

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA PERFORMANCE BIOLOGIQUE ET LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE
DE TROIS ESPÈCES DE LÉPIDOPTÈRES APRÈS DÉFOLIATION DU
BOULEAU BLANC (*BETULA PAPYRIFERA* MARSH.).

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
JEAN-FRANÇOIS DUBUC

JUILLET 1996





Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier ma directrice Naomi Cappuccino pour son appui, son aide et sa confiance témoignée à mon égard lors de la réalisation du projet. Je remercie mon codirecteur Yves Mauffette pour son encouragement et ses conseils soutenus depuis ma venue dans son laboratoire. Je veux remercier également les autres membres de mon comité de direction, Hans Damman, Jocelyn Martel et William Vickery, pour leurs précieux commentaires.

J'aimerais dire un gros merci à Julie Bellemare, Christiane Lareau, Denis Lavertu, Geneviève Lépine et Isabelle Tessier pour leur aide essentielle lors de la collecte des données au cours des deux derniers étés. J'ai passé de très beaux moments en leur compagnie. Je veux également saluer et remercier mes amis du GREF (Alain, Carole-Lyne, Danielle, France, Frédéric, Jacques, Louis, Luc, Stéphane), particulièrement ceux de mon laboratoire (Michel Fortin, Marc-André Martin, Martin Trudeau et tous les autres), que j'ai eu beaucoup de plaisir à côtoyer.

Je voudrais finalement remercier les membres de ma famille pour leur appui et soutien, en particulier mon frère Sébastien, qui m'a apporté de l'aide en graphisme, et ma conjointe Nathalie, qui a toujours été derrière moi même lors des longs mois qui nous ont séparés.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iii
LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX	vi
RÉSUMÉ.....	vii
INTRODUCTION.....	1
1 Problématique générale.....	1
2 Facteurs externes.....	2
3 Traits biologiques ("life-history traits").....	3
4 Résistance chimique des plantes.....	4
5 Hypothèses de Rhoades.....	5
6 Objectif et hypothèses.....	6
CHAPÎTRE I	
LA PERFORMANCE BIOLOGIQUE ET LE COMPORTEMENT	
ALIMENTAIRE DE TROIS ESPÈCES DE LÉPIDOPTÈRES APRÈS	
DÉFOLIATION DU BOULEAU BLANC (<i>BETULA PAPYRIFERA</i>	
MARSH.).....	7
INTRODUCTION.....	8
MATÉRIEL ET MÉTHODES	10
1 Site de l'étude.....	10
2 Insectes à l'étude	10
2.1 Description.....	10
2.2 Provenance des insectes	11
3 Expériences de performance biologique.....	11
3.1 Traitements.....	11
3.2 Introductions et élevages des insectes.....	11
3.3 Paramètres mesurés.....	12
4 Expériences de comportement et de préférence alimentaire.....	13
4.1 Comportement alimentaire en milieu naturel (1994).....	13
4.2 Préférence alimentaire en laboratoire (1995).....	13
RÉSULTATS.....	15
1 Performance.....	15
2 Préférence alimentaire	16

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1	Survie relative des larves (stade I) des lépidoptères pour les années respectives.....	17
2	Quantité de feuillage consommée par les lépidoptères en 1995.....	21

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1	Temps de développement larvaire (en jours) des lépidoptères au cours des années 1994 et 1995.....	18
2	Poids des chrysalides (en mg) des lépidoptères au cours des années 1994 et 1995.....	19
3	Préférence alimentaire des lépidoptères pour les feuilles intactes vs poinçonnées des branches endommagées en milieu naturel en 1994.....	20

RÉSUMÉ

La différence entre la dynamique des populations des insectes phytophages grégaires et solitaires peut s'expliquer par des changements défavorables de la qualité nutritive de la plante-hôte, après un dommage foliaire. Les insectes grégaires seraient tolérants, tandis que les insectes solitaires seraient sensibles à ces changements (concept de Rhoades de stratégies d'"opportuniste" et de "furtif"). Nous avons vérifié l'impact d'une défoliation du Bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) sur la performance et la préférence alimentaire de trois espèces de lépidoptères, dont une solitaire (*Enargia infumata* Gr.) et deux grégaires (*Acrobasis betulella* Hulst. et *Malacosoma disstria* Hbn.). L'expérience s'est déroulée au cours des étés 1994 et 1995 au Lac Duparquet, situé au nord-ouest du Québec (Canada). Des larves des trois espèces ont été introduites et élevées sur deux traitements de nourriture: des branches de bouleau endommagé artificiellement (dommage de 25% des feuilles) et des branches de bouleau non endommagé (témoin). Les paramètres de performance suivants ont été mesurés: 1-la survie larvaire au stade I, 2-le temps de développement larvaire et 3-le poids des chrysalides. Des tests de préférence en milieu naturel et en milieu contrôlé (en laboratoire) ont été effectués. Les résultats démontrent que la performance des lépidoptères n'est pas affectée par le traitement de bouleau endommagé, à l'exception d'*E. infumata* en 1995, pour laquelle le temps de développement était retardé de 5 jours et la survie larvaire était réduite de 50%. Pour le comportement alimentaire, *E. infumata* préfère consommer du bouleau non endommagé, tandis que les deux autres espèces ne semblaient pas avoir de préférence. Ces résultats supportent en partie l'hypothèse selon laquelle les insectes solitaires sont plus sensibles que les insectes grégaires aux changements nutritifs après défoliation de la plante-hôte. Les différences entre les résultats des deux années de l'étude sont probablement dues à la variation de la réponse physiologique du bouleau au dommage, causée par des facteurs environnementaux .

INTRODUCTION

1 Problématique générale

Dans l'environnement terrestre, les insectes représentent un des groupes d'organismes vivants les plus importants au niveau de la biomasse, de l'abondance et de la richesse (Strong *et al.*, 1984). Certains insectes phytophages sont en compétition directe avec les êtres humains en interférant avec les industries agricoles et forestières (e.g.: la Pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis*, et la Tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana*) (Borror *et al.*, 1989), car ces insectes causent une diminution de la croissance et une mortalité de leur plante-hôte.

Les populations d'insectes ravageurs sont dites "épidémiques" ("epidemic", "eruptive", Price *et al.*, 1990), c'est-à-dire qu'elles oscillent à de grandes amplitudes dans le temps (Nicholson, 1933, 1954). Elles peuvent suivre des cycles bimodaux d'une période d'une dizaine d'années. Dans un premier temps, les densités sont très faibles et presque non-détectables, et, dans un deuxième temps, les densités augmentent à des niveaux très élevés où les insectes peuvent souvent défolier complètement leur plante-hôte (Campbell et Sloan, 1978). Par contre, ces insectes ne représentent qu'une très faible proportion de tous les insectes; près de 1 % des lépidoptères de l'Amérique du Nord (Faeth, 1987) et près de 3 % des lépidoptères de l'Amérique du Nord et de l'Europe (Hunter, 1995). La majorité des insectes phytophages ont des densités plutôt faibles et stables en fonction du temps (Watt, 1965).

Ces différences entre les dynamiques des populations d'insectes (épidémique vs non-épidémique) ne sont pas clairement élucidées (Barbosa et Schultz, 1987, Price *et al.*, 1990). C'est pourquoi il y a un regain d'intérêt auprès des écologistes pour la dynamique des populations d'insectes herbivores (voir rétrospective: Cappuccino et Price, 1995). Deux avenues ont été explorées par les écologistes jusqu'à maintenant: les facteurs externes, c'est-à-dire les ennemis naturels des populations, et les facteurs internes, c'est-à-dire les traits biologiques ("life-history traits") des insectes.

2 Facteurs externes

Beaucoup de chercheurs ont tenté d'expliquer les différences au niveau de la dynamique des populations d'insectes par les facteurs externes qui influencent les taux de natalité, de mortalité, d'immigration et d'émigration (Dempster, 1983; Nothnagle et Schultz, 1987). Des variations de facteurs environnementaux, comme la température (e.g.: Tenow, 1972), l'humidité (e.g.: Ehrlich *et al.*, 1980), la luminosité (e.g.: Benkevish, 1972) et le stress causé par la pollution (e.g.: Larsson et Björkman, 1993) ont été mises en évidence pour expliquer les brusques augmentations de densité de certains insectes. Les facteurs biotiques ont également été longuement étudiés pour déterminer leur action sur les populations d'espèces épidémiques et non-épidémiques. À un niveau trophique supérieur, les ennemis naturels jouent généralement un rôle de contrôle des populations; les parasitoïdes (Hassell et May, 1974; Eickwort, 1977; Anderson et May, 1980; Hassell, 1980; 1985; Murdoch et Reeve, 1987; Cappuccino, 1987; 1988) et les virus (Myers, 1990; Rothman et Myers, 1994; Myers et Kuken, 1995) semblent particulièrement importants. La compétition entre les insectes herbivores est un autre facteur fortement étudié, qui a été controversé (Hairston *et al.*, 1960; Murdoch, 1966; Janzen, 1973; Kalin et Knerer, 1977; Lawton et Strong, 1981; Crawley et Patrasudhi, 1988; Mopper *et al.*, 1990; Auerbach, 1991) mais qui est accepté aujourd'hui (Denno *et al.*, 1995). À un niveau inférieur, les interactions plantes-insectes, qui impliquent les impacts des modifications de la qualité nutritive des plantes (West 1985; Faeth, 1986; Harrison et Karban, 1986; Karban, 1986; Tallamy et Raupp, 1991), expliquent certains cycles d'épidémies d'insectes phytophages (Haukioja, 1980; Neuvonen et Haukioja, 1984; Haukioja *et al.*, 1985).

3 Traits biologiques ("life-history traits")

Des traits biologiques propres à certains insectes peuvent être associés à une tendance à être épidémique (Southwood *et al.*, 1974; Nothnagle et Schultz, 1987; Wallner, 1987; Hunter, 1991; 1995). Les traits les plus importants sont: une fécondité élevée (Southwood *et al.*, 1974; Stubbs, 1977), des moyens de défense contre les ennemis associés à une couleur aposématique (Boevé, 1991; Hunter, 1991), une tendance à pondre les oeufs en groupe (Jones, 1977; Stamp, 1980; Root et Kareiva, 1984), un comportement grégaire lors de l'alimentation (Watt, 1965; Knerer et Atwood, 1973; Hanski, 1987; Sillén-Tullberg, 1990; Root et Cappuccino, 1992; Haack et Mattson, 1993; Larsson *et al.*, 1993) et une capacité réduite à se disperser par le vol (Hébert, 1983; Wallner, 1987; Hunter, 1995).

La dichotomie "insectes épidémique-insectes non-épidémiques" peut également être rattachée à d'autres dichotomies reliées aux traits biologiques. Southwood *et al.* (1974) mentionnent que les insectes épidémiques ont peut-être une stratégie de reproduction "r" (fécondité élevée, faible longévité, plusieurs générations par année), tandis que les insectes non-épidémiques ont possiblement une stratégie "K" (fécondité faible, longévité élevée, peu de générations par année).

Hanski (1987) et Nothnagle et Schultz (1987) ont proposé que les insectes épidémiques concentrent les risques de mortalité, tandis que les insectes non-épidémiques les dispersent (théorie de "risk-spreading" ou "bet-hedging" développée par den Boer, 1968). Cette stratégie de concentration ou de dispersion des risques est intéressante, puisqu'elle fait ressortir l'importance de la dynamique spatiale pour expliquer les différentes dynamiques temporelles des insectes. En effet, le patron spatial (distribution des oeufs, distribution des larves et faculté de dispersion) des insectes semble être le trait qui revient le plus souvent dans la littérature, pour différencier les insectes épidémiques des insectes non-épidémiques (Hunter, 1991; Hunter, 1995). Les insectes non-épidémiques se dispersent par des comportements alimentaires et d'oviposition pour éviter des facteurs dépendants de la densité ou pour réduire la variabilité de leur performance ("risk-spreading"). Les insectes épidémiques "concentrent" les risques de contrôle en étant grégaires et en ayant un faible pouvoir de dispersion. Cette stratégie donne d'autres avantages, via la dilution des risques de prédation pour chaque individu (Hamilton, 1971; Cappuccino, 1988; Turchin et Kareiva, 1989), les défenses contre les ennemis naturels (Vulinec, 1990; Boevé, 1991; Codella et

Raffa, 1993) et l'exploitation de la nourriture (Berryman, 1972; Tsubaki et Shiotsu, 1982; Breden et Walde, 1987; Damman, 1994). C'est dans cette optique que Rhoades (1985) a élaboré une théorie sur les implications du patron spatial des insectes via la résistance chimique des plantes pour expliquer les différences entre la dynamique des insectes épidémiques et non-épidémiques.

4 Résistance chimique des plantes

L'induction d'une résistance chimique des plantes, après les dommages causés par l'alimentation des herbivores, est un phénomène bien connu en écologie (voir rétrospectives: Karban et Myers, 1989; Tallamy et Raupp, 1991), malgré certaines questions qui restent en suspens (Myers et Williams, 1984; 1987; Roland et Myers, 1987; Van Dam *et al.*, 1993; Martin *et al.*, 1994). L'induction d'une résistance s'effectue de deux façons dans les tissus attaqués. Premièrement, il peut y avoir une diminution des concentrations d'eau (Hartley et Lawton, 1987) et d'éléments nutritifs, tel l'azote (e.g.: Myers et Williams, 1987). Deuxièmement, il peut y avoir augmentation de la production de composés secondaires de défense, tels les phénols (e.g.: Bergelson *et al.*, 1986; Hartley et Lawton, 1987), les tanins (e.g.: Karowe, 1989), et les alcaloïdes (e.g.: Baldwin et Schmelz, 1994; voir également la rétrospective de Haukioja, 1990). Ces deux actions ne sont pas toujours combinées, malgré leur effet similaire, c'est-à-dire la diminution de la qualité nutritive des tissus végétaux. Suite à ces changements, les insectes sont affectés au niveau de leur comportement et de leur performance ("fitness"), c'est-à-dire la croissance, la fécondité et la survie (voir rétrospectives; Karban et Myers, 1989; Haukioja, 1990; Tallamy et Raupp, 1991). L'induction d'une résistance est divisée en deux catégories. Premièrement, il y a l'induction à court terme ("rapid induction") qui s'effectue après les premiers dégâts (quelques heures à quelques jours) sur la plante. Deuxièmement, il y a l'induction à long terme ("delayed induction") qui s'effectue après plusieurs années de dommages intenses causés par des générations subséquentes d'insectes phytophages sur la plante-hôte. Ces deux types d'induction ont des impacts différents sur les insectes (Haukioja *et al.*, 1985; Neuvonen *et al.*, 1987; Hanhimäki, 1989; Hartley et Lawton, 1991; Hanhimäki et Senn, 1992). Selon Rhoades (1985), l'induction rapide de la résistance chimique des plantes est le facteur qui gouverne la distribution et la dispersion des insectes phytophages.

5 Hypothèses de Rhoades

Rhoades a proposé que les insectes ont deux stratégies évolutives face à l'induction d'un changement de la qualité nutritive de la plante-hôte. Premièrement, les insectes épidémiques et grégaires sont des insectes dits "opportunistes" ("opportunists"), c'est-à-dire qu'ils s'installent sur leur plante-hôte et concentrent leur distribution en groupe dense, pour mieux exploiter la nourriture et profiter de la qualité élevée de certains hôtes. Ils sont aussi peu sensibles à un changement rapide de la qualité nutritive de la plante, car ils sont bien adaptés à leur plante-hôte (Hanski et Otronen, 1985). Cet opportunisme et cette tolérance leur permettent de maintenir leur densité à des niveaux élevés et épidémiques. Deuxièmement, les insectes non-épidémiques et plutôt solitaires sont des insectes dits "furtifs" ("stealthy"), c'est-à-dire qu'ils cherchent à éviter de faire des dommages trop importants à leur plante-hôte. Ils sont sensibles à une induction d'une résistance chimique, probablement parce que ces espèces sont moins bien adaptées à leur plante-hôte (Hanski et Otronen, 1985). Par conséquent, ces insectes se disperseront et disperseront leur dommage. Hanski et Otronen (1985) ont observé les comportements d'opportunistes et de furtifs sur des mouches-à-scie (Diprionidae) épidémiques et non-épidémiques respectivement. Cependant, aucune étude a vérifié les impacts directs d'un changement de la qualité nutritive de la plante-hôte, par induction à court terme d'une résistance, sur la dynamique spatiale d'insectes phytophages grégaires et solitaires.

6 Objectif et hypothèses

L'objectif de cette étude est donc de vérifier les impacts de la défoliation d'une plante, le bouleau, sur la performance biologique et le comportement alimentaire de lépidoptères grégaires et solitaires.

On peut donc croire qu'après l'induction d'une résistance chimique via la défoliation du bouleau, les lépidoptères grégaires auront un comportement d'opportuniste et les lépidoptères solitaires auront un comportement de furtif. Les hypothèses proposées de l'étude sont les suivantes:

Après la défoliation du bouleau,

1a-La performance biologique (survie, croissance et fécondité) des lépidoptères grégaires ne sera pas affectée.

1b-La performance biologique (survie, croissance et fécondité) des lépidoptères solitaires va diminuer.

2a-Les lépidoptères grégaires n'auront pas de préférence alimentaire entre du tissu végétal endommagé et du tissu non endommagé.

2b-Les lépidoptères solitaires préféreront s'alimenter de tissu végétal non endommagé.

Cette étude est présentée en un chapitre qui est rédigé sous la forme d'article scientifique. Après la traduction en anglais, l'article sera soumis à la revue scientifique *Oecologia*.

CHAPÎTRE I

LA PERFORMANCE BIOLOGIQUE ET LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE
DE TROIS ESPÈCES DE LÉPIDOPTÈRES APRÈS DÉFOLIATION DU
BOULEAU BLANC (*BETULA PAPYRIFERA* MARSH.)

INTRODUCTION

Pour expliquer pourquoi certains insectes ont des populations épidémiques, plusieurs écologistes ont tenté de déterminer les traits biologiques ("life-history traits") propres à ces insectes, permettant possiblement de les distinguer et d'expliquer leur dynamique des populations (Southwood *et al.*, 1974; Nothnagle et Schultz, 1987; Wallner, 1987; Price *et al.*, 1990; Hunter, 1991; 1995). Les traits les plus fréquemment associés au caractère épidémique sont reliés à la dynamique spatiale des insectes, c'est-à-dire leur distribution et leur dispersion. Comparativement aux autres insectes, les insectes épidémiques ont tendance à pondre les oeufs en groupe lors de l'oviposition (Jones, 1977; Stamp, 1980; Root et Kareiva, 1984), ont souvent un comportement grégaire lors de l'alimentation (Watt, 1965; Knerer et Atwood, 1973; Hanski, 1987; Sillèn-Tullberg, 1990; Root et Cappuccino, 1992; Haack et Mattson, 1993; Larsson *et al.*, 1993) et ont souvent une capacité réduite à se disperser par le vol (Hébert, 1983; Wallner, 1987; Hunter, 1995). Les insectes épidémiques semblent donc avoir un comportement spatial "grégaire", tandis que les insectes non-épidémiques ont plutôt un comportement "solitaire".

Ces différences de patron spatial peuvent-être associées au concept de dispersion des risques ("risk-spreading") développé par den Boer (1968); les insectes épidémiques concentreraient les risques de mortalité ("risk-concentrators"), les insectes non-épidémiques les disperseraient ("risk-spreaders") dans l'espace (Hanski, 1987; Nothnagle et Schultz, 1987). Par contre, peu d'études empiriques ont tenté d'établir si ces relations entre le comportement spatial et la dynamique des populations est une relation cause à effet, et si oui, quel est le facteur principal qui influence ce comportement.

Rhoades (1985) a élaboré une théorie sur les implications de l'induction d'une résistance chimique des plantes pour expliquer les différences entre le patron spatial des insectes épidémiques et non-épidémiques. La diminution de la qualité nutritive des plantes, via l'induction d'une résistance chimique après dommages causés par l'alimentation des herbivores, est un phénomène bien connu en écologie, malgré certaines questions laissées en suspens (voir rétrospectives; Karban et Myers, 1989; Haukioja, 1990; Tallamy et Raupp, 1991). Rhoades mentionne que les insectes grégaires sont des insectes dits "opportunistes" ("opportunists"), c'est-à-dire qu'ils s'installent sur leur plante-hôte et

concentrent leur distribution pour mieux exploiter leur nourriture. Ils peuvent également profiter de la qualité élevée de la nourriture sur certains sites ou sur certains individus. Ils sont également tolérants à un changement rapide de la qualité nutritive. Quant à eux, les insectes solitaires sont des insectes dits "furtifs" ("stealthy"), c'est-à-dire qu'ils cherchent à éviter de faire des dommages trop importants à la plante-hôte. Ils sont sensibles à une diminution de la qualité du feuillage et, par conséquent, se disperseront et disperseront leur dommage.

On peut donc supposer, qu'après défoliation de la plante-hôte:

1-la performance biologique (survie, croissance et fécondité) des insectes grégaires n'est pas affectée, tandis qu'elle diminue pour les insectes solitaires.

2-Le comportement alimentaire des insectes grégaires n'est pas affecté, tandis que les insectes solitaires préfèrent s'alimenter de feuillage intacte et évitent le feuillage préalablement défolié.

Hanski et Otonen (1985) ont testé ces hypothèses sur des mouches-à-scie (Diprionidae) épidémiques et rares, démontrant que les espèces rares sont plus sensibles à la qualité de la nourriture. Aucune étude a comparé les effets de l'induction d'une résistance chimique de la plante-hôte sur des insectes phytophages avec différents comportements spatiaux, c'est-à-dire entre des insectes grégaires et solitaires.

L'objectif de cette étude est donc de vérifier les impacts d'une défoliation du bouleau blanc (*Betula papyifera* Marsh.: Betulaceae) sur la performance biologique et la préférence alimentaire de 2 lépidoptères grégaires, la Livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.: Lasiocampidae) et la Pyrale tubicole (*Acrobasis betullella* Hulst.: Pyralidae), et d'un lépidoptère solitaire, la Noctuelle enfumée (*Enargia infumata* Gr.: Noctuidae). Le groupe des Lépidoptères est un des ordres d'insectes phytophages les plus importants. Les bouleaux (*Betula* sp.) sont parmi les plantes les plus étudiées au niveau de l'induction d'une résistance (e.g.: Haukioja, 1980; Edwards et Wratten, 1983; Neuvonen et Haukioja, 1984; Haukioja *et al.*, 1985; Edwards et Wratten, 1985; Edwards *et al.*, 1986), malgré un manque d'évidences d'induction (Valentine *et al.*, 1983; Wratten *et al.*, 1984; Fowler et Lawton, 1985).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1 Site de l'étude

L'étude s'est déroulée au Lac Duparquet, en Abitibi (nord-ouest du Québec), au cours des étés 1994 et 1995. Le lac Duparquet est situé à la limite sud de la forêt boréale, à 48°26'-48°30' de latitude et 79°21'-79°13' de longitude (Bergeron et Dubuc, 1989). La superficie du lac est d'environ 50 km². Il contient plus de 170 îles de quelques m² à plus d'un km² de grandeur. Nous avons donc choisi une île d'une superficie d'environ 7000 m², où la végétation est composée principalement de gaulis de bouleau (*B. papyrifera*) qui ont poussé après un feu en 1972 (Fernand Perras, communication personnelle).

2 Insectes à l'étude

2.1 Description

Trois espèces de lépidoptères univoltins, qui s'alimentent sur le Bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), ont été choisies: la Livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.), la Pyrale tubicole (*Acrobasis betullela* Hulst.) et la Noctuelle enfumée (*Enargia infumata* Gr.).

De la famille des Lasiocampidae, *M. disstria* est une espèce épidémique causant d'importants dégâts sur les feuillus d'Amérique du Nord (Rose et Lindquist, 1982). Les oeufs sont généralement pondus en une seule masse. Les larves sont printannières et grégaires.

De la famille des Pyralidae, *A. betullela* est une espèce commune sur le bouleau au Québec. Les oeufs sont pondus en plusieurs petites masses à la fin de l'été. Les larves éclosent et s'alimentent au cours des premiers stades pour ensuite passer l'hiver (Rose et Lindquist, 1982). Tôt au printemps, les larves, occasionnellement grégaires, sortent et s'installent sur les bourgeons et confectionnent un abri de soie et de crottins.

De la famille des Noctuidae, *E. infumata* est une espèce peu commune retrouvée principalement sur le bouleau au Canada (Rose et Lindquist, 1982). Les oeufs sont pondus individuellement ou en petits groupes au niveau du sol. Au printemps après l'éclosion, les larves se dispersent sur de grandes distances. Par la suite, elles s'alimentent

individuellement en liant des feuilles pendant cinq stades larvaires (Dubuc, observation personnelle).

2.2 Provenance des insectes

Les individus de *Malacosoma disstria* nécessaires aux expériences de 1994 et 1995 proviennent d'oeufs récoltés antérieurement sur des sites d'infestation dans la région des Bois-Francs (sud-est du Québec). En 1994, les individus des espèces *Enargia infumata* et *Acrobasis betulella* ont été récoltés à l'état larvaire (stade II et stade III, respectivement) en échantillonnant le bouleau sur les îles du Lac Duparquet de la fin-mai au début-juin. En 1995, les individus des 2 espèces précédentes proviennent essentiellement d'oeufs pondus par des femelles élevées en laboratoire provenant des îles du Lac Duparquet.

3 Expériences de performance biologique

3.1 Traitements

Au cours des 2 années de l'expérience, les insectes ont été introduits et élevés sur 2 traitements: 1-du feuillage de bouleau endommagé et 2-du feuillage de bouleau témoin, c'est-à-dire laissé intacte. Pour ce faire, dès le début-juin, nous avons sélectionné 200 gaulis de bouleaux en 1994 et 160 nouveaux arbres en 1995, d'environ 6 cm de DHP. La moitié des arbres ont servi au traitement de feuillage endommagé. Une branche par bouleau de 30 à 50 cm était choisie aléatoirement. Les feuilles étaient endommagées artificiellement à l'aide d'un poinçon sur une surface d'environ 25%, sur 3 jours. En 1994, chaque branche avait la moitié de ses feuilles endommagées à 25%. En 1995, chaque branche avait toutes ses feuilles endommagées.

3.2 Introductions et élevages des insectes

En 1994, sept à dix jours après le début de débourrement du bouleau (du 4 au 12 juin), des larves de chaque espèce ont été installées sur 25 branches endommagées et 25 branches témoins. Pour chaque branche, une larve de stade III pour *A. betullella*, trois larves de stade II pour *E. infumata* et trois larves de stade I pour *M. disstria* ont été introduites. Chaque branche était munie d'un manchon entomologique (sac de mousseline) pour

empêcher la dispersion ou la prédation des insectes. Le 28 juillet, pour 25 branches endommagées et témoins, trois larves d'*A. betulella* (stade I) ont été introduites, puisque le cycle vital de cette espèce débute à cette période. Après l'hivernation des larves, cette expérience s'est poursuivie à l'été 1995.

En 1995, les introductions ont débuté en même temps que le débourrement des feuilles. Le 30 mai, dix larves de stade I de *M. disstria* ont été installées sur chacune des 40 branches endommagées et des 40 branches témoins. Pour *E. infumata*, cinq larves de stade I ont été introduites sur 30 branches de chaque traitement, le premier juin. Cependant, une semaine plus tard, nous avons constaté une perte d'environ 85% des larves de *E. infumata* due à une forte mortalité. Après échantillonnage du bouleau sur plusieurs îles, des larves de stade II ont été récoltées et installées (trois par branche) de nouveau sur 23 branches endommagées et 23 branches témoins. Toutes les branches étaient munies d'un manchon.

Un suivi périodique (7-10 jours) de chaque branche s'est effectuée jusqu'à la fin du développement larvaire des trois espèces, pour vérifier la survie et changer les larves des branches subissant environ 40% de défoliation. Les nouvelles branches, choisies sur le même arbre, ont subi le même traitement. De plus, en 1995, lorsque les larves passaient aux stades III, des larves ont été éliminées au hasard lorsqu'il y avait plus de trois individus par branche.

3.3 Paramètres mesurés

Pour estimer la performance, les quatre paramètres suivants ont été mesurés par manchon: 1-la survie des larves de stade I, 2-le temps de développement larvaire en jours (de l'introduction des larves jusqu'à leur pupaison), 3-le poids des chrysalides en mg (immédiatement après la pupaison) et 4-le sexe des individus.

Pour comparer les paramètres de temps de développement, de poids des chrysalides des deux traitements, des tests non-paramétriques de la somme des rangs de Wilcoxon à un critère (test de U de Mann-Whitney) ont été effectués. Pour comparer la survie relative des deux traitements, un test-t de comparaison de moyenne a été effectuée sur les proportions de larves survivantes, transformées en arc-sin de la racine carrée.

4 Expériences de comportement et de préférence alimentaire

4.1 Comportement alimentaire en milieu naturel (1994)

Pour estimer le comportement alimentaire en milieu naturel, les larves introduites et élevées sur le traitement de bouleau endommagé (expérience de performance) ont été utilisées. La moitié des feuilles de la branche était endommagée à l'aide d'un poinçon (feuilles impaires ou paires à partir du haut de la branche). Le but était de laisser un choix de 2 types de nourriture aux insectes: des feuilles poinçonnées et des feuilles intactes. Après l'introduction, les insectes se sont alimentés pendant sept à dix jours. Par la suite (mi-juin), les branches défoliées (à plus de 40%) ont été prélevées.

Pour les deux types de feuillage (poinçonné et non poinçonné), les paramètres suivants ont été mesurés: la surface défoliée des feuilles et la proportion de feuilles non consommées par les trois insectes. Pour ce faire, nous avons choisi aléatoirement une feuille parmi les feuilles poinçonnées et une parmi les feuilles non poinçonnées pour chacune des branches du traitement endommagé. La surface défoliée des deux feuilles a été comparée. En même temps, la proportion de feuilles évitées par les larves a été comparée entre les deux traitements de nourriture. Cette comparaison a été notée par + ou - et une analyse des signes par distribution binomiale a été effectuée, afin de vérifier si les différences entre les surfaces défoliées et entre le nombre de feuilles évitées sont dues au hasard.

4.2 Préférence alimentaire en laboratoire (1995)

Pour estimer la préférence des lépidoptères entre les deux traitements de nourriture (endommagé vs témoin), des tests en boîte de pétri ont été effectués du 12 au 25 juin. Pour les expériences, des larves des trois espèces ont été élevées en laboratoire jusqu'au stade IV ou V. Cinq gaulis de bouleaux ont été choisis sur un cap rocheux près du village de St-Laurent de Gallichan, en Abitibi (Qc). Sur chacun, des branches étaient choisies aléatoirement pour les deux traitements. Le traitement de bouleau endommagé consistait à poinçonner (sur une période de trois jours) environ 25% de chaque feuille des branches expérimentales. Les branches témoins étaient laissées intactes. Ensuite, les branches étaient coupées et transportées en laboratoire. Des feuilles ont été choisies aléatoirement, et un disque de 2,8 cm de diamètre a été découpé. Quatre disques (deux de chaque

traitement) ont été installés, de façon alterne, sur le pétri. Une larve a été installée au centre du pétri. Après 24 heures ou 50% de consommation des disques, les larves ont été enlevées. Quinze larves (stade V) d'*A. betullela*, 20 larves (stade V) de *E. infumata* et 20 larves (stades IV et V) pour *M. disstria* ont été utilisées pour les tests de préférence. La préférence alimentaire a été mesurée en estimant la quantité de feuillage consommé (en mg) pour chacun des traitements. Un test de t apparié a ensuite été effectué pour vérifier s'il y avait des différences significatives entre la consommation des deux traitements.

RÉSULTATS

1 Performance

En 1995, la survie larvaire des lépidoptères (au stade I) a été supérieure à 50%, à l'exception des larves d'*E. infumata* (Fig. 1). Pour cette espèce, la survie entre les traitements fût significativement différente (d.l.=58; $T=-2,529$; $P<0,05$; test de t, valeurs transformées en arcsin de la racine-carrée). La survie des larves de stade I sur des branches témoins était presque deux fois plus élevée que celle des larves des branches endommagées (Fig. 1). Pour les deux autres espèces, la survie des larves entre les branches endommagées et témoins a été pratiquement identique (d.l.=94; $T=-1,375$; $P=0,55$ pour *A. betullela* et d.l.=78; $T=-0,141$; $P=0,89$ pour *M. disstria*).

Les temps de développement d'*E. infumata* n'étaient pas significativement différents entre les traitements (analyse de la somme des rangs de Wilcoxon à un critère, test de U de Mann-Whitney, d.l.=43; $U=206$; $P=0,3$) en 1994 (tableau 1). Par contre en 1995, les temps de développement étaient presque significativement différents (d.l.=35; $U=113,5$; $P<0,1$); le développement sur le traitement endommagé fût plus long de cinq jours. Comparativement aux autres espèces, le long temps de développement d'*A. betullela* est dû à son cycle larvaire, qui a débuté à la fin de l'été 1994 et qui s'est terminé au début de l'été 1995. Il n'y avait aucune différence significative entre les traitements endommagé et témoin, au niveau du temps de développement larvaire d'*A. betullela* (d.l.=38; $U=150$; $P=0,19$) et de *M. disstria*, en 1994 (d.l.=35; $U=153,5$; $P=0,6$) et en 1995 (d.l.=73; $U=592$; $P=0,2$) (tableau 1).

Pour les individus mâles et femelles d'*A. betullela*, le poids moyen (les deux sexes regroupés) n'était pas différent entre les traitements endommagé et témoin au cours des deux années de l'étude (tableau 2). Par contre en 1995, les résultats étaient presque significatifs avec un poids plus élevé pour les individus élevés sur le bouleau témoin (analyse de la somme des rangs de Wilcoxon à un critère, test de U de Mann-Whitney, d.l.=30; $U=79$; $P<0,1$). Pour *E. infumata* et *M. disstria*, le poids des chrysalides femelles était plus élevé que celui des chrysalides mâles ($P<0,05$; test de U de Mann-Whitney). En 1994, les femelles d'*E. infumata* (d.l.=17; $U=19$) et les mâles de *M. disstria* (d.l.=23; $U=41$) élevés sur le traitement endommagé avaient un poids des chrysalides significativement supérieur à ceux élevés sur

le traitement témoin ($P < 0,05$) (tableau 2). En 1995 pour *M. disstria*, les poids des chrysalides n'étaient pas significativement différents entre les traitements pour les femelles (d.l.=47; $U=237,5$; $P=0,22$) et les mâles (d.l.=58; $U=418,5$; $P=0,74$).

2 Préférence alimentaire

Le comportement alimentaire des lépidoptères en milieu naturel en 1994 est illustré au tableau 3. Pour *A. betullela*, les larves ont semblé éviter deux fois plus de feuilles endommagées, avec une différence presque significative ($P < 0,1$; test des signes unilatéral de la distribution binomiale). Pour *E.infumata*, les résultats démontrent une préférence évidente des individus pour du feuillage non-endommagé. Les larves se sont nourries trois fois plus souvent de feuilles témoins et ont évité deux fois plus souvent les feuilles poinçonnées ($P < 0,05$). Pour *M. disstria*, les résultats ne sont pas significatifs ($P > 0,20$), malgré que les larves ont semblé s'alimenter plus souvent de feuillage endommagé (tableau 3).

La figure 2 illustre la préférence alimentaire des lépidoptères en laboratoire en 1995. Les larves des 3 espèces ont consommé de 11 à 21 mg des disques de feuilles des deux traitements. Les larves d'*A. betullela* n'ont pas semblé avoir de préférence pour un type de disque en particulier (d.l.=13; $T=-1,376$; $P=0,19$; test de t apparié). Les larves d'*E. infumata* ont consommé des disques de bouleau témoin en plus grande quantité. Cette différence est presque significative (d.l.=14; $T=1,911$; $P=0,07$). Les larves de stade IV de *M. disstria* ont consommé deux fois plus de feuillage témoin que de feuillage endommagé. Ces résultats sont hautement significatifs (d.l.=19; $T=4,599$; $P < 0,0004$). Néanmoins, lorsque les larves ont changé de stade (stade V), elles ne semblaient plus préférer consommer un type de feuillage en particulier (d.l.=19; $T=-0,584$; $P=0,57$) (Fig.2).

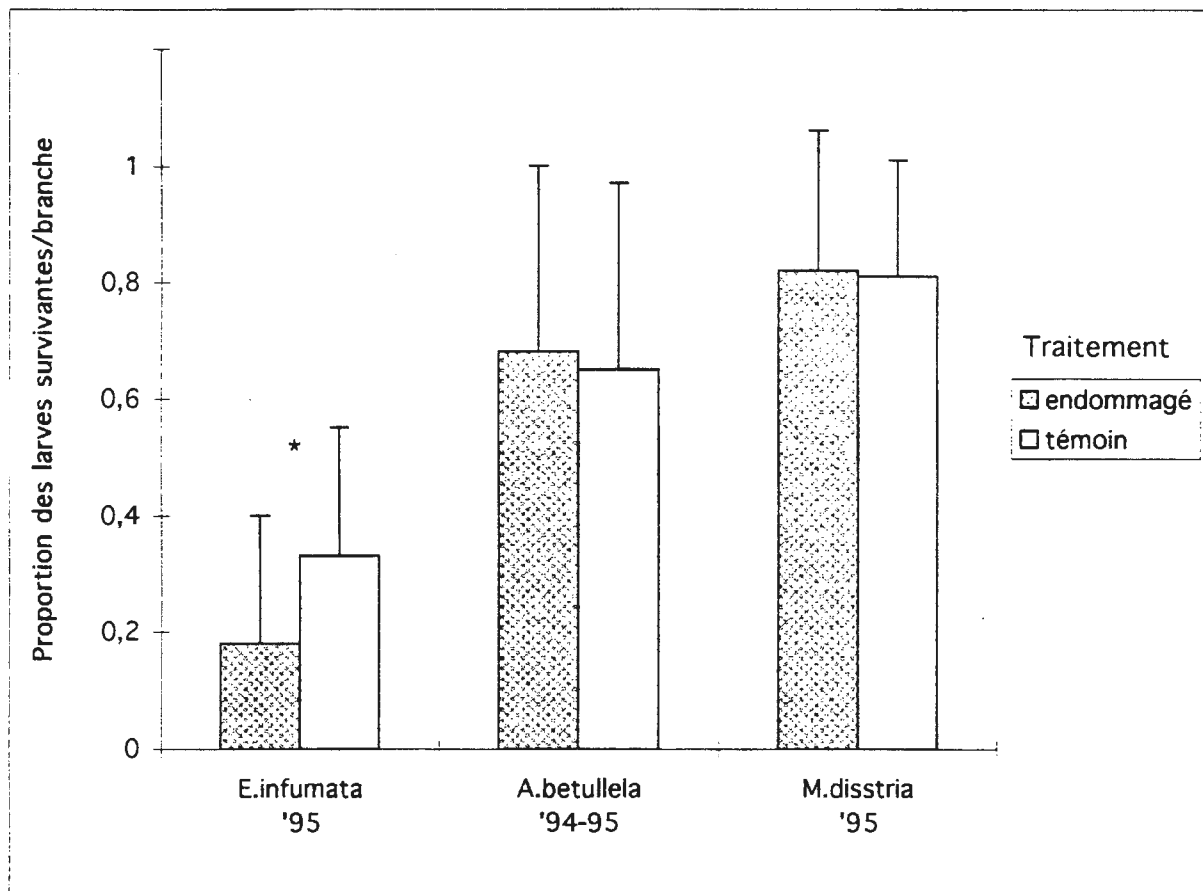


Figure 1. Survie relative des larves (Stade I) des lépidoptères. Les colonnes représentent les moyennes avec leur écart-type. L' astérisque (*) indique la différence significative avec un $P < 0,01$.

Tableau 1. Temps de développement larvaire (en jours) des lépidoptères au cours des années 1994 et 1995. Les valeurs des effectifs (n), des moyennes (X), des écarts-types (ET), des probabilités (P) des tests de Mann-Whitney sont données.

Année	Espèces	Endommagé			Témoin			P
		n	X	±ET	n	X	±ET	
1994	<i>E.infumata</i>	21	34	±6,6	24	35	±6,4	0,3
1995	<i>E.infumata</i>	16	53	±10,7	21	48	±8,5	<0,1
1994-95	<i>A. betulella</i>	18	334	±2,7	22	333	±2,6	0,2
1994	<i>M.disstria</i>	19	57	±7,9	18	58	±6,6	0,6
1995	<i>M.disstria</i>	38	53	±9,2	37	51	±7,9	0,2

Tableau 2. Poids des chrysalides (en mg) des lépidoptères au cours des années 1994 et 1995. Les valeurs des effectifs (n), des moyennes (X), des écarts-types (ET), des probabilités (P) des tests de Mann-Whitney sont données (f=femelles, m=mâles).

Année	Espèces	Endommagé			Témoin			P
		n	X	±ET	n	X	±ET	
1994	<i>E.infumata</i> (f)	9	242	±0,05	10	218	±0,03	<0,05
1994	<i>E.infumata</i> (m)	16	209	±0,02	15	193	±0,03	0,18
1994	<i>A. betullella</i>	21	39	±0,01	18	41	±0,01	0,21
1995	<i>A. betullella</i>	13	41	±0,01	19	45	±0,01	<0,10
1994	<i>M.disstria</i> (f)	12	509	±0,07	11	481	±0,09	0,67
1994	<i>M.disstria</i> (m)	13	314	±0,04	12	284	±0,04	<0,05
1995	<i>M.disstria</i> (f)	24	426	±0,06	25	446	±0,05	0,22
1995	<i>M.disstria</i> (m)	31	279	±0,03	29	282	±0,04	0,74

Tableau 3. Préférence alimentaire des lépidoptères pour les feuilles intactes vs poinçonnées des branches endommagées en milieu naturel en 1994. Les valeurs (X) des signes + (nombre de cas avec la feuille la plus défoliée et avec le plus de feuilles évitées) et les probabilités (P) des tests des signes de distribution binomiale sont représentés.

feuilles	A)			B)		
	poinçonnées	intactes	P	poinçonnées	intactes	P
	X	X		X	X	
<i>A. betullela</i>	n-d	n-d	n-d	15	7	<0,1
<i>E. infumata</i>	6	18	<0,05	16	6	<0,05
<i>M. disstria</i>	16	9	0,23	12	12	1

A: Comparaison du niveau relatif de défoliation de deux feuilles (une intacte, une poinçonnée) choisies aléatoirement.

B: Comparaison du pourcentage relatif de feuilles évitées par les insectes entre les feuilles intactes et poinçonnées.

n-d: non-disponible

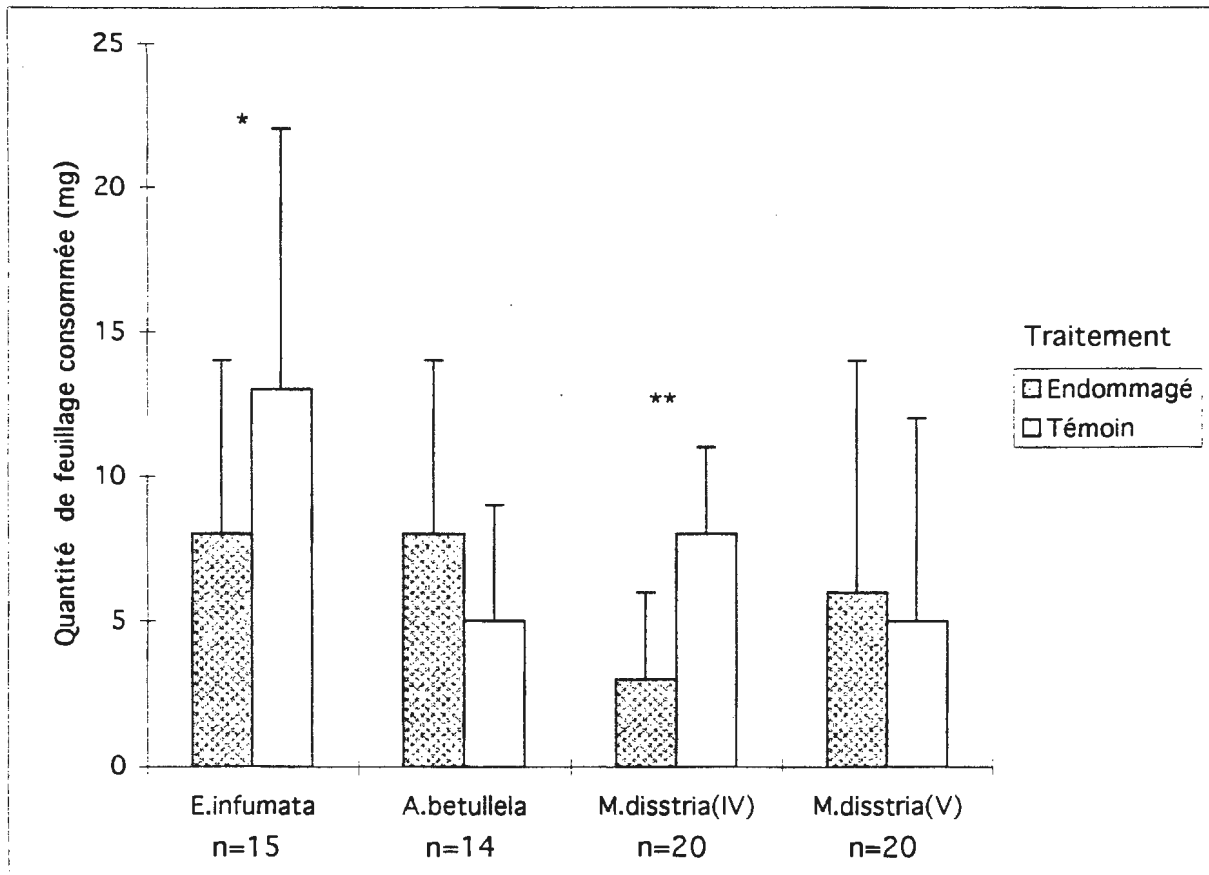


Figure 2. Quantité de feuillage consommée par les lépidoptères en 1995. Les colonnes représentent les moyennes avec leur écart-type. L'astérisque (*) indique la différence significative avec un $P < 0,1$ et l'astérisque double (**) indique la différence hautement significative avec un $P < 0,001$. (n: effectifs).

DISCUSSION

1 Performance des lépidoptères

Les résultats de notre étude indiquent que la performance des lépidoptères solitaires et grégaires est affectée de différentes façons, lorsqu'ils s'alimentent sur du feuillage de bouleau endommagé. Dans notre étude, les changements physiologiques dans le feuillage endommagé du bouleau n'ont pas été vérifiés par des analyses chimiques. Par contre, plusieurs études rapportent que des dommages foliaires sur le bouleau induiraient des changements chimiques, qui se traduisent par une diminution des éléments nutritifs (contenus en protéines et eau) et par une augmentation des composés phénoliques dans le feuillage (Bergelson *et al.*, 1986; Hartley et Lawton, 1987). Ces changements de la qualité nutritive du bouleau ont généralement un effet négatif sur la performance de certains insectes phytophages (Neuvonen et Haukioja, 1984; Fowler et MacGarvin, 1986; Hanhimäki, 1989). Pour l'espèce solitaire, *E. infumata*, la croissance larvaire était retardée (temps de développement plus long) et la survie des jeunes larves (premiers stades) était réduite sur du bouleau endommagé. Häggström et Larsson (1995) ont démontré que pour un coléoptère, plus le temps de développement des jeunes larves est prolongé, plus la mortalité par la prédation augmente. Ces résultats laissent supposer que la mortalité des larves d'*E. infumata* pourraient être encore plus élevée en nature, après défoliation du bouleau. Pour l'espèce grégaire *A. betullela*, le poids des chrysalides a semblé être réduit sur le bouleau endommagé. Pour l'espèce grégaire *M. disstria*, la croissance, le poids des chrysalides et la survie larvaire n'ont pas été affectés lorsqu'elle s'est alimenté de bouleau endommagé. Cependant, il y a une grande variabilité interannuelle des résultats de performance.

Pour *E. infumata*, le temps de développement était plus long en 1995 qu'en 1994. De plus, les effets du traitement de bouleau endommagé n'ont pas été similaires au cours des 2 années; en '94, le développement larvaire n'a pas été affecté, tandis qu'en '95, il a été prolongé. La raison probable de ces différences est, qu'en '94, le développement ne comprend pas le stade initial des larves (larves introduites au stade II). Par conséquent, il manque une dizaine de jours au temps de développement de '94, comparativement à '95. L'introduction des larves de stade initial explique possiblement pourquoi leur croissance est retardée en '95 et n'est pas affectée en '94. Les jeunes stades larvaires sont souvent les stades les plus sensibles à des facteurs, comme la diminution de la qualité nutritive de la

plante (Nothnagle et Schultz, 1987; Suomela et Nilson, 1994). Cette susceptibilité des jeunes larves est démontrée par nos résultats de 1995. Effectivement, la survie des larves de stade I d'*E. infumata* est réduite sur du feuillage de bouleau endommagé.

En 1994, l'effet du bouleau endommagé sur le poids des chrysalides de *E. infumata* et *M. disstria* a semblé être positif (poids plus élevés) en '94 et négligeable en '95. Cette amélioration de la performance après dommage sur la plante-hôte s'est déjà produite chez *Malacosoma californicum* sur de l'aulne (Myers et Williams, 1987). Un bon nombre d'études ont démontré que des plantes stressées ont des concentrations plus élevées d'éléments nutritifs comme l'azote (e.g.: White, 1984; Landsberg, 1994) et par le fait même supportent le développement plus rapide de certains insectes (e.g.: White, 1974; Mattson et Haack, 1987; Larsson, 1989; Landsberg, 1994). Ce phénomène d'amélioration de la qualité nutritive du feuillage après défoliation peut être dû à un mécanisme de compensation de la plante au détriment du mécanisme de défense (Tuomi *et al.*, 1994; Rosenthal et Kotanen, 1994). Si c'est le cas dans notre étude, le mécanisme de compensation chez le bouleau s'est produit seulement en '94.

Il est possible que ces différentes réponses du bouleau au cours des deux années de l'étude soient dues à l'intensité ou au moment du dommage effectué. En 1995, le dommage était deux fois plus important qu'en 1994. Hanhimäki et Senn (1992) ont démontré qu'une augmentation de 15 à 50% du dommage des feuilles cause une augmentation nette de la réponse d'induction d'une résistance du bouleau. Baldwin et Schmelz (1994) ont obtenu des résultats similaires sur le tabac, mais sa réponse diminuait après un dommage de plus de 80%. En '94, comparativement à '95, les dommages et les introductions des insectes ont débuté en retard par rapport au débourrement des feuilles. D'après Hanhimäki et Senn (1992), les feuilles matures de bouleaux ne semblent pas réagir aux dommages, comparativement aux jeunes feuilles en expansion. Dans le cadre de notre étude, le dommage de '95 (plus intense, plus synchronisé avec l'expansion des feuilles) semble avoir causé une réponse d'induction d'une résistance plus forte que celui de '94. Outre les différences de méthodologie, la variabilité des résultats peut être due aux différences aux variations saisonnières et annuelles des conditions climatiques (températures, précipitations), qui influencent la performance des insectes et la physiologie de leur plante-hôte (Campbell, 1989; Hanhimäki *et al.*, 1995).

2 Comportement alimentaire des lépidoptères

Les changements de la qualité nutritive de bouleau endommagé ont également des impacts sur le comportement alimentaire des insectes phytophages. Ceux-ci diminuent leur consommation de feuillage, dispersent leur alimentation sur le feuillage adjacent ou éloigné (Edwards et Wratten, 1982; 1983; 1985; Wratten *et al.*, 1984; Edwards *et al.*, 1986; Silkstone, 1987; Gibberd *et al.*, 1988; Barker *et al.*, 1995) et ont des habitudes alimentaires modifiés (Heinrich, 1979). Les résultats du comportement alimentaire nous portent à croire que les larves d'*E. infumata* préfèrent consommer du feuillage de bouleau non-endommagé et évitent du feuillage endommagé. Par contre, le comportement alimentaire des larves d'*A. betullela* et de *M. disstria* n'est généralement pas modifié après le dommage du bouleau. Pour ces 2 espèces, les résultats sont différents entre le milieu naturel ('94) et le milieu contrôlé ('95).

En milieu naturel, la difficulté avec l'interprétation des résultats de nos expériences est que la préférence des insectes se faisait entre les feuilles d'une même branche. Les changements chimiques induits après dommage peuvent être systémiques, c'est-à-dire que des changements peuvent se produire sur du feuillage adjacent au tissu ciblé (Edwards et Wratten, 1983; Karban et Myers, 1989). Les feuilles non poinçonnées ont pu subir les mêmes modifications chimiques que les feuilles poinçonnées. La préférence des insectes à consommer ou à éviter un type de feuille est donc plutôt guidée par la qualité physique de la feuille (texture, taille, etc.). Par conséquent, les larves de *E. infumata* et *A. betullela*, qui ont semblé éviter de consommer du feuillage endommagé, ont possiblement un comportement instinctif d'éviter les prédateurs, en particulier les parasitoïdes, qui se servent des dommages pour trouver leur proie (Bergelson *et al.*, 1986; Dicke et Dijkman, 1992; Ohsaki et Sato, 1994). Une autre raison possible est que les feuilles endommagées n'étaient pas un substrat physiquement adéquat pour la confection de leur abri (Hunter et Willmer, 1989; Reavey, 1991). En effet, les larves de *E. infumata* sont des lieuses et ceux de *A. betullela* sont tubicoles. Par conséquent, elles préfèrent peut-être s'installer sur du feuillage intacte. Les résultats de préférence alimentaire en milieu contrôlé, où les insectes ont pu vraiment discerner des changements chimiques se produisant dans le feuillage endommagé, indiquent que les larves de *E. infumata* et de *M. disstria* (stade IV) ont eu un comportement modifié. Elles ont préféré consommer du feuillage non-endommagé. Dans le cas de *M.*

disstria, ce n'est pas très déterminant, puisque les larves n'ont pas ce comportement lorsqu'elles sont plus matures (stade V) ou lorsqu'elles sont en milieu naturel.

3 Conclusion

Les résultats supportent en partie nos hypothèses. L'espèce non-épidémique *E. infumata* semble être sensible à l'induction d'une résistance du bouleau après défoliation. Cette sensibilité se traduit par son comportement, c'est-à-dire que les larves sont solitaires et évitent de consommer du feuillage endommagé. *E. infumata* représente bien un insecte "furtif" décrit par Rhoades (1985). L'espèce épidémique *M. disstria* n'est pas sensible au phénomène d'induction. Son comportement grégaire et l'absence de préférence alimentaire indique clairement que c'est une espèce "opportuniste". D'autres études contribuent en renforçant nos hypothèses. Koricheva et Haukioja (1994) se sont aperçus que la qualité nutritive de la plante-hôte choisie était critique pour la survie de larves de mineuses (*Ericronia* sp.) solitaires en comparaison avec des espèces grégaires. Certains insectes grégaire et épidémiques, notamment *Malacosoma californicum* (Myers et Williams, 1984; 1987), n'étaient pas affectés par l'induction d'une résistance chimique de leur plante-hôte (Hartley, 1988; Harrison, 1995). Même si sa performance et son comportement alimentaire ne sont généralement pas modifiés, l'espèce *A. betullela* cause plus de difficultés. En comparaison avec *M. disstria*, cette espèce n'est pas épidémique et a un comportement moins grégaire. En outre, cette espèce commence son cycle vital à la fin de l'été, comparativement aux 2 autres espèces. Les insectes tardifs sont généralement moins affectés que les insectes hâtifs par une diminution de la qualité nutritive du feuillage (Slansky, 1974; Hanhimäki, 1989; Matsuki et Maclean Jr., 1994). *A. betullela* est possiblement mieux adaptée à consommer du feuillage de moins bonne qualité. Par conséquent, selon les critères de Rhoades, elle se situe peut-être entre les 2 extrêmes des comportements "furtif" et "opportuniste". Cette espèce est un exemple du problème des études sur des caractéristiques opposées, comme grégaire et solitaire, épidémique et non-épidémique, hâtive et tardive, etc. Souvent, les insectes ne correspondent pas exactement à un profil pré-établi. Par conséquent, le choix de décrire un insecte à partir de ces caractéristiques devient arbitraire.

D'après nous, cette étude apporte une importante contribution. Elle indique que des changements de la qualité nutritive de la plante semblent gouverner la dynamique spatiale de certains insectes. L'espèce sensible semble chercher à "dispenser les risques" reliés à une induction de la résistance chimique, par leur comportement alimentaire "furtif" et par leur comportement spatial plus solitaire. L'espèce plus tolérante semble avoir un comportement alimentaire "opportuniste" et un comportement spatial plus grégaire, qui favorise l'exploitation de nourriture et la chance de profiter d'une nourriture de qualité élevée. On peut ainsi supposer que la réaction des plantes aux herbivores peut expliquer en partie les différences entre la dynamique des populations d'insectes épidémiques et non-épidémiques. Toutefois, le résultat le plus frappant de cette étude est certes la variabilité des réponses des insectes et de leur plante-hôte après dommage, entre individus et entre les parties d'un individu en fonction de différents facteurs (Ayres *et al.*, 1987; Suomela et Ayres, 1994; Suomela et Nilson, 1994). Par exemple, les résultats de performance sont différents au cours des deux années de l'étude. Ces différences sont probablement dues aux conditions climatiques différentes et aux modifications apportées à la méthodologie en 1995, comme le dommage sur le bouleau (plus intense, plus synchronisé avec le débourrement du feuillage).

C'est pourquoi il est difficile de généraliser à partir de notre étude. Le fait que la résistance chimique n'a pas été quantifiée ne nous permet pas d'exclure complètement une absence de réponse chez les arbres de l'étude. De plus, des indices de nutrition, comme le taux de croissance relatif, le taux de consommation relatif, la digestibilité et l'efficacité de conversion de matière ingérée, n'ont pas été quantifiés ce qui donneraient une meilleure idée de la réponse des insectes à la qualité de la plante (e.g.: Waldbauer, 1968). Finalement, nous sommes en présence d'un système à une plante et 3 espèces d'insectes. Il est impossible de prédire si les mêmes phénomènes peuvent se produire avec d'autres types de plantes (ex.: herbacées) et d'insectes (ex.: insectes suceurs).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les insectes phytophages avec un comportement spatial "grégaire" sont généralement associés aux insectes épidémiques dans la littérature (Southwood *et al.*, 1974; Nothnagle et Schultz, 1987; Wallner, 1987; Hunter, 1991; 1995). Un des liens entre la dynamique spatiale et la dynamique temporelle des populations pourraient être les impacts d'un changement de la qualité nutritive de la plante-hôte par induction de la résistance chimique; les insectes grégaires seraient tolérants ("opportunistes") et les insectes solitaires seraient sensibles ("furtifs") (Rhoades, 1985). Nous avons déterminé les impacts d'un changement de la qualité nutritive du bouleau, après dommage artificiel, sur la performance et le comportement alimentaire d'un lépidoptère solitaire, *Enargia infumata*, et de 2 lépidoptères grégaires, *Acrobasis betullela* et *Malacosoma disstria*.

Les résultats nous démontrent que l'espèce *E. infumata* est affectée lorsqu'elle s'alimente de bouleau endommagé, au niveau de sa survie et de sa croissance larvaire qui est prolongé. De plus, son comportement alimentaire est modifié; les larves évitent du feuillage endommagé et consomment plus de feuillage intacte. Cette espèce se comporte donc comme un insecte "furtif" décrit par Rhoades (1985), puisque les larves sont solitaires et cherchent à éviter l'induction de la résistance lorsqu'elles s'alimentent. L'espèce *M. disstria* n'est généralement pas affectée au niveau de sa survie, sa croissance, sa fécondité et son alimentation. Cette espèce se comporte comme un insecte "opportuniste". Les oeufs sont pondus en groupe et les larves sont grégaires et n'évitent pas les dommages sur la plante. *A. betullela* n'a pas un comportement aussi bien défini. Cela pourrait être le cas du comportement de plusieurs espèces, dont d'autres facteurs (type d'alimentation, moment dans la saison de l'alimentation, ...) pourraient influencer.

Cette étude démontre l'importance des changements nutritifs qui se produisent chez les plantes, suite à l'alimentation des herbivores. Ces changements semblent influencer fortement le comportement spatial de certains insectes. Ceux-ci semblent "dispenser le risque" ("risk-spreading") d'être affectés par les modifications de la plante-hôte. Cette stratégie influence potentiellement la dynamique temporelle de leur populations plus stables. Les autres insectes, qui ne sont pas affectés par la résistance des plantes, ont un comportement spatial plus grégaire, ce qui en fait des espèces à tendance potentiellement

épidémique. Ces résultats impliquent des différences au niveau des adaptations à tolérer ou à détoxifier les composés de défense produits par le bouleau. Toutefois, il est difficile de généraliser à partir de nos résultats.

Les résultats différents entre les deux années de l'étude peuvent s'expliquer par des facteurs qui influencent la réponse physiologique des plantes aux dommages et la réponse des insectes à ces changements. Les variations climatiques saisonnières et annuelles (Campbell, 1989; Hanhimäki *et al.*, 1995) et les variations interspécifiques des bouleaux (Ayres *et al.*, 1987; Suomela et Ayres, 1994; Suomela et Nilson, 1994) doivent jouer un certain rôle. Les changements d'ordre méthodologique entre les deux années furent également importants. En 1995, l'intensité du dommage sur le bouleau était plus élevée et le moment des premiers dommages sur le bouleau et des introductions des insectes était plus synchronisé avec le débourrement du feuillage. Des études au niveau chimique et physiologique sont nécessaires afin de mieux comprendre et isoler ces facteurs.

Nos résultats ont été obtenus pour un seul système modèle, celui des lépidoptères hatifs du bouleau blanc. Nous croyons nécessaire d'effectuer le même genre d'étude sur d'autres systèmes pour obtenir une théorie plus générale. D'autres facteurs, qui peuvent également influencer la dynamique spatiale des insectes (comme les ennemis naturels et la compétition), sont peut-être plus importants ou peuvent possiblement interagir avec l'induction de la résistance des plantes dans d'autres systèmes. Des études à long terme sur les impacts des interactions entre ces facteurs sur la dynamique des populations seraient également intéressantes. Les écologistes ont encore beaucoup de travail afin de comprendre pourquoi une minorité des insectes sont épidémiques, tandis que la majorité des insectes ont des populations qui restent faibles et stables.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, R.M., MAY, R.M. (1980). Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science* 210:658-661.
- AUERBACH, M. (1991). Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak. *Ecology* 72:1599-1608.
- AYRES, M.P., SUOMELA, J., MacLEAN Jr, S.F. (1987). Growth performance of *Epirrita autumnata* (Lep.: Geometridae) on mountain birch: trees, brood, and tree x brood interactions. *Oecologia* 74:450-457.
- BALDWIN, I.T., SCHMELZ, E.A. (1994). Constraints on an induced defenses: the role of leaf area. *Oecologia* 97: 424-430.
- BARBOSA, P., SCHULTZ, J.C. (ed.). (1987). Insect outbreaks. Academic Press, San Diego.
- BARKER, A.M., WRATTEN, S.D., EDWARDS, P.J. (1995). Wound-induced changes in tomato leaves and their effects on the feeding patterns of larva lepidoptera. *Oecologia* 101: 251-257.
- BENKEVICH, V.I. (1972). Gypsy moth outbreaks in the European part of the USSR as related to solar activity fluctuations, atmospheric circulation, climatic and weather conditions. Proc. 13th Int. Congr. Entomol. Moscow, 1968, 3:14-15. Leningrad: Nauka.
- BERGELSON, J., FOWLER, S., HARTLEY, S. (1986). The effects of foliage damage on casebearing moth larvae, *Coleophora serratella*, feeding on birch. *Ecol. Entomol.* 11:241-250.
- BERGERON, Y., DUBUC, M. (1989). Succession in the southern part of the canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- BERRYMAN, A.A. (1972). Resistance of conifers to invasion by bark-beetle-fungus associations. *BioScience* 22:598-602.
- BOÉVÉ, J.L. (1991). Gregariousness, field distribution and defence in the sawfly larvae *Croesus varus* and *C. septentrionalis* (Hymenoptera: Tenthrenidae). *Oecologia* 85: 440-446.
- BORROR, D.J., TRIPLEHORN, C.A., JOHNSON, N.F. (1989). An introduction to the studies of insects. Saunders College Publishing, Montréal. 875pp.
- BREDEN, F., WALDE, M.J. (1987). An experimental study of the effect of group size on larval growth and survivorship in the imported willow leaf beetle, *Plagioderia versicolora* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.* 16(5): 1082-1086.
- CAMPBELL, I. M. (1989). Does climate affect host-plant quality? Annual variation in the quality of balsam fir as food for spruce budworm. *Oecologia* 81: 341-344.

- CAMPBELL, R.W., SLOAN, R.J. (1978). Numerical bimodality among North American gypsy moth populations. *Environ. Entomol.* 7:631-646.
- CAPPUCCINO, N. (1987). Comparative population dynamics of two goldenrod aphids: spatial patterns and temporal constancy. *Ecology* 68:1634-1646.
- CAPPUCCINO, N. (1988). Spatial patterns of goldenrod aphids and the response of enemies to patch density. *Oecologia* 76:607-610.
- CAPPUCCINO, N., PRICE, P.W. (1995). Population dynamics. New approaches and synthesis. Academic Press, Toronto.
- CODELLA, S.G., RAFFA, K.F. Defense strategies of folivorous sawflies. *In*: WAGNER, M.R., RAFFA, K.F. (ed.). (1993). Sawfly life history adaptations to woody plants. Academic Press, San Diego, Ca. pp. 261-294.
- CRAWLEY, M.J., PATTRASUDHI, R. (1988). Interspecific competition among insect herbivores: asymmetric competition between cinnabar moth and ragwort seed-head fly. *Ecological. Entomol.* 18:284-290.
- DAMMAN, H. (1994). Defence and development in a gregarious leaf-mining beetle. *Ecological. Entomol.* 19: 335-343.
- DEMPSTER, J.P. (1983). The natural control of populations of butterflies and moths. *Biol. Rev.* 58:461-481.
- DEN BOER, P.J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* 18:165-194.
- DENNO, R.F., McCLURE, M.S., OTT, J.R. (1995). Interspecific interactions in phytophagous insects competition reexamined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.* 40:297-331.
- DICKE, M., DIJKMAN, H. (1992). Induced defence in detached uninfested plant leaves: effects on behaviour and their predators. *Oecologia* 91: 554-560.
- EDWARDS, P.J., WRATTEN, S.D. (1982). Wound-induced changes in palatability in birch (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *Pubescens*). *Am. Nat.* 120:816-818.
- EDWARDS, P.J., WRATTEN, S.D. (1983). Wound induced defences in plants and their consequences for patterns of insect grazing. *Oecologia* 59:88-93.
- EDWARDS, P.J., WRATTEN, S.D. (1985). Induced defences against insect grazing: fact or artefact? *Oikos* 44:70-74.
- EDWARDS, P.J., WRATTEN, S.D., GREENWOOD, S. (1986). Palatability of british trees to insects: constitutive and induced defences. *Oecologia* 69: 316-319.
- EHRlich, P.R., MURPHY, D.D., SINGER, M.C., SHERWOOD, C.B., WHITE, R.R., BROWN, I.L. (1980). Extinction, reduction, stability and increase: the responses of

- checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. *Oecologia* 46:101-105.
- EICKWORT, K.R. (1977). Population dynamics of a relatively rare species of milkweed beetle (*Labidomera*). *Ecology* 58:527-538.
- FAETH, S.H. (1986). Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology* 67:479-494.
- FAETH, S.H. Community structure and folivorous insect outbreaks: the roles of vertical and horizontal interactions. *In*: BARBOSA, P., et, SCHULTZ, J.C. (ed.). (1987). Insect outbreaks. Academic Press, San Diego.
- FOWLER, S.V., LAWTON, J.H. (1985). Rapidly induced defenses and talking trees: the devil's advocate position. *Am. Nat.* 126: 181-195.
- FOWLER, S.V., MACGARVIN, M. (1986). The effects of leaf damage on the performance of insect herbivores on birch, *Betula pubescens*. *J. Anim. Ecol.* 55:565-573.
- GIBBERD, R., EDWARDS, P.J., WRATTEN, S.D. (1988). Wound-induced changes in the acceptability of tree-foliage Lepidoptera: within-leaf effects. *Oikos* 51: 43-47.
- HAACK, R.A., MATTSON, W.J. Life history patterns of North American treefeeding sawflies. *In*: WAGNER, M.R., RAFFA, K.F. (ed.). (1993). Sawfly life history adaptations to woody plants. Academic press, San Diego, Ca. pp. 504-546.
- HÄGGSTRÖM, H., LARSSON, S. (1995). Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Oecologia* 104:308-315.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E., SLOBODKIN, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 94:421-425.
- HAMILTON, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31:295-311.
- HANHIMÄKI, S. (1989). Induced resistance in mountain birch: defence against leaf-chewing insect guild and herbivore competition. *Oecologia* 81:242-248.
- HANHIMÄKI, S., SENN, J. (1992). Sources of variation in rapidly inducible responses to leaf damage in the mountain birch-insect herbivore system. *Oecologia* 91:318-331.
- HANHIMÄKI, S., SENN, J., HAUKIOJA, E. (1995). The convergence in growth of foliage-chewing insect species on individual mountain birch trees. *J. Anim. Ecology* 64:543-552.
- HANSKI, I. (1987). Pine sawfly population dynamics: patterns, processes, problems. *Oikos* 50:327-335.
- HANSKI, I., OTRONEN, M. (1985). Food quality induced variance in larval performance: comparison between rare and common pine-feeding sawflies (Diprionidae). *Oikos* 44: 165-174.

- HARRISON, S. (1995). Lack of strong induced or maternal effects in tussock moths (*Orgyia vetusta*) on bush lupine (*Lupinus arboreus*). *Oecologia* 103: 343-348.
- HARRISON, S., KARBAN, R. (1986). Effects of an early-season folivorous moth on the success of a later-season species, mediated by a change in the quality of the shared host, *Lupinus arboreus* Sims. *Oecologia* 69:354-359.
- HARTLEY, S.E. (1988). The inhibition of phenolic biosynthesis in damaged and undamaged birch foliage and its effect on insect herbivores. *Oecologia* 76: 65-70.
- HARTLEY, S.E., LAWTON, J.H. (1987). Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects. *Oecologia* 74:432-437.
- HARTLEY, S.E., LAWTON, J.H. Biochemical aspects and significance of the rapidly induced accumulation of phenolics in birch foliage. *In*: TALLAMY, D.W., RAUPP, M.J. (ed.). (1991). *Phytochemical induction by herbivores*. John Wiley & Sons, inc. pp.105-132.
- HASSELL, M.P. (1980). Foraging strategies, population models and biological control: a case study. *J. Anim. Ecol.* 49:603-628.
- HASSELL, M.P. (1985). Insect natural enemies as regulating factors. *J. Anim. Ecol.* 54:323-334.
- HASSELL, M.P., MAY, R.M. (1974). Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 42:567-594.
- HAUKIOJA, E. (1980). On the role of plant defences in the fluctuation of herbivores populations. *Oikos* 35:202-213.
- HAUKIOJA, E. (1990). Induction of defenses in trees. *Annu. Rev. Entomol.* 36:25-42.
- HAUKIOJA, E., SUOMELA, J., NEUVONEN, S. (1985). Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia* 65:363-369.
- HÉBERT, P.D.N. (1983). Egg dispersal patterns and adult feeding behaviour in the Lepidoptera. *Can. Ent.* 115:1477-1481.
- HEINRICH, B. (1979). Foraging strategies of catterpillars. *Oecologia* 42:325-337.
- HUNTER, A.F. (1991). Traits that distinguish outbreaking and nonoutbreaking Macrolepidoptera feeding on northern hardwood trees. *Oikos* 60:275-282.
- HUNTER, A.F. Ecology, life history, and phylogeny of outbreak and nonoutbreak species. *In*: CAPPUCCINO, N., PRICE, P.W. (ed.) (1995). *Population dynamics. New approaches and synthesis*. Academic Press, Toronto. pp. 41-64.

- HUNTER, M.D., WILLMER, P.G. (1989). The potential for interspecific competition between two abundant defoliators on oak: leaf damage and habitat quality. *Ecol. Entomol.* 14: 267-277.
- JANZEN, D.H. (1973). Host plants as islands. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 107:786-790.
- JONES, R.E. (1977). Movements patterns and egg distribution in cabbage butterflies. *J. Anim. Ecol.* 46:195-212.
- KALIN, M., KNERER, G. (1977). Group and mass effects in diprionid sawflies. *Nature* 267:427-429.
- KARBAN, R. (1986). Interspecific competition between folivorous insects in *Erigeron glaucus*. *Ecology* 67:1063-1072.
- KARBAN, R., MYERS, J.H. (1989). Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.
- KAROWE, D.N. (1989). Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant anti-herbivore chemistry. *Oecologia* 80: 507-512.
- KNERER, G., ATWOOD, C.E. (1973). Diprionid sawflies: polymorphism and speciation. *Science* 179:1090-1099.
- KORICHEVA, J., HAUKIOJA, E. (1994). The relationship between abundance and performance of *Ericronia* miners in the field: effects of the scale and larval traits studied. *J. Anim. Ecol.* 63: 714-726.
- LANDSBERG, J. (1994). Dieback of rural eucalypts: response of foliar dietary quality and herbivory to defoliation. *Austral. J. Ecol.* 14: 88-96.
- LARSSON, S. (1989). Stressful times for the plant stress-insect performance hypothesis. *Oikos*. 56: 277-283.
- LARSSON, S., BJÖRKMAN, C. (1993). Performance of chewing and phloem-feeding insects on stressed trees. *Scandin. J. For. Res.* 8: 550-559.
- LARSSON, S., BJÖRKMAN, C., KIDD, N.A.C. Outbreaks of diprionid sawflies: why some species and not others. *In: WAGNER, M.R., RAFFA, K.F. (ed.). (1993). Sawfly life history adaptations to woody plants. Academic press, San Diego, Ca. pp. 453-484.*
- LAWTON, J.H., STRONG Jr., D.R. (1981). Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118:317-338.
- MARTIN, M-A., CAPPUCINO, N., DUCHARME, D. (1994). Performance of *Symydobius americanus* (Homoptera: Aphididae) on paper birch grazed by caterpillars. *Ecol. Entomol.* 19:6-10.
- MATSUKI, M., MACLEAN JR., S.F. (1994). Effects of different leaf traits on growth rates of insects herbivores on willows. *Oecologia*100: 141-152.

- MATTSON, W.J., HAACK, R.A. (1987). The role of drought in the outbreaks of plant-eating insects. *Bioscience*. 37:110-118.
- MOPPER, S., WHITHAM, T.G., MORAN, N. (1990). Plant-phenotype and interspecific competition between insects determine sawfly performance and density. *Ecology* 71:2135-2144.
- MURDOCH, W.W. (1966). Community structure, population control, and competition-a critique. *Am. Nat.* 100:219-226.
- MURDOCH, W.W., REEVE, J.D. (1987). Aggregation of parasitoids and the detection of density dependence in field populations. *Oikos* 50:137-141.
- MYERS, J.H. (1990). Populations cycles of western tent caterpillars: experimental introductions and synchrony of fluctuations. *Ecology* 71(3): 986-995.
- MYERS, J. H., KUKEN, B. (1995). Changes in the fecundity of tent caterpillars: a correlated character of disease resistance or sublethal effect of disease. *Oecologia* 103: 475-480.
- MYERS, J.H., WILLIAMS, K.S. (1984). Does tent caterpillar attack reduce the food quality of red alder foliage? *Oecologia* 62: 74-79.
- MYERS, J.H., WILLIAMS, K.S. (1987). Lack of short or long term inducible defenses in the red alder-western tent caterpillar system. *Oikos* 48: 73-78.
- NEUVONEN, S., HAUKIOJA, E. (1984). Low nutritive quality as defence against herbivores: induced responses in birch. *Oecologia* 63: 71-74.
- NEUVONEN, S., HAUKIOJA, E., MOLARIUS, A. (1987). Delayed inducible resistance against a leaf-chewing insect in four deciduous tree species. *Oecologia* 74: 363-369.
- NICHOLSON, A.J. (1933). The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2 (suppl.1):132-178.
- NICHOLSON, A.J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian J. Zool.* 2:9-65.
- NOTHNAGLE, P.J., SCHULTZ, J.C. *In*: BARBOSA, P., SCHULTZ, J.C. (ed.). (1987). Insect outbreaks. Academic Press, San Diego.
- OHSAKI, N., SATO, Y. (1994). Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75:59-68.
- PRICE, P.W., COBB, N., CRAIG, T.P., FERNANDES, G.W., ITAMI, J.K., MOPPER, S., PRESZLER, R.W. Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs: new approaches relevant to latent and eruptive species and life table development. *In*: BERNAYS, E.A. (ed.). (1990). Insect-plant interactions. Vol. II. CRC Press, Boston. pp. 1-38.

- REAVEY, D. (1991). Do birch-feeding caterpillars make the right feeding choice? *Oecologia* 87:257-264.
- RHOADES, D.F. (1985). Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.* 125:205-238.
- ROLAND, J., MYERS, J.H. (1987). Improved insect performance from host-plant defoliation: winter moth on oak and apple. *Ecological Entomol.* 12: 409-414.
- ROOT, R.B., CAPPUCCINO, N. (1992). Patterns in population change and organization of the insect community associated with goldenrod. *Ecol. Monogr.* 62:393-420.
- ROOT, R.B., KAREIVA, P.M. (1984). The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of markovian movements in a patchy environment. *Ecology* 65:147-165.
- ROSE, A.H., LINDQUIST, O.H. (1982). Insectes des feuillus de l'est du Canada. Ministère de l'Environnement, Service canadien des forêts. Rapport technique de foresterie 29F, Ottawa. 304pp.
- ROSENTHAL, J.P., KOTANEN, P.M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *TREE* 9(4): 145-148.
- ROTHMAN, L.D., MYERS, J.H. (1994). Nuclear polyhedrosis virus treatment effect on reproductive potential of western tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Environ. Entomol.* 23(4): 864-869.
- SILKSTONE, B.E. (1987). The consequences of leaf damage for subsequent insect grazing on birch (*Betula* spp.). *Oecologia* 74: 149-152.
- SILLÉN-TULLBERG, B. (1990). Do predators avoid groups of aposematic prey? An experimental test. *Anim. Behav.* 40:856-860.
- SLANSKY, F. (1974). Relationship of larval food-plants and voltinism patterns in temperate butterflies. *Psyche.* 81: 243-253.
- SOUTHWOOD, T.R.E., MAY, R.M., HASSELL, M.P., CONWAY, G.R. (1974). ecological strategies and populations parameters. *Am. Nat.* 108:791-804.
- STAMP, N.E. (1980). Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *Am. Nat.* 115:367-380.
- STRONG, D.R., LAWTON, J.H., SOUTHWOOD, S.R. (1984). *Insects on plants. Community patterns and mechanisms.* Harvard University Press, Cambridge. 313pp.
- STUBBS, M. (1977). Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in *k*- and *r*-strategies. *J. Anim. Ecol.* 46:677-688.

- SUOMELA, J., AYRES, M. P. (1994). Within-tree and among-tree variation in leaf characteristics of mountain birch and its implications for herbivory. *Oikos* 70: 212-222.
- SUOMELA, J., NILSON, A. (1994). Within-tree and among-tree variation in growth of *Epirrita autumnata* on mountain birch leaves. *Ecological Entomol.* 19: 45-46.
- TALLAMY, D.W., RAUPP, M.J. (1991). *Phytochemical induction by herbivores*. John Wiley & sons, Toronto.
- TENOW, O. (1972). The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophtera* spp. (Lep.: Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland. *In*: Zoolgiska Bidrag, suppl. 2. Uppsala: Almquist et Wiksells. pp.1862-1968.
- TSUBAKI, Y., SHIOTSU, Y. (1982). Group feeding as a strategy for exploiting food resources in the burnet moth *Pryeria sinica*. *Oecologia* 55: 12-20.
- TUOMI, J., HAKIOJA, E., HONKANEN, T., AUGNER, M. Potential benefits of herbivore behaviour inducing amelioration of food-plant quality. *Oikos* 70: 161-166.
- TURCHIN, P., KAREIVA, P. (1989). Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology* 70:1008-1016.
- VALENTINE, H.T., WALLNER, W.E., WARGO, P.M. (1983). Nutritional changes in host foliage during and after defoliation, and their relation to the weight of gypsy moth pupae. *Oecologia* 57: 298-302.
- VAN DAM, N. M., VAN DER MEIJDEN, E., VERPOORTE, R. (1993). Induced responses in three alkaloid-containing plant species. *Oecologia* 95: 425-430.
- VULINEK, K. Collective security: aggregation by insects as a defense. *In*: EVANS, D.L., SCHMIDT, J.O. (ed.). (1990). *Insect defenses: adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*. State University of New York Press, Albany. pp. 251-288.
- WALDBAUER, G.P. (1968). The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiol.* 5:229-288.
- WALLNER, W.E. (1987). Factors affecting insect population dynamics: differences between outbreak and non-outbreak species. *Ann. Rev. Entomol.* 32:317-340.
- WATT, K.E.F. (1965). Community stability and the strategy of biological control. *Can. Entomol.* 97:887-895.
- WEST, C. (1985). Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak. *Ecol. Entomol.* 10:111-120.
- WHITE, T.C.R. (1974). A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to population of *Selidodema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia* 16: 279-301.

WHITE, T.C.R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90-105.

WRATTEN, S.D., EDWARDS, P.J., DUNN, I. (1984). Wound-induced changes in the palatability of *Betula pubescens* and *B. pendula*. *Oecologia* 61:372-375.