2006), où il n'y avait discrimination qu'avec les cas extrêmes. C'est ce qui pourrait expliquer l'absence de constance des consommations obtenues avec les feuilles de peuplier ombre. D'autres généralistes ont aussi démontré une grande acceptation pour de multiples hôtes (Bernays and Minkenberg 1997). Il est possible que malgré la stimulation plus faible qu'offre les feuilles d'érable à la lumière, elles soient tout de même un choix acceptable et changer de diète n'en vaut pas le coût potentiel.

Changer de diète amène une plus grande consommation d'énergie et amène la chenille à s'exposer à un plus grand risque de prédation (Begon et al. 1990). S'accommoder d'une source alimentaire de moindre qualité peut également amener de moindre performances biologiques (Simpson and Raubenheimer 2001, Fortin and Mauffette 2002, Barbehenn et al. 2009). Ce coût peut parfois être comblé par une

consommation compensatoire plus importante (Berner et al. 2005, Despland and Noseworthy 2006). C'est ce qui semble être le cas lorsque la chenille se retrouve en situation de consommation forcée sans choix avec des feuilles d'érable ombre, cette consommation n'étant pas significativement différente des autres traitements d'érable.

3.4.4 Impacts pour les arbres et prévisions épidémiques

Les différentes quantités de feuillage consommées et taux de consommation peuvent être projetés au niveau des dégâts sur les arbres et du développement des colonies épidémiques. Comme les taux de consommation sont plus grands sur les peupliers, il est tentant de penser que les dommages seraient également plus importants sur les peupliers que sur les érables. Les peupliers font des feuilles en continu comparativement aux érables qui ont une feuillaison unique (Dickmann et al. 2001). Parfois l'érable peut aussi faire plusieurs feuillaisons (Kruger and Reich 1997), sous certaines conditions cependant.

Les peupliers peuvent faire une deuxième vague de feuilles suite à une importante défoliation (St. Clair et al. 2009). Selon ces auteurs, ces secondes feuilles sont plus grandes, plus épaisses avec moins de nutriments et de sucrose mais ont un taux photosynthétique similaire. Ces nouvelles feuilles ont des concentrations de glycosides phénolés et de tannins condensés deux à trois fois supérieures et une

certaine conservation de ces caractéristiques se fait lors de la production des feuilles l'année suivante.

Les peupliers, malgré une plus forte consommation que sur l'érable, auraient la capacité de se remettre de la défoliation et acquerraient une meilleure résistance à la consommation dans les années subséquentes. Si le peuplier renouvelle ses feuilles, l'érable les défend plus.

Pour l'arbre, il y a un coût lié à la production de composés de défense et les plantes poussant rapidement ont tendance à diriger les ressources vers la croissance plutôt que vers la défense (Simms and Rausher 1987, Herms and Mattson 1992). Il est possible que ce soit la raison qui explique que le peuplier, espèce à croissance rapide, ait moins de composés secondaires nuisant à l'herbivorie que l'érable, à croissance plus lente.

De plus, liées à une plus faible consommation et de moins bonnes performances, les épidémies dans les érablières devraient prendre plus de temps pour atteindre leur climax et devraient avoir moins de descendances. Des études supplémentaires sont nécessaires afin de comparer les résultats provenant de l'alimentation isolée en pétri et le développement de colonies sur des arbres en forêt afin de mieux comprendre et modéliser le développement et le comportement de la livrée de forêts en cas d'épidémies et ainsi mieux prévoir les dommages causés.

CONCLUSION GÉNÉRALE

À la lumière de ces expériences, la livrée n'a pas présenté le même patron d'alimentation selon l'essence qu'elle avait à consommer. Conformément à nos hypothèses de départ, le peuplier faux tremble est l'essence la plus consommée. L'effet d'une différente exposition lumineuse a également été notable, particulièrement avec l'érable à sucre. Les changements chimiques ont donc été assez importants pour induire une différence dans le comportement d'alimentation de la livrée des forêts et permettre à cette dernière de démontrer une certaine capacité de discrimination.

Le degré d'acceptabilité de la nourriture par la livrée n'a pas suivi linéairement les variations photosynthétiques ni celles des quantités de sucres théoriquement prévues. Une étude de la discrimination essentiellement basée sur les sucres ne semble donc pas être un bon modèle opératoire. Lorsque la chenille reçoit des stimulations sous un certain seuil d'acceptabilité, la chenille serait moins encline à consommer. Passé ce seuil, plusieurs facteurs chimiques comme l'azote, des nutriments, des composés secondaires et des facteurs physiques comme l'épaisseur auraient un plus grand rôle à jouer dans la sélection du repas que les sucres uniquement.

Les faibles quantités consommées, liées à sa composition chimique nuisant à l'assimilation, font de l'érable un hôte moins approprié. Les différences de

performances biologiques pourraient donc être causées à la fois par une consommation différentielle et une chimie moins adéquate chez l'érable.

Implications pour la gestion forestière

Comme l'ont soulevé Lorenzetti et Cooke (2006), pour un gestionnaire forestier devant contrôler des ravageurs dans le cadre d'une foresterie durable ou bien modéliser des perturbations naturelles afin d'effectuer des calculs de rendements forestiers, une approche à long terme incluant la dynamique des populations d'insectes est critique et essentielle.

Les taux de consommation et les quantités consommées étant près de deux fois plus élevés sur le peuplier que sur l'érable, il faudrait s'attendre à une plus importante défoliation chez le peuplier. Il reste à voir si les peupliers, ayant la capacité de se remettre de la défoliation, acquièrent réellement une meilleure résistance à la consommation dans les années subséquentes. De plus, liées à une plus faible consommation et de moins bonnes performances, les épidémies dans les érablières devraient prendre plus de temps pour atteindre leur climax et devrait permettre moins de descendances chez la livrée.

Plus les chenilles seront sur un hôte offrant une composition chimique sous le seuil d'acceptation de la livrée et plus les dommages, en début de propagation, risqueront d'être sur le dessus de la canopée et plus les chenilles devraient se déplacer d'un hôte

à l'autre. Les chenilles de stade 4 et 5 étant moins difficiles, il est probable que les chenilles seront capables de consommer les feuilles d'ombre du bas de l'arbre puisque c'est la seule source alimentaire disponible. Comme les changements de diètes n'étaient pas fréquents, il est possible qu'elles se contentent des feuilles présentes.

Il serait intéressant de déterminer si les seuils d'acceptabilités sont constants pour tous les stades larvaires de la livrée, les plus jeunes stades risquant d'être plus sensibles que les stades plus avancés à la chimie foliaire. De plus, il est possible que les phytophages ne dévorant qu'une partie de la feuille telles que les mineuses ne réagissent pas de la même façon aux variations chimiques qu'un généraliste telle que la livrée des forêts.

BIBLIOGRAPHIE

- Agrell, J., B. Kopper, E. P. McDonald, and R. L. Lindroth. 2005. CO₂ and O₃ effects on host plant preferences of the forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*). *Global Change Biology* **11**:588-599.
- Agrell, J. A., E. P. McDonald, and R. L. Lindroth. 2000. Effects of CO₂ and light on tree phytochemistry and insect performance. *Oikos* **88**:259-272.
- Albert, P. J., C. Cearley, F. Hanson, and S. Parisella. 1982. Feeding responses of eastern spruce budworm larvae to sucrose and other carbohydrates. *Journal of Chemical Ecology* **8**:233-239.
- Albert, P. J. and P. A. Jerrett. 1981. Feeding preference of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) larvae to some host-plant chemicals. *Journal of Chemical Ecology* **7**:391-402.
- Barbehenn, R., S. Cheek, A. Gasperut, E. Lister, and R. Maben. 2005. Phenolic compound in red oak and sugar maple leaves have pooxidant activities in the midgut fluids of *Malacosoma disstria* and *Orgyia leucostigma* caterpillars. *Journal of Chemical Ecology* **31**:969-988.
- Barbehenn, R., A. Jaros, G. Lee, C. Mozola, Q. Weir, and J. Salminen. 2009. Tree resistance to *Lymantria dispar* caterpillars: importance and limitations of foliar tannin composition. *Oecologia* **159**:777-788.
- Barbehenn, R., Q. Weir, and J. Salminen. 2008. Oxidation of ingested phenolics in the tree-feeding caterpillar *Orgyia leucostima* depends on foliar chemical composition. *J Chem Ecol* **34**:748-756.
- Barbosa, P. and M. R. Wagner. 1989. Introduction to forest and shade tree insects. Academic Press, San Diego.
- Batzer, H. O., M. P. Martin, W. J. Mattson, and W. E. Miller. 1995. The forest tent caterpillar in Aspen stands: Distribution and density estimation of four life stages in four vegetation strata. *Forest Science* **41**:99-121.
- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. 2nd edition. Blackwell Science, Boston, MA.
- Behmer, S. T., S. J. Simpson, and D. Raubenheimer. 2002. Herbivore Foraging in Chemically Heterogeneous Environments: Nutrients and Secondary Metabolites. *Ecology* **83**:2489-2501.
- Bernays, E. A. and R. F. Chapman. 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.
- Bernays, E. A. and O. P. J. M. Minkenberg. 1997. Insect Herbivores: Different reasons for being a generalist. *Ecology* **78**:1157-1169.
- Bernays, E. A. and S. J. Simpson. 1982. Control of food intake. *Advances in Insect Physiology* **16**:59-118.
- Bernays, E. A., M. S. Singer, and D. Rodrigues. 2004. Foraging in nature: foraging efficiency and attentiveness in caterpillars with different diet breadths. *Ecological Entomology* **29**:389-397.
- Berner, D., W. U. Blanckenhorn, and C. Korner. 2005. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos* **111**:525-533.

- Brandt, J. P., H. F. Cerezke, K. I. Mallett, W. J. A. Volney, and J. D. Weber. 2003. Factors affecting trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) health in the boreal forest of Alberta, Saskatchewan, and Manitoba, Canada. *Forest Ecology and Management* **178**:287-300.
- Chambers, P. G., D. Raubenheimer, and S. J. Simpson. 1997. The selection of nutritionally balanced foods by *Locusta migratoria*: the interaction between food nutrients and added flavours. *Physiological Entomology* **22**:199-206.
- Chapman, R. F. 1995. Chemosensory Regulation of Feeding. Pages 101-135 in R. F. Chapman and G. De Boer, editors. *Regulatory mechanism in insect feeding*. Chapman & Hall, New York.
- Chapman, R. F. 2003. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annu. rev. Entomol.* **48**:455-484.
- Churchill, G. B., H. H. John, D. P. Duncan, and A. C. Hodson. 1964. Long-Term Effects of Defoliation of Aspen by the Forest Tent Caterpillar. *Ecology* **45**:630-636.
- Colasurdo, N. and E. Despland. 2005. Social Cues and Following Behavior in the Forest Tent Caterpillar. *Journal of Insect Behavior* **18**:77-87.
- Colasurdo, N., A. Dussutour, and E. Despland. 2007. Do food protein and carbohydrate content influence the pattern of feeding and the tendency to explore of forest tent caterpillars? *Journal of Insect Physiology* **53**:1160-1168.
- Comtois, B. 1998. *Notions d'entomologie forestière*. 2eme edition. Modulo, Mont-Royal.
- Cooke, B. J. and F. Lorenzetti. 2006. The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* **226**:110-121.
- Costa, J. T. 1993. Larval ontogeny and survivorship of eastern tent caterpillar colonies. *Journal of Research on the Lepidoptera* **32**:89-98.
- DCF. 2005. Aires infestées par la livrée des forêts, au Québec, en 2002. Pages 1-6 in MRNF, editor. *Gouvernement du Québec, Québec*.
- DEPF. 2007. Relevé des insectes et des maladies des arbres au Québec: Faits saillants à la fin de juillet 2007. Page 15 pp. in MRNF, editor. *Gouvernement du Québec, Québec*.
- Despland, E. and S. Hamzeh. 2004. Ontogenic changes in social behaviour in the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **56**:177-184.
- Despland, E. and M. K. Noseworthy. 2006. How well do specialist feeders regulate nutrient intake? Evidence from a gregarious tree-feeding caterpillar. *The Journal of Experimental Biology* **209**:1301-1309.
- Dethier, V. G. 1939. Taste thresholds in lepidopterous larvae. *Biol. Bull.* **76**:325-329.
- Dethier, V. G. and J. H. Kuch. 1971. Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. *Z. vergl. Physiologie* **72**:343-363.
- Dickmann, D. I., J. G. Isebrands, J. E. Eckenwalder, and J. Richardson. 2001. *Poplar culture in North America*. National Research Council of Canada, Ottawa.
- Drouin, J. 2007. *Le comportement alimentaire d'un herbivore généraliste (Malacosoma disstria HBN) sur des assemblages foliaires de peuplier et d'érable*. Université du Québec a Montréal.
- Dussutour, A., S. J. Simpson, E. Despland, and N. Colasurdo. 2007. When the group denies individual nutritional wisdom. *Animal Behavior* **74**:931-939.
- Ellsworth, D. S. and P. B. Reich. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* **96**:169-178.

- Étilé, E. 2008. Comportement alimentaire de la livrée des forêts (Malacosoma disstria Hübner) sur quatre de ses plantes hôtes. Mémoire. UQAM.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* **51**:565-581.
- Fielding, D., J. and L. S. Defoliart. 2008. Discriminating tastes: self-selection of macronutrients in two populations of grasshoppers. *Physiological Entomology* **33**:264-273.
- Fitzgerald, T. D. 1995. The tent caterpillars. Cornell University Press, New York.
- Fitzgerald, T. D. and J. S. Edgerly. 1979. Specificity of trail markers of forest and eastern tent caterpillars. *Journal of Chemical Ecology* **5**:565-574.
- Fitzgerald, T. D. and C. R. Visscher. 1996. Foraging behavior and growth of isolated larvae of a social caterpillar, *Malacosoma americanum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **81**:293-299.
- Forêts, D. d. l. E. e. d. l. P. d. 2007. Relevé des insectes et des maladies des arbres au Québec: Faits saillants à la fin de juillet 2007. Page 15 pp. *in* MRNF, editor. Gouvernement du Québec, Québec.
- Fortin, M. and Y. Mauffette. 2002. The suitability of leaves from different canopy layers for a generalist herbivore (Lepidoptera: Lasiocampidae) foraging on sugar maple. *Can. J. For. Res.* **32**:379-389.
- Frey, B. R., V. J. Lieffers, E. H. Hogg, and S. M. Landhäusser. 2004. Predicting landscape patterns of aspen dieback: mechanisms and knowledge gaps. *Can. J. For. Res.* **34**:1379-1390.
- Halliday, W. E. D. and A. W. A. Brown. 1943. The Distribution of Some Important Forest Trees in Canada. *Ecology* **24**:353-373.
- Hartmann, H. and C. Messier. 2008. The role of forest tent caterpillar defoliations and partial harvest in the decline and death of sugar maple. *Annals of Botany* **102**:377-387.
- Heinrich, B. 1979. Foraging Strategies of Caterpillars (Leaf Damage and Possible Predator Avoidance Strategies). *Oecologia* **42**:325-337.
- Hemming, J. D. and R. L. Lindroth. 1995. Intraspecific variation in aspen phytochemistry: effects on performance of gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia* **103**:79-88.
- Hemming, J. D. C. and R. L. Lindroth. 1999. Effect of light and nutrient availability on aspen: Growth, phytochemistry, and insect performance. *Journal of Chemical Ecology* **25**:1687-1714.
- Hemming, J. D. C. and R. L. Lindroth. 2000. Effects of Phenolic Glycosides and Protein on Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and Forest Tent Caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) Performance and Detoxication Activities. *Environmental Entomology* **29**:1108-1115.
- Hermes, D. A. and W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants - to grow or defend. *Q. Rev. Biol.* **67**:283-335.
- Hunter, A. F. and M. J. Lechowicz. 1992. Foliage quality changes during canopy development of some northern hardwood trees. *Oecologia* **89**:316-323.
- Karban, R. and J. H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**:331-348.

- Kruger, E. L. and P. B. Reich. 1997. Response of hardwood regeneration to fire in mesic forest openings. II. Leaf gas exchange, nitrogen concentration, and water status. *Can. J. For. Res.*:1832-1840.
- Lachance, D. 1995. Insectes forestiers ravageurs dans la région du Québec. Pages 29-40 in J. A. Armstrong and W. G. H. Ives, editors. *Insectes forestiers ravageurs au Canada*. Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Ottawa.
- Lindroth, R. L. and M. S. Bloomer. 1991. Biochemical ecology of the forest tent caterpillar: responses to dietary protein and phenolic glycosides. *Oecologia* **86**:408-413.
- Lindroth, R. L., K. K. Kinney, and C. L. Platz. 1993. Responses of Deciduous Trees to Elevated Atmospheric CO₂: Productivity, Phytochemistry, and Insect Performance. *Ecology* **74**:763-777.
- Lorenzetti, F. 1993. Performances relatives de la livrée des forêts *Malacosoma disstria* Hbn. sur l'érable à sucre *Acer saccharum* Marsh. sain et déperé et sur le peuplier faux-tremble *Populus tremuloides* Michx. en relation avec la chimie foliare. Université du Québec a Montréal, Montréal.
- Martineau, R. 1985. Les insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Page 283 in S. c. d. forêts, editor. Ministère des Approvisionnement des Services Canada, Ottawa.
- McDonald, E. P., J. A. Agrell, and R. L. Lindroth. 1999. CO₂ and light effects on deciduous trees: growth, foliar chemistry, and insect performance. *Oecologia* **119**:389-399.
- Nicol, R. W., J. T. Arnason, B. V. Helson, and M. M. Abou-Zaid. 1997. Effect of host and nonhost trees on the growth and development of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Can. Entomol.* **129**:991-999.
- Niinemets, U., O. Kull, and J. D. Tenhunen. 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* **18**:681-696.
- Noseworthy, M. K. and E. Despland. 2006. How do primary nutrient affect the performance and preference of forest tent caterpillars on trembling aspen? *Can. Entomol.* **138**:367-375.
- Onoda, Y., F. Schieving, and N. P. R. Anten. 2008. Effect of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: a conceptual approach. *Annals of Botany* **101**:727-736.
- Panzuto, M., F. Lorenzetti, Y. Mauffette, and P. J. Albert. 2001. Perception of aspen and sun/shade sugar maple leaf solubles extracts by larvae of *Malacosoma disstria*. *Journal of Chemical Ecology* **27**:1963-1978.
- Panzuto, M., Y. Mauffette, and P. J. Albert. 2002. Developmental, Gustatory and behavioral responses of leafroller larvae, *Christoneura rosaceana*, to tannic acid and glucose. *Journal of Chemical Ecology* **28**:145-160.
- Parry, D. and R. A. Goyer. 2004. Variation in the Suitability of Host Tree Species for Geographically Discrete Populations of Forest Tent Caterpillar. *Environmental Entomology* **33**:1477-1487.
- Parry, D., R. A. Goyer, and G. J. Lenhard. 2001. Macrogeographic clines in fecundity, reproductive allocation, and offspring size of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria*. *Ecological Entomology* **26**:281-291.
- Peeters, P. J., G. Sanson, and J. Read. 2007. Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. *Functional Ecology* **21**:246-255.

- Phillipe, R. N. and J. Bohlmann. 2007. Poplar defense against insect herbivores. *Can. J. Bot.* **85**:1111-1126.
- Raffa, K., N. Havill, and E. Nordheim. 2002. How many choices can your test animal compare effectively? Evaluating a critical assumption of behavioral preference tests. *Oecologia* **133**:422-429.
- Rajapakse, C. N. K., G. H. Walter, C. J. Moore, C. D. Hull, and B. W. Cribb. 2006. Host recognition by a polyphagous lepidopteran (*Helicoverpa armigera*): primary host plants, host produced volatiles and neurosensory stimulation. *Physiological Entomology* **31**:270-277.
- Rose, A. H. and O. H. Lindquist. 1997. Insectes des feuillus de l'est du Canada. Page 304 *in* S. c. d. forêts, editor. Ressources naturelles Canada, Ottawa.
- Roslin, T., S. Gripenberg, J. Salminen, M. Karonen, R. B. O'Hara, K. Pihlaja, and P. Pulkkinen. 2006. Seeing the trees for the leaves - oaks as mosaics for a host-specific moth. *Oikos* **113**:106-120.
- Salminen, J., T. Roslin, M. Karonen, J. Sinkkonen, K. Pihlaja, and P. Pulkkinen. 2004. Seasonal variation in the content of hydrolysable tannins, flavonoid glycosides, and proanthocyanidins in oak leaves. *Journal of Chemical Ecology* **30**:1693-1711.
- Sandoval, M. and P. J. Albert. 2007. Chemoreception of sucrose and amino acids in second and fourth instars of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Insect Physiology* **53**:84-92.
- Schoonhoven, L. M. and F. Blom. 1988. Chemoreception and feeding behavior in a caterpillar: towards a model of brain functioning in insects. *Ent. exp. & appl.* **49**:123-129.
- Schoonhoven, L. M. and J. J. A. Van Loon. 2002. An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zoologica Academia Scientiarum Hungaricae* **48**:215-263.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. van Loon, and M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. 2nd edition. Oxford University Press, New York.
- Scriber, J. M. and F. J. Slansky. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annu. rev. Entomol.* **26**:183-211.
- Shields, V. D. C., B. P. Broomell, and J. O. B. Salako. 2003. Host selection and acceptability of selected tree species by gypsy moth larvae, *Limantria dispar* (L.). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **96**:920-926.
- Simms, E. L. and M. D. Rausher. 1987. Cost and benefits of plant-resistance to herbivory. *Am. Nat.* **130**:570-581.
- Simpson, S. J. 1995. Regulation of a meal: Chewing Insects. Pages 137-156 *Regulatory mechanism in insect feeding*. Chapman & Hall, New York.
- Simpson, S. J. and D. Raubenheimer. 1993. The central role of the haemolymph in the regulation of nutrient intake in insects. *Physiological Entomology* **18**:395-403.
- Simpson, S. J. and D. Raubenheimer. 2001. The Geometric Analysis of Nutrient-Allochemical Interactions: A Case Study Using Locusts. *Ecography* **82**:422-439.
- Slansky, F. J. and G. S. Wheeler. 1997. Caterpillars' compensatory feeding response to diluted nutrients leads to toxic allelochemical dose. *Ent. exp. & appl.* **65**:171-186.
- St. Clair, S. B., S. D. Monson, E. A. Smith, D. G. Cahill, and W. J. Calder. 2009. Altered leaf morphology, leaf resource dilution and defense chemistry induction in frost-defoliated aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology* **29**:1259-1268.

- Stehr, F. W. and E. F. Cook. 1968. A revision of the genus *Malacosoma* Hübner in North America (Lepidoptera: Lasiocampidae): systematics, biology, immatures, and parasites. Smithsonian Institution Press Washington.
- Strauss, S. Y. and A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *TREE* **14**:179-185.
- van Asch, M. and M. E. Visser. 2007. Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. *Annu. rev. Entomol.* **52**:37-55.
- Witter, J. A. 1979. The forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in Minnesota: a case history review. *Great Lakes Entomol.* **12**:191-197.