UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE D'UN HERBIVORE GÉNÉRALISTE (*MALACOSOMA DISSTRIA* HBN) SUR DES ASSEMBLAGES FOLIAIRES DE PEUPLIER ET D'ÉRABLE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

JULIE DROUIN

MARS 2007

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.»

REMERCIEMENTS

Il est assez déroutant de constater que la concrétisation d'un projet de maîtrise tient sur quelques pages. Des yeux se poseront sur ces pages qui en plus d'exposer le contenu scientifique de mon travail, sont le reflet d'un accomplissement personnel impliquant une incroyable diversité d'acteurs. Ainsi, derrière certaines phrases ou images, se cachent des discussions épiques, des rires, des moments de panique, de la satisfaction; se cachent une infinité d'interactions avec des personnes sans lesquelles je serais encore à me perdre dans les embranchements de mon arborescence mentale.

Tout d'abord, je voudrais souligner l'apport de deux personnes qui ont été pour moi de vrais mentors tout au long de ma maîtrise et qui sont, selon moi, une preuve vivante du fait que la science et l'art se chevauchent. Pour m'avoir offert un encadrement personnalisé tenant compte de mes nombreuses singularités, pour avoir cru en mes capacités, pour son originalité, son sens de l'humour et sa passion des gens, je remercie tout spécialement mon directeur de recherche Yves Mauffette. Cette gratitude est aussi destinée à Luc-Alain Giraldeau, mon co-directeur de maîtrise qui fut sans aucun doute ma plus grande source d'inspiration à travers ses idées, bien entendu, mais surtout pour ses qualités humaines telles sa sensibilité, sa générosité et son unicité.

Ensuite il y a ceux et celles qui se sont greffés, de près ou de loin et à divers moments, à ce projet de maîtrise.

Il y a ceux que j'ai côtoyé via le laboratoire : François Lorenzetti qui fut un "élément" structurant lors de mes premiers balbutiements en recherche, Nicolas Legault qui avec son inoubliable gentillesse m'a écoutée et m'a fort souvent tirée d'affaire presque tout au long de ma maîtrise, Elsa Étilé et Jonathan-Xavier St-Amand Lusignan avec qui j'ai échangé plusieurs idées et qui m'ont franchement bien divertie et épaulée lorsque nous vivions tels des "scientifiques extrêmes" dans les bois du Mont-St-Hilaire. Il y a aussi Jennifer Aniki Arnold qui a fait revivre une partie de mon projet de maîtrise avec curiosité et vivacité, ce qui fut pour moi une source

de motivation dans ma démarche et Emma Despland qui avec son savoir et son élevage de chenilles prolifique me fut d'une aide très, très, très appréciée. Je voudrais aussi dire merci à Benoit Hamel et Martin Duval qui m'ont permis de réaliser une partie de ce projet dans les locaux du centre de recherche de l'université McGill au Mont-Saint-Hilaire.

Finalement, il y ceux qui font battre mon cœur, ceux qui ont accompagné mon petit bonhomme de chemin au quotidien. Ceux qui ont plongé avec moi dans la mer imprévisible de mes états d'âmes. Ceux qui ont donné à ce projet une dimension autre que scolaire et professionnelle et qui ainsi m'ont permis d'en faire un formidable apprentissage de la vie. Merci à toutes ces personnes qui sont nombreuses et dont l'énumération me paraît inutile puisqu'elles se reconnaîtront.

Je ne pourrais cependant conclure ces remerciements sans mentionner Amandine Pierre et Christian Jauvin dont l'aide à divers égards me fut essentielle et avec qui le partage est illimité.

Amen.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES

LISTE DES TABLEAUX

RÉSUMÉ

La majorité des travaux sur le comportement d'approvisionnement des insectes phytophages en laboratoire sont effectués en environnement confiné (ex. vase de pétri). Dans un tel contexte, il est difficile d'obtenir une analyse complexe du comportement des insectes. Cette étude a comme objectif d'étudier le comportement d'approvisionnement d'un insecte phytophage forestier, la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.), sur différents hôtes. Pour ce faire nous avons utilisé une méthode offrant à l'insecte un environnement favorisant l'expression d'une vaste gamme de comportements, notamment les déplacements associés à l'exploration de la ressource. Cette méthode consistait à observer en laboratoire des chenilles s'approvisionnant à même des arbres artificiels sur lesquels du feuillage était inséré. Les insectes pouvaient s'alimenter et explorer leur ressource. Quatre assemblages ont été créés en utilisant des essences foliaires pour lesquelles les préférences de l'insecte sont connues. Le comportement d'approvisionnement de la livrée des forêts a été influencé par la présence ou l'absence de son hôte préféré, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx) et par sa proportion dans les assemblages. Lorsque le peuplier était présent, les insectes concentraient leur alimentation sur ce dernier et adoptaient toujours la même stratégie d'approvisionnement, tandis qu'ils en adoptaient une autre en son absence. Les chenilles de la livrée des forêts se déplaçaient davantage qu'elles se reposaient en l'absence du peuplier et le contraire était observé en sa présence. De plus, elles augmentaient leur déplacement et fuyaient davantage lorsque le nombre de feuilles de peuplier diminuait dans les assemblages. Ces résultats indiquent qu'en plus de réduire la croissance et la fertilité des chenilles, la consommation d'une ressource de faible qualité impose des coûts additionnels qui sont associés à une hausse des déplacements.

Mots clés : **livrée des forêts, comportement d'approvisionnement, préférences alimentaires, peuplier faux-tremble, érable à sucre.**

INTRODUCTION

Les végétaux constituent une ressource dont l'hétérogénéité a des répercussions sur les insectes phytophages (Hassel et Southwood, 1978; Schultz, 1983; Raupp et Denno, 1983; Hunter et Lechowicz, 1992; Bernays et Chapman, 1994). Cette hétérogénéité s'exprime à travers plusieurs caractéristiques physiques et chimiques des plantes qui varient à diverses échelles spatio-temporelles. Ces traits varient à l'échelle de l'individu et entre les individus d'une même espèce et d'espèces différentes (Schultz, 1983). Ils varient aussi dans le temps et ce, à l'intérieur d'une même journée, entre les journées, de manière saisonnière et d'année en année (Raupp et Denno, 1983). Les insectes phytophages qui sont sélectifs quant au choix de leur ressource alimentaire ont développé des réponses comportementales qui provoquent des situations de compromis de manière à réduire les différents coûts et augmenter les gains reliés à cette variabilité (Dethier, 1954; Schultz, 1983; Rausher, 1983; Bernays et Chapman, 1994).

Modelée par la sélection naturelle, la quête alimentaire des insectes phytophages doit maximiser les gains en nutriments tout en minimisant les risques pour la survie de l'animal (Hassel et Southwood, 1978). La quête alimentaire ou l'approvisionnement consiste en l'ensemble des activités liées à la recherche et à l'exploitation des ressources alimentaires (Giraldeau, 2005). Les insectes phytophages engagés dans ces activités seront soumis à plusieurs risques environnementaux. Bernays (1997) a trouvé que la mortalité des chenilles (*Uresiphita reversalis* et *Manduca sexta*) lors des périodes d'alimentation était ≤100 fois supérieure à celle mesurée durant les périodes de repos. Il est donc préférable pour leur survie que les insectes phytophages diminuent le plus possible la durée des repas et augmentent les périodes durant lesquelles ils sont moins exposés aux prédateurs. Il est suggéré qu'un prédateur efficace dans l'exploration et l'exploitation de sa ressource alimentare a plus de temps "libre" qu'un prédateur de moindre efficacité (Herbers, 1981). L'utilisation d'une ressource hétérogène tels que les végétaux impose des coûts qui peuvent être diminués à travers des stratégies de

quêtes alimentaires sélectives (Schultz, 1983; Raupp et Denno, 1983; Rausher 1983). Les différents coûts peuvent être de nature métabolique par le fait d'être en contact avec une variété de composés secondaires (Bernays et Chapman, 1994) ou encore d'être contraint à se déplacer à la recherche d'hôtes de qualité supérieure (Mauricio et Bower, 1990; Hunter et Lechowicz, 1992). Une hausse des déplacements augmente les risques reliés à la prédation en rendant l'insecte plus visible et en augmentant le taux de rencontres avec certains prédateurs (Bergelson et Lawton, 1988); elle augmente aussi les risques physiques tels la dessiccation et les chocs thermiques (Dethier, 1988). L'hétérogénéité temporelle sur le plan nutritif et allélochimique favorise un cycle de développement rapide des insectes phytophages, coordonné avec les périodes durant lesquelles les végétaux sont les plus riches en nutriments et plus faibles en produits secondaires (Schultz, 1983; Stamp et Bower, 1990). Il est depuis longtemps reconnu que les insectes phytophages sont sélectifs dans leur quête alimentaire (Dethier, 1954; Denno et McClure, 1983; Bernays et Graham, 1988). Ce processus de sélection n'implique pas seulement de choisir la bonne espèce de plante mais aussi les individus à l'intérieur de cette espèce qui seront adéquats pour l'alimentation, la survie et le développement de l'insecte (Bernays et Chapman, 1994).

HÉTÉROGÉNÉITÉ CHEZ LES VÉGÉTAUX

À l'échelle de l'individu, une plante diffère qualitativement au niveau nutritionnel, de son contenu en composés secondaires, de la structure de ses tissus, et des conditions physiques qu'elle offre (Denno et McClure, 1983). Les mécanismes responsables de ces différences sont d'ordre génétique, environnemental et ontologique (Raupp et Denno, 1983; Fortin, 2000). Sur le plan chimique, les végétaux produisent des composés volatiles qui sont relâchés dans l'environnement, et d'autres qui restent à la surface de la plante et qui sont emprisonnés dans ses tissus internes (Bernays et Chapman, 1994). Plusieurs facteurs influencent la quantité et la nature de ces composés. Au niveau nutritionnel, une plante est

constamment dans un état de fluctuation : les nutriments et les composés secondaires sont susceptibles de changer en fonction du développement de la plante qui les produit et des conditions environnementales (Schultz, 1983; Bernays et Chapman, 1994). Par exemple, la concentration des nutriments essentiels comme l'azote dans les feuilles d'une plante diminue avec l'âge tandis que celle de plusieurs classes de composés secondaires augmente (Raupp et Denno, 1983). De plus, les facteurs environnementaux qui influencent la composition chimique d'une plante varient constamment et ne produisent pas les mêmes effets sur les différents composés (Bernays et Chapman, 1994). Les insectes phytophages peuvent eux-mêmes être la source de cette variation car en consommant les végétaux, ils en diminuent la quantité disponible et contribuent à la création de zones de ressource sous-optimale en induisant des mécanismes de défense chez ces derniers (Bergelson et Lawton, 1988). La taille, la forme (Heinrich, 1971) ainsi que la texture de la surface du feuillage sont aussi d'importants déterminants de la qualité de la ressource pour un insecte phytophage (Schultz, 1983).

Ces même facteurs de variabilité se manifestent entre les individus d'une même espèce ou de différentes espèces. À cette échelle, d'autres éléments viennent accentuer l'hétérogénéité des végétaux. En effet, les plantes diffèrent au niveau de leur abondance et de leur distribution dans l'environnement, ce qui engendre de la variabilité dans leur disponibilité et leur accessibilité (Denno et McClure, 1983).

LA LIVRÉE DES FORÊTS

La livrée des forêts est un lépidoptère indigène de l'Amérique du Nord. Son aire de distribution, correspondant à celle des forêts décidues, compte l'ensemble des États-Unis et suit la distribution du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) au Canada (Stehr et Cook, 1968). Les larves de cet insecte passent l'automne et l'hiver à l'intérieur de masses d'œufs déposées par les femelles adultes sur des arbres hôtes et émergent tôt au printemps en synchronie avec le

développement foliaire de ces arbres (Fitzgerald, 1995). Les jeunes larves sont grégaires et se nourrissent initialement en groupe jusqu'au quatrième stade à partir duquel l'approvisionnement devient solitaire (Fitzgerald et Costa, 1986). Cet insecte compte cinq stades larvaires (Stehr et Cook, 1968). La pupaison dure entre 10 et 14 jours après quoi un papillon adulte émerge, prêt à se reproduire (Fitzgerald, 1995). Les adultes ont peu de temps pour la reproduction qui se déroule au début de la saison estivale (Stehr et Cook, 1968).

La livrée des forêts est un important défoliateur en Amérique du Nord (Fitzgerald, 1995; Batzer et *al*, 1995; Nicol et *al*, 1997 ; Roland, 2000). Les épidémies de cet insecte peuvent durer de trois à six ans et se produisent à des intervalles de 10 à 12 ans (Duncan et Hodson, 1958). Tout au long de son aire de distribution, la livrée des forêts utilise une grande variété de plantes hôtes (Fitzgerald, 1995). Il est fréquent d'observer des individus des stades larvaires avancés s'alimenter sur plusieurs espèces d'hôtes afin de satisfaire leur besoin nutritif. Ceci se produit particulièrement lors des périodes de forte densité durant lesquelles il arrive que les larves défolient complètement leur arbre natal avant d'atteindre la maturité, ce qui les oblige à se disperser pour se nourrir sur les arbres et arbustes dans les environs de leur arbre natal (Hodson, 1941). Ces caractéristiques confèrent à la larve de la livrée des forêts le statut de généraliste (Stehr et Cook, 1968; Fitzgerald, 1995). Il existe cependant une confusion à ce sujet car les habitudes alimentaires des jeunes stades larvaires diffèrent de celles des stades larvaires avancés. En effet, à l'intérieur d'une région donnée, l'oviposition et l'alimentation des jeunes stades larvaires se produisent sur une seule ou quelques espèces favorites. Ceci peut laisser croire que les populations de cet insecte seraient relativement oligophages (Parry et Goyer, 2004). Au Canada, la livrée des forêts se nourrit principalement sur des peuplements de peuplier faux-tremble, qui constitue son hôte favori même si elle a le potentiel de s'attaquer à une variété d'arbres tel que l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), son hôte secondaire (Fitzgerald, 1995). Malgré une distribution similaire à celle de l'érable à sucre et du

peuplier faux-tremble, l'érable rouge (*Acer rubrum* Marsh) est une essence d'arbre que la livrée des forêts ne consomme pas (Stehr et Cook, 1968; Fitzgerald, 1995). Cette préférence de l'insecte pour le peuplier faux-tremble vient du fait que son feuillage est plus concentré en sucre et plus pauvre en composés secondaires que celui de l'érable à sucre (Panzuto et *al*, 2001). Une étude en laboratoire de Nicol et *al* (1997) a démontré que la croissance et la survie des chenilles de la livrée des forêts sont meilleures lorsque ces dernières s'alimentent sur du feuillage de peuplier faux-tremble que lorsqu'elles se nourrissent de feuillage d'érable à sucre. Cette même étude (Nicol et *al*, 1997) de même que celle de Panzuto et *al* (2001) indiquent que le feuillage d'érable à sucre contient des substances inhibitrices de croissance et que les insectes qui se nourrissent de cette essence adoptent un comportement d'alimentation compensatoire. L'absence de consommation de l'érable rouge par la livrée des forêts est attribuée à l'action dissuasive des acides galliques contenus dans le feuillage (Abou-Zaid et *al*, 2001). Des larves de la livrée des forêts nourries sur du feuillage d'érable rouge refusent de s'alimenter et ne survivent pas plus de deux semaines (Nicol et *al*, 1997).

Membre de la famille des Lasiocampidae, la livrée des forêts exhibe un comportement grégaire et forme des colonies (Stehr et Cook, 1968). Contrairement à la plupart des chenilles à tente, les chenilles de la livrée des forêts ne construisent pas de tente mais se rassemblent plutôt en un site commun sur leur plante hôte, le bivouac (Fitzgerald et Costa, 1986). La stratégie de quête alimentaire de la livrée des forêts diffère de celle adoptée par la plupart des chenilles à tente qui sont des "central place foragers" et dont les activités d'alimentation ont lieu à proximité de la tente qu'elles construisent (Fitzgerald, 1995). Les chenilles de la livrée des forêts s'approvisionnent de manière nomade ("nomadic foraging") c'est à dire qu'elles se déplacent d'un endroit à un autre pour s'alimenter et construisent un substrat de soie en guise de bivouac entre ces sites d'alimentation afin de s'y reposer (Fitzgerald, 1993). Des observations sur des colonies de livrées des forêts montrent que ces dernières abandonnent successivement leurs sites d'alimentation à tous les deux ou

trois jours, laissant des agrégats de feuillage partiellement consommé (Fitzgerald et Costa, 1986). L'explication adaptative d'un tel comportement alimentaire n'est pas claire mais il constitue peut-être une réponse à des variations spatio-temporelles de la quantité de nourriture disponible, aux agrégats créés par la lumière dans le milieu forestier ou encore aux maladies contagieuses (Fitzgerald, 1995). Malgré les différentes stratégies d'approvisionnement adoptées par les chenilles à tente, ces dernières ont en commun un rythme (Bernays et Singer, 1998) qui fait alterner de manière régulière les périodes d'alimentation et de repos (Fitzgerald et Costa, 1986; Fitzgerald, 1995). En milieu naturel, les colonies de chenilles de la livrée des forêts forment une cohésion, c'est-à-dire que les individus restent groupés, pendant les trois premiers stades larvaires. Cette cohésion est brisée à partir du quatrième stade de développement lorsque les chenilles commencent à s'approvisionner de manière indépendante en réponse à une plus forte demande en nourriture (Fitzgerald et Peterson, 1988; Fitzgerald, 1993; Despland et Hamzeh, 2004). Un système de trace de phéromones est à la base de cette cohésion observée chez les jeunes chenilles de la livrée des forêts et est aussi impliqué dans leur quête alimentaire (Fitzgerald et Costa, 1986; Fitzgerald, 1995). Les chenilles produisent une soie sur laquelle des phéromones de communication sont relâchées, ce qui facilite leurs déplacements. Ce système de communication permet aux chenilles d'effectuer des déplacements de masse synchronisés entre les sites d'alimentation et de repos (Fitzgerald, 1995). Deux types de tracé sont utilisés par les chenilles à tente : le tracé exploratoire et celui de recrutement (Fitzgerald et Costa, 1986; Fitzgerald, 1995). Le tracé exploratoire est produit par les chenilles à la recherche de nourriture et permet aux individus d'une colonie de se suivre pendant cette étape. Le tracé de recrutement est sécrété après l'alimentation et permet aux chenilles affamées de trouver la source de nourriture utilisée par les chenilles ayant produit ce tracé; il peut aussi favoriser l'agrégation des chenilles en des sites de repos autres que les sites d'alimentation. Chez la livrée des forêts, l'utilisation du tracé de recrutement ne fait pas partie intégrante de son comportement alimentaire nomade ni de son système de tracé en général (Fitzgerald, 1995).

OBJECTIFS

Les chenilles phytophages représentent de bons modèles pour des études sur le comportement alimentaire (Dethier, 1988). Cependant, peu d'études ont dirigé leur attention sur un tel sujet (Hassel et Southwood, 1978). Les études sur la biologie des chenilles phytophages portent surtout sur des phénomènes à l'échelle de la population, principalement sur des espèces épidémique, tandis que les traits à l'échelle de l'individu sont peu étudiés (Schultz, 1983; Singer and Stireman III, 2001). Plusieurs travaux sur l'écologie alimentaire de la livrée des forêts ont examiné des traits mesurables à l'échelle des individus. Plus précisémment, ces études ont évalué les mécanismes physiologiques qui expliquent l'incidence de la consommation d'hôtes de différentes qualités sur la survie et la reproduction de la livrée des forêts (Lorenzetti, 1993; Nicol et *al*, 1997; Trudeau, 1997; Fortin, 2000; Fortin et Mauffette, 2001; Lévesque et *al*, 2002). Il a été démontré que l'insecte exhibe des préférences quant aux hôtes qu'il consomme ainsi qu'à certains types de feuillage chez ces hôtes, et que ces préférences sont corrélées à des taux de survie et de reproduction différentiels. Ces résultats ont été obtenus à partir de méthodologies qui consistaient à mesurer l'aptitude biologique de chenilles ayant complété leur développement larvaire (à partir d'élevages en laboratoire ou en milieu naturel) sur différents hôtes. Ceci a permis de faire le lien entre la qualité de sa resource alimentaire et le développement de la livrée des forêts. Il était cependant impossible de mesurer le comportement de l'insecte qui est aussi un trait individuel des chenilles phytophages pouvant influencer leur aptitude biologique. Ainsi, la relation entre cette sélection de la nourriture, l'utilisation d'hôtes de qualités différentes et le comportement alimentaire de la livrée des forêts reste méconnue (Fitzgerald et Costa, 1986; Fitzgerald, 1995; Fortin et *al*, 1999). L'objectif de cette étude est donc de comprendre comment la consommation de différents hôtes influence le comportement de quête alimentaire de la livrée des forêts, en particulier lorsque l'insecte n'est pas en période d'épidémie. Pour ce faire, nous avons utilisé une méthode qui fournissait à l'insecte un environnement d'approvisionnement

complexe. Nous avons contruit un modèle d'arbre artificiel sur lequel du feuillage peut être inséré, permettant à l'insecte de s'y alimenter et d'y explorer sa ressource, ce qui l'exposait à une grande liberté de réponses comportementales. Des larves de la livrée des forêts, s'approvisionnant sur des arbres artificiels portant différents assemblages d'espèces foliaires, ont été observées en laboratoire. Ces assemblages foliaires étaient constitués d'espèces pour lesquelles les préférences alimentaires de l'insecte sont connues et la proportion de ces espèces dans chaque assemblage était variable. Il fut possible d'évaluer l'influence de ces assemblages sur (1) les patrons de consommation de feuillage de l'insecte (quantité en cm^2 de surface foliaire consommée par feuille et par arbre et nombre de feuilles consommées par arbre), (2) ses déplacements, (3) le temps qu'il alloue aux périodes d'alimentation, de repos et de déplacement et finalement (4) son comportement de fuite.

CHAPITRE I

L'UTILISATION DE DIFFÉRENTES STRATÉGIES D'APPROVISIONNEMENT PAR UN HERBIVORE GÉNÉRALISTE (*MALACOSOMA DISSTRIA* HBN) SELON LA QUALITÉ DE LA RESSOURCE ALIMENTAIRE CONSOMMÉE

1.1 INTRODUCTION

La majorité des expérimentations en laboratoire sur les préférences alimentaires des insectes phytophages sont effectuées en espace restreint (Raffa et *al*, 2002). Cette méthodologie restreint l'animal à choisir à partir d'un petit échantillon de sa ressource alimentaire et ce, généralement dans un vase de pétri. Dans ces conditions, l'insecte a une liberté de mouvement très limitée et la préférence est mesurée en fonction de sa réponse relative aux échantillons d'hôtes qui lui sont présentés. Outre le choix, l'extraction d'autres types de données comportementales est limitée. En milieu naturel, la sélection d'un hôte n'est pas seulement le résultat d'un simple test de choix alimentaire. Elle est plutôt le fruit d'un processus comportemental régulé par de multiples forces qui agissent simultanément (Stamp, 1993). Plus précisément, ces forces vont moduler trois critères essentiels pour la survie des insectes phytophages : le succès d'alimentation, les coûts métaboliques et l'évitement des risques (Schultz, 1983; Stamp et Bower, 1990). Les insectes phytophages vont donc faire un choix alimentaire reflétant un compromis entre les gains nutritifs et les risques pour leur survie (Hassel et Southwood, 1978). Plusieurs caractéristiques des végétaux influenceront leur utilisation par les insectes : leur qualité nutritive (Bernays et Chapman, 1994), leur distribution dans le temps et dans l'espace (Denno et McClure, 1983) ainsi que l'habitat qu'ils procurent en terme d'exposition aux prédateurs et aux compétiteurs (Price et *al*, 1980; Heirlich, 1993). La variabilité qui existe entre ces caractéristiques impose des coûts aux insectes phytophages qui ont développé des réponses comportementales susceptibles de réduire ces coûts et d'augmenter les gains reliés à cette variabilité (Dethier, 1954; Schultz, 1983; Bernays et Chapman, 1994). Ces réponses comportementales se manifesteront à travers l'ensemble des activités liées à la recherche et à l'exploitation de la ressource alimentaire.

La livrée des forêts, *Malacosoma disstria* Hbn, (Lepidoptera: Lasiocampidae) a été utilisée comme sujet pour cette étude. Cet insecte forestier est un important

défoliateur en Amérique du Nord (Fitzgerald, 1995; Batzer et *al*, 1995; Nicol et *al*, 1997; Roland, 2000). Sa distribution, correspondant à celle des forêts décidues, compte l'ensemble des États-Unis et suit celle du peuplier faux-tremble au Canada. La livrée des forêts exploite une variété d'hôtes à travers cette aire de distribution (Stehr et Cook, 1968). À l'intérieur d'une région donnée, les individus des stades larvaires avancés peuvent se nourrir sur une plus grande variété d'hôtes que ceux sélectionnés pour l'ovoposition et utilisés par les individus des stades larvaires plus précoces (Hodson, 1941; Parry et Goyer, 2004). Ces caractéristiques confèrent à la livrée des forêts son statut d'insecte généraliste. Au Canada, elle se nourrit principalement à partir de peuplements de peuplier faux-tremble, qui constitue son hôte favori. Elle exploite aussi quelques hôtes secondaires tel que l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) (Fitzgerald, 1995). Malgré une distribution similaire à celle de l'érable à sucre et du peuplier faux-tremble, l'érable rouge (*Acer rubrum* Marsh) est une essence d'arbre que la livrée des forêts ne consomme pas (Stehr et Cook, 1968; Fitzgerald, 1995).

Les insectes forestiers phytophages sont de bons modèles pour étudier le comportement alimentaire (Dethier, 1988). Ils évoluent dans un milieu complexe composé de sources de nourriture variant dans le temps et dans l'espace et qui abrite une vaste gamme de prédateurs et de compétiteurs (Rausher, 1983). Les études sur les patrons d'utilisation des plantes hôtes par les insectes forestiers phytophages portent surtout sur des phénomènes à l'échelle de la population (principalement sur des espèces épidémiques) tandis que les traits à l'échelle de l'individu sont peu étudiés (Schultz, 1983; Singer and Stireman III, 2001). Plusieurs études sur l'écologie alimentaire de la livrée des forêts ont examiné des traits mesurables à l'échelle des individus. Plus précisémment, ces études ont évalué les mécanismes physiologiques qui expliquent l'incidence de la consommation d'hôtes de différentes qualités sur la survie et la reproduction de la livrée des forêts (Lorenzetti, 1993; Nicol et *al*, 1997; Trudeau, 1997; Fortin, 2000; Fortin et Mauffette, 2001; Lévesque et *al*, 2002). Cependant, la relation entre la sélection de la

nourriture, l'utilisation d'hôtes de qualité nutritive variable et le comportement alimentaire de la livrée des forêts reste encore méconnue (Fitzgerald et Costa, 1986; Fitzgerald, 1995; Fortin et *al*, 1999; Parry et Goyer, 2004). L'objectif de cette étude est de comprendre comment la consommation de différents hôtes influence le comportement d'approvisionnement de la livrée des forêts. Pour ce faire, nous avons utilisé une méthode qui fournissait à l'insecte un environnement d'approvisionnement plus complexe que celui d'un vase de pétri. Nous avons contruit un modèle d'arbre artificiel sur lequel du feuillage peut être inséré, permettant à l'insecte de s'y alimenter et d'y explorer sa ressource, ce qui l'exposait à une plus grande liberté de réponses comportementales. Des larves de la livrée des forêts, s'approvisionnant sur des arbres artificiels portant différents assemblages d'espèces foliaires, ont été observées en laboratoire. Ces assemblages foliaires étaient constitués d'espèces pour lesquelles les préférences alimentaires de l'insecte sont connues. Il fut possible d'évaluer l'influence de ces assemblages sur (1) les patrons de consommation de feuillage de l'insecte (quantité en cm^2 de surface foliaire consommée par feuille et par arbre et nombre de feuilles consommées par arbre), (2) ses déplacements, (3) le temps qu'il alloue aux périodes d'alimentation, de repos et de déplacement, et finalement (4) son comportement de fuite.

1.2 MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cette expérience a été conduite en trois étapes, durant les étés 2002, 2003 et 2005. Un modèle d'arbre artificiel sur lequel les chenilles de la livrée des forêts peuvent consommer du feuillage et se déplacer a été créé et validé en 2002 pour être ensuite utilisé formellement en 2003 et en 2005. Des observations préliminaires du comportement alimentaire des chenilles de la livrée des forêts ont été effectuées en 2002 afin de tester la réponse de l'insecte au dispositif expérimental (le modèle d'arbre artificiel). Les chenilles ont été réceptives au dispositif expérimental en ce sens qu'elles se sont alimentées à partir du feuillage présent et qu'elles ont été actives. Ceci nous a permis de déterminer la durée des séries d'observations, la

méthode de prise de données ainsi que les variables comportementales à mesurer. Ces caractéristiques nous ont ensuite permis de mettre en place le protocole de prise de données utilisé pour les expérimentations conduites en 2003 et en 2005. Comme la période de prise de données de 2002 était exploratoire, les résultats obtenus n'ont pas servi pour les analyses statistiques.

1.2.1. L'élevage des insectes

1.2.1.1 Été 2002

Les masses d'oeufs utilisées en 2002 ont été récoltées au Québec dans la région de l'Abitibi (79°1'O, 48°30'N) durant l'hiver de la même année. Les masses d'oeufs ont été réfrigérées à 4°C de manière à ce que leur éclosion soit synchronisée avec l'apparition de feuillage des hôtes sélectionnés pour l'élevage et les observations. Afin d'avoir un approvisionnement continu et suffisant de larves de stade quatre pendant les observations, la méthode suivante a été utilisée : pendant quatre semaines consécutives (du 24 mai au 14 juin, 2002), quatre masses d'oeufs par semaine ont été mises en chambre de croissance. Avant l'incubation, les masses d'oeufs étaient stérilisées dans une solution de sodium hypochlocrite selon la méthode de Grisdales (1985) et placées individuellement dans des pots de plastique (15cm longueur x 7cm hauteur x 10cm largeur) dont les fonds étaient recouverts d'une couche de papier ciré. Les conditions de la chambre de croissance étaient fixées à 24°C, 50% d'humidité et une photopériode de 16:8 (Lumière:Noirceur). Chaque masse d'oeufs produisait en moyenne 150 chenilles qui furent séparées en petits groupes de 30 individus lorsqu'elles avaient atteint le deuxième stade larvaire.

Le feuillage utilisé pour l'élevage des chenilles a été récolté dans une forêt mixte au parc du Mont-Royal à Montréal (73°45' O, 45°28' N) durant l'été 2002. À chaque collecte, les feuilles d'une même essence étaient toujours récoltées sur le même individu adulte (D.H.P. > 9cm). Pour le feuillage d'érable à sucre, seulement

les feuilles de lumière (à la cîme des arbres) étaient récoltées afin de minimiser les variations chimiques. Les chenilles étaient approvisionnées en feuillage frais à chaque deux jours durant toute la période de développement. Pendant les deux premiers stades larvaires, toutes les chenilles ont été nourries avec du feuillage de peuplier faux-tremble afin de maximiser leur développement. À partir du troisième et ce jusqu'au quatrième stade larvaire, les chenilles étaient nourries avec une diète préétablie selon l'assemblage foliaire sur lequel elles seraient ultérieurement placées lors des observations. Cette diète consistait en du feuillage de peuplier faux-tremble ou d'érable à sucre pour les chenilles destinées aux assemblages homogènes ou bien en une alternance de ces deux essences (à chaque deux jours) pour celles qui devraient être placées sur les assemblages hétérogènes. Le fait d'exposer à l'avance les chenilles aux différents feuillages qu'elles allaient rencontrer sur les assemblages hétérogènes permettait d'éviter le phénomène d'induction alimentaire. Les insectes destinés à l'assemblage hétérogène contenant de l'érable rougem du peuplier et de l'érable àa sucre (f-t-ers-err) ne furent jamais nourris avec de l'érable rouge étant donné qu'ils rejettent cet hôte.

1.2.1.2 Été 2003

La méthode d'élevage des insectes utilisée en 2002 a été aussi appliquée en 2003. Les chenilles utilisées pour l'élevage et les observations ont été récoltées au Québec dans la région de l'Abitibi (79°1'O, 48°30'N) en février 2003. Pendant quatre semaines consécutives (du 6 au 27 Mai, 2003), quatre masses d'oeufs par semaine ont été mises en chambre de croissance. Le feuillage utilisé pour l'élevage des chenilles a été récolté (selon la même méthode que celle décrite dans la section 1.2.1.1) dans une forêt mixte au parc du Mont-Royal à Montréal (73°45' O, 45°28' N) durant l'été 2003.

1.2.1.3 Été 2005

La même méthode d'élevage des insectes a été appliquée en 2005. Les

chenilles utilisées pour l'élevage et les observations provenaient de l'Alberta (Wabasca : 113°56'O, 55°58'N), au Canada. Pendant quatre semaines consécutives (du 3 au 24 Mai, 2005), quatre masses d'oeufs par semaine ont été mises en chambre de croissance. Le feuillage utilisé pour l'élevage des chenilles a été récolté (selon la même méthode que celle décrite dans la section 1.2.1.1) dans une forêt mixte de la réserve naturelle du Mont-Saint-Hilaire (73°1'O, 45°5'N) durant l'été 2005.

1.2.2 L'arbre artificiel et les assemblages foliaires

1.2.2.1 Été 2002

Les arbres artificiels ont été construits avec des gougeons de bois afin de former une structure permettant de fixer des feuilles à des branches latérales émergeant d'un tronc central (figure1.1). Ce dernier est constitué d'un gougeon vertical de 80 cm de hauteur (1.25 cm de diamètre). Trois branches horizontales de 60 cm de longueur (0.63 cm de diamètre) sont fixées perpendiculairement au tronc qui tient debout en étant inséré dans un bloc de bois qui sert de base. Les branches horizontales sont distancées les unes des autres de 20 cm. La première de ces trois branches (la plus élevée) est insérée à 5 cm au dessous du sommet de l'arbre, et la troisième branche (la plus basse) est insérée à 35 cm au dessus de la base de l'arbre. Chaque arbre comporte 18 feuilles dont le pétiole baignait dans une petite fiole remplie d'eau distillée. Chaque branche porte six feuilles, lesquelles étaient placées de part et d'autre du tronc en groupe de trois et à des intervalles de 9 cm.

Quatre assemblages foliaires différents ont été créés pour effectuer les observations. Deux assemblages étaient homogènes, constitués de feuillage de peuplier faux-tremble (f-t) ou de feuillage d'érable à sucre (ers). Les deux autres assemblages étaient hétérogènes. Le premier était constitué d'une alternance de feuillage de peuplier faux-tremble et d'érable à sucre (f-t-ers) tandis que le second était constitué de ces mêmes essences, ainsi que d'érable rouge (f-t-ers-err). Le

feuillage de ce dernier assemblage était distribué de manière à ce que chaque feuille ait de part et d'autres les deux autres types de feuillage. Six arbres ont été utilisés par assemblage donnant un total de 24 arbres.

Les arbres ont été disposés dans un laboratoire où les conditions de température et d'humidité étaient stables (entre 22 et 24°C et entre 45 et 50 % d'humidité) et où l'éclairage provenait d'un mélange de lumière naturelle et artificielle (tubes fluorescents).

Toutes les feuilles placées dans les assemblages ont été récoltées au même endroit que celles utilisées pour l'élevage et avec la même méthode (voir section 1.2.1.1). Avant d'être installée sur les arbres artificiels, chaque feuille était numérisée afin de mesurer sa surface foliaire avec le logiciel SCION Image. Après chaque série d'observations, les feuilles qui montraient des signes de consommation étaient aussi numérisées, ce qui permettait de calculer, par soustraction, la quantité exacte de surface foliaire consommée par les chenilles.

1.2.2.2 Été 2003

Des données comportementales ont été prises à partir du modèle d'arbre créé en 2002 et en utilisant les mêmes assemblages (quatre assemblages, dont deux homogènes et deux hétérogènes). Toutes les feuilles placées dans les assemblages ont été récoltées au même endroit que celles utilisées pour l'élevage et avec la même méthode (voir section 1.2.1.2).

1.2.2.3 Été 2005

Des données comportementales ont été prises à partir du modèle d'arbre créé en 2002 mais en utilisant des nouveaux assemblages afin de vérifier l'effet de la disponibilité du feuillage de peuplier-faux-tremble sur le comportement de la livrée des forêts. Neuf nouveaux assemblages foliaires ont été créés pour faire varier la proportion de feuillage de peuplier faux-tremble dans différentes matrices de

feuillage. Ces assemblages ont été groupés en trois catégories (selon le type de feuillage avec lequel le peuplier était assemblé) et chacune de ces catégories était composée de trois proportions différentes de feuillage de peuplier : la première de 15% (correspondant à 3 feuilles sur 18), la seconde de 11% (2 feuilles sur 18) et la troisième de 5,5% (1 feuille sur 18). Afin d'éviter un biais, les feuilles de peuplier faux-tremble ont été disposées sur les arbres de manière à ce que les chenilles aient la même distance à parcourir pour les atteindre (figure 1.2). Pour chacune des proportions, le feuillage de peuplier était assemblé avec des feuilles d'érable à sucre (1, 2 ou 3 f-t X ers), d'érable rouge (1, 2 ou 3 f-t X err) ou encore sans autre feuillage (1, 2 ou 3 f-t X rien).

Les assemblages homogènes f-t et f-t-ers utilisés en 2002 et en 2003 ont aussi été installés pour l'expérience de 2005.

Toutes les feuilles placées dans les assemblages ont été récoltées au même endroit que celles utilisées pour l'élevage et avec la même méthode (voir section 1.2.1.3).

1.2.3 Observations comportementales

1.2.3.1 Été 2002

Trois séries d'observations ont eu lieu de la fin juin 2002 à la mi-juillet de la même année. Chaque série d'observations correspondait à 20 heures de prise de données réparties sur deux journées de 10 heures.

Des chenilles de stade quatre ont été utilisées pour toutes les séries d'observations. Les insectes sélectionnés étaient isolés de leur colonie d'élevage deux jours après avoir mué. Vingt-quatre heures avant d'être utilisés, ils étaient placés individuellement dans un vase de pétri (9 cm de diamètre) contenant deux disques foliaires de 1.5 cm de diamètre. La présence des disques foliaires procurait une source de nourriture pendant la nuit pour éviter que les chenilles soient

affamées au début des observations. La composition en essence des disques foliaires correspondait à celle présente dans les assemblages foliaires sur lesquels les chenilles allaient être placées, sauf pour les insectes destinés à l'assemblage f-t-ers-err qui ne furent jamais nourris avec de l'érable rouge étant donné qu'ils rejettent cet hôte. Les chenilles placées sur les assemblages homogènes (f-t et ers) ont été approvisionnées avec des disques foliaires de peuplier faux-tremble ou d'érable à sucre tandis que celles placées sur les assemblages hétérogènes (f-t-ers et f-t-ers-err) ont été approvisionnées avec des disques de peuplier faux-tremble et d'érable à sucre. Pendant la nuit entre les deux jours d'observations, les chenilles retournaient dans la chambre de croissance, encore placées individuellement dans un pétri contenant leurs disques foliaires respectifs. Les feuilles placées sur les arbres artificiels étaient les mêmes, et au début de la deuxième journée, chaque chenille retournait sur l'arbre sur lequel elle s'était approvisionnée la veille.

À chaque série d'observations, des données étaient prises à des intervalles de 2 heures, selon la méthode de "scan sampling" (Martin et Bateson, 1986), entre 8h00 et 18h00, donnant un total de 10 observations par arbre. Les observations débutaient lorsque les chenilles étaient placées au sommet de leur arbre respectif. À chaque prise de données, l'observateur notait la position de la chenille sur l'arbre, ses activités ainsi que la position de toutes les feuilles totalement consommées ou qui montraient des signes de consommation. Pour chaque arbre, une prise de données prenait en moyenne 30 secondes.

Une feuille était considérée complètement consommée lorsqu'il ne restait rien de visible de sa surface foliaire. Une feuille comportant seulement une fraction de sa surface encore intacte était considérée comme montrant des signes de consommation. Le comportement de la chenille de la livrée des forêts a été résumé en trois catégories : consommation, déplacement et repos. Un insecte était considéré au repos quand il était complètement immobile et ne montrait aucun signe d'activité. Il était considéré en période de consommation lorsqu'il était en contact

avec une feuille, en mouvement ou sur place, et que ses pièces buccales "croquaient" la surface foliaire, ce qui faisait bouger sa tête. Finalement, l'insecte était considéré en déplacement lorsqu'il exhibait une locomotion dirigée résultant en un déplacement sur une feuille, sur une branche ou sur le tronc de l'arbre.

À partir de ces observations, des variables comportementales ont été dérivées :

Budget d'activité : correspond à la portion du temps total d'observation que les chenilles ont accordé à des périodes de consommation, de déplacement et de repos sur leur arbre respectif. Il a été obtenu en divisant le nombre total d'occurrences observées pour chaque activité par le nombre total d'observations par série d'observations.

Consommation de feuillage : cette variable se divise en trois catégories : la surface foliaire consommée par arbre et par feuille ainsi que le nombre de feuilles consommées. La surface foliaire consommée a été calculée en soustrayant la mesure de la surface foliaire après consommation de celle avant consommation. Pour chaque arbre, deux mesures d'aire consommée ont été effectuées : une première mesure faite à partir de la surface foliaire totale de l'arbre et une seconde, faite sur chacune des feuilles de l'arbre. Le nombre de feuilles comsommées a été calculé en comptant le nombre de feuilles complètement consommées ou montrant des signes de consommation pour chaque arbre.

Distance voyagée : correspond à la distance linéaire parcourue entre deux prises de données successives par une chenille qui suit la route la plus directe entre deux positions de l'arbre artificiel.

1.2.3.2 Été 2003

Quatre séries d'observations ont été effectuées du 9 au 27 juin (9-10 juin, 12-13 juin, 21-22 juin et 26-27 juin). La même procédure que celle décrite pour 2002

concernant le tri et le maintient des chenilles utilisées pour les observations a été appliquée. Les données ont été récoltées de la même manière qu'en 2002 mais elles étaient prises à des intervalles de 30 minutes, entre 10h00 et 18h00, donnant un total de 32 observations par arbre. Les mêmes variables que celles décrites pour 2002 ont été mesurées à partir des données récoltées.

1.2.3.3 Été 2005

Sept séries d'observations ont été conduites du 22 mai au 4 juin 2005 (21-22 mai, 23-24 mai, 25-26 mai, 27-29 mai, 30-31 mai, 1-2 juin et 3-4 juin) en utilisant les nouveaux assemblages décrits dans la section 1.2.2. Les données ont été récoltées de la même manière qu'en 2003. Également, la même procédure que celle décrite pour 2002 concernant le tri et le maintient des chenilles utilisées pour les observations a été appliquée. Les chenilles placées sur les assemblages homogènes (f-t et ers ainsi que 1, 2 ou 3 f-t x rien) ont été approvisionnées avec des disques foliaires de peuplier faux-tremble ou d'érable à sucre et celles placées sur les assemblages hétérogènes (1, 2 ou 3 f-t x ers ainsi que 1, 2 ou 3 f-t x err) ont été approvisionnées avec un disque de peuplier faux-tremble et un disque d'érable à sucre. Les observations débutaient lorsque les chenilles étaient placées à la jonction du tronc de l'arbre et de la branche mitoyenne (figure 1.2).

Une nouvelle catégorie comportementale a été identifiée lors des observations de 2005 : la fuite. Il arrivait que certaines chenilles s'échappent de leur arbre artificiel et qu'il soit impossible pour l'observateur de déterminer dans laquelle des trois activités précédemment décrites elles étaient engagées. À chaque fois que cela se produisait, une prise de donnée était perdue. Il a été décidé que pour chaque période d'observation de 8 heures, les chenilles en perdition seraient remises sur leur arbre et considérées en déplacement. Si une chenille s'échappait après avoir été replacée 3 fois sur son arbre (de manière consécutive ou non), elle était considérée en fuite et aucune prise de données ultérieure seraient effectuée (la chenille était placée dans un vase de pétri). Si cela se produisait la première journée

d'une série d'observations, la chenille en fuite était remise sur son arbre le lendemain matin. Comme ce phénomène s'est manifesté fréquemment durant toutes les séries d'observations, nous avons décidé de le considérer et de l'analyser en tant que comportement.

Seulement les variables de budget d'activité et de fuite ont été mesurées à partir des données récoltées en 2005. L'intégration du comportement de fuite dans les analyses a modifié la manière de calculer les budgets d'activité en influençant le nombre total d'observations accordées aux périodes de consommation, de repos et de déplacement pour chaque arbre dont l'insecte a été considéré en fuite. Comme cela a été expliqué précédemment, lorsqu'un insecte était considéré en fuite ce dernier était mis en vase de pétri et aucune autre prise de données n'était effectuée. Pour cette raison, le nombre total d'occurrences observées accordé à l'ensemble des trois variables du budget d'activité n'était plus fixe (soit 32 occurrences par série d'observations qui correspondent à la somme des occurrences accordées à chacune des activités du budget) mais il variait plutôt en fonction du nombre d'occurrences pour lesquelles l'insecte était considéré en fuite. Il correspondait donc au nombre total d'observations (32) moins le nombre total d'occurrence pendant lesquelles l'insecte était considéré en fuite.

Voici donc les variables comportementales qui ont été prises en considération pour les séries d'observations de l'été 2005 effectuées à partir des nouveaux assemblages.

Fuite : correspond au nombre d'insectes par assemblage qui ont été considérés en fuite selon la convention précédemment décrite.

Budget d'activité : le nombre d'occurrences pour chaque activité divisé par le nombre d'observations, auquel on soustrait le nombre d'occurrences au cours desquelles l'insecte a été considéré en fuite. De cette manière, la variable fuite a été extraite du budget d'activité.

Deux séries d'observations ont aussi été effectuées avec les assemblages homogènes (f-t et ers) utilisés en 2002 et 2003. La même procédure que celle décrite pour 2002 concernant le tri et le maintient des chenilles utilisées pour les observations a été appliquée. Les séries se sont déroulées du 5 au 8 juin 2005 (5-6 juin et 7-8 juin) et les données ont été récoltées de la même manière qu'en 2003. Seulement la variable budget d'activité (la même que celle décrite dans la section 1.2.3.1) a été analysée à partir de ces données.

1.2.4 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel JMP (version 4) et l'ensemble des valeurs présentées dans la section des résultats proviennent des données brutes, avant les transformations et/ou le retrait de données.

1.2.4.1 Été 2003

Des budgets d'activité ainsi que des mesures de consommation de feuillage et de déplacement ont été calculés pour chaque arbre (les arbres étaient considérés comme l'unité expérimentale). Chacune des variables (décrites dans la section 1.2.3.1) des budgets d'activités (% consommation; % repos et % déplacement) et des mesures de consommation (aire consommée par arbre et par feuille ainsi que le nombre de feuilles consommées) ont été analysées individuellement. Quatre assemblages foliaires ont été utilisés par série d'observations, chaque assemblage a été répliqué six fois sur quatre séries d'observations, ce qui donne un nombre d'unités expérimentales (N) de 96. Les mesures de consommation de feuillage ont été analyséee à partir de deux catégories distinctes : une première comportait l'ensemble des assemblages foliaires, sans tenir compte du type de feuillage consommé lorsqu'il y avait lieu de le faire, et une seconde catégorie tenait compte du type de feuillage consommé et n'incluait que les assemblages hétérogènes (f-t-ers et f-t-ers-err).

Une analyse de variance à deux critères de classification avec l'interaction (assemblage foliaire, série d'observations, assemblage*série d'observations) a été utilisée pour vérifier s'il existait une différence entre les assemblages foliaires et les séries d'observations au niveau des mesures de budget d'activité, des mesures de consommation de feuillage incluant l'ensemble des assemblages foliaires et des mesures de déplacement. Lorsque l'analyse de variance détectait une différence, un test de Tukey-Kramer ($P<0.005$) était utilisé pour déterminer entre quels assemblages foliaires et/ou entre quelles séries d'observations cette différence était située. Lorsqu'un effet d'interaction entre les deux critères était détecté, une analyse de variance à un critère de classification était effectuée afin de vérifier l'effet de l'assemblage foliaire pour chaque série d'observations. Les mesures de consommation de feuillage sur les assemblages foliaires hétérogènes ont été analysées avec un test de Wilcoxon/Kruskal-Wallis afin de vérifier les préférences alimentaires de l'insecte.

À cause d'un problème technique, les observations de la troisième série (21-22 juin 2003) n'ont pu être utilisées pour l'analyse des mesures de consommation de feuillage et les données de un arbre (série 2, assemblage f-t-ers) n'ont pas été utilisées. À l'exception de la troisième série d'observations, aucune autre donnée n'a été suprimée des bases de données analysées à partir des assemblages hétérogènes, ce qui donne un nombre d'unités expérimentales (N) de 71 pour chacune des trois variables de consommation. Pour ce qui est des analyses incluant l'ensemble des assemblages foliaires, toutes les variable de consommation de feuillage ont été conduites avec un N de 70 car certaines données considérées aberrantes selon une analyse des résidus studentisés ont dues être supprimées. Les données de déplacement et de consommation de feuillage incluant l'ensemble des assemblages foliaires ont subi une transformation logarithmique et celles de la variable déplacement du budget d'activité ont subi une transformation arcsinus. L'analyse de déplacement a été conduite avec un N de 93 au lieu de 96 et celle du budget d'activité (toutes les variables) a été conduite avec un N de 95 au lieu de 96.

1.2.4.2 Été 2005

Les variables analysées sont les différentes mesures du budget d'activité et la fuite. Une analyse de variance à deux critères de classification avec l'interaction (assemblage foliaire, série d'observations, assemblage*série d'observations) a été utilisée afin de tester s'il existait une différence entre les assemblages foliaires et les séries d'observations au niveau des mesures de budget d'activité. Lorsque l'analyse de variance détectait une différence, un test de Tukey-Kramer ($P<0.005$) était utilisé pour déterminer entre quels assemblages foliaires et/ou entre quelles séries d'observations cette différence était située. Lorsqu'un effet d'interaction entre les deux critères était détecté, une analyse de variance à un critère de classification était effectuée afin de vérifier l'effet de l'assemblage foliaire pour chaque série d'observations. Une analyse de Khi-carré a été conduite afin de déterminer s'il existait une différence entre les assemblages au niveau de la proportion des insectes qui ont fuit et ceux qui n'ont pas fuit.

Les assemblages homogènes (f-t et ers) utilisés en 2003 ont été réinstallés avec 18 arbres par assemblage sur deux séries d'observations (N=72) et seulement la variable budget d'activité (celle décrite dans la section 1.2.3.1) a été analysée à partir de ces données. Les données de déplacement du budget d'activité ont subi une transformation racine carré et celles de la variable repos ont subi une transformation arcsinus. Certaines données, considérées aberrantes selon une analyse des résidus studentisés, ont été supprimées de la base de données de consommation de feuillage et de déplacement du budget d'activité donnant un N de 70 pour ces variables.

Sept autres séries d'observations ont aussi été conduites avec les nouveaux assemblages créés pour 2005. Au total, neuf assemblages différents ont été utilisés. Pour les analyses et la présentation des résultats, ces assemblages ont été groupés en trois catégories (selon le type de feuillage avec lequel le peuplier était assemblé : f-t X rien; f-t X ers et f-t X err), chacune composée de trois niveaux différents selon

le nombre de feuilles de peuplier utilisées (1, 2 ou 3 f-t X rien et 1, 2 ou 3 f-t X ers et 1, 2 ou 3 f-t X err). Ceci permettait d'analyser l'effet des différentes proportions de peuplier sur les variables mesurées et ce, en fonction des essences foliaires avec lesquelles le peuplier était assemblé. Les catégories 1, 2 ou 3 f-t X rien et 1, 2 ou 3 f-t X ers ont été répliquées pendant les sept séries d'observations tandis que la catégorie 1, 2 ou 3 f-t X err a seulement été répliquée lors de trois séries d'observations (27-29 mai, 30-31 mai et 1-2 juin). Étant donné ce débalancement de réplication entre les assemblages, deux modèles généraux ont dû être créés. Le premier modèle analysait les données provenant des deux catégories répliquées pendant les 7 séries d'observations (*modèle sans err* : pour chacune des variables du budget d'activité, N total=252 et N par catégorie=126 (pour une série d'observations : 18 arbres par catégorie, soit 6 arbres par niveau)). Le second modèle analysait les données provenant de la catégorie répliquée pendant seulement trois séries d'observations et les comparait avec les données des deux autres catégories récoltées lors ce ces trois séries d'observations (*modèle avec err* : N total=162 et N par catégorie=54 (pour une série d'observation : 18 arbres par catégorie, soit 6 arbres par niveau)). Les variables budget d'activité (celle décrite dans la section 1.2.3.3) et fuite ont été analysées avec les deux modèles. Certaines données, considérées aberrantes selon une analyse des résidus studentisés, ont été supprimées de la base de données de consommation du budget d'activité provenant des catégories f-t X ers et f-t X err du modèle avec err. Pour ce qui est du modèle sans err, les données de déplacement budget d'activité des deux catégories ont subi une transformation arcsinus et certaines données, considérées aberrantes selon une analyse des résidus studentisés, ont été supprimées des bases de données de repos et de déplacement du budget d'activité des deux catégories.

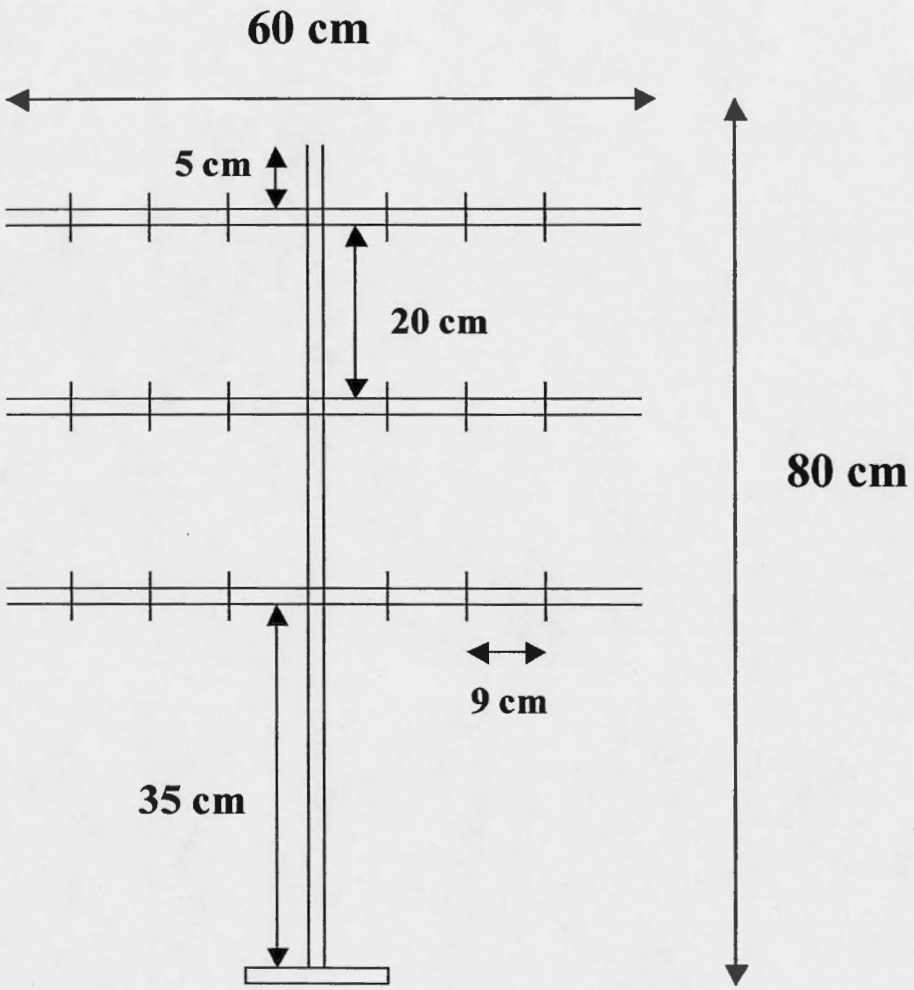

Figure 1.1 Schéma de l'arbre artificiel sur lequel des chenilles de stade quatre de la livrée des forêts ont été observées lors de leur approvisionnement sur différents assemblages de feuillage durant les étés 2002, 2003 et 2005.

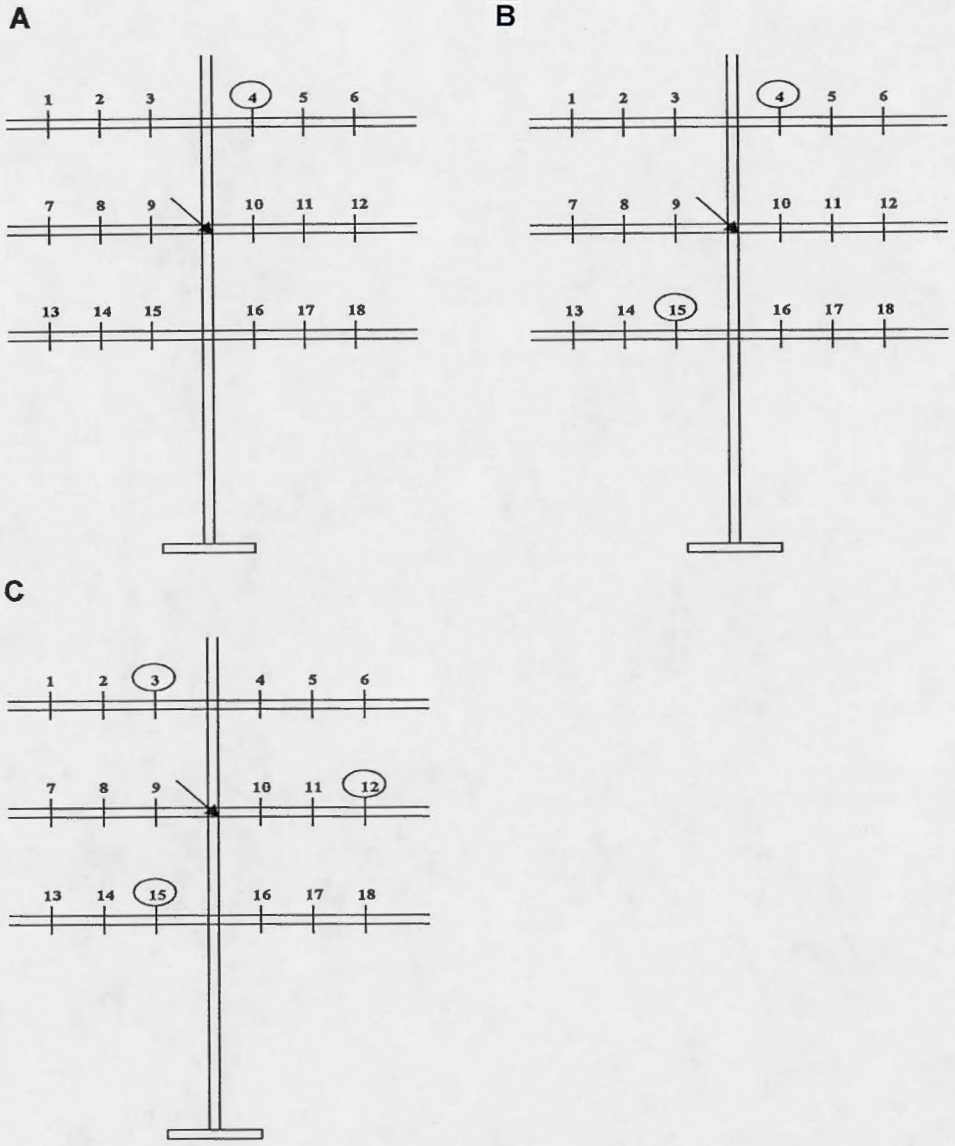

Figure 1.2 Disposition des feuilles de peuplier faux-tremble sur les arbres en fonction des trois proportions de feuillage de peuplier utilisées pour les séries d'observations de 2005. Les différentes positions des feuilles de peupliers correspondent aux chiffres encerclés. En (A), la proportion de feuilles de peuplier est de 5,5% (1 feuille sur 18), en (B) cette proportion est de 11% (2 feuilles sur 18) et en (C) de15% (3 feuilles sur 18). Le feuillage de peuplier est disposé de manière à ce que la chenille ait la même distance à parcourir pour les atteindre (29 cm) à partir de son point d'insertion (pointe de la flèche) dans l'arbre.

1.3 RÉSULTATS

1.3.1 Budget d'activité

A) Assemblages utilisés en 2003 et 2005

A.1) 2003 :

Un faible effet des séries d'observations a été observé sur les périodes de repos tandis que le type d'assemblage foliaire utilisé a grandement influencé les périodes de repos et de déplacement des budget d'activité (tableau 1.1a et figure 1.3). L'effet d'interaction détecté au niveau des périodes de consommation ne permet pas de conclure que cette variable est influencée par l'assemblage foliaire (tableau 1.1a). Ce résultat est généré par la troisième série d'observations durant laquelle les périodes de consommation sur les assemblages f-t-ers ont été très élevées et celles sur les assemblages ers très basses. En enlevant la troisième série d'observations de l'analyse de variance, l'effet d'interaction sur les périodes de consommation de feuillage n'est plus significatif et seulement un faible effet des séries d'observations est détecté.

Avec des périodes de consommation de feuillage relativement similaires entre les différents types d'assemblage (entre 11,5 et 19,5%), les chenilles ont passé plus de temps à se déplacer qu'à se reposer sur l'assemblage ers, contrairement à ce qui a été observé sur les trois autres assemblages foliaires (f-t; f-t-ers; f-t-ers-err). Elles ont passé 34% du temps d'observation à se reposer et 54% à se déplacer sur l'assemblage ers; sur les trois autres assemblages, les temps moyens de repos et de déplacement étaient de 70% et 13%. Les chenilles de la livrée des forêts consacraient environ quatre fois plus de temps à se déplacer et deux fois moins de temps à se reposer sur l'assemblage ers comparativement à celles sur les trois autres assemblages où le peuplier faux-tremble était présent.

A.2) 2005 :

Les mesures de budgets d'activité effectuées en 2005 confirment le principal résultat obtenu en 2003. Bien que les périodes de déplacement ont été influencées par les séries d'observations, les chenilles ont encore modifié leur budget d'activité selon l'assemblage sur lesquelles elles se trouvaient (Figure 1.4; tableau 1.1b). Pour des périodes de consommation similaires (entre 17.2 et 17.3%), elles ont passé plus de temps à se déplacer qu'à se reposer sur l'assemblage ers, comparativement à ce qui a été observé sur l'assemblage f-t. Cependant, la différence observée entre les périodes de repos et de déplacement sur les deux assemblages est de plus faible magnitude que celle observée entre les assemblages utilisés en 2003. Ceci est dû au fait que les chenilles ont passé moins de temps en déplacement et plus de temps au repos en 2005 qu'en 2003 sur l'assemblage ers. Elles y ont passé 48% du temps d'observation à se reposer et 35% à se déplacer. Les chenilles ont donc passé deux fois plus de temps à se déplacer et environ 1.5 fois moins de temps à se reposer sur l'assemblage ers comparativement à ce qui est observé sur l'assemblage f-t (temps de déplacement : 12% et temps de repos : 71%).

B) Assemblages utilisés en 2005

B.1) Modèle sans err :

La série d'observations a eu un effet sur toutes les variables des budgets d'activité (tableau 1.2a). Globalement, les budgets d'activité observés sur les différents assemblages sont les mêmes : avec des périodes de consommation ne dépassant pas 20% du temps d'observation, les chenilles se sont reposées davantage qu'elles se sont déplacées. Les chenilles passaient en moyenne 62% du temps d'observation à se reposer et 21% à se déplacer (figures 1.4). Une tendance est observée quant à l'influence du nombre de feuilles de peuplier utilisées dans les assemblages f-t X rien sur les variables repos et déplacement : les périodes de repos diminuaient et celles de déplacement augmentaient lorsque le nombre (proportion) de feuilles de peuplier faux-tremble utilisées dans les assemblages

diminuait (figure 1.4). Cependant, un effet d'interaction a été détecté et il est donc impossible d'accorder une valeur statistique significative à cette tendance (tableau 1.2a). Cet effet d'interaction est essentiellement généré par la sixième série d'observations durant laquelle les périodes de repos et de déplacement des chenilles ont significativement été influencées par le nombre de feuilles de peuplier utilisées, mais pas selon la tendance dominante précédemment décrire. En supprimant cette série de l'analyse de variance, il n'y a plus d'effet d'interaction et les périodes de repos et de déplacement sont toujours significativement influencées par le nombre de feuilles de peuplier utilisées (et la série d'observation), mais encore selon un patron différent de la tendance dominante précédemment décrire. Sur les assemblages où le peuplier était mélangé avec de l'érable à sucre (f-t X ers), les périodes de déplacement et de repos sont restées constantes entre les différentes proportions de peuplier utilisées : entre 63 et 65% pour le repos et entre 18 et 19% pour le déplacement.

B.2) Modèle avec err :

La série d'observation a eu un effet sur toutes les variables des budgets d'activité, sauf pour les périodes de repos des assemblages f-t X ers (tableau 1.2b). Les budgets d'activité sont les mêmes que ceux observés avec le modèle sans err. Les chenilles ont consommé du feuillage sur une période de temps se situant entre 14 et 20% et elles ont passé plus de temps en période de repos qu'en période de déplacement (figure 1.5). Les chenilles passaient en moyenne 59% du temps d'observation à se reposer et 23% à se déplacer. Le nombre de feuilles de peuplier utilisées dans les assemblages f-t X rien et f-t X err a encore généré la même tendance sur les période de repos et de déplacement des chenilles que celle décrite précédemment pour le modèle sans err : les périodes de repos étaient inversement proportionnelles au nombre de feuilles de peuplier utilisées et celles de déplacement étaient proportionnelles à ce nombre de feuilles. Cependant, cette influence du nombre de feuilles de peuplier n'est pas valable statistiquement sur aucune des deux catégories de feuillage : sur les assemblages f-t X rien, un effet d'interaction a

été détecté et la probabilité n'est pas significative sur les assemblages f-t X err (tableau 1.2b). L'effet d'interaction est généré par la sixième série d'observations, la même qui est responsable de l'interaction détectée à partir du modèle sans err. En enlevant cette série d'observations de l'analyse de variance, l'effet d'interaction sur les variables repos et déplacement des assemblages f-tXrien n'est plus significative, l'assemblage a un effet significatif sur les périodes de repos mais pas sur celles de déplacement et l'influence du nombre de feuilles de peuplier utilisées reste la même. Sur les assemblages où le peuplier était mélangé avec de l'érable à sucre (f-t X ers), les périodes de déplacement et de repos n'ont pas été influencées par la proportion de feuilles de peuplier et elles se situaient entre 67 et 68% pour le repos et entre 13 et 15% pour le déplacement.

Tableau 1.1a Analyse de variance testant l'effet de la série d'observations, de l'assemblage foliaire (ceux utilisés en 2003 et 2005) et de l'interaction entre ces deux variables sur le budget d'activité des larves de la livrée des forêts, pour les séries d'observations conduites en 2003.

		2003			
	Source	D.L.	Somme des carrés	F	P
% consommation	série d'observations	3	434.38	2.02	0.12
	assemblage foliaire	3	803.98	3.73	0.01
	série*assemblage	9	1599.03	2.48	0.02
	erreur du modèle	79	5665.36		
% repos	série d'observations	3	2286.63	3.18	0.03
	assemblage foliaire	3	2429.39	33.79	<.0001
	série*assemblage	9	3516.74	1.63	0.12
	erreur du modèle	79	18960.29		
% déplacement	série d'observations	3	0.27	2.46	0.07
	assemblage foliaire	3	4.73	44.31	<.0001
	série*assemblage	9	0.57	1.78	0.09
	erreur du modèle	79	2.81		

L'analyse de toutes les variables du budget d'activité à été conduite avec un N de 95 au lieu de 96 car il a été impossible de récolter des données sur un des arbres de l'assemblage ers lors de la troisième série d'observations. Les données de déplacement du budget d'activité ont subit une transformation arcsinus.

Tableau 1.1b Analyse de variance testant l'effet de la série d'observations, de l'assemblage foliaire (ceux utilisés en 2003 et 2005) et de l'interaction entre ces deux variables sur le budget d'activité des larves de la livrée des forêts, pour les séries d'observations conduites en 2005.

		2005			
	Source	D.L.	Somme des carrés	F	P
% consommation	série d'observations	1	139.12	2.77	0.10
	assemblage foliaire	1	4.34	0.09	0.77
	série*assemblage	1	0.02	0.0003	0.99
	erreur du modèle	66	3312.12		
% repos	série d'observations	1	0.01	0.61	0.44
	assemblage foliaire	1	1.09	46.77	<.0001
	série*assemblage	1	0.005	0.23	0.63
	erreur du modèle	68	1.59		
% déplacement	série d'observations	1	24.15	7.99	0.006
	assemblage foliaire	1	170.96	56.57	<.0001
	série*assemblage	1	2.96	0.98	0.33
	erreur du modèle	66	199.44		

Les données de déplacement du budget d'activité ont subi une transformation racine carré et celles de la variable repos ont subi une transformation arcsinus. Certaines données (2), considérées aberrantes selon une analyse des résidus studentisés, ont été supprimées de la base de données de consommation de feuillage et de déplacement du budget d'activité. (N % consommation et % déplacement = 70 au lieu de 72).

Tableau 1.2a Analyse de variance (faite à partir du modèle sans err) testant l'effet de la série d'observations, de l'assemblage foliaire (ceux utilisés seulement en 2005) et de l'interaction entre ces deux variables sur le budget d'activité des larves de la livrée des forêts, pour les séries d'observations conduites en 2005.

		Source	D.L.	Somme des carrés	F	P
Feuillage de peuplier X rien	% consommation	série d'observations	6	1450.26	5.05	0.0001
		assemblage foliaire	2	203.15	2.12	0.12
		série*assemblage	12	688.78	1.20	0.29
		erreur du modèle	105	5022.94		
	% repos	série d'observations	6	13039.51	11.99	<.0001
		assemblage foliaire	2	2193.08	6.05	0.003
		série*assemblage	12	5011.14	2.30	0.01
		erreur du modèle	103	18670.05		
	% déplacement	série d'observations	6	3.71	21.06	<.0001
		assemblage foliaire	2	0.46	7.81	0.0007
		série*assemblage	12	0.88	2.50	0.006
		erreur du modèle	104	3.05		
Feuillage de peuplier X ers	% consommation	série d'observations	6	1949.46	5.97	<.0001
		assemblage foliaire	2	50.00	0.46	0.63
		série*assemblage	12	635.74	0.97	0.48
		erreur du modèle	105	5710.54		
	% repos	série d'observations	6	2253.30	2.07	0.06
		assemblage foliaire	2	174.52	0.48	0.62
		série*assemblage	12	1034.87	0.47	0.92
		erreur du modèle	104	18890.34		
	% déplacement	série d'observations	6	0.94	5.63	<.0001
		assemblage foliaire	2	0.01	0.2	0.81
		série*assemblage	12	0.16	0.48	0.92
		erreur du modèle	105	2.92		

Les données de déplacement du budget d'activité ont subi une transformation arcsinus (pour les deux catégories) et certaines données ont été supprimées de la base de données de repos et de déplacement du budget d'activité (% Repos : 2 dans les assemblages f-tXrien et 1 dans les assemblages f-tXers; N (f-tXrien) = 124 au lieu de 126 et N (f-tXers) = 125 au lieu de 126; % déplacement : 1 dans les assemblages f-tXrien donc N (f-tXrien) = 126 au lieu de 126.

Tableau 1.2b Analyse de variance (faite à partir du modèle avec err) testant l'effet de la série d'observations, de l'assemblage foliaire (ceux utilisés seulement en 2005) et de l'interaction entre ces deux variables sur le budget d'activité des larves de la livrée des forêts, pour les séries d'observations conduites en 2005.

		Source	D.L.	Somme des carrés	F	P
Feuillage de peuplier X rien	% consommation	série d'observations	2	824.20	7.65	0.001
		assemblage foliaire	2	107.24	1.00	0.38
		série*assemblage	4	413.59	1.92	0.12
		erreur du modèle	45	2424.26		
	% repos	série d'observations	2	6562.23	13.49	<.0001
		assemblage foliaire	2	1976.03	4.06	0.02
		série*assemblage	4	2483.53	2.55	0.05
		erreur du modèle	45	10949.09		
	% déplacement	série d'observations	2	11636.41	29.59	<.0001
		assemblage foliaire	2	2820.53	7.17	0.002
		série*assemblage	4	3186.35	4.05	0.007
		erreur du modèle	45	8848.15		
Feuillage de peuplier X ers	% consommation	série d'observations	2	652.67	7.64	0.001
		assemblage foliaire	2	92.01	1.08	0.35
		série*assemblage	4	289.69	1.69	0.17
		erreur du modèle	44	1880.52		
	% repos	série d'observations	2	28.23	0.10	0.90
		assemblage foliaire	2	11.62	0.04	0.96
		série*assemblage	4	611.16	1.09	0.37
		erreur du modèle	45	6291.21		
	% déplacement	série d'observations	2	1278.29	8.60	0.0007
		assemblage foliaire	2	60.66	0.41	0.87
		série*assemblage	4	438.28	1.47	0.23
		erreur du modèle	45	3345.49		
Feuillage de peuplier X err	% consommation	série d'observations	2	490.35	5.61	0.007
		assemblage foliaire	2	164.62	1.89	0.16
		série*assemblage	4	579.53	3.32	0.02
		erreur du modèle	44	1921.28		
	% repos	série d'observations	2	4915.78	7.67	0.001
		assemblage foliaire	2	1268.49	1.98	0.15
		série*assemblage	4	386.26	0.30	0.88
		erreur du modèle	45	14431.10		
	% déplacement	série d'observations	2	7393.42	11.72	<.0001
		assemblage foliaire	2	1938.37	3.07	0.06
		série*assemblage	4	761.83	0.60	0.66
		erreur du modèle	45	14195.96		

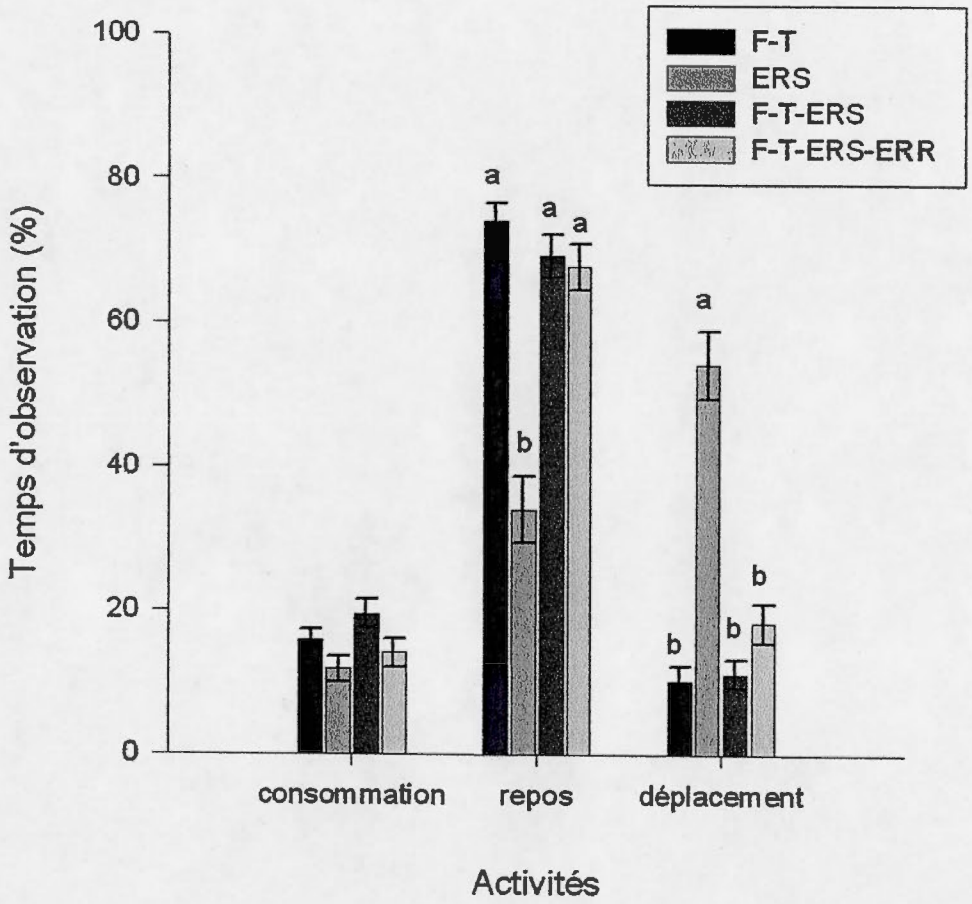

Figure 1.3 Budget d'activité (moyenne ± erreur type) pour les différents assemblages foliaires (ceux utilisés en 2003 et 2005) et toutes les séries d'observations conduites en 2003. Les moyennes qui portent des lettres différentes sont significativement différentes (P<0.005).

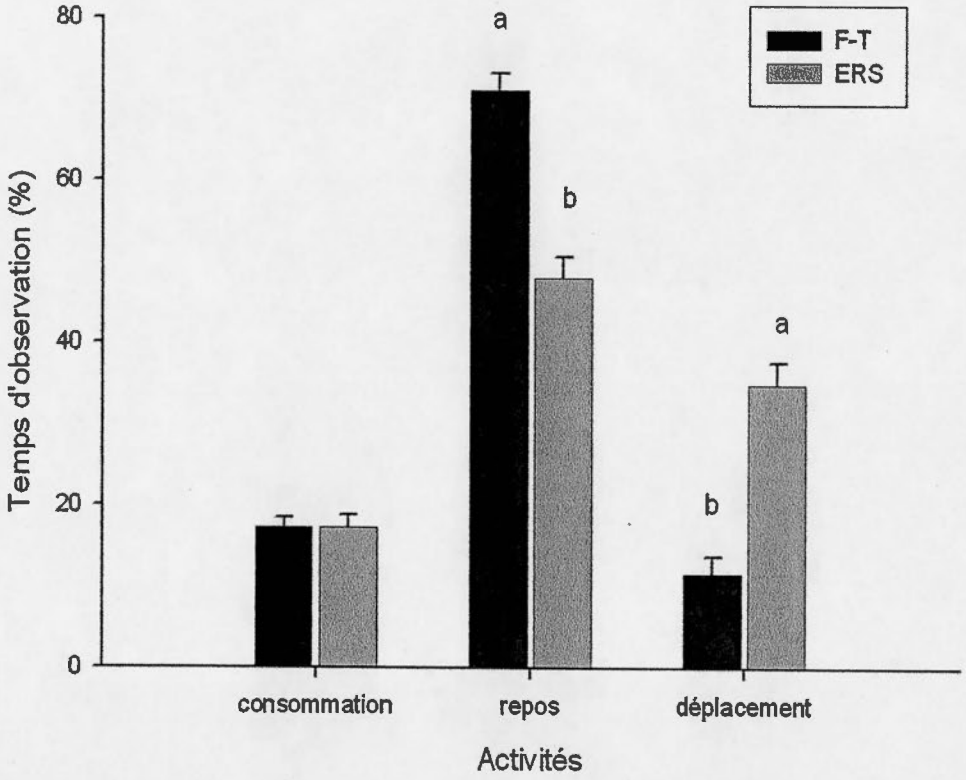

Figure 1.4 Budget d'activité (moyenne ± erreur type) pour les différents assemblages foliaires (ceux utilisés en 2003 et 2005) et toutes les séries d'observations conduites en 2005. Les moyennes qui portent des lettres différentes sont significativement différentes (P<0.005).

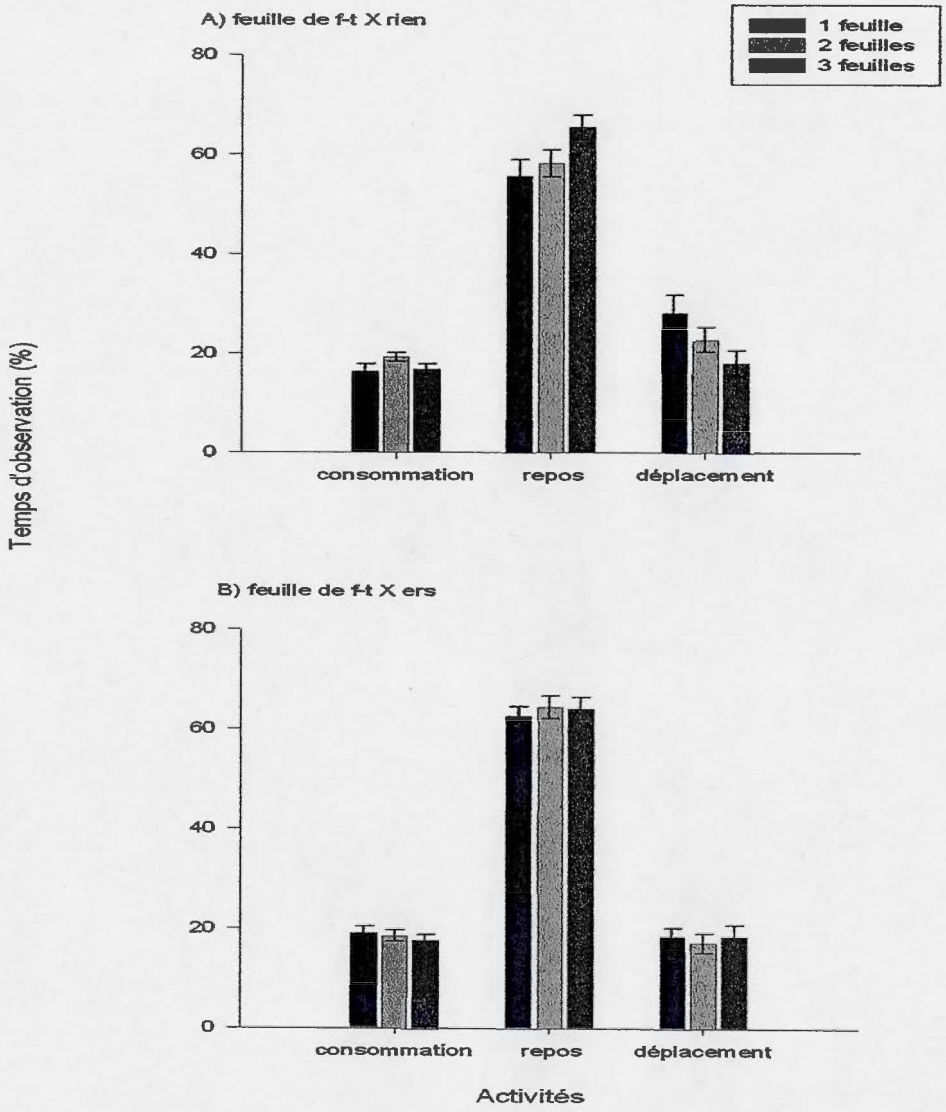

Figure 1.5 Budget d'activité (moyenne ± erreur type) pour les différents assemblages foliaires (ceux utilisés seulement en 2005) et toutes les séries d'observations conduites en 2005. Ces données ont été analysées avec le modèle sans err.

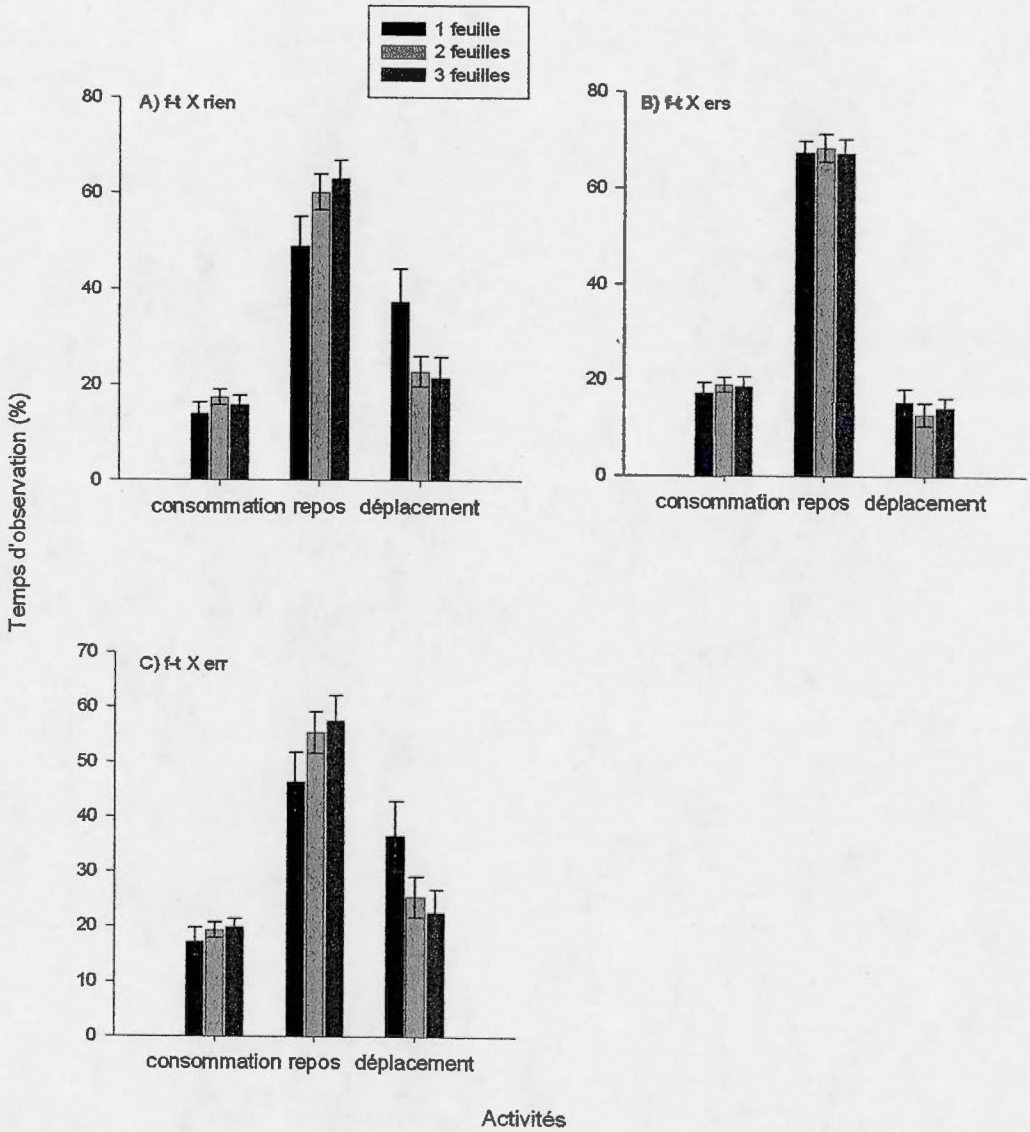

Figure 1.6 Budget d'activité (moyenne ± erreur type) pour les différents assemblages foliaires (ceux utilisés seulement en 2005) et toutes les séries d'observations conduites en 2005. Ces données ont été analysées avec le modèle avec err.

1.3.2 Fuite

Modèle sans err :

Le nombre de feuilles de peuplier utilisées dans les différents assemblages a eu une influence sur la proportion d'insectes qui ont fuit ou non leur arbre respectif (tableau 1.3a). La proportion des insectes qui ont fuit leur arbre augmentait lorsque le nombre de feuilles de peuplier diminuait : la proportion de fuite suivant la diminution de nombre de feuilles de peuplier utilisées était de 38%, 52% et de 68% pour les assemblages f-t X rien et de 19%, 29% et de 38% pour les assemblages f-t X ers. Cet effet du nombre de feuilles de peuplier était significatif sur les assemblages f-t X rien et ne l'était pas sur les assemblages f-t X ers. La fuite était nettement supérieure sur les assemblages uniquement constitués de feuillage de peuplier comparativement à celle observée sur les assemblages où le feuillage de peuplier était mélangé avec du feuillage d'érable à sucre.

Modèle avec err :

Des résultats semblables à ceux décrits pour le modèle sans err sont observés (tableau 1.3b). Les patrons de fuites observés sur les assemblages où le feuillage de peuplier était seul ou mélangé avec du feuillage d'érable rouge sont similaires. Sur ces assemblages, la proportion des insectes qui ont fuit leur arbre augmentait lorsque le nombre de feuilles de peuplier diminuait. Sur les assemblages où le feuillage de peuplier était mélangé avec du feuillage d'érable à sucre, le patron de fuite diffère de celui du modèle sans err car la proportion de fuite a plafonné. Suivant la diminution de nombre de feuilles de peuplier utilisées, la proportion de fuite était de 50%, 61% et de 83% sur les assemblages f-t X rien, de 17%, 33% et de 33% sur les assemblages f-t X ers et de 50%, 61% et de 78% sur les assemblages f-t X err. Pareillement à ce qui a été observé à partir du modèle sans err, plus de chenilles ont fuit sur les assemblages f-t X rien et f-t X err que sur les assemblages f-t X err.

Tableau 1.3a Analyse de Khi-carré (faite à partir du modèle sans err) testant l'effet de l'assemblage foliaire sur la proportion de chenilles de la livrée des forêts qui ont fuit ou non leur arbre respectif, pour les séries d'observations conduites en 2005.

	f-t X rien		f-t X ers	
Feuille de peuplier	Fuite (%)	Pas de fuite (%)	Fuite (%)	Pas de fuite (%)
1 feuille	66.67	33.33	38.10	61.90
2 feuilles	52.38	47.62	28.57	71.43
3 feuilles	38.10	61.90	19.05	80.95
Prob>khi-carré	0.03		0.15	

Tableau 1.3b Analyse de Khi-carré (faite à partir du modèle avec err) testant l'effet de l'assemblage foliaire sur la proportion de chenilles de la livrée des forêts qui ont fuit ou non leur arbre respectif, pour les séries d'observations conduites en 2005.

	f-t X rien		f-t X ers		f-t X err	
Feuille de peuplier	Fuite (%)	Pas de fuite (%)	Fuite (%)	Pas de fuite (%)	Fuite (%)	Pas de fuite (%)
1 feuille	83.33	16.67	33.33	66.67	77.78	22.22
2 feuilles	61.11	38.89	33.33	66.67	61.11	38.89
3 feuilles	50.00	50.00	16.67	83.33	50.00	50.00
Prob>Khi-carré	0.09		0.41		0.21	

1.3.3 Consommation de feuillage

Toutes les données de consommation ont été récoltées durant l'été 2003.

Les chenilles ont consommé une plus grande surface foliaire de peuplier faux-tremble que d'érable à sucre sur les assemblages hétérogènes (tableau 1.4). La quantité moyenne de feuillage consommée par arbre se situait entre 8 et 11cm^2 pour le peuplier et entre 0.9 et 1.5 cm^2 pour l'érable à sucre; la surface foliaire moyenne consommée par feuille se situait entre 4 et 4.5 cm^2 pour le peuplier et entre 0.5 et 1.3 cm^2 pour l'érable à sucre; le nombre moyen de feuilles qui ont été consommées se situait entre 1.5 et 3 feuilles pour le peuplier et entre 0.4 et 0.6 feuille pour l'érable à sucre. La consommation de feuillage de peuplier était similaire entre les assemblages homogènes et hétérogènes, ce qui n'est pas le cas pour la consommation de feuillage d'érable à sucre qui était inférieure sur les assemblages hétérogènes comparativement aux assemblages homogènes (tableau 1.4; tableau 1.6). Les chenilles n'ont jamais consommé de feuillage d'érable rouge (tableau 1.4).

Aucun patron clair de consommation de feuillage ne ressort de l'anayse de variance incluant l'ensemble des assemblages foliaires (tableau 1.5). La série d'observations a eu un effet significatif sur la consommation de feuillage par arbre et sur le nombre de feuilles consommées tandis que l'assemblage (sans tenir compte du type de feuillage consommé) a eu un effet sur la surface foliaire consommée par feuille et un effet d'interaction a été détecté au niveau du nombre de feuilles consommées par arbre (tableau 1.5). Suivant un ordre d'importance de consommation de feuillage, les chenilles se sont davantage alimentées durant la deuxième série d'observations (feuillage consommé par arbre (cm^2) = 20.95±3.7; consommé par feuille (cm^2) = 5.65±0.67; nombre de feuilles consommées = 4.87±0.72), suivi de la première série d'observations (feuillage consommé par arbre (cm^2) = 10.87±1.28; consommé par feuille (cm^2) = 8.81±0.47; nombre de feuilles consommées = 3.33±0.35) et elles ont consommé le moins de feuillage lors de la

quatrième série d'observations (feuillage consommé par arbre (cm^2) = 7.4±1.04; consommé par feuille (cm^2) = 4.37±0.72; nombre de feuilles consommées = 2.08±0.29) (tableau 1.6). La consommation de feuillage d'érable à sucre était anormalement élevée sur l'assemblage ers de la deuxième série d'observations (tableau 1.6), ce qui se réflète aussi sur les valeurs moyennes de consommation de feuillage où le feuillage consommé par arbre et le nombre de feuilles consommées sont plus élevées sur l'assemblage ers (tableau 1.7).

Tableau 1.4 Consommation moyenne de feuillage de peuplier faux-tremble, d'érable à sucre et d'érable rouge (± erreur-type) dans les assemblages foliaires hétérogènes utilisés en 2003. Les données ont été analysées avec une analyse de Wilcoxan/Kruskal-Wallis. Les moyennes qui portent des lettres différentes sont significativement différentes (P<0.005).

	f-t-ers			f-t-ers-err			
	Peuplier	Érable à sucre	P > Khi-carré	Peuplier	Érable à sucre	Érable rouge	P > Khi-carré
Surface foliaire consommée par arbre (cm^2)	10.6 ± 1.0 (a)	1.2 ± 0.5 (b)	<.0001	8.4 ± 0.1 (a)	1.0 ± 0.8 (b)	0 ± 0 (c)	<.0001
Surface foliaire consommée par feuille (cm^2)	4.2 ± 0.4 (a)	0.8 ± 0.4 (b)	<.0001	4.6 ± 0.7 (a)	0.5 ± 0.4 (b)	0 ± 0 (c)	<.0001
Nombre de feuilles consommées	2.8 ± 0.3 (a)	0.6 ± 0.2 (b)	<.0001	1.7 ± 0.3 (a)	0.4 ± 0.2 (b)	0 ± 0 (c)	0.0006

Tableau 1.5 Analyse de variance testant l'effet de la série d'observations, de l'assemblage foliaire et de l'interaction entre ces deux variables sur la consommation de feuillage des chenilles de la livrée des forêts durant l'été 2003.

	Source	D.L.	Somme des carrés	F	P
Surface foliaire consommée par arbre (cm^2)	série d'observations	2	10.43	10.97	<.0001
	assemblage foliaire	3	0.73	0.51	0.67
	série*assemblage	6	6.38	2.23	0.05
	erreur du modèle	58	27.57		
Surface foliaire consommée par feuille (cm^2)	série d'observations	2	1.75	2.95	0.06
	assemblage foliaire	3	2.79	3.12	0.03
	série*assemblage	6	1.80	1.01	0.43
	erreur du modèle	58	17.24		
Nombre de feuilles consommées	série d'observations	2	4.68	13.10	<.0001
	assemblage foliaire	3	2.14	4.0	0.01
	série*assemblage	6	3.92	3.65	0.004
	erreur du modèle	58	10.37		

Certaines données , considérées aberrantes selon une analyse des résidus studentisés, ont été supprimées de la base de données de toutes les variables de consommation de feuillage. Le nombre d'unités expérientales (N) pour l'analyse de ces variables est de 70 au lieu de 72. Ces mêmes données de consommation de feuillage ont subi une transformation logarithmique (log+1).

Tableau 1.6 Consommation moyenne de feuillage (± erreur-type) lors des différentes séries d'observations effectuées en 2003. Les données ont été analysées avec une analyse de variance à un critère de classification (assemblage foliaire). Les moyennes qui portent des lettres différentes sont significativement différentes ($P<0.005$).

Série d'observations	Assemblages	Surface foliaire consommée par arbre (cm^2)	Surface foliaire consommée par feuille (cm^2)	Nombre de feuilles consommées
1(9-10 Juin 2003)	f-t	11.6±3.3	2.5±0.4(b)	4±0.7
	ers	9.1±3.7	2.7±0.4(b)	3.8±0.9
	f-t-ers	11.7±2.0	3.7±0.7(a.b)	3.5±0.6
	f-t-ers-err	11.0±1.1	6.3±1.2(a)	2±0.3
2 (12-13 Juin 2003)	f-t	18.7±8 (a.b)	6.4±0.7	3.2±0.5(a.b)
	ers	38.4±11.1(a)	4.1±1.2	9.5±1.0(a)
	f-t-ers	15.4±2.3(a.b)	7.7±1.4	4±0.5(a.b)
	f-t-ers-err	10.4±3.4(b)	4.7±1.6	2.7±1.2(b)
4 (26-27 Juin 2003)	f-t	6.5±2.2	2.6±0.5	2.5±0.7
	ers	5.7±2.0	4.1±2.0	1.5±0.7
	f-t-ers	10.0±2.0	5.3±1.4	2.8±0.5
	f-t-ers-err	7.5±2.3	5.4±1.5	1.5±0.4

Tableau 1.7 Consommation moyenne de feuillage (± erreur-type) pour les différents assemblages foliaires utilisés en 2003. Les données ont été analysées avec une analyse de variance à deux critères de classification avec l'interaction (assemblage foliaire, série d'observations, assemblage*série d'observations).

	f-t	ers	f-t-ers	f-t-ers-err
Surface foliaire consommée par arbre (cm^2)	12.25±1.82	17.74±5.15	12.19±1.24	9.63±1.39
Surface foliaire consommée par feuille (cm^2)	3.89±0.51	3.61±0.77	5.46±0.76	5.49±0.81
Nombre de feuilles consommées	3.22±0.38	4.94±0.94	3.41±0.31	2.06±0.42

Même si l'analyse de variance indique une influence de l'assemblage sur la surface consommée par feuille (tableau 1.5: P = 0.03), l'analyse de Tuckey n'a pas détecté de différence significative entre les assemblages.

1.3.4 Distance parcourue

L'assemblage foliaire a eu un effet fortement significatif sur la distance moyenne parcourue par les chenilles durant l'été 2003 ($F_{86,3}$=1.13, P<0.001). Cet effet est entièrement généré par la réponse de l'insecte à l'assemblage ers où les déplacements observés étaient le double, ou plus, de ceux observés sur les trois autres assemblages (figure 1.7). Sur l'assemblage ers, la distance moyenne parcourue par une chenille sur un arbre était de 497 cm comparativement à celles sur les trois autres assemblages qui se situaient entre 180 et 250 cm.

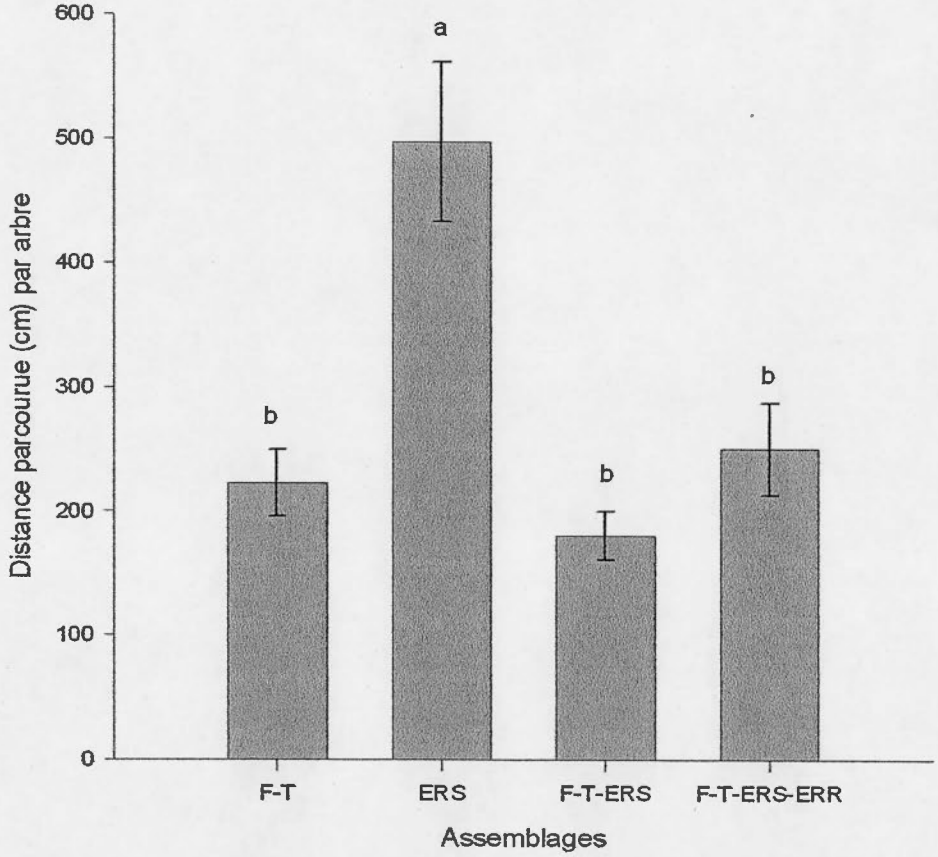

Figure 1.7 Distance moyenne parcourue (± erreur type) pour les différents assemblages et pour toutes les séries d'observations conduites en 2003. Les moyennes qui portent des lettres différentes sont significativement différentes ($P<0.005$).

1.4 DISCUSSION

La méthodologie utilisée nous a permis de mesurer plusieurs paramètres du comportement d'approvisionnement de la livrée des forêts. Il a été possible de mesurer les préférences alimentaires de l'insectes tout en établissant un budget temporel de ses activités sur les différents assemblages. L'analyse des budgets d'activité nous a permis d'identifier des comportements types que l'insecte adoptait en fonction de sa consommation de feuillage. Le comportement d'approvisionnement de la livrée des forêts a été influencé par la présence ou l'absence de son hôte favori dans les assemblages foliaires utilisés. Lorsque le feuillage de son hôte favori était disponible, l'insecte concentrait son alimentation sur ce dernier et adoptait le même comportement d'approvisionnement indépendamment des autres espèces foliaires présentes dans les assemblages, alors qu'il se comportait différemment lorsque cet hôte n'était pas disponible. En absence de son hôte favori, la livrée des forêts explorait davantage son environnement contrairement à ce qui était observé lorsque cet hôte était présent. De plus, la disponibilité de son hôte favori dans les assemblages a influencé les patrons de déplacement et de fuite de l'insecte. Les chenilles avaient tendance à s'échapper plus fréquemment de leur arbre lorsque la proportion de cet hôte diminuait. Cette augmentation globable de l'exploration de la ressource lorsque cette dernière est de faible qualité nutritive s'est traduite par une hausse des déplacements des chenilles, et est directement reliée à l'efficacité d'approvisionnement de ces dernières en influençant leur dépense énergétique et leur exposition aux prédateurs.

Préférences alimentaires

Les mesures de consommation de feuillage dans les assemblages foliaires hétérogènes montrent que la livrée des forêts consommait plus de peuplier faux-tremble que d'érable à sucre et qu'elle ne s'alimentait pas du tout d'érable rouge. En milieu naturel, la livrée des forêts exhibe des préférences alimentaires qui

correspondent à celles que nous avons observées. Au Canada, elle se nourrit principalement à partir de peuplements de peuplier faux-tremble qui constitue son hôte favori en dépit du fait qu'elle a le potentiel de s'attaquer à une variété d'arbres comme l'érable à sucre, son hôte secondaire au Québec (Fitzgerald, 1995). Ces préférences alimentaires sont corrélées à des taux de survie et de développement différentiels. Plusieurs études en laboratoire (Lorenzetti, 1993; Trudeau, 1997; Nicol et *al*, 1997) ont démontré que l'aptitude biologique des chenilles de la livrée des forêts est supérieure sur une diète de peuplier faux-tremble que sur une diète d'érable à sucre et que les chenilles ne survivaient pas sur une diète d'érable rouge.

Comportement d'approvisionnement

La livrée des forêts a adopté des stratégies d'approvisionnement différentes en fonction de l'essence foliaire qui était la plus consommée. Ces stratégies ont été définies en fonction du temps d'observation que l'insecte dépensait à consommer du feuillage, à se reposer et à se déplacer et elles ont été établies à partir de deux années d'observation de chenilles provenant de deux populations. La livrée des forêts utilisait la même stratégie d'approvisionnement lorsqu'elle s'alimentait principalement de feuillage de peuplier faux-tremble et elle en utilisait une autre lorsque sa seule source de nourriture était du feuillage d'érable à sucre. Même si les périodes d'alimentation étaient constantes entre les différents assemblages foliaires, les périodes de repos et de déplacement de l'étaient pas. Plus de temps était accordé à se reposer sur les assemblages contetant du peuplier faux-tremble tandis que plus de temps était dépensé en déplacement sur l'assemblage ne contenant que de l'érable à sucre. De ce fait, les déplacements de l'insecte étaient supérieurs sur l'assemblage constitué d'érable à sucre comparativement aux autres assemblages, contenant du peuplier faux-tremble. La livrée des forêts se comportait donc d'une manière différente selon que sa source de nourriture était de bonne qualité ou non. La qualité de la ressource alimentaire influence le temps de recherche et la vitesse de recherche (Bell, 1990). Robinson (1993) et Robinson and

Raffa (1997) ont trouvé que les larves des premiers stades de la livrée des forêts nourries sur un hôte de faible qualité nutritive s'y dispersaient rapidement et en grand nombre. Ils ont aussi observé des individus de stades larvaires plus avancés se disperser de leur plante hôte. Un comportement opposé a été observé lors d'une étude sur la sauterelle *Nomadacris septemfaciata* qui était moins active dans des parcelles alimentaires constituées de son hôte préféré (Chapman, 1957). Lors de son étude sur le comportement alimentaire d'une chenille phytophage et polyphage (*Diacrisia virginica*), Dethier (1988) a décrit des stratégies d'approvisionnement similaires à celles précédemment présentées pour la livrée des forêts. Ces stratégies nommées "rover" (vagabond) et "sitter" (sédentaire) pourraient être le reflet de la réponse de l'insecte face à la variabilité de sa ressource alimentaire. La livrée des forêts adopterait la stratégie de "rover" sur du feuillage d'érable à sucre et la stratégie de "sitter" sur du feuillage de peuplier faux-tremble. La stratégie "rover" qui consiste en une augmentation des déplacements de l'insecte serait avantageuse sur une ressource de faible qualité nutritive en permettant à ce dernier de capitaliser sur la recherche d'une ressource alimentaire de meilleure qualité (Schultz, 1983; Bell, 1990). À L'opposé, la stratégie "sitter" qui consiste à rester au même endroit pour une longue durée de temps, serait plus avantageuse sur une ressource de forte qualité, permettant à l'insecte de maximiser l'exploitation de cette source de nourriture (Bell, 1990; Raubenheimer et Bernays, 1993).

Comportement de fuite

Les données sur le comportement de fuite de la livrée des forêts qui ont été récoltées à partir d'un dispositif expérimental établie en 2005 appuient l'association de ces stratégies à la qualité de la ressource alimentaire rencontrée. Les assemblages utilisés pour analyser la fuite contenaient tous du feuillage de peuplier faux-tremble et la stratégie globale de l'insecte est restée constante : plus de repos que de déplacement ("sitter"). Cependant cette stratégie a été accompagnée d'une influence (non significative statistiquement) du nombre de feuilles de peuplier

utilisées sur les déplacements de l'insecte lorsque le feuillage de peuplier était seul ou assemblé avec un hôte que l'insecte rejette. Sur ces assemblages, les périodes de déplacement augmentaient et celles de repos diminuaient lorsque le nombre de feuilles de peuplier faux-tremble utilisées diminuait tandis que cette tendance n'a pas été observée sur les assemblages où le peuplier était mélangé à un hôte secondaire. Les mesures de fuite vont dans le même sens : plus le nombre de feuilles de peuplier faux-tremble présent dans les assemblages diminuait, plus les chenilles avaient tendance à s'échapper de leur arbre respectif. De plus, la fuite était supérieure sur les assemblages où les feuilles de peuplier étaient seules ou assemblées avec un hôte que l'insecte rejette comparativement à un assemblage où les feuilles de peuplier étaient assemblées avec un hôte secondaire. La sélectivité des chenilles quant au feuillage de peuplier faux-tremble semble avoir été altérée par la disponibilité de ce dernier : une baisse de sa disponibilité dans les assemblages aurait modifié les critères de sélection de l'insecte en le rendant plus sensible a un feuillage de moindre qualité puisque que la probabillité de rencontrer du feuillage de peuplier dans un certain laps de temps était diminuée (Stephen et Krebs, 1986). Ceci expliquerait pourquoi la livrée des forêts s'échappait moins souvent sur les assemblages où le peuplier était mélangé avec de l'érable à sucre. Des observations en laboratoire (observations personnelles) ont démontré que la quantité moyenne de surface foliaire de peuplier faux-tremble consommée en 24h par une chenille de la livrée des forêts de stade 4 est de 12.59 ± 7.7 cm^2 tandis que la surface moyenne d'une feuille de peuplier faux-tremble est de 11.5 ± 0.22 cm^2. Étant donné cette courte durée d'approvisionnement fournie par une seule feuille de peuplier, il n'est pas étonnant que les chenilles aient cherché à se déplacer (pour trouver une meilleure source de nourriture ailleurs) lorsqu'un assemblage offrant une faible proportion de feuillage de peuplier ne fournissait pas une autre source de nourriture.

Efficacité d'approvisionnement différente entre les stratégies

En considérant que la fonction du comportement d'approvisonnement d'un insecte est de maximiser ses gains nutritifs tout en diminuant les risques pour sa survie (Hassel et Southwood, 1978), les deux stratégies que l'insecte a adopté ne génèrent pas la même efficacité d'approvisionnement. La stratégie "sitter" est particulièrement avantageuse pour la livrée des forêts car elle minimise les coûts associés aux déplacements, notamment les risques de prédation (Bergelson et Lawton, 1988; Eirlich, 1993; Bernays, 1997). De plus, l'inactivité d'un animal peut être considérée comme un indicateur de son efficacité de prédation (Herbers, 1981) : un prédateur qui est efficace quant à la recherche et l'exploitation de sa nourriture devrait avoir plus de temps "libre" qu'un prédateur moins efficace. Les données de déplacement, de consommation de feuillage et de budget d'activité recueillies sur l'assemblage constitué d'érable à sucre suggèrent une plus faible efficacité d'approvisionnement de l'insecte sur cet hôte que sur le peuplier faux-tremble. Peu importe le type de feuillage qui était consommé, l'insecte consacrait le même temps pour s'alimenter et consommait la même quantité de surface foliaire. Bien que quelques études (Lorenzetti, 1993; Nicols et *al*, 1997) aient suggéré que la livrées des forêts faisait de la compensation alimentaire lorsqu'elle se nourrissait d'érable à sucre, nos données supposent néanmoins le contraire. Sur l'assemblage d'érable à sucre, l'insecte passait donc autant de temps à consommer une quantité de feuillage similaire d'érable à sucre et de peuplier faux-tremble tout en se déplaçant davantage. Cette augmentation des déplacements sur l'assemblage d'érable à sucre contribue à réduire l'efficacité d'approvissionnement de l'insecte en lui imposant des coûts de nature physiologique et écologique.

Au niveau écologique, un insecte qui se déplace devient plus vulnérable à la prédation (Bergelson et Lawton, 1988; Eirlich, 1993; Bernays, 1997). En milieu naturel, les larves de la livrée des forêts sont attaquées par plusieurs prédateurs vertébrés et invertébrés. Une étude de Parry et *al* (1997) conduite en Alberta

(Canada) a démontré que certains insectes tels que des coléoptères (*Calosoma frigudum* Kirby) et des hémyptères (*Podisus brevispinus*) sont d'importants prédateurs des stades avancés de la livrée des forêts. Diverses espèces d'oiseaux incluant le moucherolle tchébec (*Empydonas minimus* (Baird et Baird)), le cardinal à poirtrine rose (*Pheuciticus ludovicianus* (L.)), la paruline jaune (*Dendroica petechia* L.) ainsi que l'oriole du nord (*Icterus galbula* (L.)) sont aussi des prédateurs considérables des derniers stades larvaire de l'insecte. En plus de la pression de prédation, plusieurs espèces de parasitoïdes sont des agents de mortalités de la livrée des forêts (Parry et *al*, 1997). Au Canada, les principaux parasitoïdes attaquant les derniers stades larvaires de l'insecte sont les mouches de type tachinidae *Leschenaultia exul* (Townsend) et *Patelloa pachypyga* (Aldrich et Webber) (Mondor et Roland, 1997). Physiologiquement, cette hausse des déplacements de l'insecte devrait faire en sorte d'exacerber l'effet de la consommation d'érable à sucre sur le développement de l'insecte. Bien que cette expérience ne fournisse aucune données pouvant confirmer cette interprétaion, il est logique de croire qu'un insecte qui consomme un hôte de faible qualité nutritive tout en se déplaçant beaucoup devrait connaître une réduction supplémentaire de son développement, étant donné que la dépense énergétique associée aux déplacements se fera au dépend de la conversion d'énergie en masse corporelle.

1.5 CONCLUSION

La consommation d'une ressource alimentaire de qualité différente a influencé le comportement d'approvionnement des chenilles de la livrée des forêts. Ces dernières ont adapté leur comportement en modifiant leur stratégie d'approvisionnement en fonction de la présence ou de l'absence de leur hôte favori dans les assemblages. Il est connu que les chenilles de la livrée des forêts nourries sur une diète de peuplier faux-tremble se développent plus rapidement et produisent des adultes plus fertiles que celles qui sont élevées sur du feuillage d'érable à sucre (Lorenzetti, 1993; Nicol et *al*, 1997; Trudeau, 1997). La réponse comportementale

des chenilles quant à la consommation de ces deux essences foliaires permet d'identifier un facteur additionnel pouvant expliquer cette différence d'aptitude biologique sur ces deux essences. En effet, en augmentant leur déplacement sur du feuillage d'érable et en les diminuant sur du feuillage de peuplier faux-tremble, les coûts reliés aux déplacements ne sont pas les mêmes. Les insectes dont la source de nourriture est de l'érable et qui se déplacent beaucoup devraient subir une diminution additionnelle de leur croissance et de leur fécondité en plus de celle associée à la ressource elle-même. L'identification de paramètres comportementaux pouvant contribuer à moduler l'aptitude biologique de la livrée des forêts nous permet, dans ce cas-ci, d'approfondir notre compréhension de l'écologie alimentaire de la livrée des forêts en y rajoutant une dimension complémentaire aux données déjà existantes.

CONCLUSION

L'observation des chenilles de la livrée des forêts s'approvisionnant sur une ressource alimentaire qu'elles pouvaient explorer nous a permis d'identifier certains effets de la consommation de différents hôtes sur le comportement de cet insecte. En plus de mesurer les préférences alimentaires des insectes, nous avons identifié différentes stratégies d'approvisionement que les chenilles adoptaient dépendamment de l'essence foliaire qu'elles consommaient. Nous avons constaté que la consommation d'hôtes de qualité nutritive différente avait un effet sur le comportement d'approvisionnement des chenilles. Lorsque sa ressource alimentaire était de forte qualité nutritive (feuillage de peuplier faux-tremble) la livrée des forêts adoptait une stratégie d'approvisionnement qui lui permettait de capitaliser sur cette ressource en diminuant ses déplacements de manière à rester sur place. Une stratégie contraire était utilisée par les chenilles lorsque l'hôte consommé était de faible qualité nutritive (feuillage d'érable à sucre). Les insectes se déplaçaient davantage afin d'augmenter leur chance de trouver une meilleure source de nourriture ailleurs. Nous avons aussi constaté que la proportion de feuillage de peuplier faux-tremble présent dans les assemblages pouvaient constituer un indicateur de la qualité de la ressource alimentaire. Bien que la stratégie d'approvisionnement des chenilles était constante en présence de peuplier faux-tremble, une diminution du nombre de feuilles de cet hôte dans les assemblages avait un effet sur les déplacements et le comportement de fuite de ces dernières. La livrée des forêts se déplaçait et fuyait plus lorsque la quantité de feuillage de peuplier diminuait. De plus, cette réaction de l'insecte quant à la diminution de la disponibilité de son hôte favori était supérieure sur les assemblages où le feuillage de peuplier était seul ou mélangé avec un hôte rejeté par les chenilles. Ceci indique donc que la qualité nutritive de la ressource alimentaire ainsi que sa disponibilité sont des facteurs qui peuvent moduler le comportement d'approvisionnement de la livrée des forêts.

Les résultats de cette étude appuient les conclusions des précédents travaux

qui ont examiné les effets de la consommation de feuillages de qualité différente sur le développement et la fécondité de la livrée des forêts. Ils permettent aussi de raffiner notre compréhension de l'écologie alimentaire de la livrée des forêts en y rajoutant une dimension comportementale complémentaire aux données déjà existantes. En effet, une compréhension de l'influence de la consommation de différents hôtes sur le comportement alimentaire des chenilles de la livrée des forêts permet d'identifier de nouveaux mécanismes pouvant contribuer à moduler leur aptitude biologique. Dans ce cas-ci, les deux stratégies que les chenilles ont adopté leur permettaient d'adapter leur quête alimentaire en fonction du milieu dans lequel elles se trouvaient mais à des niveaux d'efficacité différents. Les chenilles qui se nourissaient à partir d'une ressource de forte qualité nutritive s'approvisionnaient plus efficacement comparativement à celles qui consommaient un hôte de plus faible qualité nutritive. Cette différence d'efficacité d'approvisionnement était essentiellement générée par les coûts physiologiques et écologiques reliés à la hausse des déplacements des chenilles sur du feuillage de faible qualité. Deux facteurs peuvent maintenant expliquer la différence d'aptitude biologique observée entre des chenilles nourries sur du peuplier faux-tremble ou de l'érable à sucre : la qualité de la ressource qui agit directement sur le développement et la fécondité des insectes, et la hausse des déplacements sur l'érable à sucre qui agit directement et indirectement sur l'aptitude biologique des insectes en augmentant leurs dépenses énergétiques et en les rendant plus vulnérables à la prédation.

L'exploration du comportement alimentaire de la livrée des forêts a bien sûr été possible grâce à l'utilisation du modèle d'arbre artificiel. Cette structure nous a permis d'identifier une diversité d'interactions entre l'insecte et sa ressource alimentaire. Bien que l'étude des mécansimes qui régissent la relation entre les insectes phytophages et leur plantes hôtes constitue un terreau fertile pour les théories sur les interactions plantes et insectes, l'aspect comportemental est peu présent dans ces théories. Il est difficile et laborieux d'observer le comportement des insectes phytophages en milieu naturel et c'est probablement une des principales

raisons qui expliquent que cette facette de leur biologie est si peu étudiée. Les résultats que nous avons obtenu sur le comportement alimentaire de la livrée des forêts démontrent bien que le modèle d'arbre artificiel offre une porte d'entrée intéressante dans un domaine difficilement accessible.

LISTE DES RÉFÉRENCES

ABOU-ZAID, M.M., HELSON, B.V., NOZZOLILLO, C., ARNASON, T.J. 2001. Ethyl *m*-diggalate from red maple, *Acer rubrum* L., as the majjor resistance factor to forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn. Journal of chemical ecology **27**(12): 2517-2527.

BATZER, H.O., MARTIN, M.P., MATTSON, W.J., MILLER, W.E. 1995. The forest tent caterpillar in aspen stand: distribution and density estimation of four life stages in four vegetation strata. Forest Science **41**(1): 99-121.

BELL, J.W. 1990. Searching behavior patterns in insects. Annual Review of Entomology **35**: 447-467.

BERGELSON, J.M., LAWTON, J.H. 1988. Does foliage damage influence predation on the insect herbivores of birch? Ecology **69**(2): 434-445.

BERNAYS, E.A., CHAPMAN R.F. 1994. Host plant selection by phytophagous insects. Chapman et Hall, New York.

BERNAYS, E.A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. Ecological Entomology **22**: 121-123.

BERNAYS, E.A., SINGER, M.S. 1998. A rythm structuring foraging behavior in polyphagous caterpillar. Physiological Entomology **23**: 295-302.

CHAPMAN R.F. 1957.Observations on the feeding of the red locust (*Nomadracris septemfaciata*) *Br.* Journal of Animal. Behaviour **2**: 60-75.

DENNO, R.F., McCLURE, M.S. 1983. Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York.

DESPLAND, E., HAMZEH, S. 2004. Ontogenic changes in social behaviour in the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. Behavioral Ecology and Sociobiology **56**: 177-184.

DETHIER, V.G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution **8**: 33-54.

DETHIER, V.G. 1988. The feeding behaviour of a polyphagous caterpillar (*Diacrisia virginica*) in its natural habitat. Canadian Journal of Zoology **66**: 1280-1288.

DUNCAN, D.P., HODSON, A.C. 1958. Influence of the forest tent caterpillar upon the aspen forests of Minnesota. Forest Science **4**: 71-93.

FITZERALD, T.D., COSTA, J.T. 1986. Trail-based communication on foraging behaviour of young colonies of forest tent caterpillar. Annals of the Entomolological Society of America **76**: 999-1007.

FITZERALD, T.D., PETERSON, S.C. 1988. Cooperative foraging and communication in caterpillars, silk and chemical marker may catalyze social evolution. Bioscience **38**(1): 20-25.

FITZERALD, T.D. 1993. Sociability in caterpillars. Tiré de : Caterpillars: ecological and evolutionary constraint on foraging, STAMP, N.E et CASEY, T.M. (éds.), Chapman et Hall, New York, pp. 372-403.

FITZERALD, T.D. 1995. The tent caterpillar. Cornell university press, New York.

FORTIN, M, LORENZETTI, F., PANZUTO, M., MAUFFETTE, Y. 1999. La livrée des forêts et son environnement: dis-moi ce que tu manges, et... Antennae **6**(3):5-10.

FORTIN, M. 2000. Effets de l'hétérogénéité de la nourriture et de la variation de la température sur la performance biologique de la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) s'alimentant dans une érablière. Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal, Montréal.

FORTIN, M., MAUFFETTE, Y. 2001. Forest edge effects on the biological performance of the forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in sugar maple stands. Ecoscience **8**: 164-172.

GIRALDEAU, L-A. 2005. Stratégies d'approvisionnement solitaire. Tiré de : *Écologie* comportementale : cours et sujets corrigés, DANCHIN, E., GIRALDEAU, L-A. et CÉZILLY, F. (éds.), Dunod, Paris, pp. 129-148.

GRISDALE, D. 1985. Malacosoma Disstria. Tiré de : Handbook of insect rearing, Vol II, SINGH, P. et MOORE, R.F. (éds.), Elseivier, Amsterdam, pp. 369-379.

HASSEL, M.P., SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. Foraging strategies of insects. Annual Review of Ecology and Systematics **9**: 75-98.

HEINRICH, B. 1971. The effect of leaf geometry on the feeding behaviour of the caterpillar of Manducta sexta (sphingidae). Animal Behaviour **19**: 119-124.

HEINRICH, B. 1993. How avian predation constraint caterpillar foraging. Tiré de : Caterpillars: ecological and evolutionary constraint on foraging, STAMP, N.E. et CASEY, T.M. (éds.), Chapman et Hall, New York, pp. 224-247.

HERBERS, J.M. 1981. Time resources and laziness in animal. Oecologia **49**: 252-26.

HODSON, A.C. 1941. An ecological study of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* Hbn., in northern Minnesota. Univ.of Minn. Agric. Exp. Sta. Tech. Bull. 310.

HUNTER, A.F., LECHOWICZ, M.J. 1992. Foliage quality change during canopy development of some northern hardwood threes. Oecologia **89**: 316-323.

LEVESQUE, K.R, FORTIN, M., MAUFFETTE, Y.2002. Temperature and food quality effects on growth, consumption and post-ingestive utilization efficiencies of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). Bulletin of Entomological Research **92**:127-136.

LORENZETTI, F. 1993. Performances relatives de la livrée des forêts *Malacosoma disstria* Hbn, sur l'érable à sucre *Acer saccharhum* Marsh. sain et dépéri et sur le peuplier faux-tremble *Populus tremuloide* Michx. en relation avec la chimie folaire. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Montréal, Montréal.

MARTIN, P., BATESON, P. 1986. Measuring behaviour, an introductory guide. Cambridge university press, United Kingdom.

MAURICIO, R., BOWER, D.M. 1990. Do caterpillars disperse their damage?: larval foraging behaviour of two specialist herbivores, *Euphydrias phaeton* (Nymphalidae) and *Pieris rapae* (Pieridae). Ecological Entomology **15**: 153-161.

MONDOR, E.B., ROLAND, J. 1997. Host locating behaviour of *Leschenaultia exul* et *patelloa* pachypiga: two tachinid parasitoids of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. Entomologia Experimentalis et Applicata **85**: 161-168.

NICOL, R.W., ARNASON, J.T., HELSON, B., ABOU-ZAID, M.M. 1997. Effect of host and non host trees on the growth and development of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* (lepidoptera: lasiocampidae). Canadian Entomologist **129**: 991-999.

PANZUTO, M., LORENZETTI, F., MAUFFETTE, Y., ALBERT. P.J. 2001. Perception of aspen and sun/shade sugar maple leaf soluble extract by larvae of *Malacosoma disstria.* Journal of Chemical Ecology. **27**(10): 1963-1978.

PARRY, D., SPENCE, J.R., VOLNEY, J.A. 1997. Responses of natural enemies to experimentally increased populations of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria.* Ecological Entomology **22**: 97-108.

PARRY, D., GOYER, R.A. 2004. Variation in the suitability of host tree species for geographically discrete population of forest tent caterpillar. Environmental Entomology **33**(5): 1477-1487.

PRICE, P.W., BOUTON, C.E., GROSS, P, McPHERON, B.A., THOMPSON, J.N., WEIS, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 41-65.

RAFFA, K.F., HAVILL, N.P., NORDHEIM, E.V. 2002. How many choice can your test animal compare effectively. Evaluating a critical assumption of behavioural preference tests. Oecologia **133**: 422-429.

RAUBENHEIMER, D., BERNAYS, E.A.1993. Patterns of feeding in the polyphagous grasshopper *Taeniopoda eques*: a field study. Animal Behaviour **45**: 153-157.

RAUPP, M.J., DENNO, R.F. 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. Tiré de ; Variable plants and herbivores in natural and managed systems, DENNO, R.F. et McCLURE, M.S. (éds.), Academic Press, New York, pp. 91-119.

RAUSHER, M.D.1983. Ecology of host-selection behavior. Tiré de : Variable plants and herbivores in natural and managed systems, DENNO, R.F. et McCLURE, M.S. (éds.), Academic Press, New York, pp. 221-257.

RHOADES, D.F. 1983b. Herbivore population dynamics and plant chemistry. Tiré de : Variable plants and herbivores in natural and managed systems, DENNO, R.F. et McCLURE, M.S. (éds.), Academic Press, New York, pp.155-204.

ROBINSON, J.B, 1993. The feeding ecology of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hubner, among hybrid poplar clones, *Poplus* spp. Ph.D. Thesis, Univ. of Wisconsin, Madison, WI.

ROBINSON, J.B., RAFFA, K.F. 1997. Effects of constitutive and inducible traits of hybrid poplars on forest tent caterpillar feeding and poplar ecology. Forest Science **43**(2): 252-267.

ROLAND, J. 2000. Predator-prey dynamics of forest tent caterpillar as an indicator of forest integrity. Sustainable Forest Management Network, Project Report.

SCHULTZ, J.C. 1983. Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous tree. Tiré de : Variable plants and herbivores in natural and managed systems, DENNO, R.F. et McCLURE, M.S. (éds.), Academic Press, New York, pp. 61-90.

SINGER, M.S., STIREMAN III, J.O. 2001. How foraging tactics determine host-plant use by a polyphagous caterpillar. Oecologia **129**: 98-105.

STAMP, N.E., BOWER, D.M. 1990. Variation in food quality and temperature constraint foraging of gregarious caterpillars. Ecology **71**(3): 1031-1039.

STAMP, N.E. 1993. A temperate region view of the interaction of temperature, food quality, and predators on caterpillar foraging. Tiré de : Caterpillars: ecological and evolutionary constraint on foraging, STAMP, N.E. et CASEY, T.M. (éds.), Chapman et Hall, New York, pp. 478-505.

STEPHEN, D.W, KREBS, J.R. 1986. Foraging theory. Princeton university press, Princeton, New Jersey.

STEHR, F.W., COOK, E.F. 1968. A revision of the genus *Malacosoma* Hubner in north America (lepidoptera: Lasiocampidae): systematic, biology, immature and parasites. U.S. National Museum Bulletin, vol 276, p. 1-93.

TRUDEAU, M. 1997. Effets de la nourriture parentales sur la tolérance au froid et la survie hivernale des oeufs de la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.). Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Montréal, Montréal.