

MERİÇ KUMBAŞLI

**ÉTUDES SUR LES COMPOSÉS
POLYPHÉNOLIQUES EN RELATION AVEC
L'ALIMENTATION DE LA TORDEUSE DES
BOURGEONS DE L'ÉPINETTE**
(Choristoneura fumiferana (Clem.))

Thèse présentée
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de doctorat des Sciences Forestières
pour l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)

FACULTÉ DE FORESTERIE ET DE GÉOMATIQUE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

JUILLET 2005

Résumé

La qualité nutritive et allélochimique de la plante hôte joue un rôle déterminant dans la dynamique des populations des défoliateurs forestiers. La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (Lepidoptera : Tortricidae) (TBE) est un lépidoptère considéré comme le plus important ravageur des forêts d'Amérique du Nord et attaque principalement le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.)) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss). Le feuillage de ces essences hôtes contient des composés polyphénoliques (les tannins) lesquels sont souvent rapportés dans la littérature comme composés chimiques utilisés par les plantes pour limiter les impacts des espèces herbivores. Certains traitements sylvicoles comme les éclaircies sont parmi un ensemble de facteurs aptes à influencer la composition polyphénolique des essences ligneuses. Ainsi, l'éclaircie dans de jeunes peuplements de sapins baumiers a déjà été reliée à des baisses en contenu de tannins et des hausses en azote foliaire un an après le traitement. De plus, lors d'une étude sur le terrain, les effets à court terme de l'éclaircie sur ces composés chimiques ont été corrélés à des augmentations de survie larvaire et de vitesse de développement chez la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Toutefois, la relation de cause à effet entre les effets de l'éclaircie sur la chimie de l'essence hôte et les performances de l'insecte reste à être établie. Dans la présente étude, l'impact des variations en tannins et azote foliaire induites par l'éclaircie sur la survie, le développement, la croissance et l'utilisation de la nourriture par les larves de TBE a été étudié à l'aide d'extraits polyphénoliques purifiés et de diverses sources d'azote incorporés à diverses concentrations dans une nourriture artificielle. Les résultats de cette étude supportent l'hypothèse que les variations polyphénoliques et azotées foliaires, induites par l'éclaircie des jeunes peuplements de sapin baumier, sont responsables des effets positifs à court terme de ce traitement sur la survie et le développement de l'insecte de même que sur les augmentations de défoliation observées suite au traitement. Des expériences sur l'utilisation de la nourriture par la TBE en fonction des contenus en tannins de sa nourriture ont aussi été menées à l'aide de tannins extraits et purifiés de feuillage de sapin baumier et incorporés à diverses concentrations dans une nourriture artificielle. Ces travaux visaient à documenter le degré de plasticité de l'insecte en terme de processus d'utilisation de nourriture face aux variations en contenus

polyphénoliques de sa nourriture. Des travaux similaires ont été conduits à l'aide de tannins extraits de feuillage d'épinette blanche. Dans le cas du sapin baumier, les résultats montrent que l'insecte possède une panoplie de mécanismes de compensation dans ces processus alimentaires pour limiter les impacts des tannins. Toutefois, des effets négatifs sur les performances de l'insecte sont détectés à mesure que les contenus en tannins de sapin baumier augmentent dans le substrat alimentaire. En ce qui concerne l'épinette blanche, l'insecte possède aussi une panoplie de mécanismes de compensation. Contrairement au sapin baumier, l'épinette blanche semble contenir un niveau optimal de tannins dans son feuillage au delà duquel la plante n'obtient pas de gain supplémentaire en terme d'effets létaux sur l'insecte. Une expérience a aussi été conduite sur le système d'interaction Tannins d'épinette blanche - *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk) – TBE à l'aide d'extraits polyphénoliques de feuillage et de toxines de Btk incorporés seuls et/ou en combinaison à diverses concentrations dans un substrat alimentaire artificiel. Les résultats de ces travaux ont montré qu'individuellement ces deux types de composés (tannins et Btk) ont de sérieux effets délétères sur l'insecte. Cependant, lorsqu'ils sont présents ensemble dans la nourriture, ces derniers ont des effets antagonistes mutuels réduisant ainsi leurs effets létaux respectifs envers l'insecte.

Abstract

Host plant nutritive and allelochemical characteristics are important factors of forest insect defoliator population dynamics. The spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (Lepidoptera : Tortricidae) is one of the most important lepidopteran forest pests of North America attacking especially balsam fir (*Abies balsamea* (L.)) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) trees, two host tree species that contains polyphenolics which are believed to act as defensive chemicals against herbivores. Certain silvicultural treatments such as stand thinning are among the variables that affect host tree foliar polyphenolics. Stand thinning of young balsam fir tree stands is known to decrease, the year following the treatment, host content in foliar tannin and to increase foliar nitrogen. These short term changes in host chemistry have already been related shown to increases in spruce budworm larval survival and development rates in field studies. However, the cause-effect relationship remains to be established. In the current study, effects of variations in balsam fir foliar tannin and nitrogen related to stand thinning were investigated on spruce budworm survival, growth, development and food utilization using purified tannins from host tree foliage and various sources of proteins incorporated into artificial diet. Results from this study support the hypothesis that changes in host tree tannin and nitrogen following thinning of young balsam fir stands are responsible for increases budworm survival and defoliation. Food utilization studies were also conducted using balsam fir foliage purified tannin extract incorporated into artificial diet in order to document the level of tolerance and plasticity of budworm larvae to foliar polyphenolic variations. Similar studies were conducted using white spruce foliage. In the case of balsam fir foliar tannins, it appears that the spruce budworm is negatively affected by these compounds as their concentration increases in host trees. The insect exhibited various types of compensatory feeding mechanisms that allowed it to partially deal with both balsam fir and white spruce tannins. Contrary to balsam fir, white spruce trees appear to contain an optimal amount of tannins above which the host tree does not produce any more gain more deleterious effect on the insect. An additional study that investigated the system of interactions white spruce tree tannin - *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk) - spruce budworm was conducted using artificial diet supplemented with various concentrations of tannin and Btk purified toxin.

Results indicate that alone in the diet, tannin and Btk toxin have deleterious effects on spruce budworm larvae. However, when these compounds are both present in the diet they antagonize each other such that their respective potency against the insect is reduced.

Remerciements

Ce travail a bénéficié du soutien de plusieurs personnes qu'il me fait plaisir de remercier.

En tout premier lieu, j'aimerais exprimer ma profonde reconnaissance et mes remerciements les plus sincères à mon directeur de recherche, Dr. Éric BAUCE pour m'avoir accueilli dans son équipe de recherche. Grâce à son appui moral, sa disponibilité exceptionnelle, ses qualités humaines et scientifiques, j'ai pu acquérir les connaissances indispensables pour réaliser des recherches avec rigueur dans les années à venir.

Les mois d'expérimentation au sous-sol du PEPS n'auraient certes pas été supportables sans le courage, la persévérance et la bonne humeur des membres de l'équipe du laboratoire d'entomologie forestière. Mille mercis à « kanka » Béro, pour tout ce que tu as fait durant mes séjours à Québec. Je n'oublierai jamais ton café 'asphalte' et nos discussions tenues à 6 h du matin. Martin, tu étais impatient de m'appeler docteur, mais c'est le temps, un gros merci pour tous. Je désire aussi adresser mes remerciements chaleureux à la famille bibitologue, Dr. Nathalie et Dr. Bidon, pour leur appui généreux durant mes études.

Mes remerciements vont également au Gouvernement de la République Turque et au YÖK (The Council of Higher Education) pour l'octroi de ma bourse de doctorat. J'aimerais aussi remercier à l'administration de l'Université d'İstanbul pour m'avoir accordé l'autorisation de m'absenter durant une longue période pour bénéficier de cette formation.

Cette recherche n'aurait pas pu se réaliser sans le soutien financier et technique de plusieurs organismes. Je tiens particulièrement à remercier le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), le Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRNQ), le Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), le laboratoire de microscopie électronique de l'Université Laval et l'équipe de Kees VanFrankenhuyzen (Service Canadien des Forêts, Sault-Sainte-Marie Ontario) pour la fourniture des insectes et de la toxine de *Bacillus thuringiensis*.

Enfin, je remercie spécialement, du fond du cœur ma conjointe, Duygu, pour son soutien incroyable, sa patience et sa présence affectueuse à mes côtés jusqu'à la dernière minute.

*À ma chère épouse DUYGU
Merci pour ton amour, ta confiance,
ton encouragement et ton soutien*

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Remerciements.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	xii
Liste des figures.....	xv
1 INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Importance de l'alimentation pour les insectes.....	1
1.1.1 Éléments nutritifs.....	2
1.1.1.1 Balance nutritionnelle.....	4
1.1.2 Les composés allélochimiques.....	5
1.1.2.1 Les composés polyphénoliques : LES TANNINS.....	5
1.1.3 Facteurs affectant les composés nutritifs et allélochimiques.....	10
1.1.3.1 Espèce d'arbre.....	11
1.1.3.2 Âge de l'arbre et du feuillage.....	11
1.1.3.3 Défoliations antérieures.....	12
1.1.3.4 Floraison.....	13
1.1.3.5 Stress hydrique.....	13
1.1.3.6 Fertilisations.....	14
1.1.3.7 Éclaircies.....	15
1.2 Les techniques de lutte.....	15
1.3 Problématique de l'étude.....	17
1.4 Description des chapitres.....	21
2 CHAPITRE I : Simulation en laboratoire des Effets de l'Éclaircie de Jeunes Peuplements de Sapins Baumiers sur le Système TBE-Azote-Tannins.....	23
Résumé.....	23
2.1 Introduction.....	23
2.2 Matériel et méthodes.....	27
2.2.1 Préparation des tannins : Extraction et purification.....	27
2.2.2 Préparation de la nourriture artificielle.....	29
2.2.3 Élevage des insectes.....	30
2.2.4 Indices gravimétriques (Nutritionnels).....	31
2.2.5 Dispositif expérimental et les analyses statistiques.....	32
2.3 Résultats.....	33
2.3.1 Performances Larvaires Globale : du 2 ^{ème} stade à l'adulte.....	33
2.3.1.1 Performances générales.....	33
2.3.1.1.1 Temps de développement (TD _{tot}).....	33
2.3.1.1.2 Mortalité (M _{tot}).....	36
2.3.1.1.3 Poids des chrysalides (PC).....	36
2.3.1.2 L'utilisation de la nourriture.....	39
2.3.1.2.1 Digestibilité approximative (DA).....	39
2.3.1.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI).....	39

2.3.1.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD).....	39
2.3.1.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI).....	40
2.3.1.2.5	Taux relatif de croissance (TRC).....	40
2.3.2	Performances Larvaires des Jeunes Larves : du 2 ^{ème} à la fin du 5 ^{ème} stade ..	44
2.3.2.1	Performances générales	44
2.3.2.1.1	Temps de développement (TD _j).....	44
2.3.2.1.2	Poids des larves à la fin du 5 ^{ème} stade (P06).....	45
2.3.2.1.3	Mortalité (M _j).....	46
2.3.2.2	L'utilisation de la nourriture	46
2.3.2.2.1	Digestibilité approximative (DA _j)	46
2.3.2.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _j)	47
2.3.2.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _j)	47
2.3.2.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI _j).....	51
2.3.2.2.5	Taux relatif de croissance (TRC _j)	51
2.3.3	Performances Larvaires des Vieilles Larves : 6 ^{ème} stade.....	52
2.3.3.1	Performances générales	52
2.3.3.1.1	Temps de développement (TD _v)	52
2.3.3.1.2	Mortalité (M _v).....	52
2.3.3.2	L'utilisation de la nourriture	53
2.3.3.2.1	Digestibilité approximative (DA _v).....	53
2.3.3.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _v).....	58
2.3.3.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _v)	58
2.3.3.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI _v)	58
2.3.3.2.5	Taux relatif de croissance (TRC _v)	59
2.4	Discussion.....	59
2.5	Bibliographie	64
3	CHAPITRE II : Effets Des Composés Polyphénoliques À Différentes Concentrations Sur Les Performances Biologiques de la TBE : Plasticité de la TBE	71
	Résumé.....	71
3.1	Introduction.....	71
3.2	Matériel et méthodes.....	74
3.2.1	Préparation des tannins : Extraction et purification.....	74
3.2.2	Préparation de la nourriture artificielle.....	75
3.2.3	Élevage des insectes.....	76
3.2.4	Histologie.....	77
3.2.5	Indices gravimétriques (Nutritionnels).....	77
3.2.6	Dispositif expérimental et les analyses statistiques	79
3.3	Résultats.....	80
3.3.1	Performances Larvaires Globale : du 2 ^{ème} stade à l'adulte.....	80
3.3.1.1	Performances générales	80
3.3.1.1.1	Temps de développement (TD _{tot}).....	80
3.3.1.1.2	Mortalité (M _{tot}).....	81

3.3.1.1.3	Poids des chrysalides (PC).....	81
3.3.1.2	L'utilisation de la nourriture.....	84
3.3.1.2.1	Digestibilité approximative (DA).....	84
3.3.1.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI)	84
3.3.1.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD).....	84
3.3.1.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI).....	86
3.3.1.2.5	Taux relatif de croissance (TRC).....	86
3.3.2	Performances Larvaires des Jeunes Larves : du 2 ^{ème} à la fin de 5 ^{ème} stade ..	88
3.3.2.1	Performances générales.....	88
3.3.2.1.1	Temps de développement (TD _j).....	88
3.3.2.1.2	Poids des larves à la fin de 5 ^{ème} stade (P06).....	89
3.3.2.1.3	Mortalité (M _j).....	89
3.3.2.2	L'utilisation de la nourriture.....	90
3.3.2.2.1	Digestibilité approximative (DA _j).....	90
3.3.2.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _j)	90
3.3.2.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _j).....	90
3.3.2.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI _j).....	92
3.3.2.2.5	Taux relatif de croissance (TRC _j).....	92
3.3.3	Performances Larvaires des Vieilles Larves : 6 ^{ème} stade.....	94
3.3.3.1	Performances générales.....	94
3.3.3.1.1	Temps de développement (TD _v).....	94
3.3.3.1.2	Mortalité (M _v).....	95
3.3.3.2	L'utilisation de la nourriture.....	96
3.3.3.2.1	Digestibilité approximative (DA _v).....	96
3.3.3.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _v).....	98
3.3.3.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _v).....	98
3.3.3.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI _v).....	99
3.3.3.2.5	Taux relatif de croissance (TRC _v).....	99
3.3.4	Histologie.....	99
3.4	Discussion.....	100
3.5	Bibliographie.....	104
4	CHAPITRE III : Interactions tritrophiques entre les larves de tordeuse des bourgeons d'épinette (TBE), les composés polyphénoliques de l'épinette blanche et la δ -endotoxine CryIAC du <i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>kurstaki</i> (Btk).....	109
	Résumé.....	109
4.1	Introduction.....	109
4.2	Matériel et méthodes.....	111
4.2.1	Préparation des tannins : extraction et purification.....	111
4.2.2	Préparation de la nourriture artificielle.....	112
4.2.3	Élevage des insectes.....	113
4.2.4	Mesures du pH.....	114

4.2.5	Indices gravimétriques (Nutritionnels)	115
4.2.6	Dispositif expérimental et les analyses statistiques	116
4.3	Résultats	117
4.3.1	Performances Larvaires Globales : du 2 ^{ème} stade à l'adulte	117
4.3.1.1	Performances générales	117
4.3.1.1.1	Temps de développement (TD_{tot}).....	117
4.3.1.1.2	Mortalité (M_{tot}).....	120
4.3.1.1.3	Poids des chrysalides (PC).....	121
4.3.1.2	L'utilisation de la nourriture	121
4.3.1.2.1	Digestibilité approximative (DA)	121
4.3.1.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI)	121
4.3.1.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD).....	122
4.3.1.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI).....	124
4.3.1.2.5	Taux relatif de croissance (TRC).....	124
4.3.1.3	Mesures de pH	126
4.3.2	Performances Larvaires des Jeunes Larves : du 2 ^{ème} stade à la fin de 5 ^{ème} stade.....	128
4.3.2.1	Performances générales	128
4.3.2.1.1	Temps de développement (TD_j).....	128
4.3.2.1.2	Poids des larves à la fin du 5 ^{ème} stade ($P06$).....	128
4.3.2.1.3	Mortalité (M_j).....	129
4.3.2.2	L'utilisation de la nourriture	130
4.3.2.2.1	Digestibilité approximative (DA_j)	130
4.3.2.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _j)	130
4.3.2.2.3	Efficacité de conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _j)..	130
4.3.2.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI _j).....	132
4.3.2.2.5	Taux relatif de croissance (TRC _j)	132
4.3.3	Performances Larvaires des Vieilles Larves : 6 ^{ème} stade.....	136
4.3.3.1	Performances générales	136
4.3.3.1.1	Temps de développement (TD_v)	136
4.3.3.1.2	Mortalité (M_v)	137
4.3.3.2	L'utilisation de la nourriture	138
4.3.3.2.1	Digestibilité approximative (DA_v).....	138
4.3.3.2.2	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _v).....	140
4.3.3.2.3	Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _v)	140
4.3.3.2.4	Taux relatif d'ingestion (TRI _v)	140
4.3.3.2.5	Taux relatif de croissance (TRC _v)	140
4.4	Discussion.....	144
4.5	Bibliographie	150
5	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	156
	Recommandations et Perspectives.....	158

Bibliographie160

Liste des tableaux

Tableau 2.1 Taux moyen d'azote du feuillage de l'année courante du sapin baumier selon le traitement sylvicole (éclaircie (E), témoin (T)) et l'âge des larves (jeunes : stade 2-3-4-5; vieilles : stade 6) de tordeuse des bourgeons de l'épinette (Bauce 1995)	30
Tableau 2.2 Les moyennes du taux de tannins en poids sec trouvées dans le feuillage du sapin baumier selon le traitement sylvicole (éclaircie (E), non éclairci (T)) et la période d'alimentation de la tordeuse des bourgeons d'épinette	30
Tableau 2.3 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les performances générales des femelles de TBE du 2 ^{ème} stade à l'adulte. TDj : la durée de développement du 2 ^{ème} stade au début de 6 ^{ème} stade; TDv : la durée de développement du 6 ^{ème} stade; TDtot : la durée de développement totale; P06 : le poids larvaire au début du 6 ^{ème} stade; PC : le poids des chrysalides	35
Tableau 2.4 Les résultats d'analyse de mortalité de TBE, du 2 ^{ème} stade à l'adulte, par la procédure GENMOD des interactions de type de protéine, du taux d'azote et du contenu de la nourriture en tannins extrait du feuillage du sapin baumier. Mj : la mortalité des TBE du 2 ^{ème} stade à 6 ^{ème} stade; Mv : la mortalité au 6 ^{ème} stade; Mch : la mortalité des chrysalides; Mtot : la mortalité totale.	38
Tableau 2.5 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des femelles de TBE du 2 ^{ème} stade à la chrysalide. DA : La digestibilité approximative; ECI : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECD : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRI : Le taux relatif d'ingestion; TRC : Le taux relatif de croissance.	41
Tableau 2.6 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des jeunes femelles de TBE du 2 ^{ème} stade au 6 ^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance.	48
Tableau 2.7 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des vieilles femelles de TBE (6 ^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIV : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIV : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance.	55
Tableau 3.1 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les performances générales des femelles de TBE du 2 ^{ème} stade à l'adulte. TDj : la durée de développement du 2 ^{ème} stade au début de 6 ^{ème} stade; TDv : la durée de développement du 6 ^{ème} stade; TDtot : la durée de développement totale; P06 : le poids larvaire au début du 6 ^{ème} stade; PC : le poids des chrysalides.	82
Tableau 3.2 Les résultats d'analyse de mortalité de TBE, du 2 ^{ème} stade à l'adulte, par la procédure GENMOD des interactions de la qualité d'insecte et du taux de tannins foliaires du sapin baumier. Mj : la mortalité des TBE du 2 ^{ème} stade à 6 ^{ème} stade; Mv :	

la mortalité au 6 ^{ème} stade; Mch : la mortalité des chrysalides; Mtot : la mortalité totale.	82
Tableau 3.3 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des femelles de TBE du 2 ^{ème} stade à la chrysalide. DA : La digestibilité approximative; ECI : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECD : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRI : Le taux relatif d'ingestion; TRC : Le taux relatif de croissance.	85
Tableau 3.4 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des jeunes femelles de TBE du 2 ^{ème} stade au 6 ^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance.	91
Tableau 3.5 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des vieilles femelles de TBE (6 ^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIV : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance.	97
Tableau 4.1 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine, de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche et du sexe sur les performances générales de TBE du 2 ^{ème} stade à l'adulte. TDj : la durée de développement du 2 ^{ème} stade au début de 6 ^{ème} stade; TDv : la durée de développement du 6 ^{ème} stade; TDtot : la durée de développement totale; P06 : le poids larvaire au début du 6 ^{ème} stade; PC : le poids des chrysalides.	119
Tableau 4.2 Les résultats d'analyse de mortalité de TBE, du 2 ^{ème} stade à l'adulte, par la procédure GENMOD des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche. Mj : la mortalité des TBE du 2 ^{ème} stade à 6 ^{ème} stade; Mv : la mortalité au 6 ^{ème} stade; Mch : la mortalité des chrysalides; Mtot : la mortalité totale	120
Tableau 4.3 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine, de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche et du sexe sur les indices nutritionnels des femelles de TBE du 2 ^{ème} stade à la chrysalide. DA : La digestibilité approximative; ECI : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECD : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRI : Le taux relatif d'ingestion; TRC : Le taux relatif de croissance.	123
Tableau 4.4 Les moyennes (\pm ET) des mesures de pH pour les 9 différents traitements pour la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μ g de toxine par ml de nourriture) (BT : 0=sans toxine-1=0.021 μ g/ml-2=1.72 μ g/ml; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	127
Tableau 4.5 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur des mesures de pH pour les 9 traitements.	127

- Tableau 4.6 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des jeunes femelles de TBE du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance..... 131
- Tableau 4.7 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des jeunes mâles de TBE du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance..... 131
- Tableau 4.8 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des vieilles femelles de TBE (6^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIV : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIV : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance. 139
- Tableau 4.9 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des vieux mâles de TBE (6^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIV : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIV : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance. 139

Liste des figures

- Figure 2.1 La durée de développement des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le type de protéine, b) le taux d'azote, c) les tannins (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....34
- Figure 2.2 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade à l'adulte, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) l'interaction Type*N et b) l'interaction N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).36
- Figure 2.3 Le poids des chrysalides ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote, b) les tannins (n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....37
- Figure 2.4 La digestibilité approximative (DA) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....42
- Figure 2.5 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et b) les tannins (n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....42
- Figure 2.6 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).43
- Figure 2.7 Le taux relatif d'ingestion (TRI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : t : éclaircie; T : témoin).....43
- Figure 2.8 Le taux relatif de croissance (TRC) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et l'interaction b) Type*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de

- tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....44
- Figure 2.9 La durée de développement des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon les interactions a) Type*Tannin, b) N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....45
- Figure 2.10 Le poids des larves à la fin du 5^{ème} stade ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et b) les tannins (n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin). ...45
- Figure 2.11 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et b) les tannins (n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....46
- Figure 2.12 La digestibilité approximative (DAj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....49
- Figure 2.13 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction N*Tannin (n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....49
- Figure 2.14 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) les tannins, et l'interaction b) Type*N (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin). ...50
- Figure 2.15 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon les interactions a) Type*N, b) N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....50
- Figure 2.16 Le taux relatif de croissance (TRCj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le type de protéine et l'interaction b) N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins;

T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....	51
Figure 2.17 La durée de développement des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote, b) les tannins (n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin)....	53
Figure 2.18 Le pourcentage de mortalité des vieilles TBE ($\pm 2ET$) selon a) le type de protéine et b) l'interaction N*Tannin, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....	53
Figure 2.19 La digestibilité approximative (DA _v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....	56
Figure 2.20 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (EC _{Iv}) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction N*Tannin (n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....	56
Figure 2.21 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (EC _{Dv}) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin)....	57
Figure 2.22 Le taux relatif d'ingestion (TR _{Iv}) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) les tannins, et l'interaction b) Type*N (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).....	57
Figure 2.23 Le taux relatif de croissance (TRC _v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon le taux d'azote (n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie).....	58
Figure 3.1 La durée de développement des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins: 0-10-20-30%).....	83
Figure 3.2 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2 ^{ème} stade à l'adulte, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) la	

qualité des insectes et b) la concentration des tannins (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	83
Figure 3.3 Le poids des chrysalides ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	84
Figure 3.4 La digestibilité approximative (DA) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	86
Figure 3.5 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	87
Figure 3.6 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	87
Figure 3.7 Le taux relatif de croissance (TRC) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	88
Figure 3.8 La durée de développement des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	89
Figure 3.9 Le poids des larves à la fin du 5 ^{ème} stade ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	89
Figure 3.10 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2 ^{ème} stade au 6 ^{ème} stade, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la qualité d'insecte (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise).	90
Figure 3.11 La digestibilité approximative (DA _j) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	92
Figure 3.12 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI _j) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	93
Figure 3.13 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD _j) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	93
Figure 3.14 Le taux relatif d'ingestion (TRI _j) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	94
Figure 3.15 Le taux relatif de croissance (TRC _j) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	94

Figure 3.16 La durée de développement des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	95
Figure 3.17 Le pourcentage de mortalité des vieilles TBE ($\pm 2ET$) selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	95
Figure 3.18 La digestibilité approximative (DA_v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).	96
Figure 3.19 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (E_{CIv}) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	98
Figure 3.20 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (E_{CDv}) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	98
Figure 3.21 Le taux relatif de croissance (TRC_v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).	99
Figure 3.22 L'intestin moyen de la tordeuse des bourgeons d'épinette élevée sur la nourriture sans tannins (A1-2-3) et sur la nourriture contenant 20% de tannins extraits du sapin baumier (B1-2-3) (PI : Paroi intestinale; T : Tannins).	100
Figure 4.1 La durée de développement des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration de tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	118
Figure 4.2 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2 ^{ème} stade à l'adulte, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	120
Figure 4.3 Le poids des chrysalides ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration de tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	121
Figure 4.4 La digestibilité approximative (DA) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon les interactions a) Bt*TT et b) TT*Sexe (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	124
Figure 4.5 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (E_{CI}) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon les interactions a) Bt*TT et b) TT*Sexe (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	125

- Figure 4.6 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT*Sexe (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 125
- Figure 4.7 Le taux relatif d'ingestion (TRI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon l'interaction TT*Sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 126
- Figure 4.8 Le taux relatif de croissance (TRC) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration des tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 126
- Figure 4.9 La durée de développement des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration de tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 128
- Figure 4.10 Le poids des larves à la fin du 5^{ème} stade ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) le sexe et l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 129
- Figure 4.11 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 129
- Figure 4.12 La digestibilité approximative (DAj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) la concentration de toxine et b) la concentration des tannins (0=sans toxine-1=0.021 $\mu g/ml$ -2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 132
- Figure 4.13 La digestibilité approximative (DAj) des jeunes mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu g/ml$ -BT2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 133
- Figure 4.14 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) la concentration de toxine et b) la concentration des tannins (0=sans toxine-1=0.021 $\mu g/ml$ -2=1.72 $\mu g/ml$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)). 133
- Figure 4.15 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine

par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021µg/ml-BT2=1.72µg/ml; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	134
Figure 4.16 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes femelles de TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en µg de toxine par ml de nourriture) selon a) la concentration de toxine et b) la concentration des tannins (0=sans toxine-1=0.021µg/ml-2=1.72µg/ml; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	134
Figure 4.17 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes mâles de TBE (±2ET) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en µg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021µg/ml-BT2=1.72µg/ml; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	135
Figure 4.18 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes femelles de TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	135
Figure 4.19 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes mâles de TBE (±2ET) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	136
Figure 4.20 Le taux relatif de croissance (TRCj) des jeunes femelles de TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	136
Figure 4.21 La durée de développement des vieilles TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration de tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	137
Figure 4.22 Le pourcentage de mortalité des vieilles TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en µg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021µg/ml-BT2=1.72µg/ml; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	137
Figure 4.23 La digestibilité approximative (DAv) des vieilles femelles de TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en µg de toxine par ml de nourriture) selon la concentration de toxine (0=sans toxine-1=0.021µg/ml-2=1.72µg/ml).	141
Figure 4.24 La digestibilité approximative (DAv) des vieux mâles de TBE (±2ET) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	141
Figure 4.25 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIv) des vieilles femelles de TBE (±2ET) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).	142

- Figure 4.26 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDv) des vieilles femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec))..... 142
- Figure 4.27 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDv) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec))..... 143
- Figure 4.28 Le taux relatif d'ingestion (TRIV) des vieilles femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec))..... 143
- Figure 4.29 Le taux relatif d'ingestion (TRIV) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec))..... 144
- Figure 4.30 Le taux relatif de croissance (TRCv) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec))..... 144

1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 IMPORTANCE DE L'ALIMENTATION POUR LES INSECTES

La nutrition fournit à un organisme les composés chimiques nécessaires pour sa croissance, son développement, sa reproduction, sa défense, ses déplacements et sa survie (Slansky et Rodriguez 1987). En général, les insectes ont besoin à peu près des mêmes composés nutritionnels de base que les autres animaux (Dadd 1985). La plupart de ces composés proviennent de la nourriture mais certains peuvent être synthétisés par l'insecte (Dadd 1977). La plante hôte, comme source de nourriture, joue un rôle déterminant dans la dynamique des populations avec ses composantes nutritives (protéines, acides aminés, glucides, lipides, vitamines, minéraux, eau, etc.) et ses composantes non-nutritionnelles (composés allélochimiques) (phénols, polyphénols, monoterpènes, glucosinolates, alcaloïdes, etc.) (Ohgushi 1992). Il est donc important de bien connaître les besoins alimentaires et l'utilisation de la nourriture par l'insecte afin de mieux comprendre son interaction avec l'écosystème et ainsi être plus apte à contrôler ses populations par l'intervention directe et/ou indirecte lorsque celui-ci entre en conflit avec nos intérêts économiques (Watt et al. 1990; Bauce et al. 2001).

Le temps de développement, la mortalité et le poids des larves sont les indices de performance les plus importants et les plus étudiés dans le cadre des études reliées à la dynamique des populations d'insectes. Le temps de développement affecte directement la durée d'exposition de l'insecte aux ennemis naturels. Plus la durée est longue, plus l'insecte sera exposé aux attaques des ennemis naturels ce qui diminuera ainsi les niveaux de population de l'insecte (Weseloh et Andreadis 1982). La mortalité causée par l'application des méthodes de contrôle ou par l'ingestion des composés de défense produits par la plante hôte sera déterminante sur le nombre d'individus qui formera la génération suivante ('Fitness'). Le poids des larves et des chrysalides est positivement corrélé avec le nombre d'œufs produits (Carisey et Bauce 1997; Carisey et Bauce 2002).

1.1.1 ÉLÉMENTS NUTRITIFS

Plusieurs auteurs (Mattson 1980; Bidon 1993; McNeill et Southwood 1978; Brewer et al. 1985) signalent que l'azote et les sucres solubles sont deux groupes de composés nutritifs qui jouent un rôle primordial dans la croissance et le développement des insectes phytophages. On trouve l'azote dans le feuillage des conifères principalement sous forme de protéines ou d'acides aminés libres. Mattson et al. (1983) a montré que l'azote était la seule variable dans la composition biochimique du feuillage de l'arbre à être reliée de façon constante et positive à la croissance de la TBE. L'azote influence positivement la vitesse de développement de la TBE durant les premiers stades larvaires (jeunes larves) (Harvey 1974; Taylor 1984) et aussi durant toute la période larvaire (Bidon 1993). Certains travaux (Mattson et al. 1991; Shaw et Little 1972; Bidon 1993; Mason et al. 1992) montrent une corrélation positive entre le poids des larves ou/et des chrysalides et l'azote. Mais les meilleures performances des insectes se réalisent lorsque les taux d'azote dans la nourriture sont similaires aux taux que l'on retrouve dans le feuillage des conifères en début de saison de croissance (Bidon 1993; Brewer et al. 1985), soit respectivement 3.5% pour la TBE et 2.4% pour la tordeuse occidentale de l'épinette. Les TBE élevées avec de la nourriture contenant 1.38% et 5.62% d'azote ont une durée de développement plus longue et des poids de chrysalides plus faibles que celles alimentées avec de la nourriture à 3.5% d'azote (Bidon 1993).

Il existe une forte relation entre les performances de l'insecte et le taux d'azote. Mais si la nourriture ne contient pas ou contient en faible quantité l'un des dix acides aminés essentiels (l'arginine, l'histidine, l'isoleucine, la leucine, la lysine, la méthionine, la phénylalanine, la thréonine, le tryptophane, la valine) (Durzan et Lopushanski 1968), le développement larvaire est affecté quel que soit le taux d'azote total (Brodbeck et Strong 1987). Pour les travaux de laboratoire, les recettes de préparation de la nourriture artificielle combrent, en règle générale, les besoins en acides aminés de chaque espèce d'insecte leur permettant une croissance optimale.

Le sucre est la principale source d'énergie pour les insectes. Par contre, certaines espèces sont capables de remplacer entièrement les glucides par les lipides ou les protéines (Dadd 1985). Le sucre est reconnu pour augmenter le poids des adultes de TBE et diminuer le

temps de développement (Harvey 1974; McLaughlin 1986). Albert et al. (1982) ont démontré le rôle phagostimulant du sucre sur les larves de TBE par la stimulation des sensilles gustatives.

Les acides gras, les phospholipides et les stérols sont des éléments de la membrane cellulaire et peuvent avoir des fonctions spécifiques. Les insectes ne sont pas capables de synthétiser la plupart des acides gras et les phospholipides qui ne sont pas des composés nutritifs essentiels. Mais plusieurs insectes ont besoin d'une source d'acides gras polyinsaturés et de stérols indispensables à leur croissance (Dadd 1985).

Les minéraux comme le potassium, le phosphore et le magnésium constituent des nutriments essentiels aux réactions biochimiques et aux fonctions physiologiques de l'insecte (Dadd 1985; Mattson et Scriber 1987). Contrairement aux oiseaux et aux mammifères, les insectes n'ont besoin de calcium et de sodium qu'à l'état de trace. Des microéléments, tels que le fer, le zinc, le manganèse et le cuivre sont également indispensables car ils agissent comme catalyseurs de réactions enzymatiques (Mattson et Scriber 1987).

Les vitamines du groupe B (thiamine (B₁), riboflavine, acide nicotinique, pyridoxine (B₆), acide pantothénique, acide folique, biotine) sont des substances organiques qui ne sont pas reliées l'une à l'autre et doivent être présentes dans la nourriture car elles ne sont pas synthétisables (Chapman 1998). Ces vitamines semblent être essentielles aux fonctions physiologiques des insectes (Dadd 1985) et agissent comme coenzymes des réactions métaboliques et proviennent soit de la nourriture, soit des symbiotes. Tous les insectes phytophages ont besoin de l'acide ascorbique (vitamine C). Les autres types d'insectes et même certains herbivores sont capables de synthétiser cette vitamine (Reinecke 1985). La vitamine A, ou son précurseur le β -carotène, est indispensable à peu près pour tous les insectes pour avoir une vision normale (Reinecke 1985). Les vitamines E, K et D n'ont pas été jusqu'à présent reconnues essentielles chez les insectes (Reinecke 1985).

L'eau peut limiter la croissance des insectes (Scriber 1977; Mattson et Scriber 1987). Par exemple, Scriber (1977) montre que des larves de *Hyalophora cecropia* L. (Lepidoptera : Saturnidae), nourries de feuillage de *Prunus serotina* Ehrh. à faible teneur en eau (49.12%)

ont des taux de croissance et de conversion en biomasse larvaire plus bas que celles nourries de feuillage à forte teneur en eau (69.97%) lorsque les insectes de ces deux traitements consomment une quantité identique de feuillage.

1.1.1.1 Balance nutritionnelle

Bien qu'une croissance faible puisse être réalisée avec une nourriture contenant des taux de composés nutritifs largement différents, une croissance optimale nécessite une balance convenable entre ces composés. Deux raisons expliquent cet état de fait : premièrement, un déséquilibre entre les composés nutritifs peut forcer l'insecte à consommer la nourriture d'une façon excessive afin d'obtenir une substance particulière, deuxièmement, la conversion d'une substance peut être coûteuse métaboliquement pour l'insecte (Chapman 1998).

Les besoins nutritionnels d'un insecte changent avec le temps selon les besoins pour la croissance, la reproduction, la diapause et la migration. En général, le besoin en azote des jeunes stades larvaires est plus élevé que celui des larves plus âgées. Stockhoff (1993) a démontré que la spongieuse (*Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera : Lymantriidae)) modifiait son choix alimentaire en faveur des lipides vers la fin de sa période larvaire, tandis que la TBE orientait son choix en faveur d'une nourriture riche en glucides.

Un insecte confronté à un déséquilibre nutritionnel peut essayer de compenser de trois façons différentes : soit en augmentant son ingestion, soit en changeant la source de nourriture (changement d'hôte, de partie de la plante) ou encore en ajustant son efficacité de conversion de sa nourriture (Simpson et Simpson 1990).

L'étude de la relation entre l'insecte et son hôte à l'aide des paramètres biologiques généraux (le temps de développement, le poids, la survie) est parfois insuffisante pour comprendre le phénomène. On n'observe que les résultats d'un processus, en fonction de la nature de l'intrant : la nourriture. Pour comprendre le sens de ces résultats, il faut connaître ce qui se passe durant le processus d'alimentation de l'insecte et cela au cours des différents stades de son développement. Les indices nutritionnels élaborés par Waldbauer (1968) et Montgomery (1983) permettent de comprendre de quelle façon les nutriments

sont utilisés par l'insecte et permettent aussi de détecter quelle phase du processus alimentaire est affectée lorsque l'insecte est confronté à un problème alimentaire. Les indices nutritionnels permettent donc de mieux comprendre les phénomènes impliqués entre l'intrant, la nourriture, et l'extrait, les performances de l'insecte (le temps de développement, le poids, la survie).

1.1.2 LES COMPOSÉS ALLÉLOCHIMIQUES

Tout comme les éléments nutritifs, les plantes produisent des composés non nutritifs nommés composés secondaires ou allélochimiques. Ces composés secondaires se divisent en deux catégories principales à base de carbone : les terpénoïdes et les composés phénoliques (Mattson et Scriber 1987). Les terpénoïdes forment un large groupe de composés dont la grande majorité est toxique, phagorépulsive ou dissuasive pour l'oviposition. En ce sens ils sont considérés comme des composés de défense de la plante contre les arthropodes (Gershenzon et Croteau 1991). Les monoterpènes, un sous-groupe des terpénoïdes qui se trouvent dans la résine des conifères, ont souvent des effets toxiques ou délétères (Mattson et al. 1983; Bauce et al. 1994). Néanmoins, certains de ces composés peuvent avoir des effets positifs sur le comportement de l'insecte (Cates et al. 1987). On peut citer comme autres composés allélochimiques les glucosinolates et les alcaloïdes ayant des effets toxiques, attractifs et/ou phagostimulants selon l'espèce d'insecte concernée (Tabashnik et Slansky 1987).

1.1.2.1 Les composés polyphénoliques : LES TANNINS

Le terme 'tannin' est connu pour son utilisation la plus importante, le nettoyage du cuir, où il est utilisé pour faire précipiter les protéines des peaux animales et les rendre imputrescibles afin d'obtenir un cuir stable (Haslam 1989). Les tannins sont produits largement chez les plantes supérieures et leurs fonctions physiologiques ne sont pas très connues (Zucker 1983). On les trouve dans le bois, l'écorce, le feuillage et dans les fruits. Les tannins sont des composés polyphénoliques, solubles dans l'eau, avec des poids moléculaires très élevés (300-20000 Daltons) (Williams et al. 1983) contenant des groupes hydroxyles suffisants qui permettent la formation des liaisons réticulaires (cross-links) stables avec les protéines (Swain 1977; Deshpande et al. 1986). La caractéristique

fonctionnelle qui décrit les tannins est leur capacité de faire précipiter les protéines (Hagerman et Butler 1991). Swain (1979) a divisé les tannins en quatre groupes principaux :

1. les tannins hydrolysés,
2. les tannins condensés (les proanthocyanidines),
3. les oxytannins,
4. les beta-tannins et les prototannins.

Les oxytannins, les beta-tannins et les prototannins ont des poids moléculaires faibles et on peut les considérer comme étant les précurseurs de molécules tanniques plus importantes (Bernays et al. 1989).

Les deux principaux groupes, les tannins hydrolysés et les tannins condensés, sont largement distribués dans différentes familles de plantes vasculaires (Haslam 1981).

Les tannins hydrolysés sont essentiellement localisés dans les dicotylédones des angiospermes (Haslam 1981). Ils constituent des formes désoxydées des acides phénoliques simples, comme l'acide gallique (gallotannin) et sa forme dimère, l'acide hexahydroxydiphénolique (ellagitannin), qui s'agglomère avec le glucose (généralement avec D-glucose) (Harborne 1982).

Les tannins condensés forment le groupe le plus important et ils sont présents dans plusieurs espèces de plantes vasculaires (Swain 1979). Ils sont des oligomères issus de la condensation de plusieurs unités d'hydroxylavanol (Harborne 1982). Les tannins condensés (syn. proanthocyanidines) sont surtout des flavolanes ou des polymères de flavan-3-ols et/ou flavan 3,4-diols (leucoanthocyanidins) (Deshpande et al. 1986). Le poids moléculaire des tannins condensés peut se situer entre 6000 et 12000 Daltons (Morris et Robbins 1997) et ils ne sont pas susceptibles à l'hydrolyse. Plus le poids moléculaire des tannins condensés augmente (>5000 Daltons) plus ces derniers deviennent insolubles dans les solutions physiologiques et perdent leur capacité à précipiter les protéines (Kumar et Vaithyanathan 1990). La littérature actuelle indique que les tannins condensés sont synthétisés dans le réticulum endoplasmique (Baur et Walkinshaw 1974; Parham et

Kaustinen 1977; Mueller et Greenwood 1978; Stafford 1989). Par contre, pour la localisation de ces derniers dans les tissus des plantes, il existe une contradiction. Certains auteurs (Härtel 1951; Forsyth 1964; Baur et Walkinshaw 1974; Rao 1988; Stafford 1990; Mosjidis et al. 1990; McAllister et al. 1994) mentionnent que les tannins sont accumulés dans la vacuole tandis que les autres (McKenzie et Peterson 1995) signalent la présence des tannins sur la paroi de l'endoderme et sur la membrane cellulaire du phloème.

La caractéristique la plus déterminante des tannins est leur capacité de former des complexes (par précipitation) avec les polymères naturels comme les protéines nutritives, les enzymes digestives, les polysaccharides (l'amidon, la cellulose, l'hémicellulose etc.) (Loomis 1974 ; Mole et Waterman 1987a; Price et al. 1980), le gras et les acides nucléiques (Takechi et Tanaka 1987) et les acides aminés (Mole et Waterman 1987b). De plus, ces derniers tannins sont capables de faire précipiter les ions métalliques et particulièrement le Fe (Rao et Prabhavathi 1982 ; Mattson et Scriber 1987), les carbonhydrates (Desphande et Salunke 1982) et les alcaloïdes (Gaffney et al. 1986).

Les tannins peuvent créer des liaisons avec les autres macromolécules de quatre façons : des interactions covalentes, des interactions ioniques, des liaisons hydrogènes et des interactions hydrophobiques (Hagerman et Klucher 1986 ; Ebbing 1987). L'interaction la plus commune entre les tannins et les protéines se réalisent par la liaison hydrogène entre l'amide carbonyle de la protéine et l'hydroxyle phénolique (Hagerman et Butler 1980). Cette interaction est dépendante du pH. L'affinité des protéines pour un tannin particulier varie selon la grandeur et la structure de la protéine. Par exemple, les protéines riches en proline ont tendance à être précipitées facilement par les tannins (Hagerman et Butler 1981 ; Asano et al. 1982). La grandeur et la structure de la molécule polyphénolique sont aussi importantes dans cette interaction (Bernays et al. 1989).

Les tannins peuvent avoir des effets positifs, négatifs ou neutres sur les herbivores. Pour les insectes affectés négativement, les mécanismes d'action des tannins sont : la réduction de la disponibilité de l'azote nutritionnelle (Feeny 1970), la réduction de la nourriture consommée (Bernays et al. 1980 ; Klocke et Chan 1982 ; Lawson et al. 1982 ; Reese et al. 1982) et un effet direct toxique pour certaines espèces (Berenbaum 1983). Par ailleurs, les tannins peuvent agir comme phagostimulant à certains insectes (Bernays et al. 1980 ;

Bernays et Woodhead 1982). Lawson et al. (1984) signalent cependant que les tannins et les phénols n'influencent pas les indices nutritionnels de deux lépidoptères se nourrissant sur les chênes. Les composés polyphénoliques et particulièrement les tannins hydrolysés pourraient protéger l'insecte contre certaines infections virales (Keating et al. 1990) et réduire les effets du *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Appel et Schultz 1994). Cavalier-Smith (1992) signale aussi que les tannins auraient un effet antimicrobien dans le sol en régulant le taux de décomposition et ainsi en maximisant l'efficacité du cycle de l'azote nutritionnel dans l'écosystème. Les tannins peuvent également s'opposer à la prédation des feuilles par un mécanisme de chimioréception au lieu de diminuer la qualité nutritive des feuilles (Schoonhoven 1982). Dethier (1982) a émis l'hypothèse que les tannins solubles inhibent les récepteurs de sucre chez certains insectes faisant ainsi considérer la plante comme une source de nourriture inappropriée. De tels mécanismes permettraient à ces produits d'agir comme agents de défense sans être ingérés.

Les tannins influencent la croissance, le développement et la fécondité de plusieurs insectes herbivores (Feeny 1976 ; Hagerman et Butler 1991; Awmack et Leather 2002; Stamp 2003). La croissance réduite causée par les tannins a deux inconvénients majeurs. Premièrement, la taille réduite des chrysalides des femelles se traduit par un plus faible nombre d'œufs et une plus petite taille d'œuf ce qui affecterait possiblement la survie et la santé des individus de la génération subséquente (Haukioja et Neuvonen 1985 ; Kaitaniemi et al. 1998 ; Osier et al. 2000 ; Tikkanen et al. 2000). Deuxièmement, le temps de développement larvaire prolongé peut entraîner une mortalité plus élevée due à la prédation (Feeny 1976 ; Benrey et Denno 1997).

Il existe divers mécanismes par lesquels les herbivores atténuent l'impact négatif des tannins (Appel et Schultz 1992). La formation des complexes tannin-protéine peut être limitée par un pH élevé de l'intestin (Berenbaum 1980 ; Felton et Duffey 1991), par les surfactants (Martin et Martin 1984 ; De Veau et Schultz 1992 ; Tugwell et Branch 1992), la concentration élevée en cations (Martin et al. 1985) et le potentiel de rédox de l'intestin (Appel et Martin 1990). Nichols-Orion (1991) signale que l'enzyme polyphénol oxidase (PPO) pourrait inactiver les tannins chez les fourmis. Pour certains insectes, la membrane péritrophique de l'intestin peut fonctionner comme un filtre pour les tannins (Bernays et

Chamberlain 1980 ; Barbehenn et Martin 1992). Les insectes s'alimentant avec les herbes (grass-feeding) ont une membrane péritrophique mince et celle-ci peut être traversée par l'acide tannique (tannin hydrolysé) qui crée des lésions sur l'intestin. Par contre, pour d'autres insectes phytophages la membrane péritrophique est plus épaisse et bloque le passage de l'acide tannique vers les tissus (Bernays et Chapman 2000). Karowe (1989) rapporte que c'est plutôt la membrane péritrophique qui protège *Malacosoma disstria* Hübner (Lepidoptera : Lasiocampidae) contre l'acide tannique dont l'intestin moyen a aussi une alcalinité élevée (pH>9.7).

À côté de ces mécanismes, on observe aussi chez certains herbivores la production de pseudo-protéines qui précipitent les tannins avant qu'ils n'atteignent les protéines nutritionnelles. La protéine salivaire riche en proline produite par certains mammifères est un bel exemple pour ce type de mécanisme (Mole et al. 1990 ; Robbins et al. 1991 ; Hagerman et Robbins 1993).

Les concentrations en tannins varient largement selon l'espèce de la plante, à l'intérieur d'une même espèce, l'âge de la plante, les caractéristiques du site de croissance et la saison (Mehanso et al. 1987). Makkar et Becker (1998) indiquent que les concentrations des tannins sont élevées pour les plantes tropicales à cause de la synthèse favorisée par la lumière. L'acidité du sol augmente les niveaux des tannins condensés chez *Lotus* sp. (Kelman et Tanner 1990). Les plantes sur les sites nonfavorables produisent des phénols en concentrations relativement élevées (McKey et al. 1978). Makkar et al. (1991) ont examiné les concentrations en tannins dans le feuillage du chêne et ont trouvé que le contenu des phénols extractables et la capacité de précipiter des protéines étaient élevés dans le jeune feuillage et que les tannins condensés augmentaient avec la maturation des feuilles. Feeny et Bostock (1968) ont trouvé que les tannins hydrolysés restaient relativement constants durant toute la période de développement des feuilles du chêne.

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.))(Lepidoptera : Tortricidae) (TBE) est un lépidoptère indigène considéré comme le plus important ravageur des forêts d'Amérique du Nord. L'insecte entre en épidémie à intervalle d'environ 20 à 25 ans et cause d'importantes pertes ligneuses. La dernière épidémie, entre les années 1968 et 1986, a donné lieu à des pertes ligneuses d'environ 235 millions mètres cubes de bois dans

la seule province de Québec (Bordeleau et Boulet 1989). La TBE peut se développer sur plusieurs essences résineuses et ses principaux hôtes sont le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.)), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) (Craighead 1924; Greenbank 1963). La TBE possède 6 stades larvaires. Durant le stade 1, elle ne s'alimente pas, et cherche un endroit propice pour construire son hibernaculum. Elle mue ensuite au stade 2 et effectue sa diapause hivernale obligatoire d'une durée de 26 à 30 semaines durant laquelle elle utilise ses réserves en glycogène. Pendant sa diapause, elle augmente la production de glycérol qui, agissant comme antigel, assurera la survie de l'insecte durant l'hiver (Han et Bauce 1995). La fin de la diapause est le moment désigné pour débiter les expérimentations, soit sur le terrain, soit en laboratoire. Le stade 2 commence à s'alimenter lorsqu'il sort de la diapause. Le stade 3 est un stade larvaire très court (mais très important lors des essais en laboratoire) c'est à ce stade que nous pouvons sexer l'insecte par la présence de 5 paires de follicules dans l'abdomen du mâle avec l'aide d'une source lumineuse (Bauce et al. 1994). Au stade 4, la TBE cherche à accumuler des protéines en consommant des bourgeons terminaux qui sont plus riches en azote que les latéraux. En s'alimentant aux bourgeons terminaux, l'insecte va provoquer un appel de sucre vers les bourgeons latéraux, phénomène anticipatoire qui va améliorer la qualité de la nourriture pour le sixième stade larvaire où l'insecte recherche les sucres pour gagner un maximum de poids (Albert et Bauce 1994). Le stade 5, qui dure quelques jours, est un stade important dans le processus d'alimentation de l'insecte. C'est à la fin de ce stade que l'insecte change ses besoins nutritionnels : au cours des premiers stades il cherche à combler ses besoins en protéines puis durant le dernier stade, le sixième, il cherche à combler ses besoins en glucides pour gagner un maximum de poids (Bauce et al. 2001). Pendant ce dernier stade, la TBE réalise la plus grande partie des dommages aux arbres en mangeant 7 à 8 fois son poids, ce qui lui permettra de doubler sa masse corporelle (Miller 1977).

1.1.3 FACTEURS AFFECTANT LES COMPOSÉS NUTRITIFS ET ALLÉLOCHIMIQUES

La résistance d'une plante à un ravageur peut se présenter comme le résultat de trois processus (Painter 1951 ; Van Emden 1987) : (i) l'antixenosis (=non préférence), dans

lequel la plante est évitée ou colonisée par le ravageur à faible niveau ; (ii) l'antibiose qui fait référence aux effets négatifs que la plante peut exercer sur l'insecte. Par ses caractéristiques mécaniques (épines, dureté du feuillage etc.), phénologiques et chimiques, la plante peut nuire à la réalisation des performances biologiques de l'insecte ; (iii) la tolérance, réfère à la capacité que la plante a de supporter les dégâts engendrés par l'insecte.

Le concept de résistance implique que les plantes aient une capacité naturelle de réduire la portée des dommages auxquels elles peuvent être soumises. Cette résistance est la résultante des phénomènes d'antibiose sur l'insecte et de tolérance face aux dégâts qu'il engendre. Ainsi, une plante qui est moins endommagée ou infestée par des phytophages, contrairement à d'autres plantes alors que les environnements sont comparables, est dite résistante (Painter 1958).

Plusieurs facteurs biotiques, abiotiques ou anthropiques peuvent influencer la résistance des arbres hôtes de la TBE par l'abondance et par la qualité nutritive du feuillage.

1.1.3.1 Espèce d'arbre

Parmi les quatre hôtes principaux de la TBE, le feuillage de l'épinette blanche s'est avéré préférable à celui du sapin baumier. Il est suivi par l'épinette rouge et l'épinette noire (Albert et Parisella 1985). Les jeunes larves de la TBE performant mieux sur l'épinette blanche que le sapin baumier possiblement à cause du contenu en eau plus élevé de l'épinette (Koller et Leonard 1981 ; Lavallée 1983). Par contre, la lignification précoce durant la saison de croissance du feuillage d'épinette blanche comparativement à celui du sapin baumier entraîne de fort taux de mortalité chez les vieilles larves de la TBE évoluant sur l'épinette blanche (Lavallée 1983).

1.1.3.2 Âge de l'arbre et du feuillage

La valeur nutritive et les profils allélochimiques du feuillage varient selon l'âge des arbres (Bauce et al. 1994). Le feuillage de l'année courante des jeunes sapins baumiers (30 ans) possède un faible ratio N/Tannins et une forte concentration en monoterpènes comparativement au feuillage de l'année courante des sapins âgés de 70 ans. Ces

différences entraînent une augmentation de mortalité, une diminution du poids pupal et une prolongation du temps de développement larvaire pour les jeunes sapins (Bauce et al. 1994). Les changements du contenu biochimique du feuillage selon l'âge de l'arbre sont particulièrement bénéfiques pour l'insecte et pour la forêt : lorsqu'ils sont jeunes, les sapins limitent les impacts de la TBE en produisant des composés de défense. En vieillissant, les sapins ont des besoins en respiration plus grands et perdent cette aptitude entraînant chez l'insecte une consommation de feuillage d'une façon compulsive, ce qui entraîne la mort des arbres âgés permettant ainsi aux jeunes arbres en sous-étage de croître plus rapidement (Bauce 1995).

Carisey et Bauce (1997) notent que le feuillage du sapin baumier de l'année précédente (vieux feuillage) contient plus de monoterpènes totaux, moins de nutriments (N, P, K, Mg et sucres solubles totaux) et moins d'eau comparé au feuillage de l'année courante (jeune feuillage) ce qui entraîne un retard de développement, une diminution du poids pupal et un taux de croissance plus faible pour la TBE. Selon Feeny et Bostock (1968) et Feeny (1970), la plupart des insectes lépidoptères se nourrissent de feuilles de chêne au début du printemps parce que la qualité de ces feuilles diminue au cours de la période de croissance : augmentation de la teneur en tannins et dureté des feuilles, ainsi, la concentration des protéines diminue à mesure que les feuilles viennent à maturité.

1.1.3.3 Défoliations antérieures

L'impact d'une défoliation sur la santé de la plante est considérable. Plusieurs études montrent que la défoliation causée par les herbivores peut modifier la structure biochimique du feuillage (Edwards et Wratten 1985 ; Haukioja et Neuvonen 1987). D'après Haukioja et Neuvonen (1987), ces modifications en terme de défense induite, peuvent se réaliser en quelques minutes ou quelques heures, ou à plus long terme, elles s'expriment sur plusieurs années. Bauce et Hardy (1988) signalent une augmentation du taux de fibre du feuillage de l'année courante du sapin baumier à l'issue de deux années consécutives de défoliation, ce qui entraîne une réduction du poids pupal, des taux de développement et de survie de la TBE. L'année suivant une défoliation intense, le feuillage de chêne présente des concentrations supérieures à la normale en tannins et phénols, ce qui crée un impact négatif

sur la croissance larvaire de *L. dispar* L. (Schultz et Baldwin 1982), ainsi que sur son poids pupal et sa fécondité (Rossiter et al. 1988).

1.1.3.4 Floraison

Le pollen est très riche en nutriments (McLellan 1977 ; Loper et al. 1980 ; Rabie et al. 1983 ; Wille et al. 1985), il permet aux jeunes larves de se développer plus vite. Par contre un arbre à fleurs produit deux fois moins de feuillage de l'année courante qu'un arbre sans fleur (Bauce et Carisey 1996). Carisey (1996) indique que l'effet positif du pollen pour la TBE est dépendant de la densité de la population. En présence d'une forte densité de population, les larves sont obligées soit de s'alimenter sur du vieux feuillage ou soit de descendre s'alimenter dans le tiers inférieur de l'arbre. Ces deux comportements vont faire perdre aux larves la plupart des effets positifs de l'ingestion de pollen acquise au cours des premiers stades larvaires. En effet, les larves qui s'alimentent de vieux feuillage ont des réductions de fécondité alors que celles qui s'alimentent dans le bas des cimes perdent l'avantage donné par le pollen sur leur vitesse de développement. L'effet de la floraison serait donc positif sur les populations de TBE à faible densité de larves, alors qu'il serait négatif à forte densité.

1.1.3.5 Stress hydrique

Durant un stress hydrique, la plupart des plantes diminuent leur potentiel osmotique par accumulation d'osmolytes (ions inorganiques, acides aminés, sucres solubles, acides organiques, polyols) ce qui leur permet de limiter l'évapotranspiration et d'accentuer l'extraction de l'eau du sol. Dans les tissus aériens, les concentrations en minéraux (calcium, chlorure, potassium, magnésium, azote, sodium) ont tendance à être plus élevées en période de sécheresse, en raison vraisemblablement d'une réduction de la croissance qui freine la dilution (Mattson et Haack 1987). Le métabolisme de l'azote est perturbé et se caractérise par l'hydrolyse des protéines, de sorte que les concentrations en protéines diminuent tandis que celles en acides aminés, notamment la proline, augmentent. Le métabolisme du carbone est également perturbé et l'hydrolyse de l'amidon entraîne une augmentation des concentrations en sucres solubles. En général, ces sucres solubles sont connus comme étant très phagostimulants pour de nombreux lépidoptères, ainsi que pour la

TBE (Albert et al. 1982 ; Albert et Parisella 1988). Gershenzon (1984) signale que sous l'effet d'un stress hydrique, la quantité des composés de défense, tels que les glycosides cyanogéniques, les glucosinolates et autres composés sulfurés, les alcaloïdes et terpénoïdes auraient tendance à augmenter.

1.1.3.6 Fertilisations

Une fertilisation azotée favorise généralement les populations d'insectes herbivores primaires comme ceux qui réagissent positivement à l'accroissement de vigueur de leur plante hôte. Les effets positifs sur les performances des insectes sont reliés à une augmentation de la croissance de la plante et particulièrement à des concentrations foliaires plus élevées en azote (Waring et Cobb 1992). Une fertilisation azotée, appliquée sur des peuplements d'*Abies balsamea* et d'*Abies grandis*, entraîne respectivement une augmentation du poids pupal de *C. fumiferana* (Shaw et al. 1978) et de *Choristoneura occidentalis* (Mason et al. 1992).

Par ailleurs, Gershenzon (1984) indique que la fertilisation azotée tend à faire baisser les composés phénoliques et les glucosinolates. Plusieurs études (Ohmart et al. 1985 ; Bryant et al. 1987 ; Waring et Price 1988) rapportent qu'une diminution en composés phénoliques ou tannins suite à une fertilisation azotée, favorise les performances biologiques de plusieurs espèces d'insectes.

Des carences en azote, phosphore, potassium et soufre favorisent en général la production de composés phénoliques, ce qui semble permettre aux plantes de survivre à certaines attaques d'insectes et de champignons pathogènes lorsque les conditions stationnelles sont pauvres en nutriments (Gershenzon 1984).

Kytö et al. (1996) argumentent que la fertilisation influence le succès du développement d'un défoliateur non seulement au niveau du complexe arbre-défoliateur, mais également au niveau du complexe défoliateurs-parasitoïdes (prédateurs) : la fertilisation affecterait l'état physiologique de la végétation au sol et les caractéristiques du sol en même temps que l'état physiologique des arbres. Le faisant, l'abondance et l'activité des organismes

antagonistes des défoliateurs pourraient augmenter ce qui entraînerait, à plus ou moins long terme, une diminution des dommages causés par les insectes herbivores.

1.1.3.7 Éclaircies

Les résultats obtenus par de nombreuses recherches sur les éclaircies sont assez contradictoires. Piene (1989) considère que l'éclaircie favoriserait les populations de TBE, alors que plusieurs auteurs (Crook et al. 1979 ; Carlson et al. 1985 ; Mason et al. 1992) pensent que l'éclaircie peut améliorer la vigueur et ainsi la résistance des arbres aux attaques de tordeuses. Bauce (1996) met en lumière les raisons de cette contradiction par l'analyse biochimique du feuillage après le traitement. L'année suivant l'éclaircie, il observe d'importants changements biochimiques à l'intérieur du feuillage. La première année, les arbres éclaircis voient une diminution du contenu en monoterpènes (éclaircie commerciale) et une diminution dans la concentration en tannins (éclaircie précommerciale) (Bauce 1995). Ces changements chimiques se traduisent par des effets positifs sur l'insecte (augmentation de l'ingestion de feuillage dans le cas de l'éclaircie commerciale et augmentation de la survie des larves dans le cas de l'éclaircie précommerciale) et par des défoliations massives et une baisse de résistance des arbres hôtes. Cependant, quelques années après le traitement (2 ans dans le cas de l'éclaircie commerciale et 3 ans dans le cas de l'éclaircie précommerciale), les arbres réagissent à l'éclaircie en augmentant considérablement leur production foliaire. Cette augmentation de production foliaire compense pour les effets positifs du traitement sur l'insecte qui s'estompent graduellement avec les années ce qui se traduit par une résistance accrue des arbres hôtes à la TBE. Cette résistance accrue se maintient durant plusieurs années (Bauce et al. 2001).

1.2 LES TECHNIQUES DE LUTTE

Pour contrecarrer les effets dévastateurs de la TBE sur la production ligneuse, on distingue deux techniques majeures : une lutte indirecte et une lutte directe.

La première est l'éclaircie, un outil sylvicole qui en changeant la composition des peuplements en modifie les mécanismes de résistance (Bauce 1996). L'éclaircie permet

d'accroître la résistance des sapins à la TBE lorsqu'elle est utilisée dans un cadre préventif avant le début de l'épidémie car ce traitement permet aux arbres hôtes d'augmenter leur production foliaire et ainsi accroître leur capacité à supporter d'importantes densités de populations entomologiques. Cependant, l'utilisation de cet outil en période épidémique, et surtout en phase montante des populations, peut avoir des effets désastreux et contraires aux objectifs visés de protection si certaines précautions ne sont pas prises (Bauce 1996). Ceci résulte du fait que l'année suivant le traitement, les mécanismes d'antibiose des arbres hôtes sont réduits alors que ceux-ci n'ont pas encore eu le temps d'accroître leur production foliaire. Des interventions à l'aide d'insecticide sont alors requises.

La deuxième technique de lutte est une lutte directe contre la TBE qui se fait avec le *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*, un insecticide biologique à base de bactéries. Le Btk est le seul produit présentement homologué au Québec pour intervenir de façon directe contre la TBE. C'est un insecticide biologique spécifique aux lépidoptères qui peut être amélioré par la sélection de nouvelles souches ou variétés (Dent 1993), ce qui favorise son utilisation.

Le Btk est une bactérie d'origine naturelle que l'on retrouve dans le microbiote du sol. Ce produit doit être ingéré par l'insecte pour agir. L'activité insecticide de la bactérie est essentiellement associée à des inclusions parasporales de nature protéinique, généralement désignées sous le nom de cristaux, se formant au moment de la sporulation. Le cristal ou protoxine, une fois ingéré par un insecte susceptible, est dissous sous l'action des suc gastriques et du pH alcalin de l'intestin moyen et libère une protéine toxique, appelée δ -endotoxine. Les inclusions parasporales contiennent souvent, si ce n'est toujours, plus d'une toxine. Le corps d'inclusion de *B. thuringiensis* subsp. *kurstaki*, efficace contre les lépidoptères, comprend cinq différentes toxines, trois CryI et deux CryII. Ces protéines se fixent aux cellules épithéliales entraînant la lyse de ces cellules ce qui forme des pores dans la paroi de l'intestin de l'insecte. Ces pores vont permettre le passage des spores dans l'hémolymphe qui vont alors se développer et se multiplier, provoquant une septicémie mortelle en cas d'ingestion d'une dose létale. L'ingestion d'une dose sous-létale entraîne une période d'arrêt d'alimentation et une réduction des performances biologiques de l'insecte (Bidon 1999). L'efficacité des traitements au Bt peut être influencée par plusieurs

facteurs. Ces facteurs peuvent soit limiter, soit améliorer l'efficacité des traitements. On retrouve des facteurs abiotiques comme la température, l'humidité relative et les rayonnements ultraviolets ainsi que des facteurs biotiques tels la famine, la surpopulation (Poinar et Thomas 1984) et le parasitisme (McDonald 1990). Les niveaux de vulnérabilité des larves face au Bt peuvent être très variables à l'intérieur d'une même population de TBE (Van Frankenhuyzen et al. 1995). Selon Retnakaran et al. (1983) et Gould et al. (1991), plusieurs espèces d'insectes sont capables de stopper leur alimentation après l'ingestion de Bt. Cette période d'arrêt alimentaire va permettre à un certain nombre de larves de survivre au traitement. La composition biochimique du feuillage comme facteur biotique peut influencer l'efficacité du Btk. Par exemple, la concentration en tannins dans les feuilles de chêne pourrait interférer négativement sur l'efficacité du Bt contre la spongieuse *L. dispar* et *Pieris brassicae* (Appel et Schultz 1994). Par contre, certaines études (Sivamani et al. 1992 ; Brewer et Anderson 1990) montrent que les phénols simples augmenteraient la toxicité du Bt pour plusieurs espèces de lépidoptères. Tout comme les composés secondaires, les éléments nutritifs du feuillage (l'azote, les sucres) peuvent interagir avec le Bt. Bidon (1999) a démontré qu'une diminution dans la qualité nutritive du substrat alimentaire va diminuer 'l'état de santé' des larves, ce qui va augmenter leur vulnérabilité au Bt.

1.3 PROBLÉMATIQUE DE L'ÉTUDE

Selon les théories courantes d'interactions plante-herbivore (Feeny 1975, 1976 ; Rhoades et Cates 1976 ; Fox 1981) la défense chimique se divise en deux groupes majeurs qui se distinguent par leur mode d'action. Les toxines (la défense qualitative) sont des composés à faible poids moléculaire et transportés facilement à l'intérieur de la plante. On peut citer les toxines typiques, les glucosinolates (Feeny 1976) et les furanocoumarins (Berenbaum 1983a). La défense quantitative, généralement réalisée par les tannins et la résine qui ont une large structure avec des poids moléculaires élevés s'exprime par la réduction de l'efficacité digestive de l'herbivore due à leur capacité de former des complexes avec les protéines (Berenbaum 1983), ou encore par l'engluement de l'insecte dans la résine comme c'est le cas des scolytes attaquant des arbres aptes à produire de grande quantité de résine.

Le travail classique de Feeny (1970) montre l'importance des tannins dans la lutte contre les activités alimentaires des larves de lépidoptères qui s'exercent sur les feuilles de chêne. Il a émis l'hypothèse que la plupart des insectes lépidoptères se nourrissent des feuilles de chêne au début du printemps parce que la qualité nutritive de ces feuilles diminue au cours de leur période de croissance. Lorsqu'il se produit une augmentation de la teneur en tannins et de la dureté des feuilles, la concentration des protéines diminue à mesure que les feuilles arrivent à maturité (Feeny et Bostock 1968 ; Feeny 1970). Il a noté que l'augmentation de la concentration des tannins fournissait une protection efficace contre la prédation des insectes en diminuant la valeur nutritionnelle des protéines présentes dans les feuilles. Les tannins ont ainsi une action précipitante puissante sur les protéines même si cette action varie suivant les types de tannins (Swain 1979).

En général, les tannins sont considérés comme la défense quantitative idéale pour plusieurs espèces ligneuses. Leur importance écologique comme défense effective contre les herbivores, en précipitant les protéines, a été clairement démontrée par plusieurs travaux (Feeny 1968, 1970 ; Fox et Macauley 1977 ; Chan et al. 1978 ; McKey et al. 1978 ; Rhoades 1979 ; Bernays et al. 1980, 1981 ; Moran et Hamilton 1980 ; Oates et al. 1980 ; Waterman et al. 1980 ; Lawson et al. 1982).

Malgré cela, on constate dans la littérature plusieurs travaux qui ont des résultats contradictoires sur le rôle des tannins dans le système plante-herbivore. Plusieurs auteurs (Scriber et Ayres 1988 ; Bernays et al. 1989 ; Schultz 1989 ; Clausen et al. 1992 ; Feeny 1992) ont discuté récemment d'une généralisation possible sur les tannins. Certains supportent l'hypothèse que les tannins fonctionnent comme une défense antiherbivore par leur capacité de précipiter les protéines et les enzymes digestives en limitant l'assimilation de l'azote ou des protéines par les herbivores (Mitaru et al. 1984 ; Robbins et al. 1987a, b, 1991 ; Cooper et al. 1988 ; Hagerman et Robbins 1993). D'autres (Lindroth et Batzli 1984 ; Steinly et Berenbaum 1985 ; Blytt et al. 1988 ; Thomas et al. 1988 ; Karowe 1989 ; Mole et al. 1990 ; Voltura et Wunder 1994) suggèrent que la toxicité des tannins est le mode d'action plutôt que l'inhibition digestive. Finalement, on voit certaines recherches (Bernays et al. 1980 ; Klocke et Chan 1982 ; Manuwoto et Scriber 1986 ; Martin et al. 1987 ; Smith et al. 1992 ; McArthur et Sanson 1993) qui démontrent que les tannins n'ont aucun effet sur

les herbivores ou qu'ils fonctionnent comme des composés nutritifs qui contribuent à la croissance des herbivores (Bernays et Woodhead 1982).

La plupart de ces travaux sont réalisés avec des tannins commerciaux ou encore, avec des extraits polyphénoliques foliaires, obtenus par différentes méthodes d'extraction et de purification. D'après ces différentes méthodes, il est cependant difficile de généraliser le rôle des tannins. Aussi, il apparaît primordial pour bien comprendre un système spécifique plante-insecte d'étudier l'influence des extraits polyphénoliques de la plante hôte sur les performances de l'insecte prédateur.

Dans le cadre des relations alimentaires entre les insectes défoliateurs comme la TBE et leurs plantes hôtes comme le sapin baumier, l'antibiose est principalement dictée par les variations de composition chimique du feuillage alors que la tolérance est dictée par la quantité de feuillage produit. La relation entre la quantité de feuillage produit et la tolérance est un élément déterminant pour la résistance d'un arbre à un défoliateur car ce n'est pas nécessairement la quantité de feuillage prélevé par l'insecte qui importe mais plutôt la quantité de feuillage qu'il reste à l'arbre pour effectuer sa photosynthèse après le passage de l'insecte (Bauce et al. 2001).

Comme on a déjà mentionné, la lutte contre la TBE s'effectue de deux façons : la lutte sylvicole et l'application de l'insecticide biologique, le Bt.

L'éclaircie a été citée comme approche sylvicole potentielle permettant de manipuler les peuplements de façon à accroître leur résistance à l'insecte. Cependant, les résultats des travaux effectués dans le passé sur l'éclaircie sont très contradictoires (Crook et al. 1979 ; Carlson et al. 1985 ; Piene 1989 ; Mason et al. 1992). Selon ces études, l'éclaircie peut augmenter, réduire ou n'avoir aucun impact sur les dommages engendrés par la TBE. Bauce (1996) a démontré que ces contradictions sont dues au fait que les effets de ce type de traitement évoluaient dans le temps. Bauce (1996, 2001) a observé l'année suivante une éclaircie (à court terme) d'importants changements biochimiques à l'intérieur du feuillage. Il a noté une baisse des monoterpènes dans le cas de l'éclaircie commerciale et une baisse des tannins (-44%) dans le cas de l'éclaircie précommerciale. Ces changements biochimiques dans le feuillage, surtout au niveau des tannins, ont été corrélés avec une

augmentation de la survie de l'insecte (+47%). D'autre part, une augmentation en azote et sucres foliaires a été corrélée avec une diminution du temps de développement (-3 jours) et une augmentation du poids des chrysalides (+12%) au détriment de la résistance du type antibiose des arbres hôtes à l'insecte. Au cours du développement de l'insecte les concentrations en tannins et en azote tendent à diminuer dans le feuillage de sapin baumier (Bauce et al. 2001). L'azote, étant une variable importante pour la croissance de la TBE (Mattson et al. 1983) interagit directement avec les tannins. À côté de ces observations, on constate aussi dans la littérature des résultats assez contradictoires sur les rôles des tannins dans le système plante-insecte. **Ceci nous amène à vouloir déterminer l'impact des variations polyphénoliques foliaires et ainsi que les variations d'azote foliaire du sapin baumier sur l'alimentation de la TBE et les degrés de plasticité de la TBE face à ces mêmes variations. Aussi, nous avons étudié au laboratoire, à l'aide d'extraits polyphénoliques foliaires incorporés dans un substrat nutritif artificiel nous permettant varier le taux d'azote, simulant les phénomènes observés sur le terrain, les relations entre les variations polyphénoliques et les performances biologiques de la TBE.**

L'insecticide biologique à base de bactérie Btk est largement utilisé contre la TBE comme un moyen de lutte directe. Ce produit doit être ingéré par l'insecte pour qu'il agisse. Le contenu biochimique de la nourriture (du feuillage) peut interférer avec le Btk. Pour les composantes nutritives (azote, sucres solubles), Bauce et al. (2002) a démontré qu'il existe de très fortes interactions entre le Btk et la qualité nutritive de la nourriture consommée par les larves de TBE. À qualité nutritive moyenne, l'utilisation d'une formulation de Foray 48B (produit par Abbott Laboratories Ltd (Chicago Illinois)) utilisée à forte concentration (60 BIU/ha) a entraîné une plus forte mortalité larvaire qu'à 30 BIU/ha. Cependant, à qualité nutritive faible ou élevée, la mortalité larvaire est la même si l'on utilise des concentrations de 30 ou de 60 BIU/ha. Dans l'ensemble, le Btk présente une plus forte efficacité contre la TBE, lorsque la qualité nutritive de l'aliment est moyenne (Bauce et al. 2002). En outre, on observe certains effets des composés secondaires du feuillage sur l'efficacité du Bt. Sivamani et al. (1992) ont constaté que les phénols simples augmentaient la toxicité du Bt chez plusieurs espèces de lépidoptères. Krischik et al. (1988) ont observé que la nicotine diminuait l'efficacité du Bt contre *Manduca sexta* (L.) (Lepidoptera :

Sphingidae). Appel et Schultz (1994) ont démontré que la concentration en tannins dans les feuilles de chêne interfère négativement sur l'efficacité du Bt contre *L. dispar* et *P. brassicae*.

Aucune étude concernant les effets potentiels des tannins présents dans le feuillage des arbres hôtes de la TBE sur l'efficacité du Btk n'est actuellement disponible. Il serait donc important de connaître l'effet des tannins qui sont considérés comme des composés de défense, sur l'efficacité du Btk dans le système tritrophique Btk-tannins-TBE. **Afin de déterminer le rôle des composés polyphénoliques (les tannins) dans ce système, nous avons réalisé au laboratoire une expérience à l'aide d'extraits polyphénoliques foliaires de l'épinette blanche et de la toxine CryIAc du Btk (souche HD-73) incorporés dans la nourriture artificielle tout en examinant la mortalité, les performances biologiques et ainsi que l'utilisation de la nourriture par la TBE.**

1.4 DESCRIPTION DES CHAPITRES

Chapitre I : Simulation en laboratoire des effets de l'éclaircie de jeunes peuplements de sapins baumiers sur le système TBE-Azote-Tannins

Les arbres hôtes de la TBE contiennent des composés polyphénoliques dans leur feuillage. Étant donné que l'éclaircie engendre des changements dans le profil biochimique du feuillage et qu'il a été montré une corrélation entre ces changements et les performances de l'insecte sur le terrain (Bauce 1995), des composés polyphénoliques ont été extraits du feuillage provenant de sapins issus d'un peuplement éclairci une année avant et d'un peuplement témoin non éclairci. Grâce à un dispositif factoriel (2x2x3= type de protéine : taux d'azote : taux de tannins) les larves de la TBE ont été élevées sur 12 types de nourriture artificielle afin de comparer l'effet de deux types de protéine, de deux concentrations d'azote et ainsi que l'effet des variations en tannins telles que causées par les éclaircies précommerciales. Les performances biologiques (la durée de développement, le poids et la mortalité), les comportements alimentaires et l'utilisation de la nourriture (à l'aide des indices gravimétriques) par les larves de la TBE élevées sur ces 12 différentes nourritures artificielles ont été mesurés au laboratoire.

Chapitre II : Effets des composés polyphénoliques à différentes concentrations sur les performances biologiques de la TBE : Plasticité de la TBE

Cette étude vise à déterminer les limites de plasticité de la TBE aux variations polyphénoliques des arbres hôtes. Deux groupes d'insectes de performances générales bonnes et mauvaises ont été élevés sur de la nourriture artificielle contenant des tannins extraits du feuillage du sapin baumier à quatre concentrations (0%-10%-20%-30% en poids sec). Les performances biologiques, les comportements alimentaires et l'utilisation de la nourriture par les larves ont été mesurés. Des travaux histologiques ont aussi été réalisés afin de documenter la répartition des tannins dans les tissus du système digestif de l'insecte (l'intestin moyen).

Chapitre III : Interactions tritrophiques entre les larves de tordeuse des bourgeons d'épinette, les composés polyphénoliques de l'épinette blanche et la δ -endotoxine CryIAc de *B. thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk)

Plusieurs espèces d'insectes connus pour leur extrême vulnérabilité au Btk dans les conditions de laboratoire ne répondent pas de la même manière au traitement de cet insecticide sur le terrain. À côté des conditions climatiques et le comportement alimentaire de l'insecte, certains composés foliaires peuvent réagir avec δ -endotoxine et peuvent diminuer ou augmenter son activité insecticide. Dans cette étude, à l'aide d'un dispositif factoriel, trois concentrations de tannins extraits de l'épinette blanche (0%-8%-15%) et trois concentrations de toxine (0 μ g/ml-0.021 μ g/ml-1.72 μ g/ml) ont été combinées et incorporées à la nourriture artificielle afin de déterminer les interactions entre les tannins et la toxine du Btk. Les performances biologiques et l'utilisation de la nourriture par les larves de la TBE ont été mesurées.

2 CHAPITRE I : Simulation en laboratoire des Effets de l'Éclaircie de Jeunes Peuplements de Sapins Baumiers sur le Système TBE-Azote-Tannins

Résumé

La lutte sylvicole contre les insectes forestiers consiste à manipuler les peuplements de façon à accroître leur résistance aux ravageurs entomologiques. Des études antérieures d'éclaircies précommerciales effectuées dans le but de manipuler la résistance des jeunes sapinières à la tordeuse des bourgeons d'épinette (TBE) (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) ont montré, qu'à court terme (un an après l'intervention), ce traitement entraîne une augmentation du taux d'azote et une baisse des composés polyphénoliques. D'autre part, une augmentation de survie larvaire et un taux supérieur de développement ont été corrélés à ces modifications biochimiques dans le feuillage du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Miller). Étant donné que les composés polyphénoliques interagissent avec l'azote nutritionnel et sont reconnus pour interférer sur plusieurs processus alimentaires des insectes, les relations entre ces variations biochimiques du feuillage (au niveau du taux d'azote et des tannins) et les performances biologiques larvaires de la TBE ont été étudiées en laboratoire à l'aide d'extraits polyphénoliques foliaires incorporés dans des substrats nutritifs artificiels composés de deux sources différentes de protéines (animale-végétale). Les simulations en laboratoire des phénomènes observés sur le terrain se sont avérées concluantes et en accord avec l'hypothèse que la diminution en substances polyphénoliques et l'augmentation du taux d'azote engendrée par l'éclaircie précommerciale (à court terme) se traduisent par des impacts positifs sur la survie et le développement larvaire de la TBE. Des travaux gravimétriques sur l'alimentation des larves ont permis de documenter les processus impliqués dans les effets négatifs des composés polyphénoliques de même que les mécanismes de compensation alimentaire utilisés par l'insecte selon son âge larvaire.

2.1 INTRODUCTION

Dans les systèmes plante-herbivore la biochimie foliaire joue un rôle majeur sur les performances biologiques des insectes (Price 1986). La concentration des composés

nutritifs (l'azote, les sucres) et la présence des composés allélochimiques (les monoterpènes, les tannins, les alcaloïdes etc.) pourraient affecter la dynamique des populations de certains ravageurs entomologiques (Mason et al. 1992). L'essence hôte, l'âge de l'arbre et du feuillage, les défoliations antérieures, la floraison, le stress hydrique, la fertilisation et l'éclaircie des peuplements sont des facteurs qui influencent la résistance des plantes ligneuses aux insectes défoliateurs par leurs effets sur l'alimentation des insectes (Bauce 1996 ; Bauce et al. 2001). Parmi ces facteurs, l'éclaircie a souvent été mentionnée comme une approche sylvicole permettant de manipuler les arbres de façon à accroître leur résistance à l'insecte. Toutefois, les résultats obtenus par plusieurs travaux empiriques effectués par le passé sur l'éclaircie sont très contradictoires. Ainsi, selon ces études, l'éclaircie peut augmenter (Piene 1989) ou réduire (Crook et al. 1979; Carlson et al. 1985; Mason et al. 1992) les pertes ligneuses engendrées par la TBE. Bauce (1996) explique par des élevages sur le terrain combinés à des analyses biochimiques foliaires que les raisons apparentes de ces contradictions résident dans le fait que les effets de l'éclaircie des peuplements sur la résistance globale des arbres hôtes (bilan antibiose-production foliaire) varient dans le temps. L'année suivant l'éclaircie, il observe d'importants changements biochimiques à l'intérieur du feuillage (baisse des monoterpènes dans le cas de l'éclaircie commerciale (Arbres matures (50 ans) : réduction de 25% de la surface terrière d'un peuplement) et baisse des tannins dans le cas de l'éclaircie précommerciale (Arbres immatures (15 ans) : réduction du nombre de tiges à 2500 à l'hectare) se traduisant par des effets positifs sur l'insecte (augmentation de l'ingestion de feuillage dans le cas de l'éclaircie commerciale et augmentation de la survie des larves dans le cas de l'éclaircie précommerciale). La baisse de tannins (-44%) observée à court terme, dans le cas de l'éclaircie précommerciale, fut corrélée avec une augmentation de la survie larvaire de la TBE (+47%). Cependant, quelques années après le traitement, les arbres réagissent en augmentant considérablement leur production foliaire. Cette augmentation de production foliaire se traduit par une résistance accrue des arbres hôtes de la TBE et se maintient durant plusieurs années (Bauce et al. 2001).

Le contenu d'azote du feuillage est une variable importante reliée de façon constante et positive à la croissance de la TBE (Mattson et al. 1983). L'azote influence positivement la vitesse de développement (Harvey 1974 ; Taylor 1984 ; Bidon 1993) et favorise le poids

des TBE (Shaw et Little 1972 ; Mattson et al. 1991 ; Mason et al. 1992). Bauce (1995) observe une augmentation de 41% du contenu d'azote foliaire chez les sapins baumier éclaircis, un an après le traitement. Cette augmentation majeure d'azote associée à une diminution des tannins observée après le traitement pourrait aussi avoir un impact positif sur les performances de l'insecte.

Les tannins sont des composés polyphénoliques naturels produits par plusieurs espèces de plantes (Swain 1965). Ils forment un groupe de composés très diversifiés à poids moléculaire élevé et à structure chimique variée (Zucker 1983). À cause de leur distribution répandue chez les plantes (Bate-Smith et Metcalf 1957) et leur habilité à former des complexes avec les macromolécules comme les protéines, ils sont considérés par Feeny (1976) et Rhoades et Cates (1976) comme des agents de protection pour les plantes 'apparentes' (Ce terme est utilisé par ces auteurs pour faire référence à la susceptibilité d'une plante à être trouvée par ses ennemis phytophages (non seulement par sa taille, sa forme et sa durée de vie mais aussi par sa relative abondance dans la communauté)). Cependant, les résultats des travaux qui tentent d'expliquer le rôle des tannins pour la nutrition des insectes sont très souvent divergents (Manuwoto 1984). On observe des effets positifs ou négatifs sur les insectes. Pour les insectes affectés négativement, les mécanismes d'action des tannins sont la réduction de la disponibilité de l'azote nutritionnel (Feeny 1970), la réduction de la nourriture consommée (Bernays et al. 1980 ; Bernays et al. 1989 ; Klocke et Chan 1982 ; Lawson et al. 1982 ; Reese et al. 1982) et un effet direct de toxicité chez certains insectes (Berenbaum 1983). Bernays et al. (1980) signalent même l'effet phagostimulant des tannins pour *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera : Acrididae). Lawson et al. (1984) rapportent que les tannins n'affectent pas les indices nutritionnels de deux lépidoptères *Alsophila pometaria* Harris (Lepidoptera : Geometridae) et *Anisota senatoria* (J.E. Smith) (Lepidoptera : Saturniidae) consommant du feuillage précoce ou tardif de chêne et estiment que le principal intérêt de l'alimentation printanière est la disponibilité en feuillage succulent, riche en azote, et non l'absence de feuilles à haute teneur en tannins.

La plupart des recherches s'intéressant aux effets des tannins sur les insectes utilisent des tannins commerciaux comme l'acide tannique (tannin hydrolysé) et le quebracho (tannin

condensé). Ces composés, bien que donnant quelques informations sur les impacts possibles des tannins, ne représentent pas la diversité et la complexité des interactions de l'ensemble des polyphénols présents dans le feuillage d'une plante hôte. Lors des travaux réalisés à l'aide d'extraits polyphénoliques des plantes hôtes, les méthodes d'extraction et de purification utilisées peuvent fortement affecter les conclusions des études.

Les procédures d'extraction des composés polyphénoliques du feuillage sont variées (Hagerman et Butler 1980 a, 1989 ; Mole et Waterman 1987 a, b ; Hagerman 1988, Cork et Krockenberger 1991). Zucker (1983) souligne l'existence d'une grande variation dans les interactions tannins-herbivore due à la spécificité structurale des molécules des tannins envers les autres macromolécules. Le mode d'interaction le plus commun entre le tannin et la protéine implique la formation de liaison hydrogène entre l'amide de la protéine et l'hydroxyle phénolique du tannin et cette interaction est dépendante du pH du milieu (Hagerman et Butler 1980 b). De plus, l'ajout de l'acide ascorbique au solvant d'extraction est conseillé pour prévenir l'oxydation des tannins (Makkar 2003).

Dans certains cas, différentes techniques utilisées pour la même étude peuvent conduire à différentes conclusions (Berenbaum 1986). Par exemple, Feeny (1968) a montré que les tannins des feuilles de chêne ajoutés à une diète artificielle ayant comme source d'azote la caséine ont réduit le taux de croissance d'*Operopthera brumata*. Mais dans un autre travail, la poudre du feuillage de chêne, une diète plus naturelle contenant différents taux de tannins était sans effet sur le même insecte (Feeny 1970). En outre, Broadway et Duffey (1988) démontrent que le type de protéine de la nourriture artificielle influence d'une façon significative la croissance de *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae).

Dans le système TBE-sapin baumier sur le terrain, on observe des effets positifs sur les performances de la TBE lorsqu'il y a réduction des quantités de tannins présents dans le feuillage (Bauce et al. 2001). Ces effets positifs peuvent être dus à une augmentation de la disponibilité de l'azote nutritionnel (Feeny 1970), à une augmentation de la nourriture consommée (Bernays et al. 1980 ; Klocke et Chan 1982 ; Lawson et al. 1982 ; Reese et al. 1982), aux impacts de ces substances sur le pH de l'intestin moyen (Berenbaum 1980 ; Felton et Duffey 1991 ; Bidon 1999) et/ou à une réduction des effets potentiellement toxiques des tannins (Berenbaum 1983).

Dans cette étude, nous avons émis l'hypothèse que les variations en tannins foliaires et en azote influencent les performances biologiques des larves de TBE. Pour tester cette hypothèse, nous avons élevé en laboratoire des larves de TBE, avec de la nourriture artificielle contenant des tannins extraits du feuillage de sapin baumier. Ceci nous a permis d'isoler l'effet des tannins et de faire la vérification du phénomène observé sur le terrain. Afin d'interpréter le rôle des tannins dans le système TBE-sapin baumier, nous avons étudié la croissance, la survie, le développement et l'utilisation de la nourriture par les larves de TBE en utilisant les indices gravimétriques de Waldbauer (1968).

2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

Albert et Bauce (1994) ont démontré que les jeunes larves (stades 2-3-4-5) de TBE ont des préférences et des besoins nutritifs orientés vers les composés azotés alors que pour les larves plus vieilles (stade 6) ce sont les sucres solubles qui dictent les préférences de l'insecte. De plus, au cours du développement de l'insecte, les concentrations en tannins et en azote tendent à diminuer dans le feuillage de sapin baumier (Bauce et al. 2001). Aussi, dans le but de simuler le mieux possible ce qui se passe en conditions naturelles, les insectes (TBE) de stades 2 à 5 et de stade 6 ont été élevées avec de la nourriture dont les taux d'azote et de tannins sont semblables à ceux retrouvés en moyenne dans le feuillage à ces stades précis du développement de l'insecte. Les taux d'azote et de tannins choisis dans cette expérience sont ceux retrouvés en moyenne dans le feuillage de sapin baumier de peuplements éclaircis et non éclaircis.

2.2.1 PRÉPARATION DES TANNINS : EXTRACTION ET PURIFICATION

Le feuillage du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Miller) fut récolté durant l'été 1993 afin d'en extraire les tannins. Les sites de récolte sont situés à la Forêt Montmorency (47° 19' N, 79° 09' W), une forêt expérimentale de L'Université Laval. Quatre jeunes peuplements (20-30 ans) furent utilisés. Dans chaque peuplement de densité variant de 5000 à 12 000 tiges à l'hectare une éclaircie fut pratiquée en 1992 sur 0.5 ha de façon à réduire la densité à 2500 tiges à l'hectare et une parcelle de 0.5 ha constituait le témoin. Les peuplements traités étaient sur site mésique et le feuillage fut récolté dans 4 peuplements (4

arbres par peuplement) à 6 reprises durant l'été (4 récoltes en juin et 2 récoltes en juillet) de façon à obtenir, pour chaque type de peuplement (éclaircie et témoin) une quantité de feuillage représentative, d'un point de vue chimique, de l'ensemble de la période d'alimentation des larves ($n = 4$ peuplements \times 2 traitements \times 4 arbres \times 6 récoltes = 192 échantillons foliaires) (Bauce 1995).

Le feuillage, juste après sa récolte, a été trempé dans l'azote liquide pour préserver l'intégrité des composants polyphénoliques. Une fois au laboratoire, le feuillage a été lyophilisé, broyé et conservé à -20° C jusqu'à son utilisation.

Les tannins ont été extraits à l'acétone 70 % (contenant 1 g d'acide ascorbique par litre) qui est le meilleur solvant pour la récupération de ceux-ci (Hagerman 1988). 300 mg de feuillage sec ont été pesés pour chaque tube à centrifuger, 5 mL du solvant ont été ajoutés et homogénéisés pendant 10 secondes à l'aide d'un homogénéisateur ULTRA-TURRAX T25 à 24 000 tours/min et ce mélange a été centrifugé pendant 5 minutes à 3000 tours/min. Le surnageant a ensuite été retiré. Ces étapes ont été répétées 2 autres fois en homogénéisant avec un VORTEX. Le surnageant retiré (15 mL) a été filtré à la fin avec un papier filtre WHATMAN #41.

Avant de passer à l'isolation et à la purification des tannins, nous avons fait évaporer l'acétone à l'aide d'un évaporateur rotatif (YAMATO RE200). Le gel SEPHADEX LH-20 a été utilisé pour la purification des tannins selon la méthode de Hagerman et Butler (1980a). Une colonne de 22.8 cm de longueur et 1.7 cm de diamètre a été remplie avec le gel SEPHADEX LH-20. Deux mL de l'extrait ont été lavés avec 120 mL d'éthanol 95%. Le tout a été suivi d'un rinçage avec 70 mL d'acétone aqueuse à 50% pour la récupération des tannins.

Après l'évaporation de l'acétone dans un évaporateur rotatif et la lyophilisation du mélange restant, on obtient les tannins sous forme de poudre. Avant l'incorporation à la diète artificielle, la capacité de précipitation du produit final a été testée à l'aide de la méthode de diffusion radiale décrite par Hagerman (1987) qui consiste à l'observation visuelle de la capacité de précipitation des tannins avec la protéine sérum-albumine (bovine serum albumine : BSA).

2.2.2 PRÉPARATION DE LA NOURRITURE ARTIFICIELLE

Six différents types de diète ont été préparés selon la méthode de McMorran (1965) et modifiés tels que décrits par Bauce et al. (2002). Trois taux d'azote (2.7%, 1.7%, 1.4%) et deux types de protéine ont été utilisés: La caséine, protéine animale utilisée dans la recette originale de McMorran (1965) et une protéine végétale, celle du soja. Cette protéine est utilisée afin de mieux évaluer les effets des tannins puisque ceux-ci, dans le feuillage de sapin, sont en contact avec des protéines végétales. L'utilisation de deux types de protéines a été préconisée de façon à s'assurer que nos résultats ne seraient pas complètement dépendants du type de protéine utilisé mais plutôt des niveaux d'azote présents dans le substrat alimentaire. Les trois niveaux d'azote représentent les moyennes retrouvées en 1992 dans le feuillage du sapin selon l'âge des larves (jeunes, vieilles) et selon le traitement sylvicole effectué (éclaircie, témoin). L'influence du taux d'azote est étudiée à l'aide de deux séries de diètes comprenant chacune deux diètes à des taux d'azote simulant ceux retrouvés dans le feuillage d'arbres éclaircis et non éclaircis au cours du développement de la TBE (Tableau 2.1). L'influence du taux de tannins est étudiée à l'aide de deux séries de deux taux de tannins simulant ceux retrouvés dans le feuillage d'arbres éclaircis et non éclaircis au cours du développement de l'insecte et d'une série témoin (0% tannins) (Tableau 2.2). Le taux de sucre correspond au taux moyen trouvé dans le feuillage durant toute la période d'alimentation de la TBE soit 12%.

La préparation de la nourriture artificielle se fait en deux étapes principales. La première est la préparation en grande quantité des six différents types de diète ce qui nous permet de conserver la diète sur une longue période de temps au congélateur. La deuxième étape consiste à décongeler la diète préparée, la chauffer dans un four micro-ondes de façon à la rendre liquide et permettre l'incorporation des vitamines et des tannins 55° C selon les concentrations trouvées sur le terrain (Tableau 2.2). Cette nourriture est par la suite coulée dans des fioles prépesées en verre de 2.5 mL (KIMBLE 60965D-1) dans lesquelles les insectes seront élevés individuellement. Ensuite, chaque fiole est pesée pour déterminer le contenu de nourriture fraîche. Cinq fioles supplémentaires sont séchées dans un four à 65° C pendant 48 heures afin de calculer le taux d'humidité de chaque lot de diète utilisée. Ceci permettra ultérieurement de quantifier la nourriture sèche ingérée par les larves.

Stade larvaire	Traitements d'Azote (%N)	
	Non éclairci ($n_{(T)}$)	Éclaircie ($N_{(E)}$)
2-5	1.7	2.7
6	1.4	1.7

Tableau 2.1 Taux moyen d'azote du feuillage de l'année courante du sapin baumier selon le traitement sylvicole (éclaircie (E), témoin (T)) et l'âge des larves (jeunes : stade 2-3-4-5; vieilles : stade 6) de tordeuse des bourgeons de l'épinette (Bauce 1995)

Stade larvaire	Traitements de Tannins (%)		
	o	$t_{(E)}$	$T_{(T)}$
2-5	0%	14%	27%
6	0%	10%	16%

Tableau 2.2 Les moyennes du taux de tannins en poids sec trouvées dans le feuillage du sapin baumier selon le traitement sylvicole (éclaircie (E), non éclairci (T)) et la période d'alimentation de la tordeuse des bourgeons d'épinette

2.2.3 ÉLEVAGE DES INSECTES

Les insectes utilisés pour cette expérience proviennent du centre de production d'insectes du Service Canadien des Forêts (Sault-Sainte-Marie, ONTARIO). Les larves de stade 2 post diapausantes sont élevées dans une chambre de croissance en conditions contrôlées: température 23° C, 65% d'humidité relative et une photopériode de 16:8 (P:S). Le coton à fromage recouvert d'un côté par une feuille de paraffine qui contient les larves en diapause est coupé en morceaux (1-2 cm²). Ces morceaux sont collés sur la face inférieure du couvercle d'un contenant en plastique de 30 mL, du côté paraffine et ces contenants sans nourriture sont placés en chambre de croissance pour l'émergence. Quand les larves commencent à sortir et descendent dans le contenant, on les distribue individuellement dans les fioles contenant de la nourriture qui représentent chaque traitement et on note la date et l'heure d'installation. Quelques jours plus tard, le sexe de la larve est déterminé avec la présence ou l'absence des gonades et seules les femelles sont conservées pour l'expérience. Seules les femelles sont utilisées dans le cadre de cette étude pour des raisons opérationnelles. Doubler le nombre d'insecte rendrait l'expérience trop lourde. Les femelles constituent un bon indicateur de performances de la population et le point de départ de l'expression du fitness des populations entomologiques.

À la sortie de la diapause, un groupe de dix larves a été pesé afin de déterminer le poids initial moyen des larves de stade 2.

On laisse s'alimenter la larve dans la fiole jusqu'à ce qu'elle arrive à la fin du 5^{ème} stade. L'heure de mue est notée. Les excréments produits durant cette période sont ramassés, séchés et pesés. La nourriture restante est séchée et pesée afin de déterminer la nourriture utilisée par la larve durant cette période. Le poids sec de la nourriture au départ est calculé à partir du poids humide et du taux d'humidité moyen de chaque diète. La différence entre le poids de départ et le poids final permet de connaître la quantité de nourriture ingérée par chaque larve. Après avoir pesée la larve au début du 6^{ème} stade, on la place dans la nouvelle fiole représentant la nourriture des vieilles larves selon le traitement. Les mêmes mesures sont répétées pour la gravimétrie et l'heure de mue est notée et le poids de la chrysalide est déterminé. La chrysalide est placée dans un contenant plastique de 30 mL sans nourriture pour l'émergence de l'adulte. L'heure de l'émergence de l'adulte est aussi notée. La mortalité (si c'est le cas) est notée selon le stade de l'insecte.

2.2.4 INDICES GRAVIMÉTRIQUES (NUTRITIONNELS)

Pour mieux comprendre l'utilisation de la nourriture par la tordeuse, nous avons utilisé les cinq indices gravimétriques définis par Waldbauer (1968) et Montgomery (1983). Ces cinq indices sont calculés à partir des poids secs de nourriture consommée, des excréments produits, des variations de biomasse chez l'insecte ainsi que des temps de développement mesurés selon les stades larvaires déterminés.

Voici ces indices utilisés et la façon de les calculer :

Le taux relatif d'ingestion (TRI) :

$$TRI = \frac{N_i}{P * T}$$

La digestibilité approximative (DA) :

$$DA = 100 * \frac{N_i - F_p}{N_i}$$

L'efficacité de conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) :

$$ECD = 100 * \frac{GP}{N_i - F_p}$$

L'efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI) :

$$ECI = 100 * \frac{GP}{N_i}$$

Le taux relatif de croissance (TRC) :

$$TRC = \frac{GP}{P * T}$$

où :

N_i = Nourriture ingérée (mg)

F_p = Fèces produits (mg)

GP = Gain en poids (mg) = (PF-PI)

T = Temps de développement (h)

PF = Poids final de la larve (mg)

PI = Poids initial de la larve (mg)

P = Poids moyen de la larve = ((PF-PI) / log (PF/PI)).

2.2.5 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL ET LES ANALYSES STATISTIQUES

Un dispositif factoriel 2x2x3 a été appliqué avec le facteur protéine (2 types : animale-végétale), le facteur azote (2 séries de 2 taux d'azote (n_(T) et N_(E)) (Tableau 2.1)) et le facteur tannins (3 séries de taux de tannins : o-t-T (o-t_(E)-T_(T)) (Tableau 2.2)). Le nombre de répétitions par traitement variait entre 38-50 individus.

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SAS (Statistical Analysis System) (SAS Institute, 1988). La normalité et l'homogénéité des variances ont été vérifiées puis une analyse de variance multiple (MANOVA) a été effectuée pour les performances larvaires et les indices nutritionnels. La comparaison des moyennes 2 à 2 (LSMEANS) a été effectuée après l'ajustement des seuils de signification selon la méthode de Bonferroni. Cette méthode permet d'ajuster les seuils de probabilité utilisés pour détecter des différences significatives entre les moyennes en fonction du nombre de

paramètres mesurés sur une même unité expérimentale. Dans le cas de non respect de la normalité et/ou de l'homogénéité nous avons utilisé le test non-paramétrique de Friedman, c'est-à-dire une analyse de variance sur les rangs avec l'ajustement de Bonferroni. Les indices nutritionnels sont des ratios et ont été ajustés selon la méthode définie par Bauce et al. (1994). La mortalité a été analysée par un modèle linéaire généralisé pour les données de type ratio nommé régression de Poisson suivi d'une comparaison 2 à 2 pour comparer les différences entre les traitements (Agresti 1996 ; PROC GENMOD, SAS Institute, 1988).

2.3 RÉSULTATS

2.3.1 PERFORMANCES LARVAIRES GLOBALE : DU 2^{ÈME} STADE À L'ADULTE

2.3.1.1 Performances générales

2.3.1.1.1 Temps de développement (TD_{tot})

Le type de protéines, le taux d'azote de la nourriture et les tannins affectent la durée de développement larvaire (Tableau 2.3). La durée de développement est plus courte avec le type de protéine animale (Figure 2.1 a) et le plus fort taux d'azote qui représente l'éclaircie ($N_{(E)}$) (Figure 2.1 b). L'augmentation de la concentration de tannins augmente le temps de développement (Figure 2.1 c).

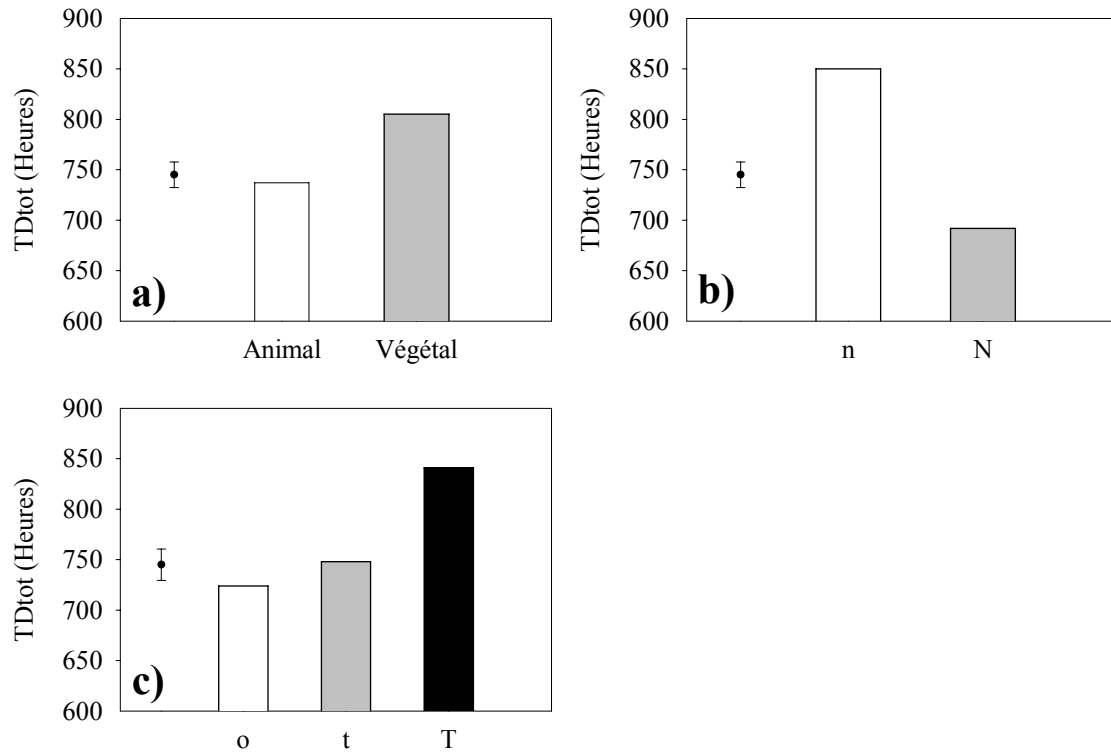


Figure 2.1 La durée de développement des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le type de protéine, b) le taux d'azote, c) les tannins (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

	d.l.	TDj		TDv		TDtot		P06		PC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Type (F _(5;278) =9.04; p=0.0001) ⁽²⁾	1	35.58	0.0001**	3.68	0.0558 ^{ns}	53.52	0.0001**	0.12	0.7344 ^{ns}	2.62	0.1066 ^{ns}
N (Azote) (F _(5;278) =49.84; p=0.0001) ⁽²⁾	1	258.71	0.0001**	66.12	0.0001**	291.96	0.0001**	87.13	0.0001**	96.36	0.0001**
Tannin (F _(10;556) =25.59; p=0.0001) ⁽²⁾	2	8.30	0.0003**	60.30	0.0001**	52.22	0.0001**	148.37	0.0001**	79.91	0.0001**
Type*N (F _(5;278) =2.18; p=0.0561) ⁽²⁾	1	0.00	0.9925 ^{ns}	0.17	0.6840 ^{ns}	2.79	0.0959 ^{ns}	0.32	0.5707 ^{ns}	1.30	0.2541 ^{ns}
Type*Tannin (F _(10;556) =2.62; p=0.0041) ⁽²⁾	2	5.13	0.0063*	2.31	0.1009 ^{ns}	2.05	0.1303 ^{ns}	2.94	0.0539 ^{ns}	1.52	0.2211 ^{ns}
N*Tannin (F _(10;556) =7.08; p=0.0001) ⁽²⁾	2	6.51	0.0016**	2.28	0.1043 ^{ns}	3.55	0.0299 ^{ns}	0.06	0.9414 ^{ns}	1.50	0.2236 ^{ns}
Type*N*Tannin (F _(10;556) =0.93; p=0.5038) ⁽²⁾	2	1.86	0.1568 ^{ns}	1.23	0.2925 ^{ns}	0.97	0.3789 ^{ns}	1.53	0.2179 ^{ns}	3.07	0.0478 ^{ns}

Tableau 2.3 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les performances générales des femelles de TBE du 2^{ème} stade à l'adulte. TDj : la durée de développement du 2^{ème} stade au début de 6^{ème} stade; TDv : la durée de développement du 6^{ème} stade; TDtot : la durée de développement totale; P06 : le poids larvaire au début du 6^{ème} stade; PC : le poids des chrysalides.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

2.3.1.1.2 Mortalité (M_{tot})

D'une façon globale, un faible taux d'azote accroît la mortalité. À mesure que la concentration en tannins s'élève la mortalité s'accroît (Tableau 2.4). L'interaction Type*N est significative et la mortalité étant toujours élevée dans le cas du faible taux d'azote, celle-ci est plus accentuée sur le type végétal (Tableau 2.4) (Figure 2.2 a). À faible taux d'azote l'impact des tannins sur la mortalité est très nettement exprimé tandis que la nourriture riche en azote diminue cet impact (Tableau 2.4) (Figure 2.2 b).

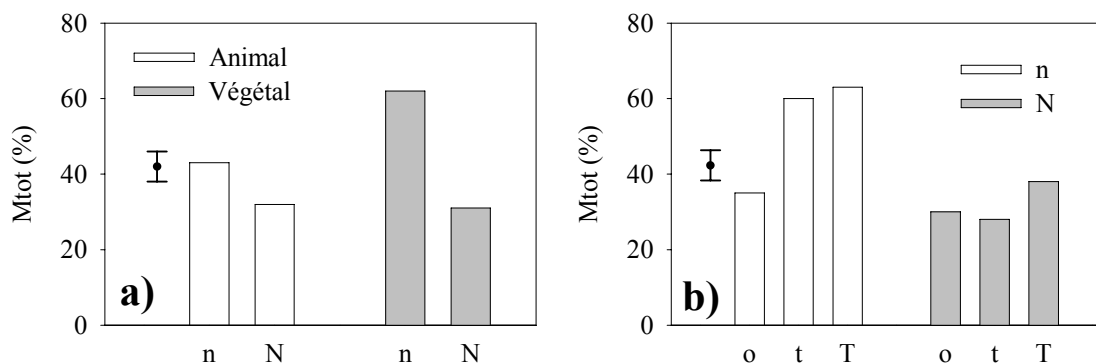


Figure 2.2 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade à l'adulte, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) l'interaction Type*N et b) l'interaction N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.1.1.3 Poids des chrysalides (PC)

Les traitements riches en azote ($N_{(E)}$) ont positivement influencé le poids des chrysalides, tandis que les tannins l'ont négativement affecté (Tableau 2.3). Une diminution graduelle du poids des chrysalides est constatée avec l'augmentation des tannins (Figure 2.3).

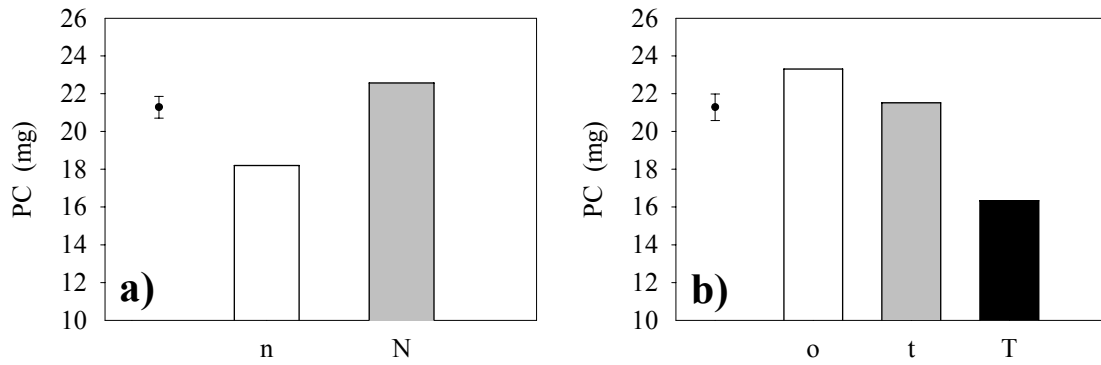


Figure 2.3 Le poids des chrysalides ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote, b) les tannins (n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

	d.l.	Mj		Mv		Mch		Mtot	
		χ^2	P	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
Type	1	2.44	0.1181	11.42	0.0007	2.35	0.1252	3.50	0.0613
N (Azote)	1	43.31	0.0001	1.14	0.2853	0.15	0.6946	22.16	0.0001
Tannin	2	10.68	0.0048	1.53	0.4655	1.37	0.5043	11.92	0.0026
Type*N	1	1.89	0.1687	0.19	0.6589	1.04	0.3070	4.67	0.0308
Type*Tannin	2	1.99	0.3697	3.79	0.1504	4.85	0.0886	4.27	0.1180
N*Tannin	2	0.13	0.9375	7.01	0.0300	1.70	0.4266	6.64	0.0362
Type*N*Tannin	2	5.41	0.0670	5.51	0.0635	0.35	0.8413	5.47	0.0649

Tableau 2.4 Les résultats d'analyse de mortalité de TBE, du 2^{ème} stade à l'adulte, par la procédure GENMOD des interactions de type de protéine, du taux d'azote et du contenu de la nourriture en tannins extrait du feuillage du sapin baumier. Mj : la mortalité des TBE du 2^{ème} stade à 6^{ème} stade; Mv : la mortalité au 6^{ème} stade; Mch : la mortalité des chrysalides; Mtot : la mortalité totale.

2.3.1.2 L'utilisation de la nourriture

2.3.1.2.1 Digestibilité approximative (DA)

À faible taux d'azote, la digestibilité est réduite avec la protéine végétale tandis qu'un taux élevé d'azote issu de protéine animale augmente significativement la digestibilité. La présence des tannins entraîne une augmentation de digestibilité avec la protéine animale mais juste une diminution de celle-ci est constatée à faible taux de tannins sur la protéine végétale. L'effet des tannins sur la digestibilité selon le type de protéine est différent. Cet effet s'exprime de la même manière avec la protéine végétale quelque soit la quantité d'azote alors que la TBE a une digestibilité élevée avec la protéine animale riche en azote diminuant à faible taux d'azote et particulièrement dans le cas de nourriture sans tannins et à faible taux de tannins (Tableau 2.5) (Figure 2.4).

2.3.1.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI)

L'ECI est influencée par le taux d'azote et par les tannins (Tableau 2.5). L'impact du taux d'azote sur l'ECI se distingue plus nettement que les variations de tannins. Les larves élevées sur la nourriture riche en azote ont une ECI plus élevée (Figure 2.5 a). On constate l'ECI le plus élevé dans les traitements contenant la concentration de tannins équivalente au feuillage de sapin provenant des peuplements éclaircis (Figure 2.5 b).

2.3.1.2.3 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD)

L'interaction triple des trois facteurs principaux est significative et l'ECD est toujours élevée à la concentration de tannins représentant des peuplements éclaircis sauf à faible taux d'azote du type animal (Figure 2.6) (Tableau 2.5). On constate une ECD élevée avec le type végétal, le taux d'azote élevé et la concentration de tannins représentant des peuplements éclaircis. L'ECD augmente pour la nourriture riche en azote et celle-ci est plus accentuée avec la protéine végétale avec taux élevé en azote. La présence et l'augmentation des tannins créent une diminution de l'ECD pour le type animal faible en azote mais l'ECD la plus élevée est observée à faible concentration de tannins du type végétal.

2.3.1.2.4 *Taux relatif d'ingestion (TRI)*

La consommation est plus élevée avec le type de protéine animale et diminue avec la présence (et l'augmentation) des tannins dans la nourriture, quelque soit le type de protéine (Tableau 2.5) (Figure 2.7).

2.3.1.2.5 *Taux relatif de croissance (TRC)*

Les larves ont une meilleure croissance avec la protéine animale. Les larves nourries avec un taux d'azote élevé représentant l'éclaircie ont une croissance plus élevée que celles élevées sur nourriture à taux d'azote représentant les peuplements non éclaircis (Tableau 2.5)(Figure 2.8 a). Les tannins diminuent la croissance quelque soit le type de protéine mais tout particulièrement avec la protéine végétale (Figure 2.8 b).

	d.l.	DA		ECI		ECD		TRI		TRC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Type	1	75.05	0.0001**	4.76	0.0297 ^{ns}	6.87	0.0091*	10.25	0.0015**	96.37	0.0001**
(F _(5;290) =33.55; p=0.0001) ⁽²⁾											
N (Azote)	1	100.78	0.0001**	222.23	0.0001**	71.20	0.0001**	3.16	0.0764 ^{ns}	263.14	0.0001**
(F _(5;290) =69.28; p=0.0001) ⁽²⁾											
Tannin	2	18.20	0.0001**	14.92	0.0001**	38.34	0.0001**	51.89	0.0001**	62.01	0.0001**
(F _(10;580) =21.44; p=0.0001) ⁽²⁾											
Type*N	1	83.29	0.0001**	0.84	0.3608 ^{ns}	19.76	0.0001**	0.08	0.7808 ^{ns}	0.00	0.9748 ^{ns}
(F _(5;290) =16.39; p=0.0001) ⁽²⁾											
Type*Tannin	2	14.10	0.0001**	2.83	0.0604 ^{ns}	6.19	0.0023*	5.82	0.0033*	10.16	0.0001**
(F _(10;580) =10.19; p=0.0001) ⁽²⁾											
N*Tannin	2	2.00	0.1370 ^{ns}	1.03	0.3563 ^{ns}	2.77	0.0642 ^{ns}	0.28	0.7564 ^{ns}	3.15	0.0445 ^{ns}
(F _(10;580) =5.52; p=0.0001) ⁽²⁾											
Type*N*Tannin	2	10.37	0.0001**	1.47	0.2318 ^{ns}	9.25	0.0001**	3.41	0.0344 ^{ns}	1.52	0.2214 ^{ns}
(F _(10;580) =6.48; p=0.0001) ⁽²⁾											

Tableau 2.5 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des femelles de TBE du 2^{ème} stade à la chrysalide. DA : La digestibilité approximative; ECI : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECD : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRI : Le taux relatif d'ingestion; TRC : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

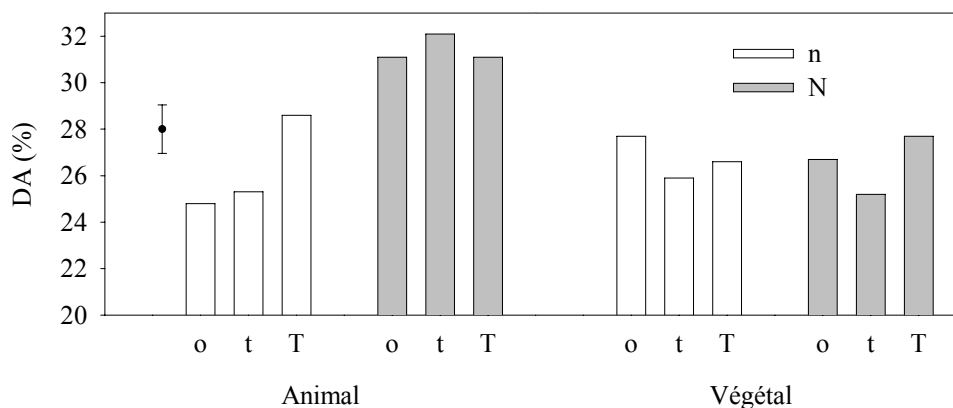


Figure 2.4 La digestibilité approximative (DA) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

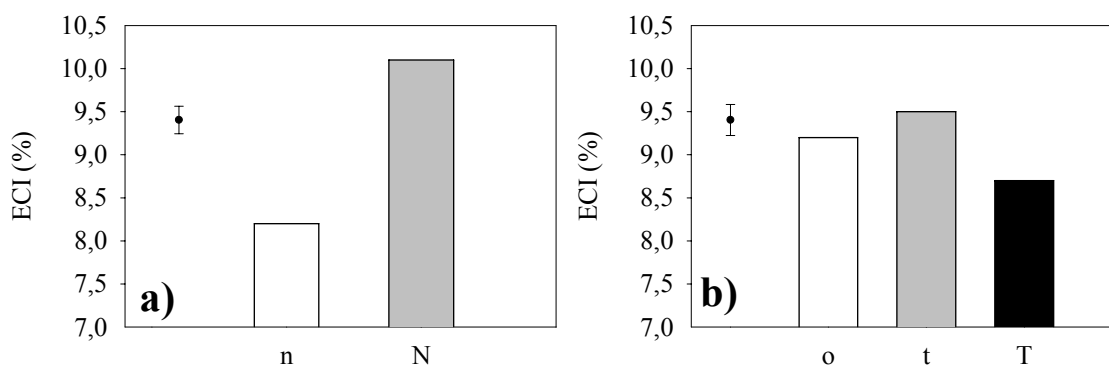


Figure 2.5 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et b) les tannins (n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

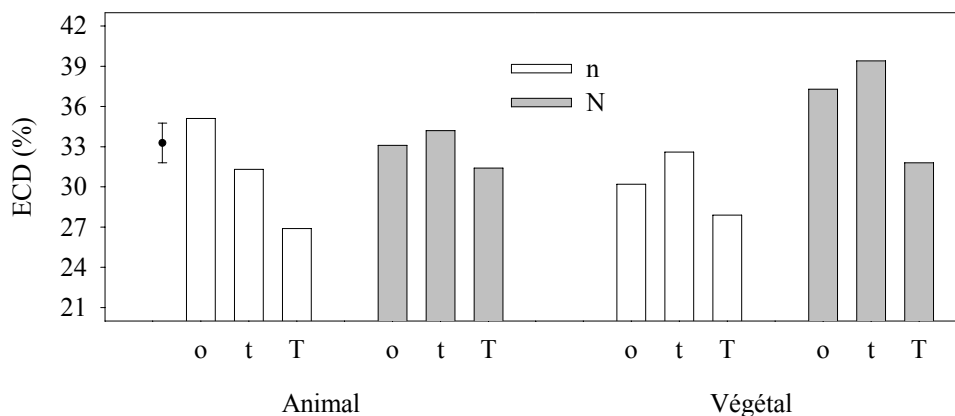


Figure 2.6 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

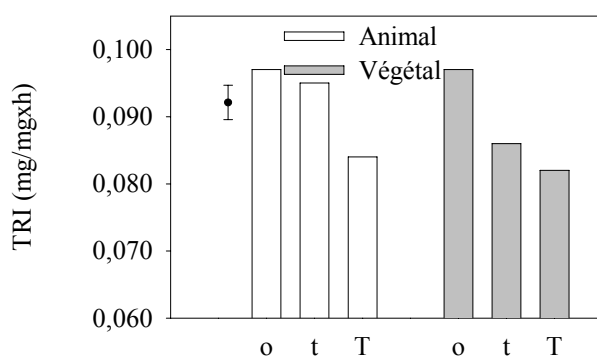


Figure 2.7 Le taux relatif d'ingestion (TRI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : t : éclaircie; T : témoin).

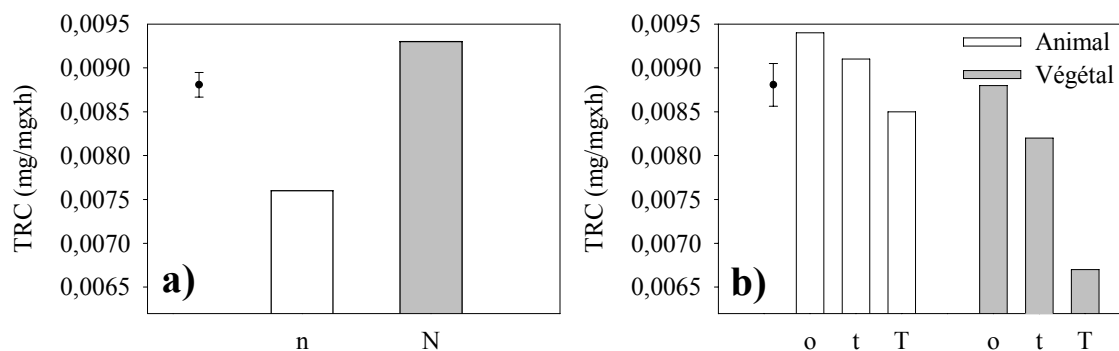


Figure 2.8 Le taux relatif de croissance (TRC) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et l'interaction b) Type*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7-1.4% d'azote; N : 2.7-1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14-10% de tannins; T : nourriture à 27-16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.2 PERFORMANCES LARVAIRES DES JEUNES LARVES : DU 2^{ÈME} À LA FIN DU 5^{ÈME} STADE

2.3.2.1 Performances générales

2.3.2.1.1 Temps de développement (TD_j)

Selon le type de protéine et le taux d'azote, les jeunes larves réagissent différemment aux variations de tannins. Les jeunes larves ont une durée de développement plus courte quelle que soit la concentration en tannins chez le type animal tandis qu'on constate une augmentation du temps de développement en présence de tannins avec le type végétal (Figure 2.9 a) (Tableau 2.3). La durée de développement la plus courte est obtenue pour le traitement qui simule l'éclaircie au niveau du taux d'azote et de la concentration de tannins (N-t) (Figure 2.9 b). À faible taux d'azote, la faible concentration de tannins augmente le TD_j tandis que à forte concentration d'azote on observe une légère diminution du TD_j avec faible quantité de tannins.

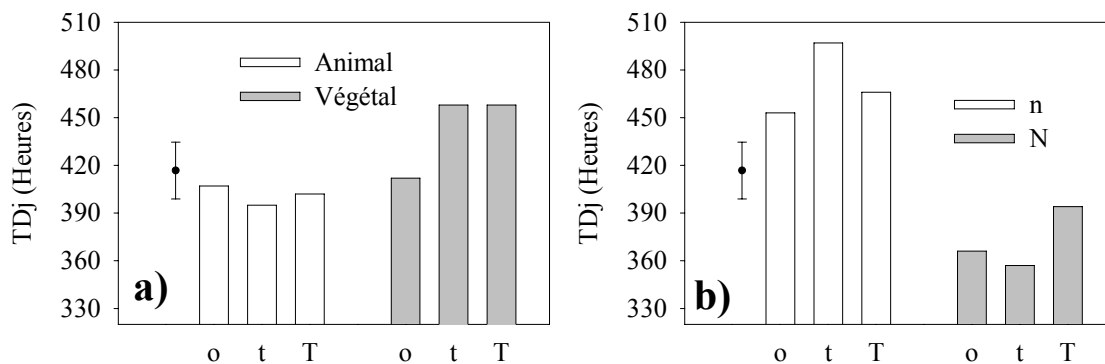


Figure 2.9 La durée de développement des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon les interactions a) Type*Tannin, b) N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.2.1.2 Poids des larves à la fin du 5^{ème} stade (P06)

Le poids des jeunes larves est négativement influencé par la présence et l'augmentation de la concentration de tannins et positivement par le taux d'azote élevé (Tableau 2.3) (Figure 2.10).

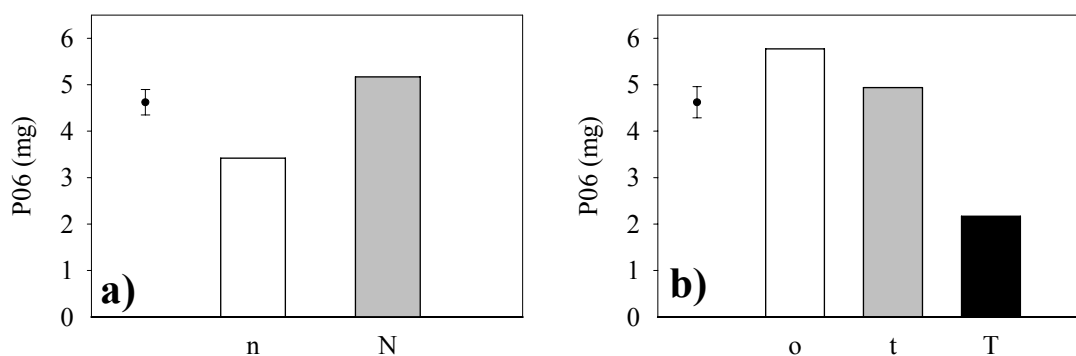


Figure 2.10 Le poids des larves à la fin du 5^{ème} stade ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et b) les tannins (n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.2.1.3 Mortalité (M_j)

Pour les jeunes larves, le type de protéine n'a pas d'effet significatif sur la mortalité. Par contre, l'effet du taux d'azote et l'effet des tannins sont significatifs (Tableau 2.4). Une diminution du taux d'azote ou une augmentation des tannins augmente la mortalité chez les jeunes larves (Figure 2.11). L'impact négatif de la diminution du taux d'azote sur la survie des jeunes larves est plus fort que celui de l'augmentation du contenu de tannins.

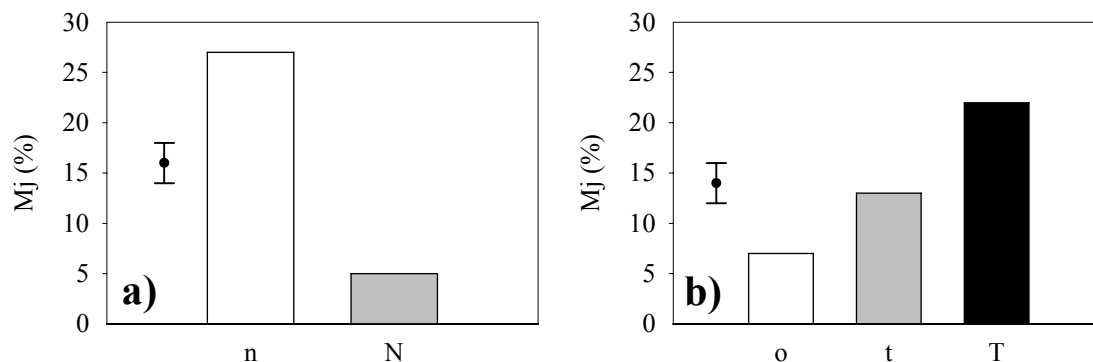


Figure 2.11 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote et b) les tannins (n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.2.2 L'utilisation de la nourriture

2.3.2.2.1 Digestibilité approximative (DA_j)

La DA est légèrement influencée par le type de protéine. Par contre, l'effet du taux d'azote et des tannins est plus remarquable (Tableau 2.6). Au niveau des tannins, les traitements représentant les peuplements non éclaircis ont une DA plus élevée que celles de l'éclaircie (Figure 2.12).

2.3.2.2.2 *Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI_i)*

L'effet des tannins sur l'ECI est significatif mais il est plus accentué lorsque le taux d'azote est élevé avec forte concentration en tannins. La présence et l'augmentation des tannins diminuent l'ECI (Tableau 2.6) (Figure 2.13).

2.3.2.2.3 *Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_j)*

L'ECD est influencé par le type de protéine, le taux d'azote et les tannins (Tableau 2.6). On constate la valeur la plus élevée (53%) avec les tannins représentant l'éclaircie. Cette valeur est proche de celle de la nourriture sans tannins mais par contre, la diminution dans les traitements représentant les peuplements non éclaircis est spectaculaire (19%) (Figure 2.14 a). L'interaction Type*N est significative et l'ECD prend une valeur plus élevée dans le cas du niveau d'azote bas avec le type de protéine animale tandis que c'est le cas contraire avec la protéine de type végétale (Figure 2.14 b).

	d.l.	DAj		ECIj		ECDj		TRIj		TRCj	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Type (F _(5;373) =3.64; p=0.0031) ⁽²⁾	1	0.13	0.7185 ^{ns}	0.55	0.4594 ^{ns}	5.67	0.0178 ^{ns}	9.74	0.0019 ^{**}	12.19	0.0005 ^{**}
N (Azote) (F _(5;373) =86.79; p=0.0001) ⁽²⁾	1	36.79	0.0001 ^{**}	200.47	0.0001 ^{**}	32.48	0.0001 ^{**}	71.45	0.0001 ^{**}	294.64	0.0001 ^{**}
Tannin (F _(10;746) =29.27; p=0.0001) ⁽²⁾	2	110.57	0.0001 ^{**}	88.12	0.0001 ^{**}	188.17	0.0001 ^{**}	84.81	0.0001 ^{**}	25.93	0.0001 ^{**}
Type*N (F _(5;373) =6.67; p=0.0001) ⁽²⁾	1	24.27	0.0001 ^{**}	2.63	0.1059 ^{ns}	13.94	0.0002 ^{**}	8.66	0.0035 [*]	1.89	0.1704 ^{ns}
Type*Tannin (F _(10;746) =1.79; p=0.0584) ⁽²⁾	2	1.29	0.2761 ^{ns}	0.30	0.7390 ^{ns}	1.54	0.2160 ^{ns}	2.60	0.0756 ^{ns}	1.66	0.1906 ^{ns}
N*Tannin (F _(10;746) =5.55; p=0.0001) ⁽²⁾	2	0.18	0.8371 ^{ns}	11.19	0.0001 ^{**}	2.92	0.0551 ^{ns}	9.33	0.0001 ^{**}	5.24	0.0056 [*]
Type*N*Tannin (F _(10;746) =2.86; p=0.0017) ⁽²⁾	2	6.56	0.0016 ^{**}	0.48	0.6198 ^{ns}	2.01	0.1359 ^{ns}	0.48	0.6214 ^{ns}	2.22	0.1098 ^{ns}

Tableau 2.6 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des jeunes femelles de TBE du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA)

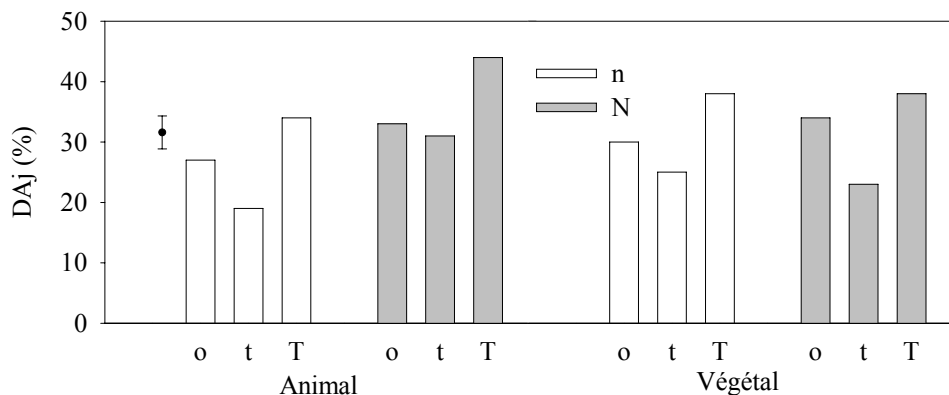


Figure 2.12 La digestibilité approximative (DAj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

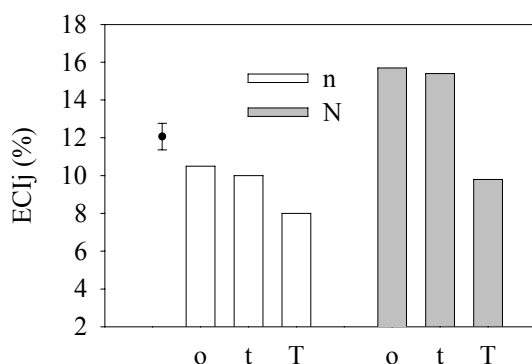


Figure 2.13 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction N*Tannin (n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

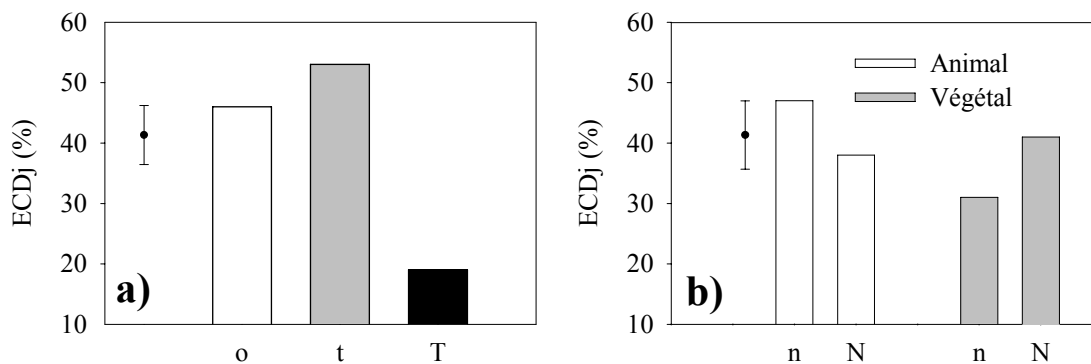


Figure 2.14 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) les tannins, et l'interaction b) Type*N (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

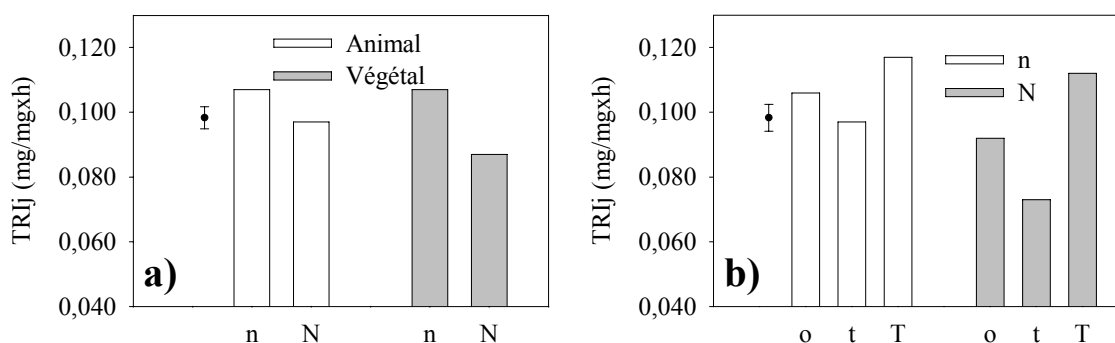


Figure 2.15 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon les interactions a) Type*N, b) N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

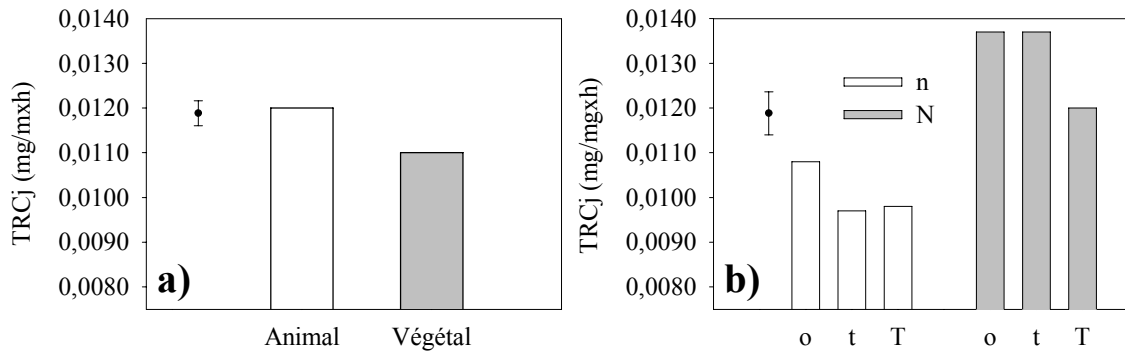


Figure 2.16 Le taux relatif de croissance (TRCj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le type de protéine et l'interaction b) N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.7% d'azote; N : 2.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 14% de tannins; T : nourriture à 27% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.2.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI_j)

La consommation est influencée par le type de protéine, le taux d'azote et les tannins. Un faible taux de tannins dans le cas de l'éclaircie diminue la consommation à 0.0085 mg/mgxh par rapport à une consommation la plus élevée (0.0114 mg/mgxh) lorsque la concentration en tannins semblable à celle des non-éclaircis est élevée (Tableau 2.6) (Figure 2.15 b).

Les interactions Type*N et N*Tannin (Tableau 2.6) sont significatives. La consommation est élevée avec le faible taux d'azote quelque soit le type de protéine mais au taux d'azote élevé, le TRI_j est plus élevé avec la protéine animale par rapport à la protéine végétale (Figure 2.15 a). Les tannins ont le même impact sur la consommation. Par rapport au témoin sans tannins, la consommation diminue à faible concentration de tannins puis augmente à forte concentration avec un taux d'azote élevé (Figure 2.15 b).

2.3.2.2.5 Taux relatif de croissance (TRC_j)

La croissance est meilleure dans le cas de la protéine animale (Tableau 2.6) (Figure 2.16 a) et le taux d'azote élevé représentant l'éclaircie. La présence des tannins diminue la croissance à faible taux d'azote (Figure 2.16 b).

Dans le cas de l'interaction N*Tannin (Tableau 2.6), l'abondance de l'azote réduit l'effet négatif de la faible concentration de tannins. À faible taux d'azote, le TRCj est constant lorsqu'il y a des tannins dans la nourriture quelque soit la concentration (Figure 2.16 b).

2.3.3 PERFORMANCES LARVAIRES DES VIEILLES LARVES : 6^{ÈME} STADE

2.3.3.1 Performances générales

2.3.3.1.1 Temps de développement (TD_v)

Le temps de développement des vieilles larves est affecté par le taux d'azote et par les tannins (Tableau 2.3). Les insectes des traitements riches en azote représentant l'éclaircie ont une durée de développement plus courte (Figure 2.17 a). Les larves nourries par la nourriture sans tannins et par la nourriture contenant un faible niveau de tannins se sont développées rapidement et l'augmentation du contenu de tannins (T) a prolongé la durée de développement (Figure 2.17 b).

2.3.3.1.2 Mortalité (M_v)

Le type de protéine a un effet significatif sur la mortalité pour les vieilles larves. Les vieilles larves élevées sur la protéine animale ont une meilleure survie (Figure 2.18 a) (Tableau 2.4). Cependant l'interaction N*Tannin est significative (Tableau 2.4). À faible taux d'azote, une faible quantité de tannins entraîne une augmentation de la mortalité chez les vieilles larves tandis qu'on observe une diminution de la mortalité au taux élevé d'azote en présence d'une faible concentration de tannins (Figure 2.18 b).

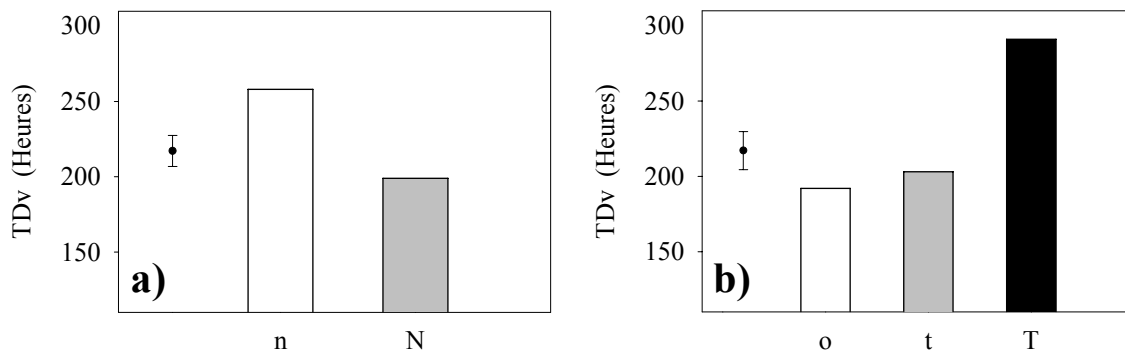


Figure 2.17 La durée de développement des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) le taux d'azote, b) les tannins (n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

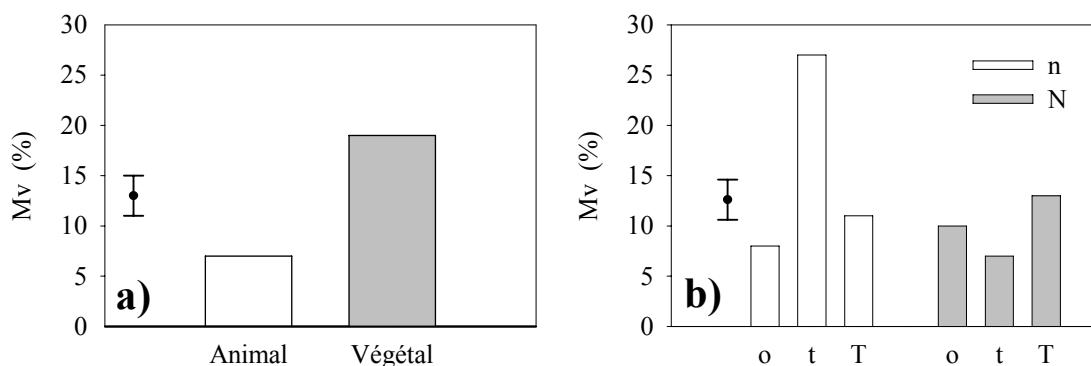


Figure 2.18 Le pourcentage de mortalité des vieilles TBE ($\pm 2ET$) selon a) le type de protéine et b) l'interaction N*Tannin, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

2.3.3.2 L'utilisation de la nourriture

2.3.3.2.1 Digestibilité approximative (DA_v)

Le type de protéine animale, les taux d'azote élevés et les tannins représentant l'éclaircie favorisent la DA. Avec la protéine végétale, la DA est similaire peu importe le taux d'azote

mais on remarque une augmentation avec le taux d'azote élevé du type animale (Tableau 2.7) (Figure 2.19).

Les tannins ont pour effet de diminuer la DA du côté de type végétal quelque soit le taux d'azote. À faible taux d'azote issu de protéine animale la DA est la même en présence de tannins quelque soit la concentration. À fort taux d'azote issu de protéine animale, la DA est plus élevée lorsque la concentration de tannins est faible (Tableau 2.7) (Figure 2.19).

	d.l.	DAv		ECIv		ECDv		TRIv		TRCv	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Type (F _(5;373) =3.64; p=0.0031) ⁽²⁾	1	128.76	0.0001**	3.20	0.0747 ^{ns}	12.44	0.0005**	1.32	0.2516 ^{ns}	2.73	0.0993 ^{ns}
N (Azote) (F _(5;373) =86.79; p=0.0001) ⁽²⁾	1	86.41	0.0001**	82.93	0.0001**	6.57	0.0108*	3.17	0.0758 ^{ns}	12.73	0.0004**
Tannin (F _(10;746) =29.27; p=0.0001) ⁽²⁾	2	14.22	0.0001**	3.52	0.0308 ^{ns}	0.06	0.9442 ^{ns}	4.87	0.0082*	1.43	0.2408 ^{ns}
Type*N (F _(5;373) =6.67; p=0.0001) ⁽²⁾	1	66.45	0.0001**	2.15	0.1437 ^{ns}	5.04	0.0254 ^{ns}	8.34	0.0041*	2.13	0.1453 ^{ns}
Type*Tannin (F _(10;746) =1.79; p=0.0584) ⁽²⁾	2	21.97	0.0001**	3.11	0.0458 ^{ns}	5.94	0.0029*	2.58	0.0772 ^{ns}	0.54	0.5856 ^{ns}
N*Tannin (F _(10;746) =5.55; p=0.0001) ⁽²⁾	2	1.80	0.1667 ^{ns}	6.22	0.0022*	10.58	0.0001**	0.34	0.7149 ^{ns}	3.51	0.0311 ^{ns}
Type*N*Tannin (F _(10;746) =2.86; p=0.0017) ⁽²⁾	2	8.44	0.0003**	2.25	0.1073 ^{ns}	17.89	0.0001**	1.39	0.2516 ^{ns}	0.07	0.9363 ^{ns}

Tableau 2.7 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions du type de protéine, du taux d'azote et des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des vieilles femelles de TBE (6^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIv : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA)

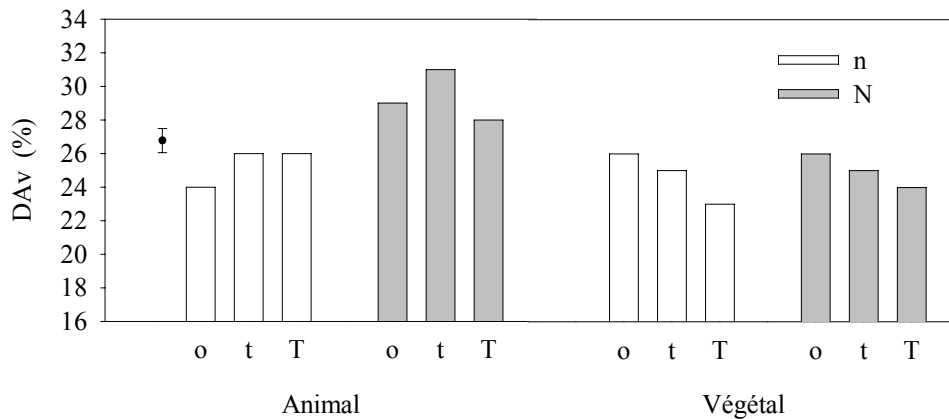


Figure 2.19 La digestibilité approximative (DAv) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

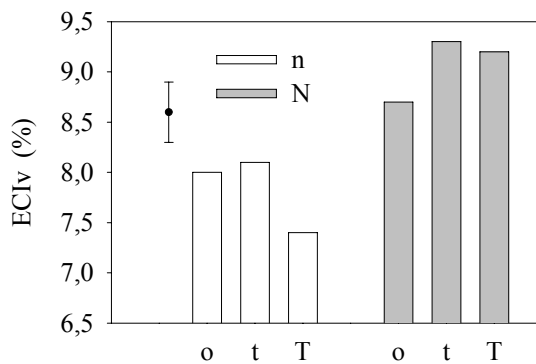


Figure 2.20 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIv) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction N*Tannin (n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

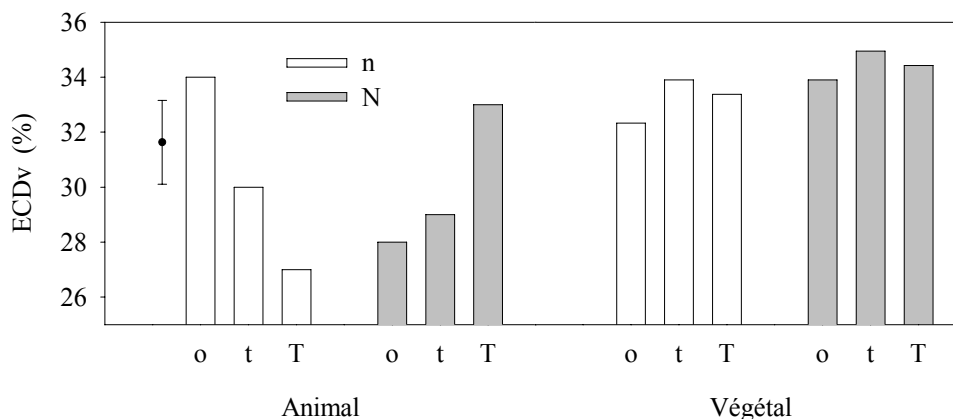


Figure 2.21 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDv) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Type*N*Tannin (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

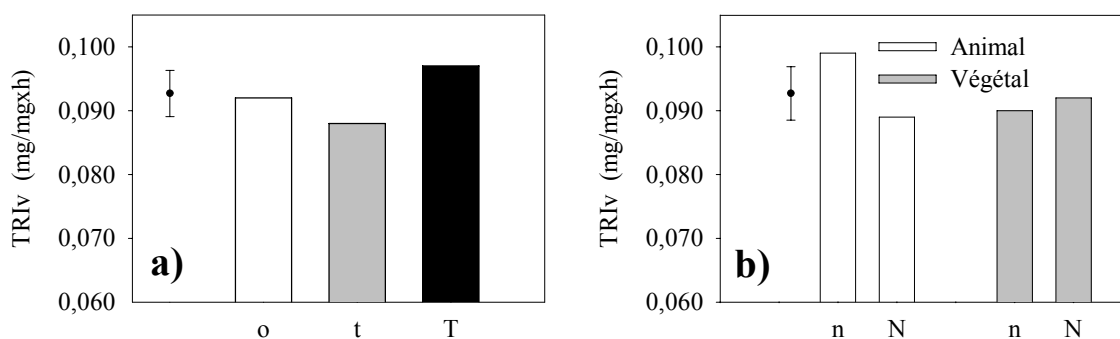


Figure 2.22 Le taux relatif d'ingestion (TRlv) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) les tannins, et l'interaction b) Type*N (Type de protéine: Animal-Végétal; n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote; o : nourriture sans tannins; t : nourriture à 10% de tannins; T : nourriture à 16% de tannins) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie; t : éclaircie; T : témoin).

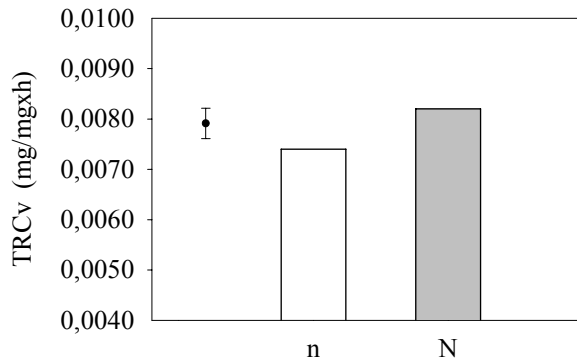


Figure 2.23 Le taux relatif de croissance (TRCv) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon le taux d'azote (n : 1.4% d'azote; N : 1.7% d'azote) (Simulation du traitement sylvicole d'éclaircie : n : témoin; N : éclaircie).

2.3.3.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECl_v)

Les vieilles larves des traitements riches en azote ont une ECI plus élevée comparativement au faible taux d'azote. L'interaction N*Tannin est significative (Tableau 2.7). Le manque d'azote affecte négativement l'ECI des vieilles larves en présence des tannins à forte concentration (Figure 2.20).

2.3.3.2.3 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_v)

L'ECD est influencé par le type de protéine, le taux d'azote et par les tannins. L'interaction Type*N*Tannin est significative (Tableau 2.7). Les tannins diminuent l'ECD à faible concentration d'azote issu de la protéine animale mais augmentent à forte concentration d'azote. Dans le cas du type végétal on ne voit pas l'impact des tannins sur l'ECD (Figure 2.21).

2.3.3.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI_v)

Pour les vieilles larves, la consommation est minimale pour les traitements représentant l'éclaircie et maximale dans le témoin au niveau des tannins (Tableau 2.7) (Figure 2.22 a). À faible taux d'azote, les vieilles larves consomment plus dans le cas de protéine animale tandis que c'est le contraire avec le type végétal (Tableau 2.7) (Figure 2.22 b).

2.3.3.2.5 Taux relatif de croissance (TRC_v)

La croissance des vieilles larves est plus élevée avec la nourriture riche en azote (2.7%) (Tableau 2.7) (Figure 2.23).

2.4 DISCUSSION

L'éclaircie est reconnue pour causer des changements dans la biochimie du feuillage des sapins baumiers notamment une baisse significative dans la quantité de tannins foliaire (Bauce 1996). De plus, Bauce (1995) a observé l'année suivant le traitement sylvicole une corrélation positive entre les changements dans la composition foliaire en tannins induits par le traitement et la survie des larves de TBE. Nos résultats démontrent effectivement que les changements chimiques dans les contenus en tannins et azote foliaires reliés au traitement entraîne une meilleure survie des TBE. Dans l'ensemble, cette diminution favorise toutes les performances biologiques de l'insecte incluant la durée de développement et le poids des chrysalides. (Dans le cas de la TBE, le poids des chrysalides est reconnu pour être positivement corrélé avec la fécondité réalisée des femelles (Carisey et Bauce 1997).)

Lorsque l'on compare les deux traitements qui simulent en laboratoire le phénomène d'éclaircie observé sur le terrain (Non éclairci : Azote=1.7-1.4%, Tannins=27-16% ; Éclaircie : Azote=2.7-1.7%, Tannins=14-10%), on remarque que l'éclaircie entraîne une accélération du développement des larves de 11 jours. Sur le terrain, la différence est de 3 jours (Bauce 1995). L'écart entre les résultats de laboratoire et ceux de terrain est vraisemblablement dû au fait qu'en laboratoire les insectes sont élevés à une température constante de 23°C alors que les températures de terrain sont plus variables et beaucoup plus basses en moyenne (environ 12-13°C en moyenne sur le terrain). Cet effet de l'éclaircie sur la vitesse de développement de l'insecte confère à celui-ci un avantage en réduisant la durée d'exposition aux attaques des ennemis naturels lesquels jouent un rôle important de la régulation des niveaux de populations des insectes (Weseloh et Andreadis 1982).

Étant donné que les tannins précipitent les protéines nutritives (Loomis 1974; Mole et Waterman 1987a, b; Price et al. 1980), deux différentes sources de protéine furent utilisées dans notre étude soit la caséine, une protéine de source animale faisant partie de la recette originale de McMorran (1965) et une protéine de source végétale, celle du soja. Il était en effet important de s'assurer que nos résultats soient consistants quel que soit le type de protéine utilisé. L'effet des tannins sur ces deux types de protéines s'est exprimé dans le même sens en terme de performances biologiques de la TBE mais une performance plus proche à la nutrition naturelle de l'insecte est observée avec la caséine comparée à la protéine du soja. Broadway et Duffey (1988) ont observé le même phénomène pour l'élevage de *S. exigua* sur nourriture artificielle avec diverses sources de protéines. Par contre, certains indices de nutrition dépendaient beaucoup du type de protéine utilisé.

La majorité des études examinant le rôle des composés polyphénoliques est réalisée avec les produits synthétiques. L'utilisation de ces produits peut donner une idée générale sur la nutrition des insectes mais comporte toujours le risque de ne pas être représentative de l'ensemble des tannins présents dans la plante hôte. De plus, la plupart des études sur le sujet ne concerne qu'un stade particulier de l'insecte et ne donne pas d'information sur les effets globaux des tannins sur l'insecte visé. Un tannin consommé durant un seul stade alimentaire peut être relativement moins nuisible mais s'il est consommé continuellement, ce tannin peut produire des effets délétères (Ayres et al. 1997). Autre point, même si dans quelques études ces composés sont extraits des plantes hôtes, la plupart d'entre elles ne considèrent que des tannins individuels ou encore des groupes de tannins (hydrolysés ou condensés) mais ne prennent pas toujours en compte l'ensemble des composés polyphénoliques présents dans la plante ce qui remet en question les conclusions en terme de généralisations essayant de décrire le rôle de ces composés dans la nutrition et la dynamique des populations des insectes. L'utilisation de l'ensemble des extraits polyphénoliques du sapin baumier, tout en couvrant la période d'alimentation de TBE, est un avantage dans cette étude pour mieux documenter l'impact de ces composés dans un contexte de résistance des plantes aux insectes.

Le mode d'action des tannins dans le processus alimentaire peut se réaliser sous différentes formes. Ce processus débute premièrement par ingestion de la nourriture. La TBE en présence des tannins dans sa nourriture réagit par une diminution de son ingestion. L'effet phagostimulant de sucre chez la TBE a été démontré par plusieurs auteurs (Héron 1965 ; Dethier 1982 ; Albert et al. 1982 ; Bidon 1993). Les tannins, comme les autres composés dans la diète peuvent être perçus par les chimiorécepteurs des insectes (Bennet 1965 ; Chan et al. 1978a, b ; Bernays et Chapman 1978 ; Bernays 1981). Manuwoto et Scriber (1986) signalent que l'acide tannique incorporé à la nourriture de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera : Noctuidae) et *Callosamia promethea* (Drury) (Lepidoptera : Saturniidae) peut réduire l'ingestion des sucres ou phagostimulants en se plaçant sur les récepteurs de sucre chez l'insecte. De même, Jones et Firn (1979) rapportent l'effet répulsif du quebracho (tannin condensé) appliqué sur les feuilles de chou chez *Pieris brassicae* (L.) (Lepidoptera : Pieridae). Cette diminution d'ingestion chez la TBE en présence des tannins pourrait être due soit à la capacité répulsive de ces composés polyphénoliques, soit à leur aptitude à se fixer sur les chimiorécepteurs.

Les valeurs de la DA pour l'ensemble des traitements sont extrêmement basses comparées aux résultats de Bidon (1993). Ceci peut s'expliquer par le fait que les taux d'azote choisis par l'auteur correspondent aux taux élevés comparable à ceux retrouvés dans le feuillage de sapin baumier au tout début de la saison de végétation (Bauce et al. 1994). La digestibilité approximative (DA) diminue à faible concentration de tannins comparée à la nourriture sans tannins mais augmente à forte concentration de tannins dépassant la nourriture sans tannins avec la protéine végétale pour l'ensemble du développement larvaire. La digestibilité approximative (DA) réduite est plus souvent citée comme le meilleur indicateur pour appuyer la réduction de digestibilité (Bernays 1978 ; Bernays et al. 1981 ; Manuwoto et Scriber 1986 ; Karowe 1989). La baisse des contenus foliaires en tannins causée par l'éclaircie appuie cette idée en terme de digestibilité réduite dans le cas de TBE mais par contre une augmentation du contenu polyphénolique (les arbres témoins) augmente les valeurs de DA.

Une meilleure efficacité de conversion en biomasse de la nourriture ingérée et digérée (ECI, ECD) est évidente quand la TBE s'alimente avec une nourriture contenant moins de tannins (arbres traités) comparée à une nourriture riche en tannins (arbres témoins) et celle-ci dépasse même celle avec une nourriture sans tannins. Malgré l'effort montré en efficacité de conversion la TBE n'arrive pas à se débarrasser de l'effet négatif des tannins dans sa nourriture qui finit par une croissance réduite (TRC) en présence de ces composés. Le taux de croissance (TRC) est un indicateur robuste de la qualité de la nourriture (Ayres et MacLean 1987 ; Haukioja et al. 1991 ; Nitao et al. 1991 ; Lederhouse et al. 1992 ; Lindroth et al. 1993) qui nous informe assez bien sur l'impact des tannins dans le processus de nutrition de la TBE en bloquant l'azote disponible pour une croissance optimale.

Le régime alimentaire de la TBE est bien défini et régule son comportement. Durant les premiers stades (stades 2-5, jeunes larves), elle cherche à accumuler des protéines dont sa grande préférence pour les bourgeons terminaux qui sont plus riches en azote que les latéraux (Albert et Bauce 1994) tandis que durant le stade 6 (vieilles larves), elle a plus besoin des sucres pour gagner un maximum de poids (Bauce et al. 2001). Compte tenu des besoins alimentaires différents selon les stades, en présence des tannins dans la nourriture, la TBE réagit de façon différente pour compenser l'effet négatif de ces derniers. Aux jeunes stades, étant incapable d'augmenter son efficacité de conversion reliée probablement à l'allocation d'une grande partie de son énergie à la réparation des cellules endommagées par les tannins, elle augmente sa digestibilité (DA) en présence des tannins pour acquérir la quantité d'azote dont elle a besoin. Les vieilles larves étant en mesure d'augmenter leur efficacité de conversion, n'ont pas besoin de digérer plus de nourriture en présence des tannins. Malgré ces différentes tactiques d'éviter l'effet des tannins, la croissance demeure affectée négativement peu importe le stade larvaire. Pour les performances biologiques, les tannins augmentent la durée de développement, la mortalité et diminuent le poids autant dans le cas des jeunes larves que les vieilles larves.

Cette étude permet de confirmer l'effet négatif des tannins sur les performances biologiques de la TBE. Les variations observées dans la biochimie foliaire causées par l'éclaircie à court terme au niveau des tannins et de l'azote montrent clairement que les performances

biologiques de la TBE sont négativement influencées dans le même sens constaté sur le terrain. L'hypothèse de Feeny (1976) et de Rhoades & Cates (1976) classant les tannins comme des agents de protection pour les plantes apparentes est supportée dans le système TBE-sapin baumier. L'effet des tannins sur les performances et les indices de nutrition dépendent souvent du taux d'azote (parfois aussi du type de protéine) ce qui met en évidence une interaction entre les composés polyphénoliques et l'azote.

Compte tenu des effets positifs de l'éclaircie à court terme sur la survie et les performances de la TBE reliés à une importante baisse des contenus foliaires en tannins, l'éclaircie ne devrait pas être préconisée en période épidémique de TBE. Par ailleurs, si les travaux d'éclaircie sont entrepris en période épidémique, une protection directe à l'aide d'insecticide biologique comme le *Bacillus thuringiensis* doit être envisagée durant cette période de baisse de résistance des arbres.

Certains paramètres de performances de la TBE (par exemple la durée de développement des jeunes larves) sont positivement influencés à faible concentration de tannins comparés à la nourriture sans tannins. Ceci montre que la TBE est bien adaptée à la présence des tannins dans le feuillage de ses arbres hôtes lorsque ceux-ci sont présents en faible quantité. De plus, tout comme plusieurs autres composés (azote, sucre) (Bauce et al. 2002), la relation entre les performances de l'insecte et les contenus en tannins ne suit pas une droite. Plusieurs auteurs ont montré des effets bénéfiques des tannins à basses concentrations sur certains insectes (Keating et al. 1990). D'autre part, Appel et Schultz (1994) ont montré que les tannins dans les feuilles de chêne rouge protégeaient les larves de spongieuse contre les infections virales.

Une étude visant à déterminer la capacité de TBE, jusqu'à quelle quantité, elle est en mesure de supporter les effets négatifs de ces composés mériterait d'être entreprise. De plus, bien que cette étude démontre l'impact négatif de l'ensemble des composés polyphénoliques du sapin baumier sur la TBE, il serait bien utile de travailler un composé à la fois afin d'en déterminer le rôle.

2.5 BIBLIOGRAPHIE

- Agresti, A., 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley, New York.
- Albert, P.J. & Bauce, É., 1994. Feeding preferences of fourth- and sixth-instar spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae for foliage extracts from young and old balsam fir hosts. *Environmental Entomology*, 23: 645-653.
- Albert, P.J., Cearley, C., Hanson, F. & Parisella, S., 1982. Feeding responses of eastern spruce budworm larvae to sucrose and other carbohydrates. *Journal of Chemical Ecology*, 8: 233-239.
- Appel, H.M. & Schultz, J.C., 1994. Oak tannins reduce effectiveness of thuricide (*Bacillus thuringiensis*) in the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Economic Entomology*, 87: 1736-1742.
- Ayres, M.P., Clausen, T.P., MacLean, S.F., Redman, A.M. & Reichardt, P.B., 1997. Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*, 78(6): 1696-1712.
- Ayres, M.P. & MacLean, S.F., 1987. Development of birch leaves and the growth energetics of *Epirrita autumnata* (Geometridae). *Ecology*, 68: 558-568.
- Bate-Smith, E.C. & Metcalfe, C.R., 1957. Leuco-anthocyanidins. 3. The nature and systematic distribution of tannins in dicotyledons plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 55: 669-705.
- Bauce, É., 1995. Application de l'écophysiologie de l'alimentation des insectes à la lutte contre la TBE: utilisation de la scie à chaîne. Comptes rendus du Séminaire sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette : en savons-nous assez pour lutter efficacement contre la tordeuse? Direction de la recherche forestière et la Direction de la conservation des forêts, Ministère des Ressources Naturelles du Québec. 12-13 avril 1995. pp. 13-26.
- Bauce, É., 1996. One and two years impact of commercial thinning on spruce budworm feeding ecology and host tree foliage production and chemistry. *Forestry Chronicle*, 72: 393-398.
- Bauce, É., Bidon Y. & Berthiaume R. 2002. Effects of food nutritive quality and *Bacillus thuringiensis* on feeding behaviour, food utilization and larval growth of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) when exposed as fourth- and sixth-instar larvae. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 57-70.

- Bauce, É., Carisey, N. & Dupont, A. 2001. Implications des relations alimentaires plante-insecte dans la lutte contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Actes du colloque « Tordeuse des bourgeons de l'épinette : l'appivoiser dans nos stratégies d'aménagement » tenu à Shawinigan, 27-29 mars 2001. pp.27-32.
- Bauce, É., Crépin M., & Carisey, N. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia* 97: 499-507.
- Bennet, S.E., 1965. Tannic acid as a repellent and toxicant to alfalfa weevil larvae. *Journal of Economic Entomology*, 58: 372.
- Berenbaum, M., 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. *American Naturalist*, 115: 138-146.
- Berenbaum, M., 1983. Effects of tannin on growth and digestion in two species of Papilionids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 34: 245-250.
- Berenbaum, M., 1986. Post-ingestive effects of phytochemicals on insects: on Paraclesus and plant products. Pages 122-153 in J.R. Miller and T.A. Miller, editors. Insect-plant interactions. Springer-Verlag, New York, USA.
- Bernays, E.A., 1978. Tannins: an alternative viewpoint. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 44-53.
- Bernays, E.A., 1981. Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. *Ecological Entomology*, 6: 353-360.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & Leather, E.M., 1981. Tolerance of acridids to ingested condensed tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 7: 247-256.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & McCarthy, P., 1980. The differential effects of ingested tannic acid on different species of Acridoidea. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 28: 158-166.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F., 1978. Plant chemistry and acridoid feeding behavior. In *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution* Harborne J.B. (ed), Academic Press, New York, p. 99-141.
- Bernays, E.A., Cooper Driver, G. & Bilgener, M., 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research*, 19: 263-302.
- Bidon, Y., 1993. Influence des sucres solubles et de l'azote sur la croissance, le développement et l'utilisation de la nourriture par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). Thèse de Maîtrise ès Science. Université Laval, Ste-Foy (Québec), Canada. 63 pp.

- Bidon, Y., 1999. Interactions entre la qualité du substrat nutritif et le *Bacillus thuringiensis* (Bt) sur le comportement, les performances et l'utilisation de la nourriture par les larves de tordeuse de bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). Thèse de doctorat, Université Laval, St-Foy, Canada, 180 pp.
- Broadway, R.M. & Duffey, S.S., 1988. The effect of plant protein quality on insect digestive physiology and the toxicity of plant proteinase inhibitors. *Journal of Insect Physiology*, 34: 1111-1117.
- Carisey, N. & Bauce, É., 1997. Impact of balsam fir foliage age on sixth-instar spruce budworm growth, development and food utilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 257-264.
- Carlson, C.E., Schmidt, W., Fellin, D. & Wulf, N.W., 1985. Silvicultural approaches to western spruce budworm management in the Northern U.S. Rocky Mountains. In: Recent Advances in Spruce Budworm Research. Proceedings of the CANUSA Spruce Budworm Research Symposium. Edited by C. Sanders et al. Canadian Forestry Service and USDA Forest Service, Ottawa, Ontario. pp. 281-300.
- Chan, B.G. & Waiss, A.C. Jr., 1978a. Condensed tannin, an antibiotic chemical from *Gossypium hirsutum*. *Journal of Insect Physiology*, 24: 113-118.
- Chan, B.G., Waiss, A.C. Jr., Binder, R.G. & Elliger, C.A., 1978b. Inhibition of lepidopterous larval growth by cotton constituents. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 94-100.
- Cork, S.J. & Krockenberger, A.K., 1991. Methods and pitfalls of extracting condensed tannins and other phenolics from plants: insights from investigations on *Eucalyptus* leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 123-134.
- Crook, G.W., Vézina, P.E. & Hardy, Y., 1979. Susceptibility of balsam fir to spruce budworm defoliation as affected by thinning. *Canadian Journal of Forest Research*, 9: 428-435.
- Dethier, V., 1982. Mechanism of host-plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 49-56.
- Feeny, P.P., 1968. Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology*, 14: 805-817.
- Feeny, P.P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. *Ecology*, 51: 565-581.

- Feeny, P.P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10:1-40.
- Felton, G.W. & Duffey, S.S., 1991. Reassessment of the role of gut alkalinity and detergency in insect herbivory. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1821-1836.
- Hagerman, A.E., 1987. Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology*, 13: 437-449.
- Hagerman, A.E., 1988. Extraction of tannins from fresh and preserved leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 453-461.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980a. Condensed tannin purification and characterization of tannin associated proteins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 28: 947-952.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980b. Determination of protein in tannin-protein precipitates. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 28: 944-947.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1989. Choosing appropriate methods and standards for assaying tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 15: 1795-1810.
- Harvey, G.T., 1974. Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). I. Soluble sugars. *Canadian Entomologist*, 106: 353-365.
- Haukioja, E., Ruohomäki, K., Suomela, J. & Vuorisalo, T., 1991. Nutritional quality as a defense against herbivores. *Forest Ecology and Management*, 39: 237-245.
- Héron, R.J., 1965. The role chemotactic stimuli in the feeding behavior of spruce budworm on white spruce. *Canadian Journal of Zoology*, 43: 247-269.
- Jones, C.G. & Firn, R.D., 1979. Some allelochemicals of *Pteridium aquilinum* and their involvement in resistance to *Pieris brassicae*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 7: 187-192.
- Karowe, D.N., 1989. Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant antiherbivore chemistry. *Oecologia*, 80: 507-512.
- Keating, S.T., Schultz, J.C. & Yendol, W.G., 1990. The effect of diet on gypsy moth (*Lymantria dispar*) larval midgut pH, and its relationship with larval susceptibility to a baculovirus. *Journal of Invertebrate Pathology*, 56: 317-326.
- Klocke, J.A. & Chan, B.G., 1982. Effects of cotton condensed tannin on feeding and digestion in the cotton pest, *Heliothis zea*. *Journal of Insect Physiology*, 28: 911-915.

- Lawson, D.L., Merritt, R.W., Klug, M.J. & Martin, J.S., 1982. The utilization of late season foliage by the orange striped oakworm, *Anisota senatoria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2: 242-248.
- Lawson, D.L., Merritt, R.W., Martin, M.M., Martin, J.S. & Kukor, J.J., 1984. The nutritional ecology of larvae of *Alsophila pometaria* and *Anisota senatoria* feeding on early- and late-season oak foliage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 35: 105-114.
- Lederhouse, R.C., Ayres, M.P., Nitao, J.K. & Scriber, J.M., 1992. Differential use of lauraceous hosts by swallowtail butterflies, *Papilio troilus* and *P. palamedes* (Papilionidae). *Oikos*, 63: 244-252.
- Lindroth, R.L., Kinney, K.K. & Platz, C.L., 1993. Responses of deciduous trees to elevated CO₂: productivity, phytochemistry, and insect performance. *Ecology*, 74: 763-777.
- Loomis, W.D., 1974. Overcoming problems of phenolics and quinines in the isolation of plant enzymes and organelles. *Methods in Enzymology*, 31: 528-544.
- Makkar, H.P.S., 2003. Quantification of tannin in tree and shrub foliage. A laboratory manual. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 102 p.
- Manuwoto, S., 1984. Feeding and growth of three Lepidoptera species as influenced by natural and altered nutrients and allelochemicals in their diet. Ph.D. Thesis, Univ. Wisconsin, Madison.
- Manuwoto, S. & Scriber, J.M., 1986. Effects of hydrolysable and condensed tannin on growth and development of polyphagous Lepidoptera: *Spodoptera eridania* and *Callosamia promethea*. *Oecologia*, 69: 225-230.
- Mason, R.R., Wickman, B.E., Beckwith, R.C. & Paul, H.G., 1992. Thinning and nitrogen fertilization in a grand fir stand infested with western spruce budworm. Part I: Insect response. *Forest Sciences*, 38: 235-251.
- Mattson, W.J., Slocum, S.S. & Koller, C.N., 1983. Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) performance in relation to foliar chemistry of its host-plants. In: Talerico R.L., Montgomery M. (ed) CANUSA workshop on forest defoliator-host-interactions: a comparison between gypsy moth and spruce budworm, New Haven, CT, 5-7 April 1983 General Technical Report NE-85. USDA Forest Service, Broomall, PA. pp. 55-66.
- Mattson, W.J., Haack, A.R., Lawrence, R.K. & Slocum, S.S., 1991. Considering the nutritional ecology of the spruce budworm in its management. *Forest Ecology and Management*, 39: 183-210.

- McMorran, A., 1965. A synthetic diet for the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). *The Canadian Entomologist*, 97:58-62.
- Mole, S. & Waterman, P.G., 1987a. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. I. Techniques for chemically defining tannins. *Oecologia*, 72: 137-147.
- Mole, S. & Waterman, P.G., 1987b. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. II. Techniques for biochemically defining tannins. *Oecologia*, 72: 148-156.
- Montgomery, M.E., 1983. Biomass and nitrogen budgets during larval development of *Lymantria dispar* and *Choristoneura fumiferana*: allometrics relationships. In: Talerico R.L., Montgomery M. (ed) CANUSA workshop on forest defoliator-host-interactions: a comparison between gypsy moth and spruce budworm, New Haven, CT, 5-7 April 1983 General Technical Report NE-85. USDA Forest Service, Broomall, PA. pp. 133-140.
- Nitao, J.K., Ayres, M.P. & Lederhouse, R.C., 1991. Larval adaptation to Lauraceae hosts: geographic divergence in the spicebush swallowtail. *Ecology*, 72: 1428-1435.
- Piene, H., 1989. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: defoliation in spaced and unspaced stands and individual tree survival. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1211-1217.
- Price, P.W., 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interaction among three trophic levels. In: Boethel D.J., Eikenbary R.D. (ed) Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects. Ellis Horwood, Chichester, pp. 11-30.
- Price, M.L., Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980. Tannin in sorghum grain: effects of cooking on chemical assays and on antinutritional properties in rats. *Nutritional Reports International* 21 (5): 761-767.
- Reese, J.C., Chan, B.G. & Waiss, A.C.J., 1982. Effects of cotton condensed tannin, Maysin (corn) and Pinitol (soybeans) on *Heliothis zea* growth and development. *Journal of Chemical Ecology*, 8: 1429-1436.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G., 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances Phytochemistry*, 10: 168-213.
- SAS Institute, 1988. SAS user's guide; statistics 1988. SAS Institute Cary, NC.

- Shaw, G.G. & Little, C.H.A., 1972. Effect of high urea fertilization of balsam fir trees on spruce budworm development. Insect and mite nutrition, J.G. Rodriguez, ed., North Holland Publishing Company, Amsterdam, 589-597.
- Swain, T., 1965. The tannins. In: Plant Biochemistry Bonner J., Varner T. (eds). Academic Press, New York. pp. 552-580.
- Taylor, M.F.J., 1984. The dependence of development and fecundity of *Samea multiplicalis* on early larval nitrogen intake. *Journal of Insect Physiology*, 30: 779-785.
- Waldbauer, G.P., 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology*, 5: 229-288.
- Weseloh, R.M. & Andreadis, T.G., 1982. Possible mechanism for synergism between *Bacillus thuringiensis* and the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) parasitoid, *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 75: 435-438.
- Zucker, W.V., 1983. Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist*, 121: 335-365.

3 CHAPITRE II : Effets Des Composés Polyphénoliques À Différentes Concentrations Sur Les Performances Biologiques de la TBE : Plasticité de la TBE

Résumé

Plusieurs facteurs sont reconnus pour influencer la composition polyphénolique du feuillage du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Miller). Parmi ceux-ci on peut citer l'âge de l'arbre, le moment dans la saison de croissance et certains traitements sylvicoles tel que l'éclaircie. Les impacts de ces variations sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (TBE) sont cependant beaucoup moins documentés. Ainsi, une étude visant à déterminer les limites de plasticité de la tordeuse des bourgeons de l'épinette à ces variations polyphénoliques a été réalisée. Deux groupes d'insectes de performances générales bonnes et mauvaises ont été élevés sur nourriture artificielle contenant des tannins extraits du feuillage du sapin baumier à quatre concentrations (0%-10%-20%-30% en poids sec). Le taux d'azote fut maintenu stable durant toute la période d'alimentation de la TBE afin de mieux comprendre les modes d'action des tannins à l'aide des indices nutritionnels des larves de TBE. Nos résultats ont montré que la TBE possède des mécanismes de compensation alimentaire lui permettant d'ajuster ses processus d'utilisation de la nourriture de façon à limiter partiellement les impacts négatifs des tannins sur sa survie, sa croissance et son développement. Bien que l'insecte montre une certaine plasticité aux variations en tannins foliaires de ses plantes hôtes, il n'en demeure pas moins que ces composés l'affectent négativement.

3.1 INTRODUCTION

Les composés polyphénoliques ou les tannins font partie des composants biochimiques foliaires des principales plantes hôtes de la TBE (Bauce et al. 1994; McKinnon et al. 1998; Carisey et al. 2004). Ces composés, comme les autres présents dans le feuillage des plantes hôtes, sont sujets à des changements spatiaux et temporels (Feeny et Bostock 1968 ; Feeny 1970 ; Forkner et al. 2004). Les concentrations des tannins peuvent varier selon la phénologie de la plante (la maturation du feuillage) (Feeny 1970 ; Carisey et Bauce 1997),

le stress subi par la plante (la qualité du sol, la lumière, la quantité de CO₂) (Bryant et al. 1987; Mason et al. 1992; Waterman et Mole 1989), la perturbation (la défoliation antérieure, le feu, l'éclaircie) (Toumi et al. 1984 ; Bauce et Hardy 1988 ; Bauce et al. 2001) et le génotype (Appel 1993).

Les tannins sont des composés polyphénoliques solubles dans l'eau et peuvent précipiter les protéines alimentaires et ainsi les enzymes digestives des insectes (Haslam 1979; Swain 1979). Ce mode d'action est accepté comme un mécanisme de réduction de la digestibilité (Feeny 1976; Rhoades et Cates 1976). À part ce mode d'action, les tannins peuvent aussi posséder une propriété toxique à l'égard de certains insectes (Lindroth et Batzli 1984; Steinly et Berenbaum 1985; Karowe 1989, Mole et al. 1990; Voltura et Wunder 1994).

Pour les essais visant à déterminer l'impact des tannins sur les insectes, Berenbaum (1983) suggère que si les tannins forment des complexes avec les protéines et diminuent leur digestibilité, les indices nutritionnels comme la digestibilité approximative (DA), l'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD), l'efficacité de la conversion de la nourriture ingérée (ECI) et le taux relatif de croissance (TRC) seront plus bas chez les traitements contenant les tannins. Manuwoto et Scriber (1986) ont étudié les effets de l'acide tannique et du quebracho séparément à différentes doses sur deux lépidoptères polyphages *Spodoptera eridania* et *C. promethea*. Avec les deux types de tannins, ils ont démontré que le taux de croissance réduit de *Spodoptera eridania* était relié à la réduction du taux relatif d'ingestion (TRI) et l'ECD plutôt qu'à la réduction de digestibilité (DA).

Dans une autre étude, Karowe (1989) essaie d'expliquer le mode d'action de l'acide tannique sur deux lépidoptères polyphages *Malacosoma disstria* Hübner (Lepidoptera : Lasiocampidae) et *Orgyia leucostigma* (J.E. Smith) (Lepidoptera : Lymantriidae) ayant comme hôtes différentes espèces d'arbres (*M. disstria* sur les plantes des familles Salicaceae, Rosaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae, Nyssaceae, Aceraceae, Tiliaceae et *O. leucostigma* sur les plantes des familles Salicaceae, Rosaceae, Betulaceae, Aceraceae, Tiliaceae, Ulmaceae, Platanaceae, Pinaceae). Chez *M. disstria*, il constate une diminution de croissance due à une ECD et TRI réduits ce qui n'est pas le cas pour *O. leucostigma* en

présence de l'acide tannique. Ses résultats ne sont pas suffisants pour expliquer la mortalité élevée observée chez *M. disstria* qui s'alimente normalement sur des plantes contenant des tannins. Il souligne aussi que les effets négatifs des tannins sont dus à leur toxicité et à leur effet répulsif et non à leur réduction de digestibilité tels que suggérés par plusieurs auteurs comme Bernays 1978, Bernays et al. 1981, Manuwoto et Scriber 1986.

Bourchier et Nealis (1993) montrent que l'effet de l'acide tannique sur *Lymantria dispar* change selon le stade larvaire. Les jeunes larves se développent plus rapidement et ont des poids plus élevés sur la nourriture contenant de l'acide tannique que sur de la nourriture n'en contenant pas. À partir du 4^{ème} stade larvaire, les larves sur la nourriture contenant des tannins se développent plus lentement que celles qui n'ingèrent pas de tannins sur les témoins.

Les insectes adaptés à une alimentation riche en tannins ont développé des mécanismes de protection (Appel et Schultz 1992). La formation des complexes tannin-protéine peut être limitée par un pH intestinal élevé (Feeny 1976; Berenbaum 1980; Felton et Duffey 1991), par des surfactants (Martin et Martin 1984), par des concentrations élevées en cations (Martin et al. 1985) et par un potentiel de rédox de l'intestin (Appel et Martin 1990). Chez certains insectes la membrane péritrophique de l'intestin peut fonctionner comme un filtre pour les tannins (Bernays et Chamberlain 1980). D'après Karowe (1989), seuls les insectes ayant une membrane péritrophique absorbante sont capables d'éviter l'effet toxique des tannins.

Les variations des tannins dans la biochimie foliaire et leur divers mode d'action obligent des chercheurs à réaliser leurs essais en utilisant des dispositifs à différentes concentrations de ces composés allélochimiques pour déterminer leur rôle dans l'alimentation des herbivores. Les caractéristiques de l'herbivore entrent aussi en jeu dans le système plante hôte-herbivore. Dans le cas de la TBE, les besoins métaboliques de cette espèce changent selon le stade larvaire. Les jeunes larves de la TBE ont besoin plus d'azote tandis que les vieilles demandent plus de sucres (Harvey 1974). De l'autre côté, nous voyons que la TBE est en mesure de modifier son comportement alimentaire devant un problème nutritionnel (dans notre expérience diminution de la qualité nutritive par les tannins) pour en fin de

compte atteindre les performances optimales. Tous ces travaux visent à définir le rôle des tannins dans l'alimentation des insectes à différentes concentrations (doses) et s'articulent autour des discussions à propos de leur mode d'action selon l'insecte en utilisant les indices nutritionnels. Il reste que les tannins commerciaux utilisés dans la majorité de ces travaux peuvent donner certaines informations sur les impacts possibles des tannins mais ne seront pas suffisants pour représenter la diversité et la complexité des interactions de l'ensemble des polyphénols présents dans la biochimie d'une plante hôte. Nous avons donc réalisé en laboratoire une expérience à l'aide d'extraits polyphénoliques du sapin baumier incorporés à différentes concentrations dans la nourriture artificielle afin de déterminer l'impact de ces variations sur l'alimentation et les performances biologiques de la TBE. Des travaux histologiques au niveau de l'intestin moyen ont été aussi conduits de façon à documenter les dommages possibles sur les cellules épithéliales et la séquestration possible de ces composés dans le corps de l'insecte.

3.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.2.1 PRÉPARATION DES TANNINS : EXTRACTION ET PURIFICATION

Une série de récoltes (4) de feuillage en 1993 sur de jeunes sapins baumiers (*Abies balsamea* (L.) Miller) provenant de quatre jeunes sapinières à bouleaux blancs a été effectuée à la Forêt Montmorency (47° 19' N, 79° 09' W), une forêt expérimentale de L'Université Laval. Le feuillage, juste après sa récolte, a été trempé dans l'azote liquide pour préserver ses composantes chimiques. Une fois au laboratoire, le feuillage a été lyophilisé, broyé et conservé à -20° C jusqu'à son utilisation. 990 g de feuillage sec furent utilisés pour l'extraction des composés polyphénoliques.

Les tannins ont été extraits à l'acétone 70 % (contenant 1 g d'acide ascorbique par litre) (Hagerman 1988). 300 mg de feuillage sec ont été pesés pour chaque tube à centrifuger, 5 mL du solvant ont été ajoutés et homogénéisés pendant 10 secondes à l'aide d'un homogénéisateur ULTRA-TURRAX T25 à 24 000 tours/min et ce mélange a été centrifugé pendant 5 minutes à 3000 tours/min. Le surnageant a ensuite été retiré. Ces étapes ont été

répétées 2 autres fois en homogénéisant avec un VORTEX. Le surnageant retiré (15 mL) a été filtré à la fin avec un papier filtre WHATMAN #41.

Avant de passer à l'isolation et la purification des tannins, nous avons fait évaporer l'acétone à l'aide d'un évaporateur rotatif (YAMATO RE200). Le gel SEPHADEX LH-20 a été utilisé pour la purification des tannins selon la méthode de Hagerman et Butler (1980). Une colonne de 22.8 cm de longueur et 1.7 cm de diamètre a été remplie avec le gel SEPHADEX LH-20. Deux mL de l'extrait ont été lavés avec 120 mL d'éthanol 95% et le tout a été suivi d'un rinçage de 70 mL d'acétone aqueuse 50% pour la récupération des tannins.

Après l'évaporation de l'acétone à l'aide d'un évaporateur rotatif et la lyophilisation du mélange restant, nous avons obtenu les tannins sous forme de poudre (86.13 g). Avant l'incorporation à la diète artificielle, la capacité de précipitation du produit final a été testée à l'aide de la méthode de diffusion radiale décrite par Hagerman (1987) qui consiste à l'observation visuelle de la capacité de précipitation des tannins avec la protéine sérum-albumine (bovine serum albumine : BSA).

3.2.2 PRÉPARATION DE LA NOURRITURE ARTIFICIELLE

La nourriture artificielle a été préparée selon la méthode de McMorran (1965) et modifiée telle que décrite par Bauce et al. (2002) pour obtenir un taux de sucre assimilable à 12% et celui de l'azote à 2.7%.

Après incorporation des tannins à 55° C, la nourriture fut distribuée en coulant celle-ci dans des petites fioles prépesées en verre de 2.5 mL (KIMBLE 60965D-1) avant son refroidissement et son durcissement. Ensuite, chaque fiole fut pesée pour déterminer le contenu initial en nourriture fraîche. Cinq fioles supplémentaires ont été séchées dans un four à 65° C pendant 48 heures pour calculer le taux d'humidité de chaque lot de diète utilisé. Ceci nous a permis ultérieurement de quantifier la nourriture sèche ingérée par les larves et ainsi de déterminer les indices gravimétriques d'utilisation de la nourriture.

3.2.3 ÉLEVAGE DES INSECTES

Les insectes utilisés pour cette expérience proviennent du centre de production d'insectes du Service Canadien des Forêts (Sault-Sainte-Marie ONTARIO) qui sont à la fin de leur diapause obligatoire (trente semaines). Au laboratoire, la période d'observation pour chaque insecte débutait à la sortie de diapause et se terminait par l'émergence du papillon. La période larvaire est divisée en deux phases principales soit celle des jeunes larves (de la sortie de la diapause à la fin du 5^{ème} stade) et celle des vieilles larves (6^{ème} stade) pour avoir la possibilité de placer nos résultats dans une perspective où les jeunes larves de TBE ont des besoins alimentaires différents de ceux des larves plus âgées (Albert et Bauce 1994).

Les larves postdiapausantes sont élevées dans une chambre de croissance dont les conditions sont les suivantes : température 23° C, 65% d'humidité relative et une photopériode de 16:8 (P:S). Le coton à fromage recouvert d'un côté par une feuille de paraffine qui contient les larves reçues en diapause est coupé en morceaux (1-2 cm²). Ces morceaux sont collés sur la face inférieure du couvercle d'un contenant en plastique de 30 mL, du côté paraffine et ces contenants sans nourriture sont placés en chambre de croissance pour l'émergence. Quand les larves commencent à sortir et descendent dans le contenant, on les distribue individuellement dans les fioles contenant de la nourriture qui représentent chaque traitement et on note la date et l'heure d'installation. Quelques jours plus tard, le sexe de la larve est déterminé avec la présence ou l'absence des gonades et seules les femelles sont conservées pour l'expérience. Seules les femelles sont utilisées dans le cadre de cette étude pour des raisons opérationnelles. Doubler le nombre d'insectes rendrait l'expérience trop lourde. Les femelles constituent un bon indicateur de performances de la population et le point de départ de l'expression du fitness des populations entomologiques. Le sexe est vérifié pour chaque individu au stade de chrysalide et à l'émergence de l'adulte. Les insectes de chaque groupe (bonne-mauvaise) sortant de diapause sont distribués aléatoirement dans chacun des traitements.

À la sortie de diapause, un groupe de dix larves a été pesé afin de déterminer le poids initial moyen des larves de stade 2.

Selon le dispositif, la larve s'alimente dans la fiole jusqu'à la fin du 5^{ème} stade. L'heure de mue est notée. Les excréments produits durant cette période sont ramassés, séchés et pesés. La nourriture restante est séchée et pesée afin de déterminer la nourriture utilisée par la larve durant cette période. Le poids sec de la nourriture au départ est calculé à partir du poids humide et du taux d'humidité moyen de chaque diète. La différence entre le poids de départ et le poids final permet de connaître la quantité de nourriture ingérée par chaque larve. Après avoir pesé la larve au début du 6^{ème} stade on la place dans une nouvelle fiole. Les mêmes mesures sont répétées pour la gravimétrie et l'heure de mue est notée et le poids de la chrysalide est déterminé. La chrysalide est placée dans un contenant en plastique de 30 mL sans nourriture pour l'émergence de l'adulte. L'heure de l'émergence de l'adulte est aussi notée. La mortalité (si c'est le cas) est notée selon le stade de l'insecte.

3.2.4 HISTOLOGIE

Quelques insectes supplémentaires par traitement ont été élevés jusqu'aux 4^{ème} et 6^{ème} stades pour les travaux histologiques (n=24 insectes = 4 traitements x 2 stades x 3 larves par traitement). Une fois les larves au stade désiré, la technique d'histologie se déroule comme suit : les larves sont trempées dans le paraformaldéhyde 4% (pendant 24 à 48 heures), déshydratées à travers différents bains d'alcool éthylique de concentration progressive (1 heure à l'alcool éthylique 50%, 1 heure à 70%, 1 heure à 95%, 4 heures à 100%), éclaircies par le toluène pendant une heure, imprégnées à la paraffine et par la suite les pièces sont enrobées dans différents moules de paraffine puis coupées au microtome. Les coupes de 5 microns d'épaisseur sont réalisées au niveau de l'intestin moyen. Les rubans sont étalés sur les lames et colorés par l'hématoxyline (Weigert)-éosine (Hould 2001).

3.2.5 INDICES GRAVIMÉTRIQUES (NUTRITIONNELS)

Pour mieux comprendre l'utilisation de la nourriture par la tordeuse, nous avons utilisé les cinq indices gravimétriques définis par Waldbauer (1968) et Montgomery (1983). Ces cinq indices sont calculés à partir des poids secs de nourriture consommée, des excréments

produits, des variations de biomasse chez l'insecte ainsi que des temps de développement mesurés selon les stades larvaires déterminés et les autres stades de l'insecte.

Voici ces indices utilisés et la façon de les calculer :

Le taux relatif d'ingestion (TRI) :
$$TRI = \frac{N_i}{P * T}$$

La digestibilité approximative (DA) :
$$DA = 100 * \frac{N_i - F_p}{N_i}$$

L'efficacité de conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) :

$$ECD = 100 * \frac{GP}{N_i - F_p}$$

L'efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI) :

$$ECI = 100 * \frac{GP}{N_i}$$

Le taux relatif de croissance (TRC) :
$$TRC = \frac{GP}{P * T}$$

où :

Ni = Nourriture ingérée (mg)

Fp = Fèces produits (mg)

GP = Gain en poids (mg) = (PF-PI)

T = Temps de développement (h)

PF = Poids final de la larve (mg)

PI = Poids initial de la larve (mg)

P = Poids moyen de la larve = ((PF-PI) / log (PF/PI)).

3.2.6 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL ET LES ANALYSES STATISTIQUES

L'expérience précédente nous a montré clairement qu'il existe une variation saisonnière dans la biochimie foliaire du sapin baumier soit au niveau des composés nutritifs, soit au niveau des tannins. Selon la première expérience le contenu foliaire en tannins du sapin baumier variait entre 10% et 27% en poids sec.

Nos observations antérieures sur l'élevage de la TBE nous ont forcés à inclure le facteur "qualité d'insecte" au dispositif. La densité de larves en diapause par unité de surface, sur le coton à fromage reçu, variait d'un lot à l'autre. Les larves émergeant d'un lot dense avaient un taux de survie plus élevé et des performances biologiques meilleures que les larves émergeant d'un lot moins dense. Pour cela, nous avons classé les larves en deux groupes soit bonne qualité (nombre de larves élevé par unité de surface de coton à fromage) et mauvaise qualité (nombre de larves faible par unité de surface de coton à fromage) ce qui nous a aussi permis de tester l'hypothèse que la vitalité des insectes influence les effets des tannins sur leur performances biologiques. Les TBE de mauvaise qualité peuvent être des individus provenant de la fin de ponte des femelles et qui n'ont probablement pas reçu les réserves nécessaires et suffisantes pour pouvoir survivre jusqu'à la fin de la diapause.

Un dispositif factoriel 2x4 a été appliqué avec le facteur qualité d'insecte (bonne-mauvaise) et le facteur concentrations en tannins (0%-10%-20%-30%) ce qui crée 8 traitements différents. Le nombre de répétitions par traitement était de 50 individus. Le taux d'azote et de sucre assimilable est maintenu stable durant toute la période alimentaire de la TBE soit 2.7% et 12% respectivement.

Nous voulions au départ augmenter graduellement jusqu'à 50% la quantité de tannins dans la nourriture avec un intervalle de 10%. Mais, à partir de 40 % nous avons rencontré un problème de saturation de la nourriture artificielle qui se manifestait par une couche de liquide à la surface de la nourriture. Les tannins sont solubles dans l'eau, l'enlèvement de cette couche liquide nous empêchait d'atteindre le niveau de tannins visé, aussi nous avons dû plafonner l'incorporation à 30%.

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SAS (Statistical Analysis System) (SAS Institute, 1988). La normalité et l'homogénéité des variances ont été vérifiées puis une analyse de variance multiple (MANOVA) a été effectuée pour les performances larvaires et les indices nutritionnels. La comparaison des moyennes 2 à 2 (LSMEANS) a été effectuée après l'ajustement des seuils de signification selon la méthode de Bonferroni. Cette méthode permet d'ajuster les seuils de probabilité utilisés pour détecter des différences significatives entre les moyennes en fonction du nombre de paramètres mesurés sur une même unité expérimentale. Dans le cas de non-respect de la normalité et/ou de l'homogénéité nous avons utilisé le test non-paramétrique de Friedman, c'est-à-dire une analyse de variance sur les rangs avec l'ajustement de Bonferroni. Les indices nutritionnels sont des ratios et ont été ajustés selon la méthode définie par Bauce et al. (1994). La mortalité a été analysée par un modèle linéaire généralisé pour les données de type ratio nommé régression de Poisson suivi d'une comparaison 2 à 2 pour comparer les différences entre les traitements (Agresti 1996 ; PROC GENMOD, SAS Institute, 1988).

3.3 RÉSULTATS

3.3.1 PERFORMANCES LARVAIRES GLOBALE : DU 2^{ÈME} STADE À L'ADULTE

3.3.1.1 Performances générales

3.3.1.1.1 Temps de développement (TD_{tot})

À mauvaise qualité la durée de développement tend à augmenter à partir de 20% de tannins tandis qu'à bonne qualité c'est à partir de 30% de tannins qu'elle augmente. À bonne qualité d'insecte, la durée de développement est plus courte à 10% et 20% de tannins tandis qu'à mauvaise qualité c'est à 10% qu'on obtient la durée de développement la plus courte (Tableau 3.1) (Figure 3.1). On observe d'une façon étonnante que la durée de développement du témoin qui est aussi élevée que celle des 30% pour la bonne qualité qui est difficile à expliquer.

3.3.1.1.2 *Mortalité (M_{tot})*

La survie des larves de mauvaise qualité est de 36% plus faible que celle des larves de bonne qualité (Tableau 3.2) (Figure 3.2). Globalement, les tannins n'ont pas d'effet majeur jusqu'à 20%. À 30% de tannins, la mortalité augmente brusquement.

3.3.1.1.3 *Poids des chrysalides (PC)*

Le poids des chrysalides est essentiellement influencé par le contenu de tannins (Tableau 3.1). 10% de tannins dans la nourriture favorisent le poids des chrysalides comparativement à celle du témoin (Figure 3.3). Par contre, le contenu de tannins commence influencer négativement le poids des chrysalides à 30% de tannins.

	d.l.	TDj		TDv		TDtot		P06		PC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Qualité (F _(5;115) =2.51; p=0.0337) ⁽²⁾	1	0.14	0.7045 ^{ns}	0.05	0.8221 ^{ns}	0.61	0.4366 ^{ns}	2.27	0.1340 ^{ns}	0.19	0.6602 ^{ns}
Tannin (F _(15;317) =3.66; p=0.0001) ⁽²⁾	3	4.64	0.0040*	13.28	0.0001**	6.34	0.0005**	5.24	0.0018**	8.19	0.0001**
Qualité*Tannin (F _(15;317) =0.69; p=0.7965) ⁽²⁾	3	4.35	0.0058*	0.48	0.6958 ^{ns}	5.12	0.0023*	0.26	0.8573 ^{ns}	1.94	0.1257 ^{ns}

Tableau 3.1 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les performances générales des femelles de TBE du 2^{ème} stade à l'adulte. TDj : la durée de développement du 2^{ème} stade au début de 6^{ème} stade; TDv : la durée de développement du 6^{ème} stade; TDtot : la durée de développement totale; P06 : le poids larvaire au début du 6^{ème} stade; PC : le poids des chrysalides.

(1) Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

(2) Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

	d.l.	Mj		Mv		Mch		Mtot	
		χ^2	P	χ^2	p	χ^2	P	χ^2	p
Qualité	1	58.84	0.0001	0.00	1.0000	0.97	0.3252	36.83	0.0001
Tannin	3	7.21	0.0655	10.41	0.0154	9.54	0.0229	24.34	0.0001
Qualité*Tannin	3	5.29	0.1515	1.03	0.7950	2.03	0.5653	1.06	0.7876

Tableau 3.2 Les résultats d'analyse de mortalité de TBE, du 2^{ème} stade à l'adulte, par la procédure GENMOD des interactions de la qualité d'insecte et du taux de tannins foliaires du sapin baumier. Mj : la mortalité des TBE du 2^{ème} stade à 6^{ème} stade; Mv : la mortalité au 6^{ème} stade; Mch : la mortalité des chrysalides; Mtot : la mortalité totale.

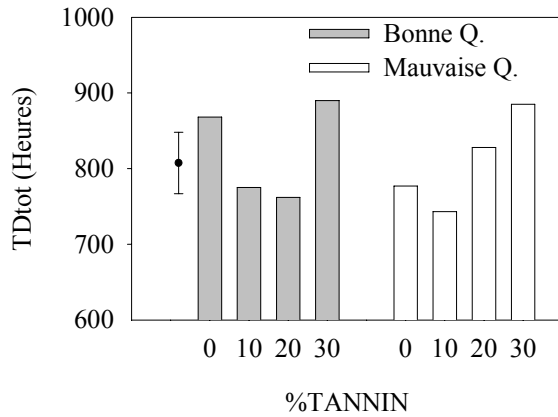


Figure 3.1 La durée de développement des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins: 0-10-20-30%).

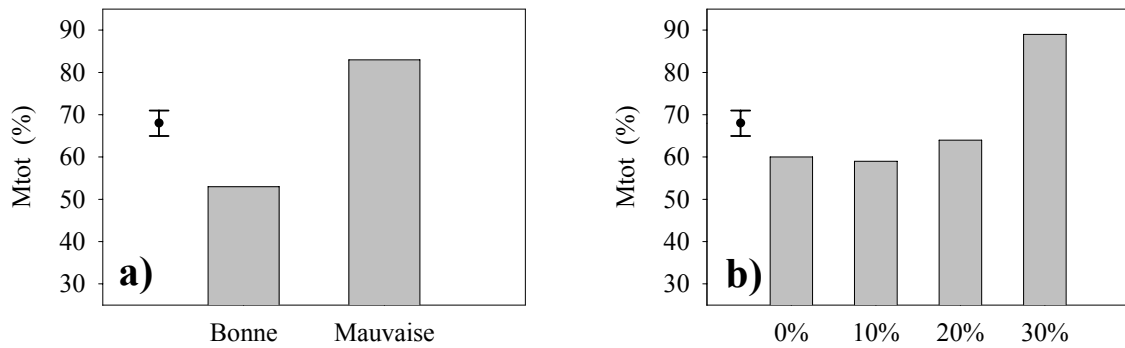


Figure 3.2 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade à l'adulte, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon a) la qualité des insectes et b) la concentration des tannins (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

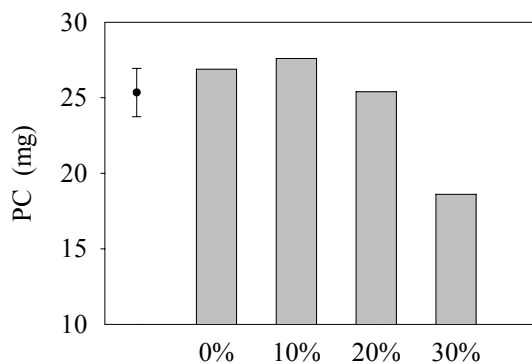


Figure 3.3 Le poids des chrysalides ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.1.2 L'utilisation de la nourriture

3.3.1.2.1 Digestibilité approximative (DA)

L'interaction entre la qualité d'insecte et le contenu en tannins sur la DA est significative (Tableau 3.3); la DA augmente graduellement avec l'augmentation des tannins d'une façon différente selon la qualité d'insecte (Figure 3.4). On constate une augmentation de la DA à 10% de tannins chez les insectes de bonne qualité. De plus, cette augmentation s'accroît à 20% de tannins dans le cas des insectes de mauvaise qualité.

3.3.1.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI)

L'effet des tannins sur l'ECI est significatif (Tableau 3.3) et on observe une diminution de l'ECI à partir de 20% de tannins (Figure 3.5).

3.3.1.2.3 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD)

L'ECD montre la même tendance que l'ECI; les tannins influencent l'ECD (Tableau 3.3) et celle-ci montre une diminution avec 20% de tannins (Figure 3.6).

	d.l.	DA		ECI		ECD		TRI		TRC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Qualité (F _(5;102) =3.88; p=0.0029) ⁽²⁾	1	3.95	0.0491 ^{ns}	0.09	0.7680 ^{ns}	0.01	0.9354 ^{ns}	0.31	0.5768 ^{ns}	1.08	0.3000 ^{ns}
Tannin (F _(15;281) =10.21; p=0.0001) ⁽²⁾	3	31.84	0.0001 ^{**}	20.74	0.0001 ^{**}	28.47	0.0001 ^{**}	1.74	0.1633 ^{ns}	6.63	0.0004 ^{**}
Qualité*Tannin (F _(15;281) =4.21; p=0.0001) ⁽²⁾	3	6.23	0.0006 ^{**}	1.08	0.3603 ^{ns}	1.30	0.2763 ^{ns}	2.35	0.0759 ^{ns}	5.19	0.0021 [*]

Tableau 3.3 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des femelles de TBE du 2^{ème} stade à la chrysalide. DA : La digestibilité approximative; ECI : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECD : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRI : Le taux relatif d'ingestion; TRC : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

3.3.1.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI)

On n'observe aucun effet significatif pour le taux relatif d'ingestion (Tableau 3.3).

3.3.1.2.5 Taux relatif de croissance (TRC)

La croissance est affectée par les tannins et la qualité d'insecte (Tableau 3.3). À 10% et 20% pour la bonne qualité et 0% et 10% pour la mauvaise qualité le TRC est élevée et chute soudainement à 30% chez la bonne qualité et à 20% chez la mauvaise qualité (Figure 3.7).

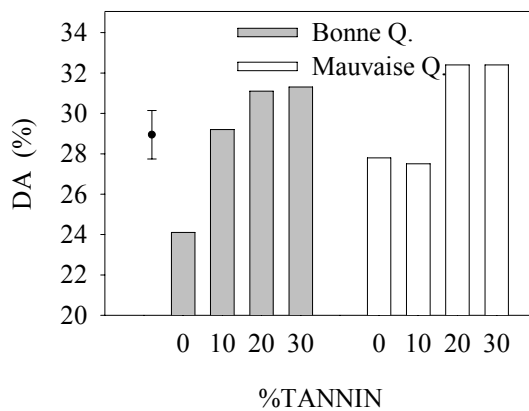


Figure 3.4 La digestibilité approximative (DA) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

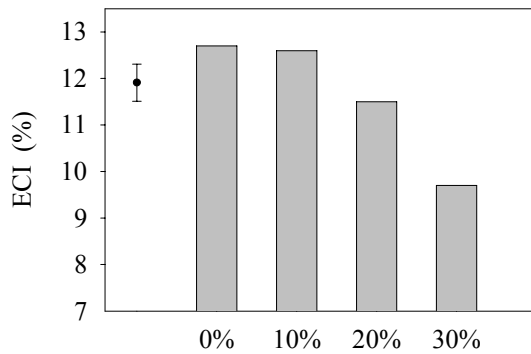


Figure 3.5 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

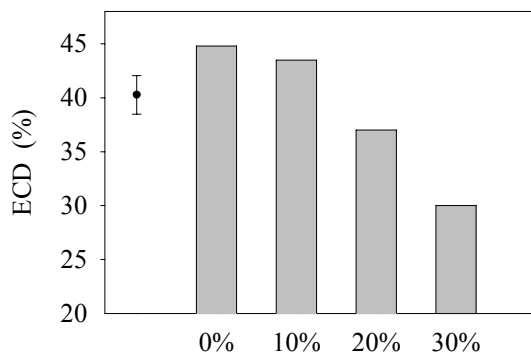


Figure 3.6 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

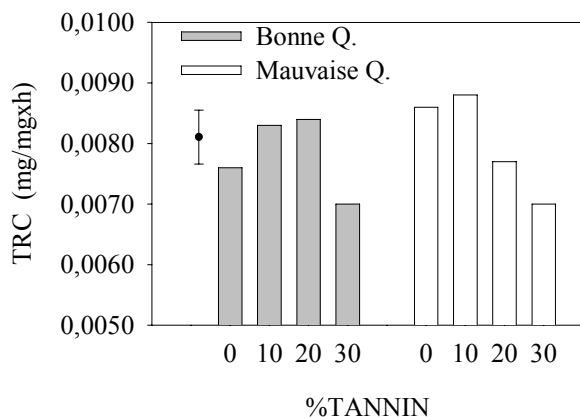


Figure 3.7 Le taux relatif de croissance (TRC) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.2 PERFORMANCES LARVAIRES DES JEUNES LARVES : DU 2^{ÈME} À LA FIN DE 5^{ÈME} STADE

3.3.2.1 Performances générales

3.3.2.1.1 Temps de développement (TD_j)

L'interaction entre les deux facteurs est significative (Tableau 3.4); les concentrations 10 et 20% de tannins diminuent la durée de développement par rapport au témoin pour la bonne qualité (Figure 3.8). 30% de tannins augmente la durée de développement pour les deux qualités d'insecte.

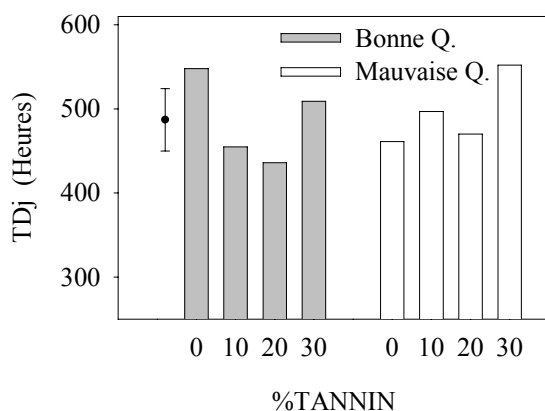


Figure 3.8 La durée de développement des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.2.1.2 Poids des larves à la fin de 5^{ème} stade (P06)

Le poids des larves est négativement influencé par les tannins par rapport au témoin (Tableau 3.1) (Figure 3.9).

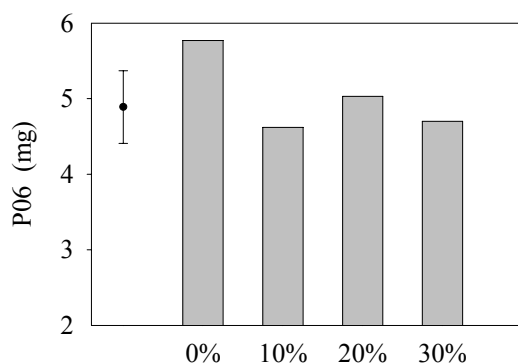


Figure 3.9 Le poids des larves à la fin du 5^{ème} stade ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.2.1.3 Mortalité (M_j)

La mortalité est essentiellement dépendante de la qualité d'insecte (Tableau 3.2). La mortalité à mauvaise qualité est à peu près le double de celle de la bonne (Figure 3.10).

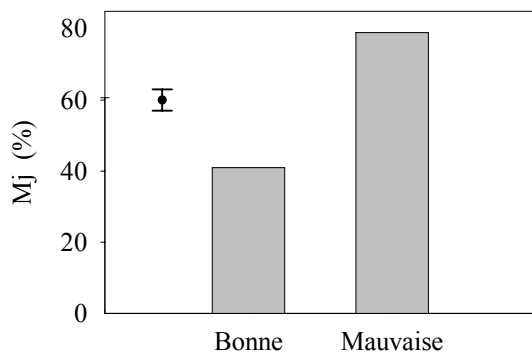


Figure 3.10 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la qualité d'insecte (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise).

3.3.2.2 L'utilisation de la nourriture

3.3.2.2.1 Digestibilité approximative (DA_j)

Les tannins influencent la DA des jeunes larves (Tableau 3.4). À 0 et 10% les valeurs de DA sont similaires mais la DA augmente à 20% de tannins et elle atteint sa valeur maximale à 30% de tannins (Figure 3.11).

3.3.2.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI_j)

Les valeurs de l' ECI_j sont affectées principalement par le contenu en tannins (Tableau 3.4). L'augmentation des tannins entraîne une diminution de l' ECI_j (Figure 3.12).

3.3.2.2.3 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_j)

La structure des valeurs de l' ECD_j ressemble à celle de l' ECI_j pour la bonne qualité. Les tannins ont un effet négatif sur l' ECD_j . Les insectes de mauvaise qualité élevés avec de la nourriture à 10% voient leur ECD augmenter par rapport au témoin et par rapport aux concentrations plus élevées 20 et 30% (Figure 3.13).

	d.l.	DAj		ECIj		ECDj		TRIj		TRCj	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Qualité (F _(5;127) =3.95; p=0.0023) ⁽²⁾	1	2.98	0.0865 ^{ns}	0.63	0.4278 ^{ns}	0.01	0.9319 ^{ns}	4.81	0.0298 ^{ns}	0.41	0.5250 ^{ns}
Tannin (F _(15;350) =12.49; p=0.0001) ⁽²⁾	3	34.24	0.0001 ^{**}	35.02	0.0001 ^{**}	28.05	0.0001 ^{**}	27.66	0.0001 ^{**}	5.75	0.0010 ^{**}
Qualité*Tannin (F _(15;350) =7.37; p=0.0001) ⁽²⁾	3	3.06	0.0301 ^{ns}	2.61	0.0534 ^{ns}	7.79	0.0009 ^{**}	1.99	0.1174 ^{ns}	6.79	0.0003 ^{**}

Tableau 3.4 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des jeunes femelles de TBE du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA)

3.3.2.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI_j)

Le taux relatif d'ingestion des jeunes larves augmente à mesure que les concentrations en tannins s'élèvent (Tableau 3.4) (Figure 3.14).

3.3.2.2.5 Taux relatif de croissance (TRC_j)

L'interaction entre les deux facteurs est aussi significative (Tableau 3.4); lorsque la qualité d'insecte est mauvaise, le TRC_j diminue en fonction d'une élévation du contenu en tannins à partir de 20% tandis qu'à la bonne qualité, on observe une légère augmentation de celui-ci de 0 à 20% suivie par une forte diminution à concentration élevée (30%) en tannins (Figure 3.15).

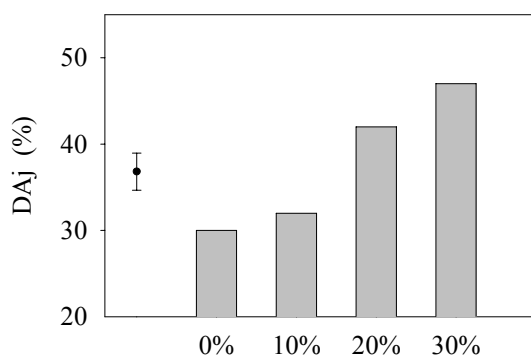


Figure 3.11 La digestibilité approximative (DA_j) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

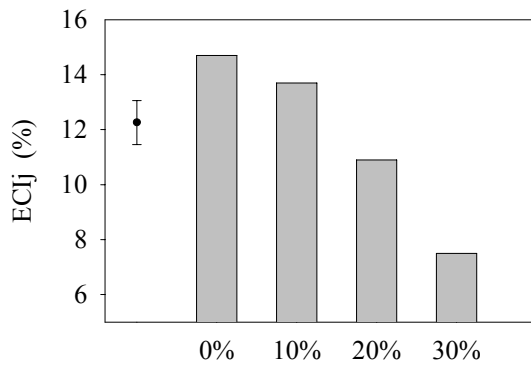


Figure 3.12 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

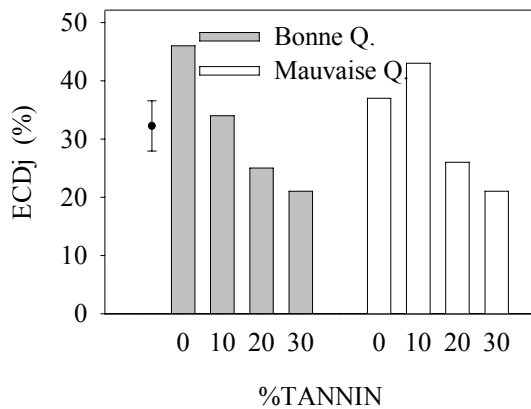


Figure 3.13 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

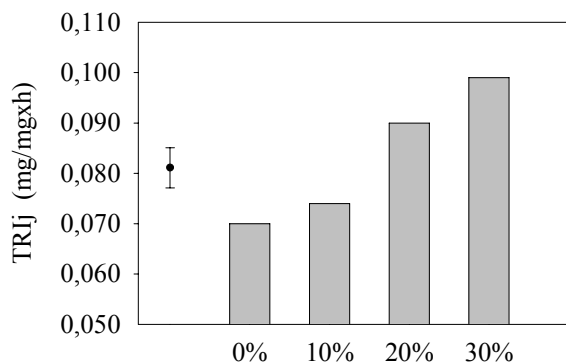


Figure 3.14 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

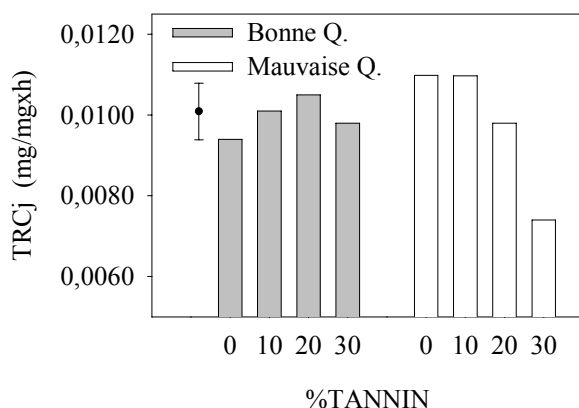


Figure 3.15 Le taux relatif de croissance (TRCj) des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.3 PERFORMANCES LARVAIRES DES VIEILLES LARVES : 6^{ÈME} STADE

3.3.3.1 Performances générales

3.3.3.1.1 Temps de développement (TD_v)

La durée de développement des vieilles larves est principalement influencée par le contenu en tannins et cet effet ne s'exprime pas comme dans le cas des jeunes larves (Tableau 3.1).

La durée de développement augmente légèrement à 10% et 20% contrairement aux jeunes larves et cette augmentation prend sa valeur maximale à 30% de contenu en tannins (Figure 3.16).

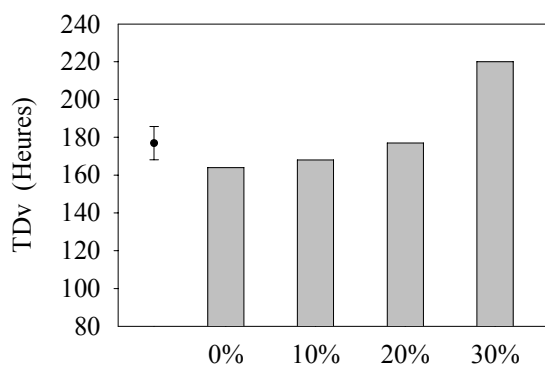


Figure 3.16 La durée de développement des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.3.1.2 Mortalité (M_v)

Comme les deux autres paramètres de performance, la mortalité est aussi influencée par le contenu de tannins (Tableau 3.1). Jusqu'à 20%, le taux de mortalité est extrêmement faible voire nul puis augmente soudainement à 30% lorsque la concentration en tannins est de 30% (Figure 3.17).

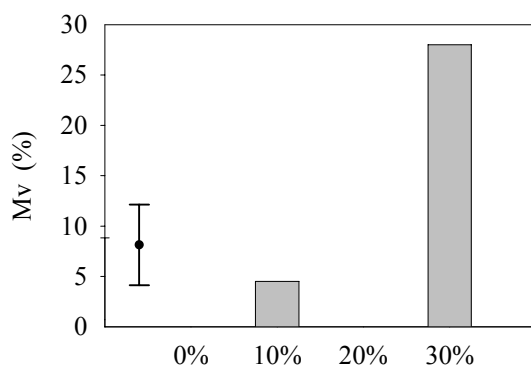


Figure 3.17 Le pourcentage de mortalité des vieilles TBE ($\pm 2ET$) selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.3.2 L'utilisation de la nourriture

3.3.3.2.1 Digestibilité approximative (DA_v)

L'interaction entre la qualité des insectes et le contenu de la nourriture en tannins est aussi significative (Tableau 3.5) et l'augmentation de la DA_v se réalise à 10% et est stable de 10 à 30% avec la bonne qualité tandis que c'est à 20% du côté de la mauvaise qualité (Figure 3.18).

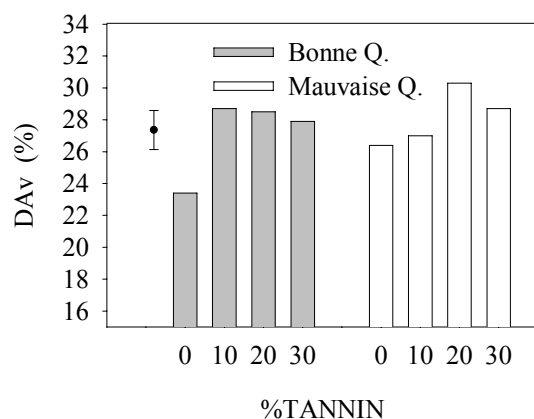


Figure 3.18 La digestibilité approximative (DA_v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon l'interaction Qualité*Tannin (Qualité d'insecte : Bonne-Mauvaise; Taux de tannins : 0-10-20-30%).

	d.l.	DAv		ECIv		ECD		TRIv		TRCv	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Qualité (F _(5;115) =1.78; p=0.1215) ⁽²⁾	1	3.21	0.0756 ^{ns}	0.50	0.4789 ^{ns}	0.79	0.3770 ^{ns}	5.07	0.0260 ^{ns}	4.38	0.0384 ^{ns}
Tannin (F _(15;317) =10.41; p=0.0001) ⁽²⁾	3	17.64	0.0001 ^{**}	13.79	0.0001 ^{**}	18.13	0.0001 ^{**}	2.15	0.0973 ^{ns}	11.01	0.0001 ^{**}
Qualité*Tannin (F _(15;317) =2.99; p=0.0002) ⁽²⁾	3	5.33	0.0017 ^{**}	1.75	0.1607 ^{ns}	2.25	0.0853 ^{ns}	0.23	0.8743 ^{ns}	0.31	0.8173 ^{ns}

Tableau 3.5 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la qualité d'insecte et du taux des tannins foliaires du sapin baumier sur les indices nutritionnels des vieilles femelles de TBE (6^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIv : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA)

3.3.3.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI_v)

L' ECI_v est négativement influencée par l'augmentation du contenu de tannins (Tableau 3.5). L' ECI_v la plus faible est obtenue à 30% de contenu en tannins (Figure 3.19).

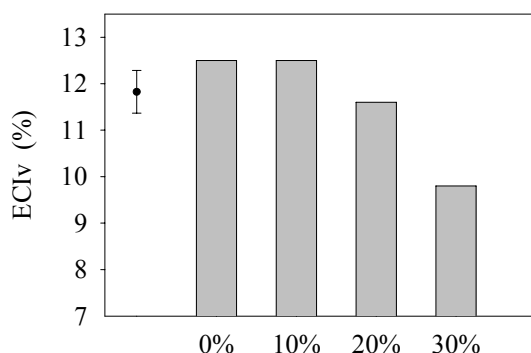


Figure 3.19 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI_v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.3.2.3 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_v)

Comme l' ECI_v , l' ECD_v est aussi dépendante du contenu de tannins (Tableau 3.5). Une diminution de celle-ci est observée par l'augmentation graduelle du contenu de tannins (Figure 3.20).

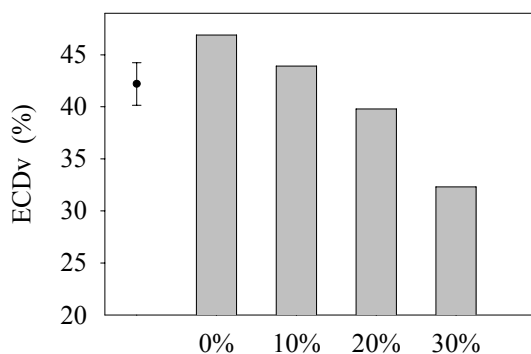


Figure 3.20 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.3.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI_v)

Aucun effet significatif n'est observé sur le taux relatif d'ingestion des vieilles larves de TBE (Tableau 3.5).

3.3.3.2.5 Taux relatif de croissance (TRC_v)

La croissance des vieilles larves est influencée par le contenu de tannins (Tableau 3.5). Le taux de croissance le plus élevé est obtenu lorsque le contenu de tannins est 10%. À 20%, on observe un taux similaire à celui du témoin. Enfin, on retrouve le taux le plus faible à 30% de contenu en tannins (Figure 3.21).

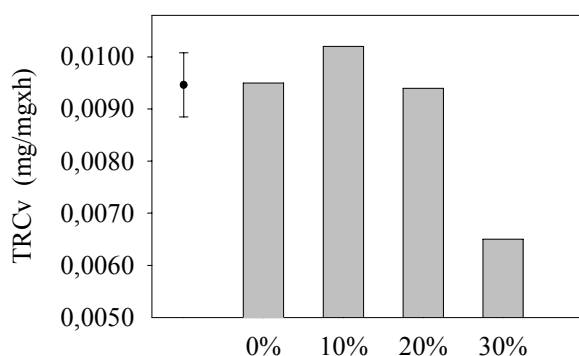


Figure 3.21 Le taux relatif de croissance (TRC_v) des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires du sapin baumier selon la concentration des tannins (Taux de tannins : 0-10-20-30%).

3.3.4 HISTOLOGIE

L'effet des tannins se voit clairement sur les cellules épithéliales (Figure 3.22). Les tannins se distinguent très bien dans la nourriture et sur la paroi de l'intestin (B1, 2, 3). De plus, la paroi intestinale des larves élevées avec la nourriture sans tannins (A1, 2, 3) est plus intacte et épaisse comparée aux larves alimentées de nourriture contenant les tannins (B1, 2, 3). Les tannins causent apparemment des nécroses au niveau des cellules épithéliales et traversent même l'épithélium.

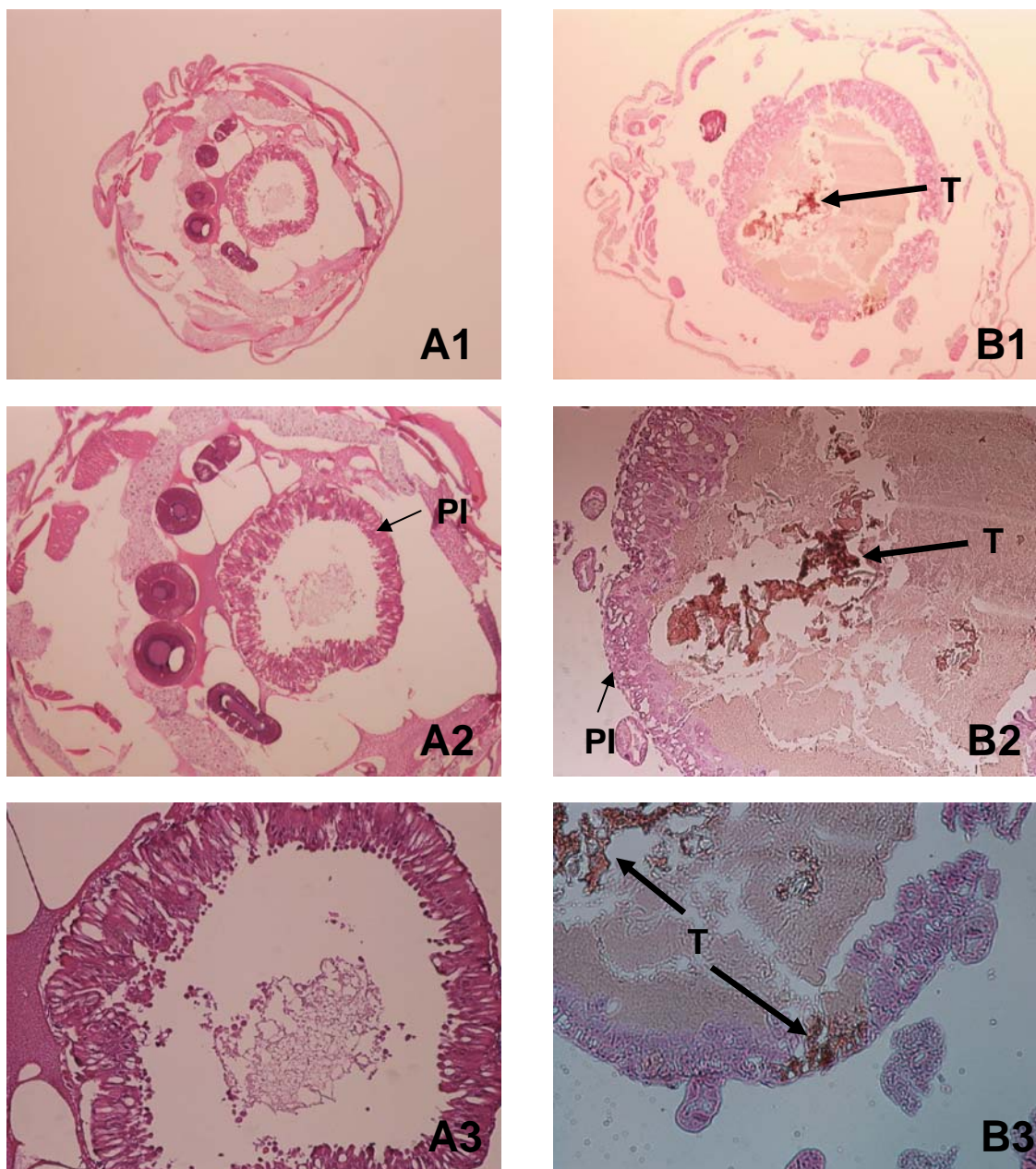


Figure 3.22 L'intestin moyen de la tordeuse des bourgeons d'épinette élevée sur la nourriture sans tannins (A1-2-3) et sur la nourriture contenant 20% de tannins extraits du sapin baumier (B1-2-3) (PI : Paroi intestinale; T : Tannins).

3.4 DISCUSSION

Dans cette expérience, nous constatons que les performances biologiques de la TBE sont négativement influencées en présence des tannins. La durée de développement est allongée par la forte concentration de tannins (%30) pour les deux groupes de qualité. Il semble que

les concentrations de 10 et 20% de tannins qui se trouvent normalement dans sa nourriture naturelle n'affectent pas la vitesse de développement des TBE. La qualité d'insecte a un effet significatif sur le temps de développement total probablement lié à une prolongation observée dans le traitement témoin sans tannins de bonne qualité. Ce résultat est étrange et contredit nos observations antérieures d'élevage et l'hypothèse que les individus de bonne qualité auraient des meilleures performances biologiques. De l'autre côté, pour les individus de mauvaise qualité, la vitesse de développement du témoin est plus proche à ce qu'on observe dans la nature. La durée de développement des jeunes larves est affectée comme la durée de développement globale. Par contre, c'est la forte concentration de tannins qui affecte la durée de développement des vieilles larves. La qualité d'insecte s'accroît au niveau de la mortalité totale et surtout pour les jeunes larves. On observe pratiquement un taux de mortalité double pour les insectes de mauvaise qualité. Le taux de mortalité est pratiquement le double chez la mauvaise qualité. Les concentrations 0, 10 et 20% de tannins entraînent des taux de mortalité similaires mais une augmentation de mortalité considérable à 30% est observée globalement chez les vieilles larves. Karowe (1989) est incapable d'expliquer l'effet toxique élevé de l'acide tannique chez *M. disstria* qui s'alimente normalement sur des plantes riches en tannins. Ce problème est évité dans notre expérience par l'utilisation des extraits polyphénoliques de la plante hôte de la TBE. Une mortalité assez élevée ($\approx 85\%$ à 30% de tannins) peut être un effet toxique des tannins du sapin baumier à forte concentration. Le poids des jeunes larves est affecté négativement d'une façon similaire quel que soit le taux de tannins. De l'autre côté, seule la forte concentration de tannins réduit le poids des chrysalides. Cette différence peut être expliquée par la capacité de compensation des vieilles larves quand elles sont exposées à un taux de tannins similaire au feuillage. Les résultats de cette étude montrent que la TBE possède un niveau de plasticité relativement élevé aux variations en tannins foliaires de ses plantes hôtes. Cependant, il est clair que ces composés ont néanmoins des effets néfastes sur l'insecte.

Globalement, le contenu de tannins force la TBE à augmenter sa digestibilité (DA). Ce phénomène met en évidence que les tannins rendent inaccessible une bonne partie de l'azote nécessaire pour la croissance de l'insecte. Les TBE de bonne qualité augmentent

leur digestibilité tout de suite par la présence des tannins dans leur nourriture tandis que les mauvaises réagissent à 20% de tannins. L'effet des tannins se fait sentir aussi au niveau de la conversion en biomasse de la nourriture. L'efficacité de conversion diminue à partir de 20% de tannins. Cette diminution d'efficacité de conversion est probablement liée à un manque d'énergie de l'insecte dont une quantité importante de celle-ci est consacrée à la réparation des cellules épithéliales endommagées par les tannins (Figure 3.22). La digestibilité élevée est utilisée par la tordeuse comme outil pour contrecarrer l'impact négatif des tannins. Malgré cette tentative la croissance de la tordeuse est négativement affectée et plus particulièrement à forte concentration de tannins (30%). Une meilleure performance en terme de croissance de la TBE avec les faibles quantités de tannins comparée à la nourriture sans tannins (à 10 et 20% pour la bonne qualité, 10% pour la mauvaise qualité) démontre que cet insecte possède des mécanismes de compensation pour affronter la présence des composés polyphénoliques dans son régime alimentaire.

Le besoin d'azote des jeunes TBE étant bien connu (Harvey 1974), la présence des tannins dans sa nourriture se distingue par un effet graduel sur la digestibilité et la conversion des jeunes larves. La digestibilité des jeunes larves augmente et l'efficacité diminue graduellement par l'augmentation des tannins. Ce mécanisme utilisé par les jeunes larves pour surmonter l'impact des tannins fonctionne si on examine la croissance des jeunes larves. C'est plutôt les jeunes larves de mauvaise qualité qui sont affectées négativement en terme de croissance avec la forte concentration de tannins (30%).

Chez les vieilles larves la digestibilité ne monte pas graduellement comme chez les jeunes larves. Les vieilles larves de bonne qualité augmentent leur digestibilité et d'une façon similaire quel que soit le taux de tannins tandis que les vieilles larves de mauvaise qualité ont une digestibilité plus élevée que la bonne qualité et se sentent le besoin d'augmenter leur digestibilité davantage à partir de 20%. On observe plus nettement l'effet des tannins sur la conversion des vieilles larves. Plus le taux de tannins augmente, plus la conversion devient faible. Seulement la forte concentration de tannins affecte la croissance des vieilles larves négativement.

Une diminution des valeurs d'ECD et d'ECI par la présence des tannins est observée pour tous les stades étudiés. Face à cette diminution de conversion causée par les tannins, la TBE augmente sa digestion (DA) afin de récupérer les protéines libres qui ne sont pas liées aux tannins. Les travaux histologiques nous montrent que la paroi de l'intestin est endommagée par les tannins. La diminution d'efficacité de conversion peut être reliée à une manque d'énergie qui est consacrée à la réparation des cellules intestinales au lieu d'être utilisée pour la conversion. Cette augmentation de la digestion (DA) contredit l'idée que les tannins ont un effet de réduction de digestibilité mais la diminution des valeurs d'ECD et d'ECI peut être suffisante pour appuyer ce mode d'action des tannins chez la TBE. Les niveaux de la DA aux vieilles larves sont plus faibles que les jeunes. Cette observation est en accord avec l'observation de Simpson & Simpson (1989) et de Lindroth (1993) qui notent que chez les insectes phytophages, la DA diminue généralement avec l'âge et/ou le poids d'insecte.

La ressemblance des taux de croissance des deux traitements contenant 10% et 20% de tannins à celui du traitement témoin est différente des résultats de la première expérience. Cette différence entre deux expériences peut s'expliquer peut-être par le ratio azote/tannins (N/T) de cette expérience qui est élevé et constant durant toute la période d'alimentation de la TBE. L'effet négatif des tannins sur les performances biologiques de la TBE n'est pas très évident dans cette expérience pour les traitements contenant 10% et 20% de tannins comparée à l'expérience de simulation. À 30%, cet effet négatif se voit clairement. Nous pouvons expliquer ce phénomène par le ratio azote/tannins (N/T) qui est nettement plus élevé (10% = 0.27, 20% = 0.135) que celui de la simulation (le peuplement témoin du sapin non éclairci n-T = 0.07). Par contre, ce dispositif nous permet d'expliquer les variations des indices nutritionnels en présence des tannins. Les résultats de nos paramètres nutritionnels au cours de l'alimentation montrent que la TBE est une espèce possédant des systèmes de compensation lui permettant d'ajuster ses mécanismes d'utilisation de la nourriture de façon à tout du moins partiellement limiter les impacts négatifs des tannins sur sa croissance et son développement. Même d'après les résultats de cette expérience, on peut penser que la présence de tannins jusqu'à une certaine concentration a des effets positifs sur les performances générales de l'insecte (coévolution TBE-Sapin baumier) et que par

conséquent l'arbre a dû adopter une stratégie de production saisonnière de tannins (cf Chapitre I), tout en produisant beaucoup de tannins en début de saison (27%) pour entraîner le maximum de mortalité au sein de la population des tordeuses puis une production moindre (équilibre coût-bénéfice pour l'arbre).

3.5 BIBLIOGRAPHIE

- Agresti, A., 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley, New York.
- Albert, P.J. & Bauce, É., 1994. Feeding preferences of fourth- and sixth-instar spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae for foliage extracts from young and old balsam fir hosts. *Environmental Entomology*, 23: 645-653.
- Appel, H.M., 1993. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 1521-1552.
- Appel, H.M. & Martin, M.M., 1990. Gut redox conditions in herbivorous lepidopteran larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3277-3290.
- Appel, H.M. & Schultz, J.C., 1992. Activity of phenolics in insects: the role of oxidation. pp. 609-620. In: R.W. Hemingway and P.E. Laks, editors. Plant polyphenols: synthesis, properties, significance. Plenum Press, New York, USA.
- Bauce, É., Bérubé, R., Carisey, N. & Charest, M., 2001. La tordeuse des bourgeons de l'épinette. Acquisition et transfert de connaissances au laboratoire d'entomologie forestière de l'Université Laval. Monographie.
- Bauce, É., Bidon Y. & Berthiaume R., 2002. Effects of food nutritive quality and *Bacillus thuringiensis* on feeding behaviour, food utilization and larval growth of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) when exposed as fourth- and sixth-instar larvae. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 57-70.
- Bauce, É., Crépin M., & Carisey, N., 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia* 97: 499-507.
- Bauce, É. & Hardy, Y., 1988. Effects of drainage and severe defoliation on the raw fiber content of balsam fir needles and growth of the spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 17: 671-674.
- Berenbaum, M., 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. *American Naturalist*, 115: 138-146.

- Berenbaum, M., 1983. Effects of tannin on growth and digestion in two species of Papilionids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 34: 245-250.
- Bernays, E.A., 1978. Tannins: an alternative viewpoint. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 44-53.
- Bernays, E.A. & Chamberlain, D.J., 1980. A study of tolerance of ingested tannin in *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 26: 415-420.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & Leather, E.M., 1981. Tolerance of acridids to ingested condensed tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 7: 247-256.
- Bourchier, R.S. & Nealis, V.G., 1993. Development and growth of early- and late-instar gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) feeding on tannin-supplemented diets. *Environmental Entomology*, 22: 642-646.
- Bryant, J.P., Clausen, T.P., Reichhardt, P.B., McCarthy, M.C. & Werner, R.A., 1987. Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* Walker). *Oecologia*, 73: 513-517.
- Carisey, N. & Bauce, É., 1997. Impact of balsam fir foliage age on sixth-instar spruce budworm growth, development and food utilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 257-264.
- Carisey, N., Bauce, É., Dupont, A. & Miron, S., 2004. Effects of bud phenology and foliage chemistry of balsam fir and white spruce trees on the efficacy of *Bacillus thuringiensis* against the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Agricultural and Forest Entomology*, 6: 55-69.
- Feeny, P.P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. *Ecology*, 51: 565-581.
- Feeny, P.P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10:1-40.
- Feeny, P.P. & Bostock, H., 1968. Seasonal changes in the tannin contents of oak leaves. *Phytochemistry*, 7: 871-880.
- Felton, G.W. & Duffey, S.S., 1991. Reassessment of the role of gut alkalinity and detergency in insect herbivory. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1821-1836.
- Forkner, R.E., Marquis, R.J. & Lill, J.T., 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, 29: 174-187.

- Hagerman, A.E., 1987. Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology*, 13: 437-449.
- Hagerman, A.E., 1988. Extraction of tannin from fresh and preserved leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 14(2): 453-461.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980. Condensed tannin purification and characterization of tannin-associated proteins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 128(5): 947-952.
- Harvey, G.T., 1974. Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). 1. Soluble sugars. *Canadian Entomologist*, 106: 353-365.
- Haslam, E., 1979. Vegetable tannins. In: Vegetable Tannins. Ed. By T. Swain, J.B. Harborne and C.F. Van Sumere. *Recent Advances in Phytochemistry*, 12: 475-524.
- Hould, R., 2001. Techniques d'histopathologie et de cytopathologie. Ed. Centre collégial de développement de matériel didactique, Collège de Maisonneuve (CCDMD), Montréal.
- Karowe, D.N., 1989. Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant antiherbivore chemistry. *Oecologia*, 80: 507-512.
- Lindroth, R.L., 1993. Food conversion efficiencies of insect herbivores. *The Food Insects Newsletter*, 6(1): 8-11.
- Lindroth, R.L. & Batzli, G.O., 1984. Plant phenolics as chemical defenses: effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles. *Journal of Chemical Ecology*, 10: 229-244.
- Manuwoto, S. & Scriber, J.M., 1986. Effects of hydrolysable and condensed tannin on growth and development of polyphagous Lepidoptera: *Spodoptera eridania* and *Callosamia promethea*. *Oecologia*, 69: 225-230.
- Martin, M.M. & Martin, J.S., 1984. Surfactants: their role in preventing the precipitation of proteins in insect guts. *Oecologia*, 61: 342-345.
- Martin, M.M., Rockholm, D.D. & Martin, J.S., 1985. Effects of surfactants, pH, and certain on precipitation of proteins by tannins. *Journal of Chemical Ecology*, 11: 485-494.
- Mason, R.R., Wickman, B.E., Beckwith, R.C. & Paul, H.G., 1992. Thinning and nitrogen fertilization in a grand fir stand infested with spruce budworm. Part 1: Insect response. *Forest Science*, 38: 235-251.

- McKinnon, M.L., Quiring, D.T. & Bauce, E., 1998. Influence of resource availability on growth and foliar chemistry within and among young white spruce trees. *Ecoscience*, 5: 295-305.
- McMorran, A., 1965. A synthetic diet for the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). *The Canadian Entomologist*, 97:58-62.
- Mole, S., Rogler, J.C., Morell, C.J. & Butler, L.G., 1990. Herbivore growth reduction by tannins: use of Waldbauer ratio techniques and manipulation of salivary protein production to elucidate mechanisms of action. *Biochemical Systematics and Ecology*, 18: 183-197.
- Montgomery, M.E., 1983. Biomass and nitrogen budgets during larval development of *Lymantria dispar* and *Choristoneura fumiferana*: allometrics relationships. In: Talerico R.L., Montgomery M. (ed) CANUSA workshop on forest defoliator-host-interactions: a comparison between gypsy moth and spruce budworm, New Haven, CT, 5-7 April 1983 General Technical Report NE-85. USDA Forest Service, Broomall, PA. pp. 133-140.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G., 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances Phytochemistry*, 10: 168-213.
- SAS Institute, 1988. SAS user's guide; statistics 1988. SAS Institute Cary, NC.
- Simpson, S.J. & Simpson, C.L., 1989. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. Insect-plant interaction, E.A. Bernays, ed., CRC Press, Boca Raton, Florida, 111-160.
- Steinly, B.A. & Berenbaum, M., 1985. Histopathological effects of tannins on the midgut epithelium of *Papilio polyxenes* and *Papilio glaucus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39: 3-9.
- Swain, T., 1979. Tannins and lignins, pp.657-682. In (G.A. Rosenthal and D.H. Janzen, eds.) *Herbivores*. Academic Press, New York.
- Toumi, J., Niemelä, P., Haukioja, E., Siren, S. & Neuvonen, S., 1984. Nutrient stress: An explanation of anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia*, 61: 208-210.
- Voltura, M.B. & Wunder, B.A., 1994. Physiological responses of the Mexican woodrat (*Neotoma mexicana*) to condensed tannins. *American Midland Naturalist*, 132: 405-409.
- Waldbauer, G.P., 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology*, 5: 229-288.

Waterman, P.G. & Mole, S., 1989. Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites in plants. In: *Insect-Plant Interactions* Vol. 1, Ed. E.A. Bernays, CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 107-134.

4 CHAPITRE III : Interactions tritrophiques entre les larves de tordeuse des bourgeons d'épinette (TBE), les composés polyphénoliques de l'épinette blanche et la δ -endotoxine CryIAC du *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk)

Résumé

L'insecticide biologique à base de bactérie *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk) est largement utilisé contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (TBE) comme un moyen de lutte directe. Étant donné que ce produit entre en action dans le système digestif de l'insecte, le contenu biochimique de la nourriture peut interférer avec celui-ci et influencer son efficacité. L'interaction potentielle entre les composés polyphénoliques (les tannins) de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et la toxine CryIAC du Btk (souche HD-73) incorporée dans la nourriture artificielle a été étudiée en laboratoire en examinant la mortalité, les performances biologiques et ainsi que l'utilisation de la nourriture par la TBE. Trois concentrations de tannins de l'épinette blanche (0%-8%-15% en poids sec) et trois concentrations de toxine (0 μ g-0.021 μ g-1.72 μ g par ml de diète) ont été combinées et incorporées à la nourriture artificielle. Nos résultats ont montré que les tannins et la toxine du Btk augmentent individuellement la mortalité des larves. La TBE agit avec différentes stratégies selon le sexe et l'âge larvaire pour éviter les effets négatifs de ces composés. Par contre, lorsqu'ils sont ensemble ces composés ont des effets antagonistes. Ces résultats montrent l'importance de l'action des composés polyphénoliques foliaires dans le contrôle des populations de TBE. D'autre part ces résultats indiquent que les activités de transformation génétique d'épinettes blanches visant à incorporer le gène de production de toxine de Btk devraient être axées sur des plantes contenant des quantités de tannins les plus faibles possibles.

4.1 INTRODUCTION

Bacillus thuringiensis var. *kurstaki* (Btk), une bactérie gram-positive très commune dans les sols, est largement utilisée contre plusieurs lépidoptères pour protéger les ressources

agricoles et forestières. Cette bactérie doit être ingérée par l'insecte visé pour qu'il agisse en provoquant des dommages à l'intestin créant une septicémie mortelle en cas d'ingestion d'une dose létale. Les caractéristiques de la plante hôte peuvent jouer un rôle majeur sur l'efficacité de cet insecticide biologique. Plusieurs auteurs rapportent que les effets létaux et sublétaux des formulations de Btk dépendent fortement du type de la plante sur laquelle l'insecte se nourrit. Par exemple, Bauce et al. (2002) et Carisey et al. (2004) ont démontré que la composition biochimique foliaire des plantes hôtes de la TBE entraînait des variations sur les effets létaux et sublétaux de ce ravageur. Carisey et al. (2004) ont trouvé une corrélation négative entre le contenu de tannins foliaire et l'efficacité de la formulation de Btk Foray 48B qui leur a permis d'expliquer la vulnérabilité élevée de la TBE chez le sapin baumier face aux applications de formulation de Btk comparé à l'épinette blanche. De façon similaire, Appel et Schultz (1994) ont constaté une corrélation négative entre l'efficacité de Btk contre la spongieuse (*Lymantria dispar*) et le contenu foliaire en tannins des chênes. Dans une expérience en laboratoire, Navon et al. (1993) ont démontré que les tannins condensés extraits du coton diminuaient la mortalité causée par les cristaux de Btk (CryIA(c) δ -endotoxine de Btk souche HD-73) chez *Heliothis virescens* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). Cependant, Gibson et al. (1995) ont trouvé que l'ajout de l'acide tannique dans la formulation du Btk augmentait la mortalité des larves de *Trichoplusia ni* (Hubner). Il est clair que l'impact des tannins sur l'efficacité de Btk est fortement relié au contenu de tannins foliaires de la plante hôte et à l'espèce d'insecte visé. Il semble que le système d'interaction insecte-Btk-tannins soit fortement influencé par la nature des tannins en présence de même que par l'espèce d'insecte ciblé.

Ces dernières années, l'utilisation de l'épinette transgénique produisant des toxines de Btk est une approche proposée pour réduire l'impact économique de la TBE sur l'industrie forestière au Canada. De l'autre côté plusieurs études sur les ravageurs agricoles montrent un développement rapide de résistance des insectes à la toxine sur les plantes transgéniques produisant la toxine de Bt (Gould et al. 1995). Chez les plantes qui ont une longue durée de vie comme les arbres sur lesquels on observe une coexistence des insectes à long terme, ce phénomène de développement de résistance à la toxine est à craindre. Pour minimiser ce risque, l'utilisation mixte d'arbres possédant une résistance naturelle avec d'autres arbres

produisant de la toxine de Bt peut être considérée comme une stratégie prometteuse. Un important mécanisme de résistance naturelle des arbres contre la TBE est la production des tannins par le feuillage de l'arbre hôte (Bauce et al. 1994; Carisey et al. 2004). Mais avant l'application d'une stratégie basée sur la combinaison de la résistance naturelle reliée aux tannins foliaires et de la toxine de Btk, il serait donc important d'étudier le système d'interactions TBE - δ -endotoxine de Btk – tannins foliaires de l'épinette blanche. L'objectif de cette étude consiste à déterminer comment la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) et les polyphénols de l'épinette blanche interagissent sur la croissance, la mortalité, le développement et l'utilisation de la nourriture par les larves de la TBE.

4.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

4.2.1 PRÉPARATION DES TANNINS : EXTRACTION ET PURIFICATION

Le feuillage de l'année courante d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) a été récolté en juin 2001 dans un peuplement mature (40-50 ans) de la Forêt Montmorency (47° 19' N, 79° 09' W), une forêt expérimentale de l'Université Laval, afin d'en extraire les tannins. Le feuillage, juste après sa récolte, a été trempé dans l'azote liquide pour préserver ses composantes chimiques. Une fois au laboratoire, le feuillage a été lyophilisé, broyé et conservé à -20° C jusqu'à son utilisation. Un total de 4 kg de feuillage sec fut utilisé afin d'obtenir 320 g de tannins purifiés indiquant que le feuillage de l'année courante de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) contient 7.3% de tannins.

Les tannins ont été extraits à l'acétone 70 % (contenant 1 g d'acide ascorbique par litre) qui est le meilleur solvant dans la récupération de ceux-ci (Hagerman 1988). 300 mg de feuillage sec ont été pesés dans chaque tube à centrifuger, 5 mL du solvant ont été ajoutés et homogénéisés pendant 10 secondes à l'aide d'un homogénéisateur ULTRA-TURRAX T25 à 24 000 tours/min et ce mélange a été centrifugé pendant 5 minutes à 3000 tours/min. Le surnageant a ensuite été retiré. Ces étapes ont été répétées 2 autres fois en homogénéisant avec un VORTEX. Le surnageant retiré (15 mL) a été filtré à la fin avec un papier filtre WHATMAN #41.

Avant de passer à l'isolation et la purification des tannins, nous avons fait évaporer l'acétone à l'aide d'un évaporateur rotatif (YAMATO RE200). Le gel SEPHADEX LH-20 a été utilisé pour la purification des tannins selon la méthode de Hagerman et Butler (1980). Une colonne de 22.8 cm de longueur et 1.7 cm de diamètre a été remplie avec le gel SEPHADEX LH-20. Deux mL de l'extrait a été lavé avec 120 mL d'éthanol 95% et suivi d'un rinçage de 70 mL d'acétone aqueuse 50% pour la récupération des tannins.

Après l'évaporation de l'acétone dans un évaporateur rotatif et la lyophilisation du mélange restant nous obtenons les tannins sous forme de poudre. Avant l'incorporation à la diète artificielle la capacité de précipitation du produit final a été testée à l'aide de la méthode de diffusion radiale décrite par Hagerman (1987) qui consiste à l'observation visuelle de la capacité de précipitation des tannins avec la protéine sérum-albumine (bovine serum albumine : BSA).

4.2.2 PRÉPARATION DE LA NOURRITURE ARTIFICIELLE

La nourriture artificielle a été établie à partir de la recette de McMorran (1965) en modifiant telle que décrite par Bauce et al. (2002) afin d'obtenir les taux de sucre assimilable et d'azote désirés. Le taux de sucre (12 %) et le taux d'azote (2.7%) utilisés sont maintenus stables durant toute la durée de l'élevage et correspondent aux taux moyens trouvés dans le feuillage durant la période d'alimentation de la TBE (Bauce et al. 1994).

La préparation de la nourriture artificielle s'est déroulée en deux étapes principales. Premièrement, nous avons préparé en grande quantité, appliquant la recette de McMorran (1965) en ajustant (Bauce et al. 2002) le taux d'azote et le taux de sucre désirés. Cette phase nous permettait de conserver la nourriture au congélateur jusqu'à son utilisation. À la deuxième étape, la décongélation et le chauffage au four micro-ondes de la diète ont été effectués afin de la rendre liquide. Par la suite, les vitamines, les tannins et la toxine de Btk (*Bacillus thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki*) ont été incorporés selon les niveaux désirés à 55°C. Ce mélange final de nourriture avant son refroidissement et son durcissement est distribué en le coulant dans des petites fioles prépesées en verre de 2.5 mL (KIMBLE 60965D-1) dans lesquelles l'élevage sera réalisé. Ensuite chaque fiole est pesée pour

déterminer le contenu de nourriture fraîche. Cinq fioles supplémentaires sont séchées dans un four à 65° C pendant 48 heures pour calculer le taux d'humidité de chaque lot de diète utilisé. Ceci permet ultérieurement de quantifier la nourriture sèche ingérée par les larves.

La toxine de Btk (*B. thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki*) (CryIAc (HD-73)) utilisée a été préparée par l'équipe de Kees VanFrankenhyuzen (Service Canadien des forêts, Sault-Sainte Marie, ONTARIO) en purifiant et en activant le cristal des protéines obtenu de la fermentation de la souche HD-73.

4.2.3 ÉLEVAGE DES INSECTES

Les insectes utilisés pour cette expérience proviennent du centre de production d'insecte du Service canadien des forêts (Sault-Sainte-Marie ONTARIO) et sont à la fin de leur diapause hivernale obligatoire (trente semaines). La période d'observation pour chaque insecte débutait à partir de la sortie de diapause et se terminait par l'émergence du papillon. La période larvaire a été divisée en deux phases principales soit la période des jeunes larves (de la sortie de la diapause à la fin du 5^{ème} stade) et celle des vieilles larves (6^{ème} stade) car les jeunes et les vieilles larves de la TBE ont des besoins nutritifs différents (Albert et Bauce 1994).

Les larves postdiapausantes sont élevées dans une chambre de croissance dont les conditions sont les suivantes : température 23° C, 65% d'humidité relative et une photopériode de 16:8 (P:S). Le coton à fromage recouvert d'un côté par une feuille de paraffine qui contient les larves reçues en diapause est coupé en morceaux (1-2 cm²). Ces morceaux sont collés sur la face inférieure du couvercle d'un contenant en plastique de 30 mL, du côté paraffine et ces contenants sans nourriture sont placés en chambre de croissance pour l'émergence. Quand les larves commencent à sortir et descendent dans le contenant, on les distribue individuellement dans les fioles contenant de la nourriture qui représentent chaque traitement et on note la date et l'heure d'installation. Quelques jours plus tard, le sexe de la larve est déterminé avec la présence ou l'absence des gonades. Le sexe est vérifié pour chaque individu au stade de chrysalide et à l'émergence de l'adulte.

Chaque groupe d'insecte sortant de la diapause a été distribué aléatoirement à tous les traitements afin de randomiser la distribution des unités d'expérimentales aux traitements.

À la sortie de diapause, un groupe de dix larves a été pesé afin de déterminer le poids initial moyen des larves de stade 2.

Selon le dispositif, on laisse s'alimenter la larve dans la fiole jusqu'à ce qu'elle arrive à la fin du 5^{ème} stade. L'heure de mue est notée. Les excréments produits durant cette période sont ramassés, séchés et pesés. La nourriture restante est séchée et pesée afin de déterminer la nourriture utilisée par la larve durant cette période. Le poids sec de la nourriture au départ est calculé à partir du poids humide et du taux d'humidité moyen de chaque diète. La différence entre le poids de départ et le poids final permet de connaître la quantité de nourriture ingérée par chaque larve. Après avoir pesé la larve au début du 6^{ème} stade, on la place dans une nouvelle fiole. Les mêmes mesures sont répétées pour la gravimétrie et l'heure de mue est notée ainsi que le poids de la chrysalide est déterminé. La chrysalide est placée dans un contenant plastique de 30 mL sans nourriture pour l'émergence de l'adulte. L'heure de l'émergence de l'adulte est aussi notée. La mortalité (si c'est le cas) est notée selon le stade de l'insecte.

4.2.4 MESURES DU pH

Dix insectes supplémentaires par traitement ont été élevés jusqu'au 6^{ème} stade pour les mesures du pH de l'intestin moyen et de l'hémolymphe. L'intestin moyen est la région principale du tube digestif qui joue un rôle majeur pour l'absorption de la nourriture par l'insecte. La toxine agit sur les cellules épithéliales de l'intestin moyen et peut donc négativement affecter ses fonctions. L'activation de l'endotoxine du Btk (*Bacillus thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki*) nécessite un pH alcalin. Les mesures de pH ont été réalisées selon une méthode modifiée de Johnson et Felton (1996) et Keating et al. (1990). Les mesures du pH de l'intestin moyen et de l'hémolymphe sont effectuées en utilisant un pH mètre et une sonde de type ORION modèle 98-10. Une fois au 6^{ème} stade, des larves sont refroidies pendant quelques minutes à -20° C (3-4 min.) afin de les immobiliser. La dissection de l'insecte est ensuite effectuée, le pH de l'hémolymphe est enregistré.

L'hémolymphe est par la suite enlevé de la surface de l'intestin moyen à l'aide d'un papier mouchoir et le pH de l'intestin moyen est déterminé en insérant le bout de la sonde à l'intérieur de celui-ci. Le pH de la nourriture a aussi été mesuré à l'intérieur de 10 contenants de nourritures pour chacun des traitements.

4.2.5 INDICES GRAVIMÉTRIQUES (NUTRITIONNELS)

Pour mieux comprendre l'utilisation de la nourriture par la tordeuse, nous avons utilisé les cinq indices gravimétriques définis par Waldbauer (1968) et Montgomery (1983). Ces cinq indices sont calculés à partir des poids secs de nourriture consommée, des excréments produits, des variations de biomasse chez l'insecte ainsi que des temps de développement mesurés selon les stades larvaires déterminées et les autres stades de l'insecte.

Voici ces indices utilisés et la façon de les calculer :

Le taux relatif d'ingestion (TRI) :

$$TRI = \frac{N_i}{P * T}$$

La digestibilité approximative (DA) :

$$DA = 100 * \frac{N_i - F_p}{N_i}$$

L'efficacité de conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) :

$$ECD = 100 * \frac{GP}{N_i - F_p}$$

L'efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI) :

$$ECI = 100 * \frac{GP}{N_i}$$

Le taux relatif de croissance (TRC) :

$$TRC = \frac{GP}{P * T}$$

où :

Ni = Nourriture ingérée (mg)

Fp = Fèces produits (mg)

GP = Gain en poids (mg) = (PF-PI)

T = Temps de développement (h)

PF = Poids final de la larve (mg)

PI = Poids initial de la larve (mg)

P = Poids moyen de la larve = ((PF-PI) / log (PF/PI)).

4.2.6 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL ET LES ANALYSES STATISTIQUES

Un dispositif factoriel 3x3 a été appliqué avec le facteur de concentration de l'endotoxine CryIAc (HD-73) (BT0=sans toxine-BT1=0.021µg/ml-BT2=1.72µg/ml) et le facteur de tannins (0%-8%-15%) ce qui crée 9 traitements différents. Le nombre de répétition par traitement était de 200 individus. Pour les performances larvaires et les indices gravimétriques globales, le sexe a été inclus comme un 3^{ème} facteur aux analyses. Après avoir constaté une grande différence de consommation de la nourriture entre les mâles et les femelles, les indices gravimétriques des jeunes et des vieilles larves ont été analysés séparément pour les deux sexes.

Les concentrations de la toxine CryIAc (HD-73) utilisées dans notre dispositif ont été choisies en prenant comme base, un test préliminaire (non publié) réalisé par K. van Frankenhuyzen pour lequel la mortalité au 5^{ème} et 7^{ème} jour après l'ingestion de Btk était déterminée. Selon ce test, les taux de mortalité des larves exposées à la toxine aux concentrations de 0.021 et 1.72 dans leur nourriture artificielle étaient de 6 et 21% respectivement au 5^{ème} jour d'observation et de 34 et 53% respectivement au 7^{ème} jour. Dans notre dispositif la mortalité a été observée soit au 5^{ème}, 7^{ème} et 10^{ème} jour après le début de l'ingestion de la toxine de Btk (*Bacillus thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki*). Par la suite, la mortalité a été enregistrée selon le stade.

À la fin de l'extraction du feuillage de l'épinette blanche nous avons obtenu un pourcentage 8 % de tannins en poids sec. Pour voir les effets des tannins sur l'efficacité de la toxine de

Btk (*Bacillus thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki*), une concentration proche à celui du terrain (8%) et le double (15%) ont été testées au cours de l'expérience.

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SAS (Statistical Analysis System) (SAS Institute, 1988). La normalité et l'homogénéité des variances ont été vérifiées puis une analyse de variance multiple (MANOVA) a été effectuée pour les performances larvaires et les indices nutritionnels. La comparaison des moyennes 2 à 2 (LSMEANS) a été effectuée après l'ajustement des seuils de signification selon la méthode de Bonferroni. Cette méthode permet d'ajuster les seuils de probabilité utilisés pour détecter des différences significatives entre les moyennes en fonction du nombre de paramètres mesurés sur une même unité expérimentale. Dans le cas de non respect de la normalité et/ou de l'homogénéité nous avons utilisé le test non-paramétrique de Friedman, c'est-à-dire une analyse de variance sur les rangs avec l'ajustement de Bonferroni. Les indices nutritionnels sont des ratios et ont été ajustés selon la méthode définie par Bauce et al. (1994). La mortalité a été analysée par un modèle linéaire généralisé pour les données de type ratio nommé régression de Poisson suivi d'une comparaison 2 à 2 pour comparer les différences entre les traitements (Agresti 1996 ; PROC GENMOD, SAS Institute, 1988).

4.3 RÉSULTATS

4.3.1 PERFORMANCES LARVAIRES GLOBALES : DU 2^{ÈME} STADE À L'ADULTE

4.3.1.1 Performances générales

4.3.1.1.1 Temps de développement (TD_{tot})

Les individus nourris sur la diète contenant des tannins ont une durée de développement plus longue (Tableau 4.1) (Figure 4.1 a). Les deux concentrations de tannins prolongent de la même manière la durée de développement. Les mâles se développent plus vite que les femelles (Figure 4.1 b).

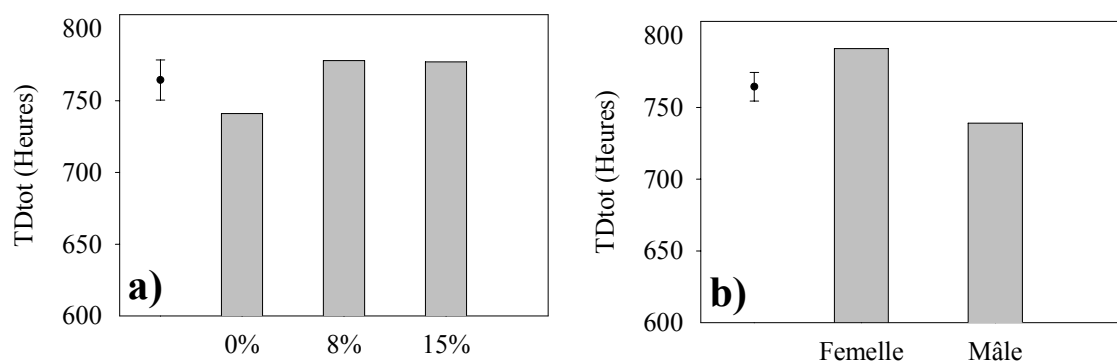


Figure 4.1 La durée de développement des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration de tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

	d.l.	TDj		TDv		TDtot		P06		PC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Bt	2	0.91	0.4015 ^{ns}	0.40	0.6671 ^{ns}	1.43	0.2393 ^{ns}	2.11	0.1221 ^{ns}	3.11	0.0451 ^{ns}
(F _(12;1568) =3.62; p=0.0001) ⁽²⁾											
TT	2	7.44	0.0006 ^{**}	9.27	0.0001 ^{**}	6.90	0.0011 ^{**}	21.29	0.0001 ^{**}	8.80	0.0002 ^{**}
(F _(12;1568) =5.10; p=0.0001) ⁽²⁾											
Sexe	1	2.81	0.0942 ^{ns}	433.96	0.0001 ^{**}	38.31	0.0001 ^{**}	62.35	0.0001 ^{**}	423.74	0.0001 ^{**}
(F _(6;784) =226.06; p=0.0001) ⁽²⁾											
Bt*TT	4	2.73	0.0282 ^{ns}	2.04	0.0875 ^{ns}	2.87	0.0222 ^{ns}	3.61	0.0063 [*]	1.03	0.3931 ^{ns}
(F _(24;2736) =1.63; p=0.0279) ⁽²⁾											
Bt*Sexe	2	0.17	0.8430 ^{ns}	1.61	0.1996 ^{ns}	1.19	0.3048 ^{ns}	1.19	0.3034 ^{ns}	0.69	0.5025 ^{ns}
(F _(12;1568) =0.99; p=0.4595) ⁽²⁾											
TT*Sexe	2	0.29	0.7500 ^{ns}	3.20	0.0412 ^{ns}	1.48	0.2284 ^{ns}	0.07	0.9364 ^{ns}	0.58	0.5608 ^{ns}
(F _(12;1568) =0.75; p=0.7024) ⁽²⁾											
Bt*TT*Sexe	4	0.41	0.8032 ^{ns}	0.94	0.4377 ^{ns}	0.19	0.9444 ^{ns}	2.37	0.0511 ^{ns}	1.90	0.1090 ^{ns}
(F _(24;2736) =0.85; p=0.6791) ⁽²⁾											

Tableau 4.1 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine, de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche et du sexe sur les performances générales de TBE du 2^{ème} stade à l'adulte. TDj : la durée de développement du 2^{ème} stade au début de 6^{ème} stade; TDv : la durée de développement du 6^{ème} stade; TDtot : la durée de développement totale; P06 : le poids larvaire au début du 6^{ème} stade; PC : le poids des chrysalides.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA)

4.3.1.1.2 Mortalité (M_{tot})

L'interaction Bt*Tannin est significative (Tableau 4.2) et une relation antagoniste est observée entre ces deux facteurs; les tannins font plus que doubler la mortalité mais réduisent considérablement l'efficacité de la toxine quand les deux sont combinés. On voit clairement cet effet antagoniste surtout à concentration élevée de toxine (Figure 4.2).

	d.l.	Mj		Mv		Mch		Mtot	
		χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
Bt	2	40.45	0.0001	2.54	0.2803	1.07	0.5869	39.70	0.0001
TT	2	2.80	0.2468	6.62	0.0366	9.84	0.0073	2.26	0.3231
Bt*TT	4	123.88	0.0001	10.79	0.0290	2.76	0.5982	102.59	0.0001

Tableau 4.2 Les résultats d'analyse de mortalité de TBE, du 2^{ème} stade à l'adulte, par la procédure GENMOD des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche. Mj : la mortalité des TBE du 2^{ème} stade à 6^{ème} stade; Mv : la mortalité au 6^{ème} stade; Mch : la mortalité des chrysalides; Mtot : la mortalité totale

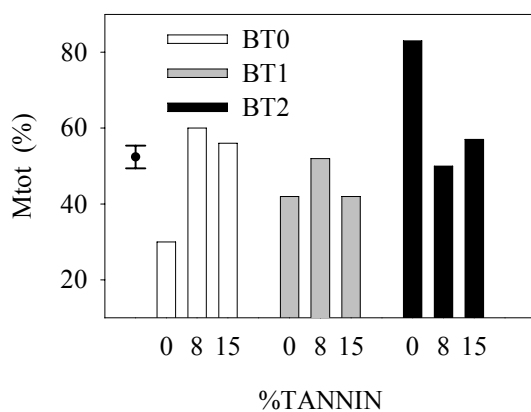


Figure 4.2 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade à l'adulte, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAC (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.1.1.3 Poids des chrysalides (PC)

L'effet du contenu de tannins et du sexe est significatif (Tableau 4.1); les tannins font baisser le poids des chrysalides. Les femelles ont un poids de chrysalide supérieur comparativement aux mâles (Figure 4.3 a, b).

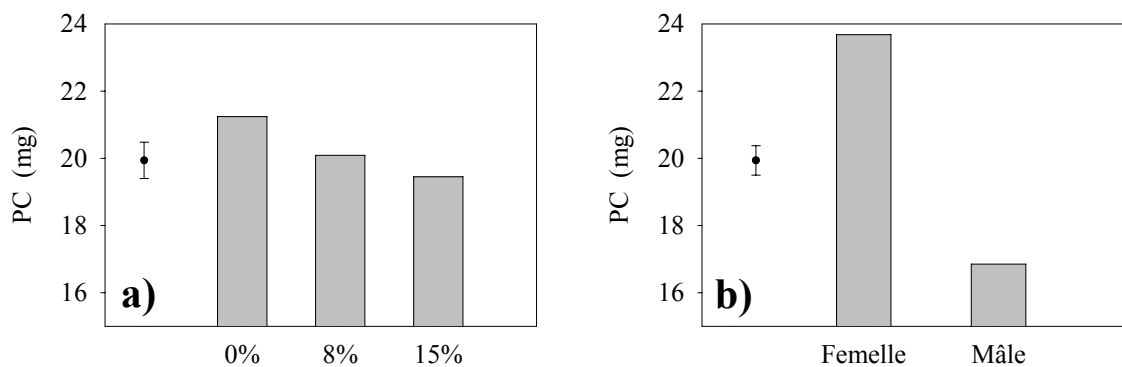


Figure 4.3 Le poids des chrysalides ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration de tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.1.2 L'utilisation de la nourriture

4.3.1.2.1 Digestibilité approximative (DA)

Les interactions Bt*TT, TT*Sexe sur la DA sont significatives (Tableau 4.3). Le contenu de tannins diminue la DA comparée au témoin en présence de la toxine. Sans toxine la forte concentration de tannins augmente légèrement la DA (Figure 4.4 a). La DA est plus élevée chez les femelles comparativement aux mâles et les tannins diminuent la DA des mâles contrairement aux femelles (Figure 4.4 b).

4.3.1.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI)

La toxine, globalement, a un effet positif sur l'ECI (Tableau 4.3). La forte concentration de tannins diminue l'ECI. Les femelles présentent une faible ECI comparée à celle des mâles. L'ECI des femelles est négativement influencée par le contenu de tannins. La forte concentration de tannins a toujours un effet majeur négatif sur l'ECI, mais la combinaison avec la forte concentration de toxine réduit l'effet négatif des tannins (Figure 4.5 a). De

façon générale, l'ECI des mâles est nettement plus élevée que celui des femelles. À forte concentration en tannins l'ECI des mâles est réduite de 4% comparée à celles à 0 ou 8%, alors que pour les femelles, l'ECI à forte concentration est réduite seulement de 10% comparée à celles à 0 et 8% de tannins (Figure 4.5 b).

4.3.1.2.3 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD)

Comme dans le cas d'ECI, le contenu de toxine augmente l'ECD (Tableau 4.3). Les larves réussissent d'augmenter l'ECD à 8% de tannins mais ce n'est pas le cas pour 15% de tannins. Les femelles, comme l'ECI, n'arrivent pas augmenter leur ECD comparées aux mâles. L'ECD des femelles est négativement affectée par la toxine et par les tannins. Par contre, l'ECD des mâles est plus élevée que celle des femelles et influencée positivement par les tannins (Figure 4.6).

	d.l.	DA		ECI		ECD		TRI		TRC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Bt (F _(10;1082) =7.22; p=0.0001) ⁽²⁾	2	7.92	0.0004**	18.45	0.0001**	42.81	0.0001**	2.80	0.0617 ^{ns}	2.84	0.0594 ^{ns}
TT (F _(10;1082) =35.81; p=0.0001) ⁽²⁾	2	48.19	0.0001**	84.20	0.0001**	89.31	0.0001**	43.64	0.0001**	4.69	0.0095*
Sexe (F _(5;541) =143.80; p=0.0001) ⁽²⁾	1	410.17	0.0001**	499.24	0.0001**	1069.9	0.0001**	156.83	0.0001**	7.57	0.0061*
Bt*TT (F _(20;1795) =9.83; p=0.0001) ⁽²⁾	4	5.29	0.0003**	6.66	0.0001**	5.23	0.0004**	0.46	0.7651 ^{ns}	2.12	0.0770 ^{ns}
Bt*Sexe (F _(10;1082) =9.30; p=0.0001) ⁽²⁾	2	0.79	0.4562 ^{ns}	0.87	0.4204 ^{ns}	0.71	0.4939 ^{ns}	2.65	0.0714 ^{ns}	1.76	0.1737 ^{ns}
TT*Sexe (F _(10;1082) =42.56; p=0.0001) ⁽²⁾	2	150.40	0.0001**	44.72	0.0001**	85.41	0.0001**	20.54	0.0001**	2.40	0.0914 ^{ns}
Bt*TT*Sexe (F _(20;1795) =9.30; p=0.0001) ⁽²⁾	4	2.09	0.0813 ^{ns}	0.89	0.4704 ^{ns}	5.23	0.0004**	0.56	0.6945 ^{ns}	1.56	0.1848 ^{ns}

Tableau 4.3 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine, de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche et du sexe sur les indices nutritionnels des femelles de TBE du 2^{ème} stade à la chrysalide. DA : La digestibilité approximative; ECI : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECD : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRI : Le taux relatif d'ingestion; TRC : Le taux relatif de croissance.

⁽¹⁾ Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.

⁽²⁾ Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

4.3.1.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI)

La consommation des larves est dépendante des tannins (Tableau 4.3); une consommation élevée est observée chez les traitements riches en tannins. Le TRI est nettement plus faible chez les mâles et dicté encore une fois par les tannins mais contrairement aux femelles, on constate une légère diminution causée par ces derniers à 8% de tannins comparée au témoin (Figure 4.7).

4.3.1.2.5 Taux relatif de croissance (TRC)

La croissance diminue à mesure que le contenu en tannins augmente. Une plus faible croissance des femelles est observée par rapport aux mâles (Tableau 4.3 ; Figure 4.8).

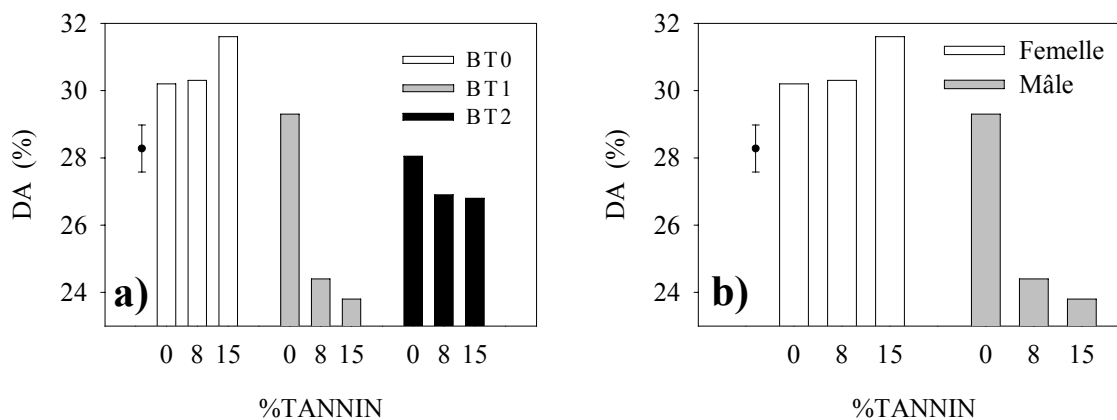


Figure 4.4 La digestibilité approximative (DA) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon les interactions a) Bt*TT et b) TT*Sexe (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

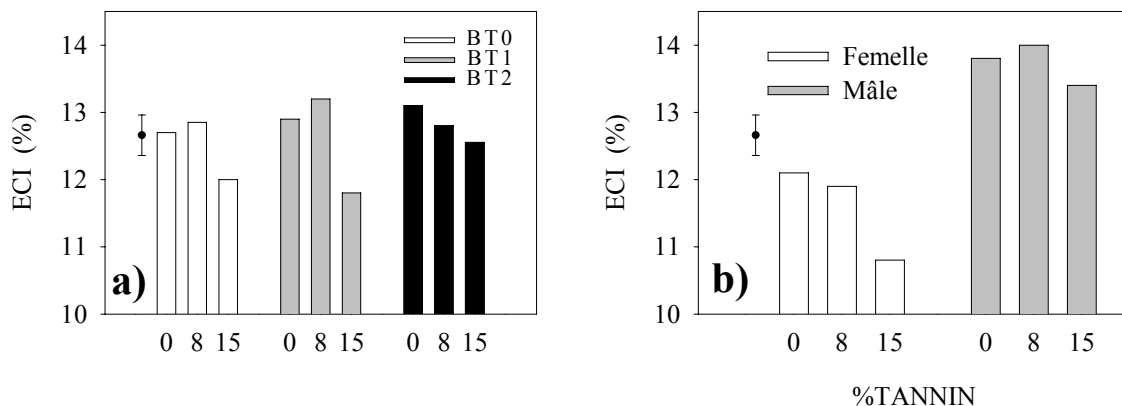


Figure 4.5 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon les interactions a) Bt*TT et b) TT*Sexe (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

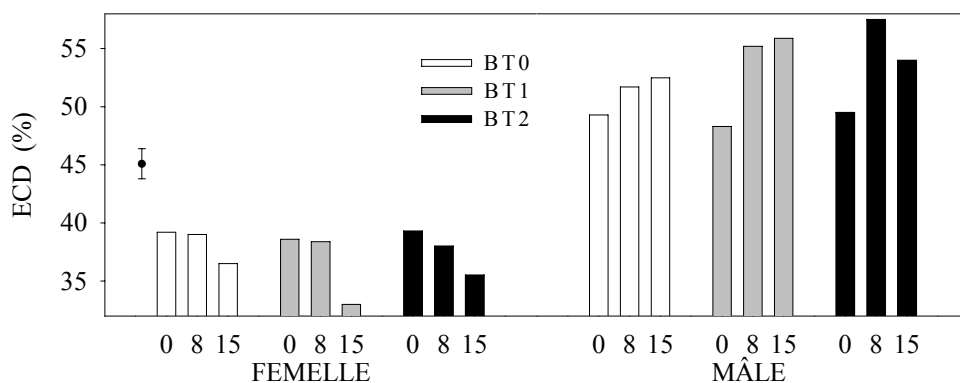


Figure 4.6 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT*Sexe (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

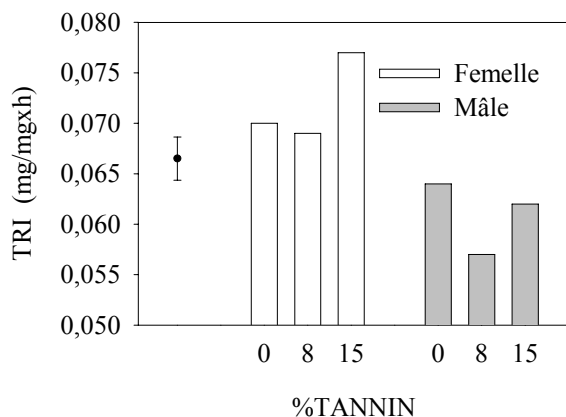


Figure 4.7 Le taux relatif d'ingestion (TRI) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon l'interaction TT*Sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

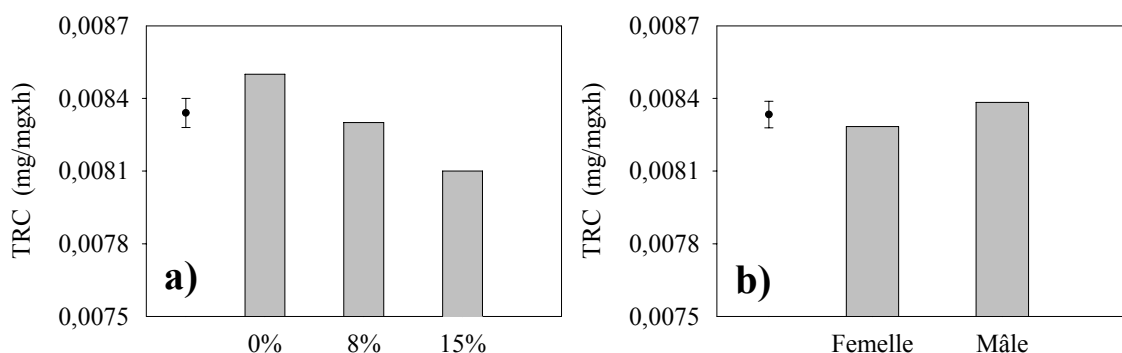


Figure 4.8 Le taux relatif de croissance (TRC) des TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration des tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.1.3 Mesures de pH

La toxine et les tannins affectent significativement le pH de la nourriture (Tableau 4.5). Le contenu de tannins diminue légèrement le pH de la nourriture quelque soit la concentration de toxine. Le pH de l'hémolymphe baisse par la présence de toxine d'une façon non significative. Le pH de l'intestin moyen prend des valeurs alcalines. À l'exception de la forte concentration de toxine, la présence des tannins fait augmenter le pH de l'intestin moyen d'une façon non significative. Dans l'intestin moyen, la toxine augmente l'alcalinité à 0% de tannins, mais diminue le pH à 15% de contenu en tannins (Tableau 4.4).

Bt	TT	pH		
		la nourriture	l'hémolymphe	l'intestin moyen ⁽¹⁾
0	0	6.07±0.16	7.05±1.10	9.16±0.85
0	8	5.87±0.11	7.24±0.90	9.51±0.30
0	15	5.61±0.16	6.78±0.50	9.64±0.26
1	0	5.99±0.11	6.57±0.08	9.33±0.44
1	8	5.78±0.20	6.55±0.13	9.63±0.26
1	15	5.45±0.25	6.70±0.32	9.58±0.31
2	0	5.89±0.14	6.58±0.07	9.51±0.30
2	8	5.61±0.35	6.55±0.08	9.50±0.17
2	15	5.44±0.28	6.58±0.08	9.49±0.25

Tableau 4.4 Les moyennes (±ET) des mesures de pH pour les 9 différents traitements pour la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en µg de toxine par ml de nourriture) (BT : 0=sans toxine-1=0.021µg/ml-2=1.72µg/ml; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

⁽¹⁾ Les femelles avec l'intestin plein de nourriture

	d.l.	pH					
		Diète		Hémolymphe		Intestin moyen	
		F	p	F	p	F	p
Bt	2	6.46	0.0025**	2.22	0.1156	0.29	0.7482
TT	2	62.72	0.0001**	0.42	0.6572	1.55	0.2178
Bt*TT	4	0.70	0.5959	1.08	0.3697	0.88	0.4793

Tableau 4.5 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur des mesures de pH pour les 9 traitements.

4.3.2 PERFORMANCES LARVAIRES DES JEUNES LARVES : DU 2^{ÈME} STADE À LA FIN DE 5^{ÈME} STADE

4.3.2.1 Performances générales

4.3.2.1.1 Temps de développement (TD_j)

La durée de développement des jeunes larves est prolongée par la présence des tannins dans leur nourriture (Tableau 4.1 ; Figure 4.9). Les deux concentrations de tannins augmentent le temps de développement des jeunes larves approximativement un jour comparé au témoin.

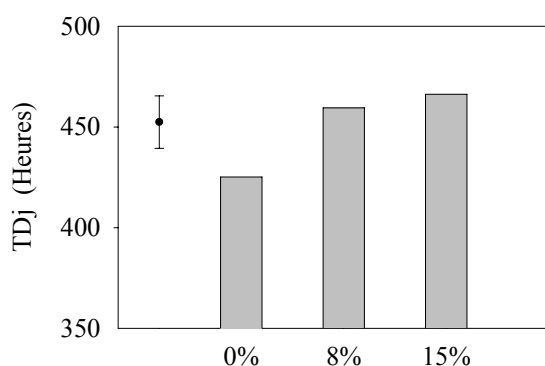


Figure 4.9 La durée de développement des jeunes TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration de tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.2.1.2 Poids des larves à la fin du 5^{ème} stade ($P06$)

Les femelles ont un poids supérieur à celui des mâles (Figure 4.10 a). De plus, l'interaction Bt*Tannin est significative (Tableau 4.1) et les tannins diminuent le poids des larves mais cet effet est plus accentué pour les traitements sans toxine (Figure 4.10 b). Le poids des larves n'est pas très affecté à faible concentration de toxine et à taux de tannins équivalent du feuillage. Par contre, le poids le plus élevé est observé d'une façon étonnante, à forte concentration de toxine sans tannins (Figure 4.10 b). À faible concentration de toxine, pour 0 et 8% de tannins les poids sont semblables mais très diminués par rapport au témoin (BT0 et 0% de tannins).

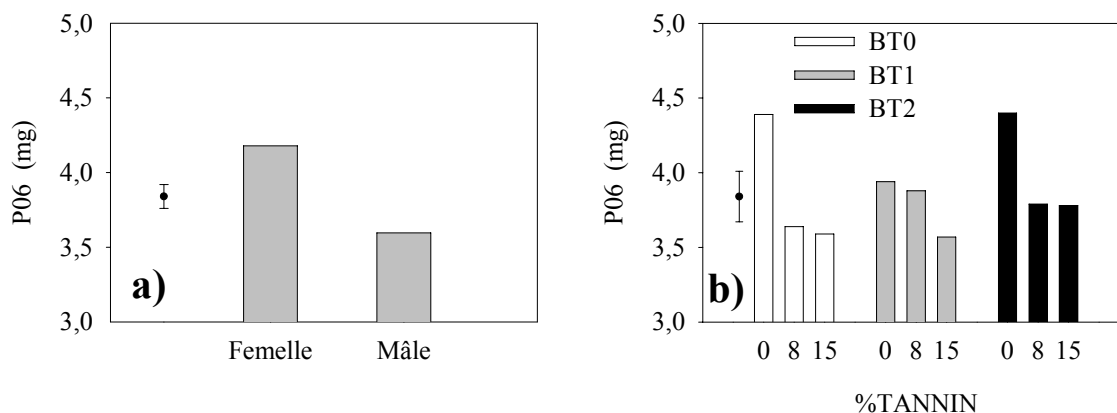


Figure 4.10 Le poids des larves à la fin du 5^{ème} stade ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) le sexe et l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.2.1.3 Mortalité (M_j)

Dans le cas d'interaction Bt*Tannin on observe un effet antagoniste. Les tannins seuls font presque doubler la mortalité. Cependant, combinés à la toxine, ils diminuent l'efficacité de celle-ci et cela de façon très marquée à forte concentration de toxine (Tableau 4.2 : Figure 4.11). À faible concentration en toxine et à 8% de tannins la mortalité augmente légèrement par rapport à 0 et 15% de tannins.

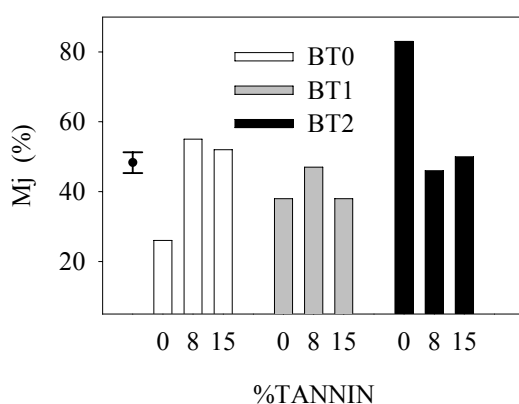


Figure 4.11 Le pourcentage de mortalité des TBE ($\pm 2ET$), du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade, élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.2.2 L'utilisation de la nourriture

4.3.2.2.1 Digestibilité approximative (DA_j)

L'effet de la toxine et l'effet des tannins sur la DA_j sont significatifs chez les jeunes femelles (Tableau 4.6). La présence de la toxine à forte concentration diminue la DA_j , tandis que la forte concentration de tannins l'augmente (Figure 4.12).

Pour les jeunes mâles, à faible concentration de toxine la DA_j baisse à 8% de tannins et augmente à 15% tandis qu'on observe une augmentation graduelle de la DA_j par les tannins à forte concentration de toxine (Tableau 4.7) (Figure 4.13).

4.3.2.2.2 Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECl_j)

L' ECl_j des femelles est influencée par la toxine et par les tannins (Tableau 4.6). La faible concentration de toxine diminue légèrement l' ECl_j mais c'est le cas contraire pour la forte concentration. De l'autre côté, on observe une diminution de l' ECl_j à concentration élevée en tannins (Figure 4.14).

Chez les mâles, l' ECl_j augmente avec la concentration de toxine. L'effet des tannins sur l' ECl_j varie selon la concentration de toxine (Figure 4.15). Les tannins sans toxine réduisent l' ECl_j des mâles. À faible concentration de toxine, 8% de tannins augmente l' ECl_j comparée à 0 et 15 % de tannins. Pour la forte concentration de toxine l' ECl_j est similaire à 0 et 8 % alors que 15% de tannins la réduit légèrement.

4.3.2.2.3 Efficacité de conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_j)

La toxine et les tannins influencent l' ECD_j des femelles (Tableau 4.6). L'effet de la toxine sur l' ECD_j est mineur mais on observe une diminution importante à fort contenu de tannins (Figure 4.16).

Chez les mâles (Tableau 4.7), on observe un effet des tannins presque semblables à 0 et 1.72 μg de toxine sur l' ECD_j alors qu'à faible concentration en toxine la concentration à 8% de tannins entraîne une augmentation nette de l' ECl_j (Figure 4.17).

	d.l.	DAj		ECIj		ECDj		TRIj		TRCj	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Bt (F _(10;518) =8.08; p=0.0001) ⁽²⁾	2	6.44	0.0018**	6.76	0.0013**	7.04	0.0010**	2.58	0.0777 ^{ns}	0.33	0.7163 ^{ns}
TT (F _(10;518) =15.95; p=0.0001) ⁽²⁾	2	15.46	0.0001**	27.27	0.0001**	53.14	0.0001**	20.91	0.0001**	9.72	0.0001**
Bt*TT (F _(20;859) =4.68; p=0.0001) ⁽²⁾	4	1.97	0.0986 ^{ns}	2.49	0.0434 ^{ns}	0.28	0.8933 ^{ns}	1.34	0.2535 ^{ns}	1.62	0.1685 ^{ns}

Tableau 4.6 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des jeunes femelles de TBE du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance.

	d.l.	DAj		ECIj		ECDj		TRIj		TRCj	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Bt (F _(10;262) =6.71; p=0.0001) ⁽²⁾	2	1.71	0.1832 ^{ns}	14.22	0.0001**	4.02	0.0189 ^{ns}	1.61	0.2015 ^{ns}	1.15	0.3167 ^{ns}
TT (F _(10;262) =9.30; p=0.0001) ⁽²⁾	2	39.27	0.0001**	33.92	0.0001**	58.28	0.0001**	41.92	0.0001**	4.55	0.0111 ^{ns}
Bt*TT (F _(5;131) =7.06; p=0.0001) ⁽²⁾	4	6.63	0.0001**	10.64	0.0001**	6.81	0.0001**	1.82	0.1254 ^{ns}	1.62	0.1673 ^{ns}

Tableau 4.7 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des jeunes mâles de TBE du 2^{ème} stade au 6^{ème} stade. DAj : La digestibilité approximative; ECIj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDj : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIj : Le taux relatif d'ingestion; TRCj : Le taux relatif de croissance.

- (1) Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.
- (2) Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

4.3.2.2.4 Taux relatif d'ingestion (TRI_j)

La consommation des jeunes larves est essentiellement affectée par le niveau de tannins quel que soit le sexe (Tableau 4.6, Tableau 4.7). Le faible contenu de tannins cause une légère diminution de la consommation comparée au témoin tandis qu'une augmentation importante est obtenue par le riche contenu de tannins (Figure 4.18, Figure 4.19).

4.3.2.2.5 Taux relatif de croissance (TRC_j)

Les tannins diminuent la croissance des femelles (Tableau 4.6 ; Figure 4.20). On n'observe aucun effet de la toxine ni des tannins chez les mâles (Tableau 4.7).

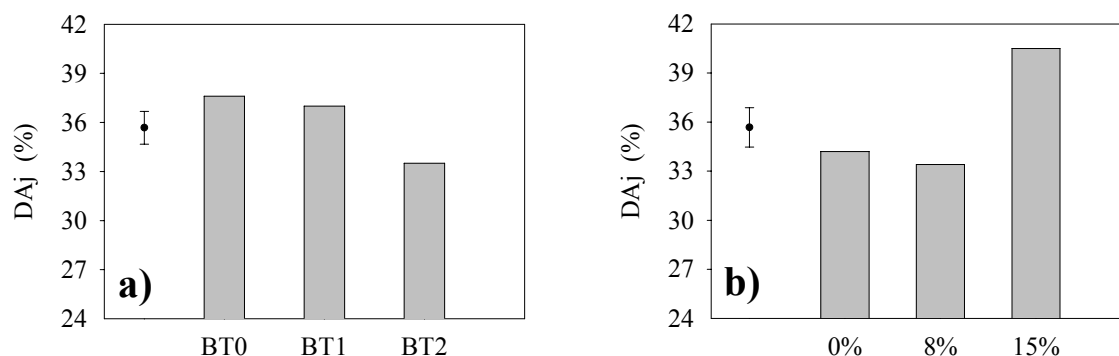


Figure 4.12 La digestibilité approximative (DAj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAC (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) la concentration de toxine et b) la concentration des tannins (0=sans toxine-1= $0.021\mu\text{g/ml}$ -2= $1.72\mu\text{g/ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

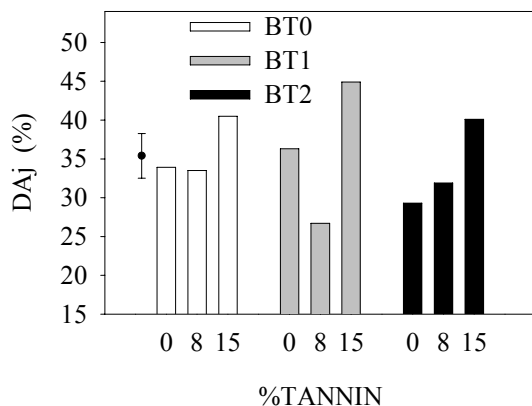


Figure 4.13 La digestibilité approximative (DAj) des jeunes mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

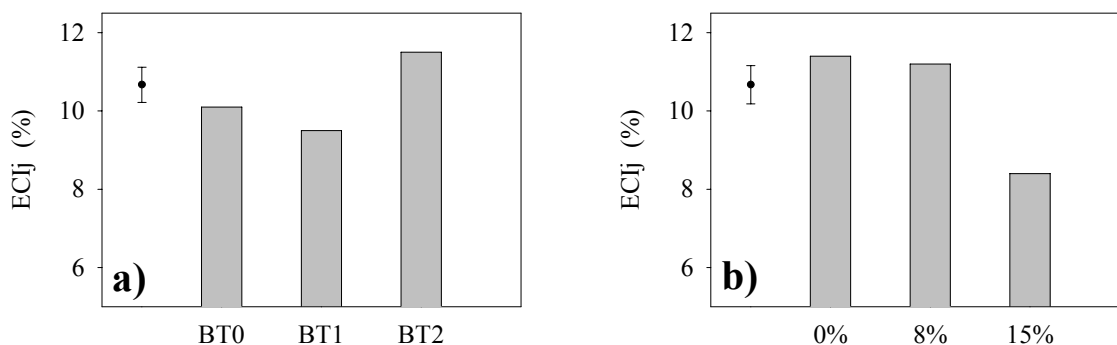


Figure 4.14 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) la concentration de toxine et b) la concentration des tannins (0=sans toxine-1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

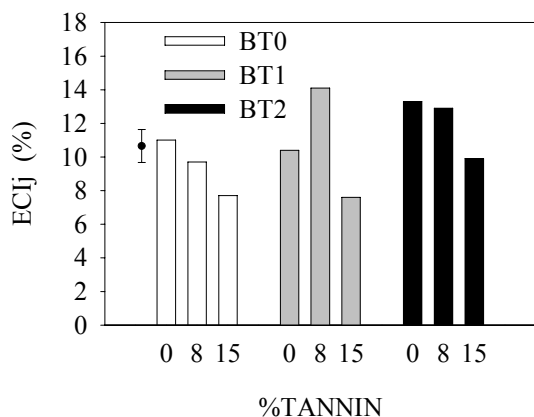


Figure 4.15 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECIj) des jeunes mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

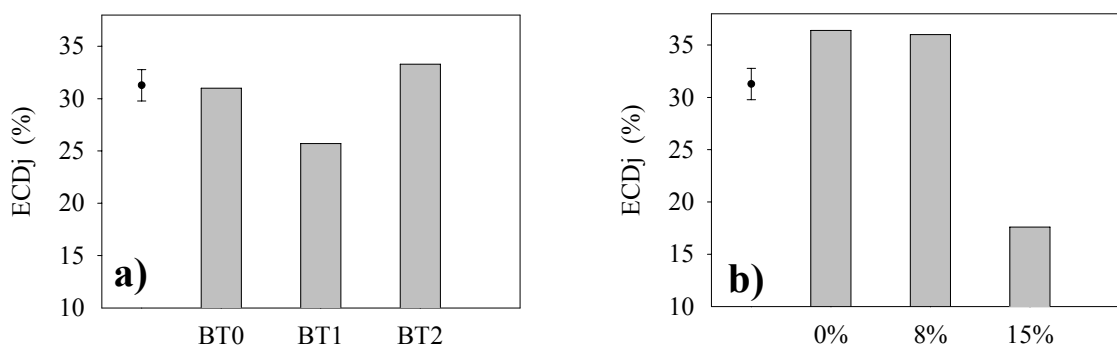


Figure 4.16 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon a) la concentration de toxine et b) la concentration des tannins (0=sans toxine-1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

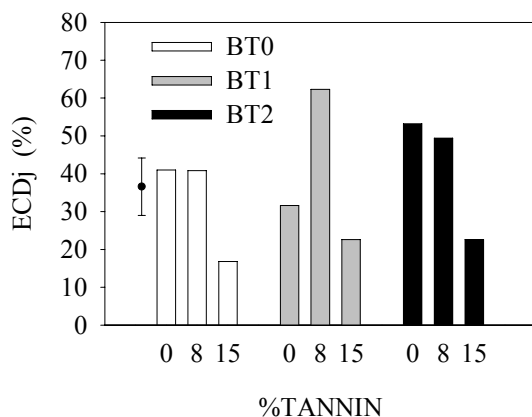


Figure 4.17 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDj) des jeunes mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine- BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

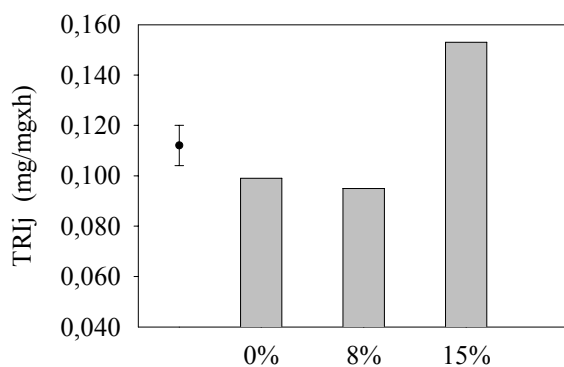


Figure 4.18 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

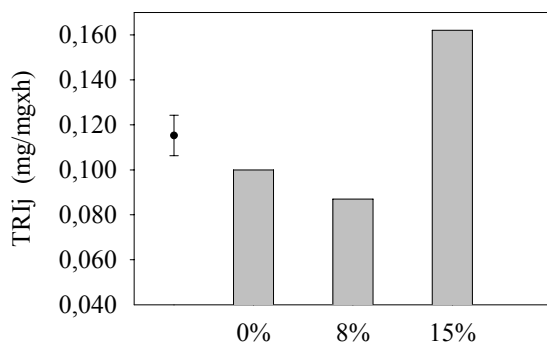


Figure 4.19 Le taux relatif d'ingestion (TRIj) des jeunes mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

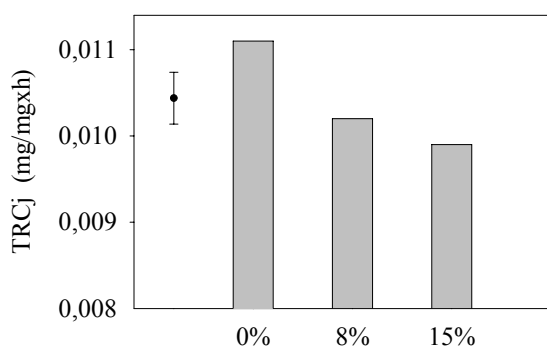


Figure 4.20 Le taux relatif de croissance (TRCj) des jeunes femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.3 PERFORMANCES LARVAIRES DES VIEILLES LARVES : 6^{ÈME} STADE

4.3.3.1 Performances générales

4.3.3.1.1 Temps de développement (TD_v)

La durée de développement des vieilles larves est positivement affectée par le contenu de tannins (Tableau 4.1 ; Figure 4.21 a). Les mâles se développent plus vite que les femelles (Figure 4.21 b).

4.3.3.1.2 Mortalité (M_v)

La mortalité chez les vieilles larves est relativement faible comparée aux jeunes. Pour ce stade de TBE la mortalité varie entre 0 et 6% (Figure 4.22).

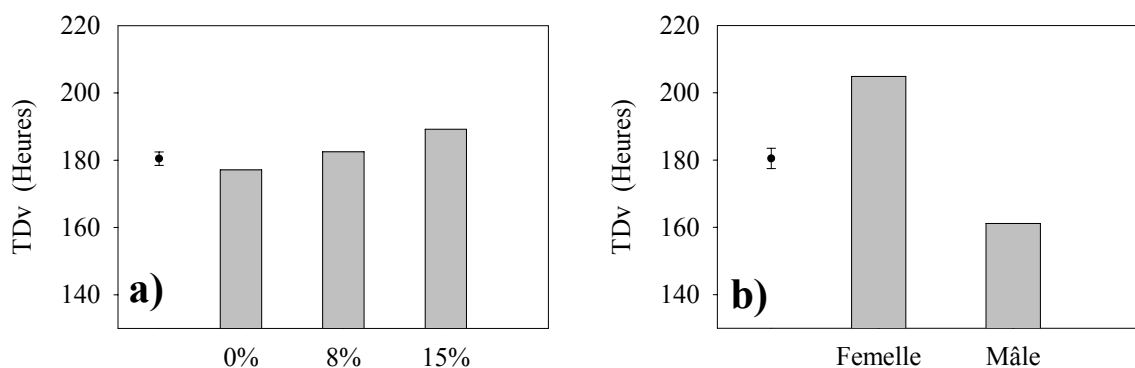


Figure 4.21 La durée de développement des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon a) la concentration de tannins et b) le sexe (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

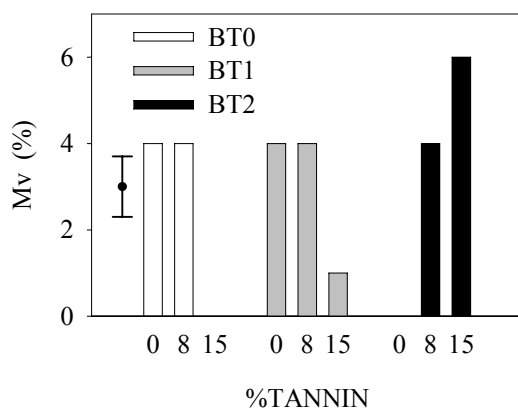


Figure 4.22 Le pourcentage de mortalité des vieilles TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.3.3.2 L'utilisation de la nourriture

4.3.3.2.1 Digestibilité approximative (DA_v)

La DA_v des femelles est influencée par la concentration de toxine (Tableau 4.8), mais les écarts entre les concentrations sont faibles (Figure 4.23). La faible concentration de toxine augmente légèrement la DA_v comparée à la nourriture sans toxine et à forte concentration de toxine. La DA_v des mâles est plus faible que celui des femelles et il diminue avec l'augmentation des tannins (Tableau 4.9) (Figure 4.24).

	d.l.	DAv		ECIv		ECDv		TRIv		TRCv	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Bt (F _(10;674) =1.53; p=0.1258) ⁽²⁾	2	4.79	0.0088*	0.97	0.3793 ^{ns}	0.56	0.5715 ^{ns}	1.86	0.1568 ^{ns}	2.10	0.1240 ^{ns}
TT (F _(10;674) =7.74; p=0.0001) ⁽²⁾	2	0.81	0.4444 ^{ns}	19.44	0.0001**	6.90	0.0011**	9.14	0.0001**	1.70	0.1849 ^{ns}
Bt*TT (F _(20;1118) =1.01; p=0.4426) ⁽²⁾	4	0.65	0.6254 ^{ns}	1.34	0.2547 ^{ns}	1.20	0.3089 ^{ns}	0.33	0.8581 ^{ns}	0.85	0.4959 ^{ns}

Tableau 4.8 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des vieilles femelles de TBE (6^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIv : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance.

	d.l.	DAv		ECIv		ECDv		TRIv		TRC	
		F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾	F	p ⁽¹⁾
Bt (F _(10;616) =0.70; p=0.7242) ⁽²⁾	2	1.25	0.2867 ^{ns}	1.28	0.2787 ^{ns}	0.97	0.3782 ^{ns}	1.31	0.2705 ^{ns}	1.59	0.2052 ^{ns}
TT (F _(10;616) =346.31; p=0.0001) ⁽²⁾	2	28.10	0.0001**	0.17	0.8403 ^{ns}	416.18	0.0001**	1.89	0.1517 ^{ns}	0.81	0.4436 ^{ns}
Bt*TT (F _(20;1023) =1.56; p=0.0564) ⁽²⁾	4	3.27	0.0117 ^{ns}	0.61	0.6589 ^{ns}	0.36	0.8400 ^{ns}	5.29	0.0004**	3.90	0.0040*

Tableau 4.9 Les résultats d'analyse de variance multiple des interactions de la concentration de toxine et de la concentration des tannins foliaires de l'épinette blanche sur les indices nutritionnels des vieux mâles de TBE (6^{ème} stade). DAv : La digestibilité approximative; ECIv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée; ECDv : L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée; TRIv : Le taux relatif d'ingestion; TRCv : Le taux relatif de croissance.

- (1) Les valeurs de p après l'ajustement de Bonferroni. * Effet significatif (p<0.01); ** Effet très significatif (p<0.002); ^{ns} Effet non significatif.
- (2) Le test de Wilk's lambda (Procédure de MANOVA).

4.3.3.2.2 *Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI_v)*

L'ECI_v des femelles est significativement affectée par le contenu de la nourriture en tannins (Tableau 4.8). Une augmentation du contenu en tannins se traduit par une légère diminution de celle-ci (Figure 4.25). On ne constate aucun effet significatif des facteurs chez les mâles au niveau de l'ECI_v (Tableau 4.9).

4.3.3.2.3 *Efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_v)*

L'ECD_v est influencée par le contenu de tannins quelque soit le sexe des larves (Tableau 4.8, Tableau 4.9). Chez les femelles, une faible diminution est observée en fonction du contenu de tannins (Figure 4.26). Par contre, chez les mâles, on observe une forte augmentation de l'ECD_v à faible contenu de tannins (Figure 4.27).

4.3.3.2.4 *Taux relatif d'ingestion (TRI_v)*

Le contenu de tannins affecte significativement la consommation des vieilles femelles (Tableau 4.8) en l'augmentant (Figure 4.28) tandis que chez les mâles on observe une interaction significative Bt*Tannin (Tableau 4.9). À faible concentration de toxine le TRI_v des mâles est minimal avec 8% de tannins, à forte concentration de toxine on constate l'inverse (Figure 4.29).

4.3.3.2.5 *Taux relatif de croissance (TRC_v)*

Aucun effet significatif n'est constaté chez les femelles au niveau du taux relatif de croissance (Tableau 4.8). Par contre, l'interaction Bt*Tannin pour les mâles est significative (Tableau 4.9) et l'effet des tannins varie en fonction de la concentration en toxine (Figure 4.30). Sans toxine les tannins augmentent légèrement la croissance des mâles de façon non significative. Les mâles sur la nourriture sans tannins à faible concentration de toxine ont une meilleure croissance tandis que la présence des tannins combinée avec la faible concentration de toxine réduit brutalement la croissance des mâles. À forte concentration de toxine les mâles à 8% de tannins obtiennent un petit avantage de croissance comparée à 0 et 15% en tannins.

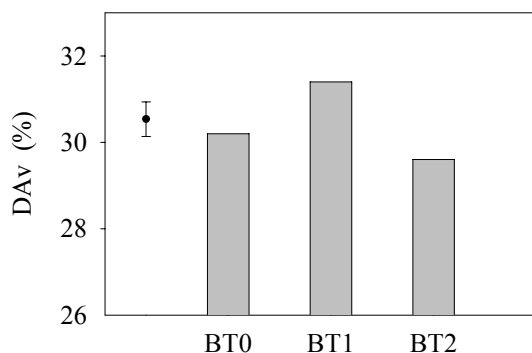


Figure 4.23 La digestibilité approximative (DAv) des vieilles femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon la concentration de toxine (0=sans toxine-1=0.021 $\mu g/ml$ -2=1.72 $\mu g/ml$).

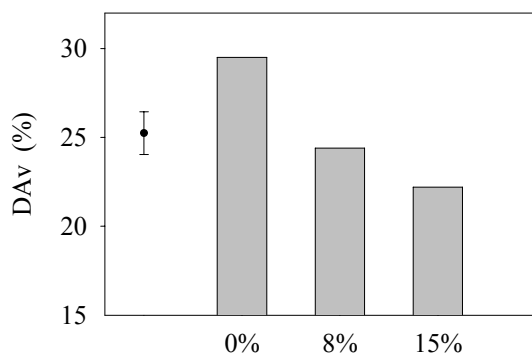


Figure 4.24 La digestibilité approximative (DAv) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

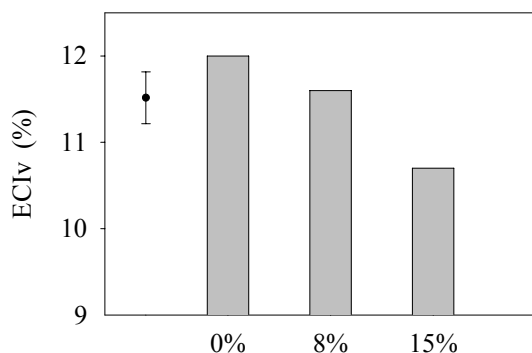


Figure 4.25 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture ingérée (ECI_v) des vieilles femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

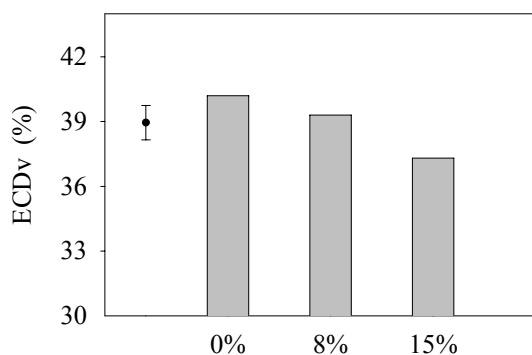


Figure 4.26 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECD_v) des vieilles femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevées sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

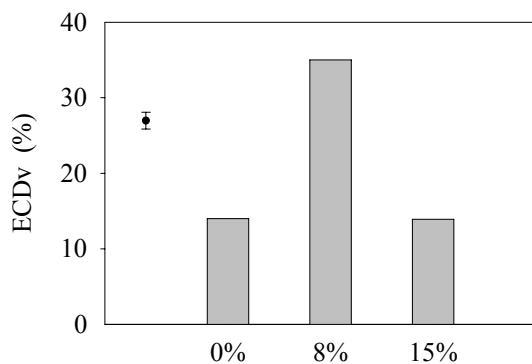


Figure 4.27 L'efficacité de la conversion en biomasse de la nourriture digérée (ECDv) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

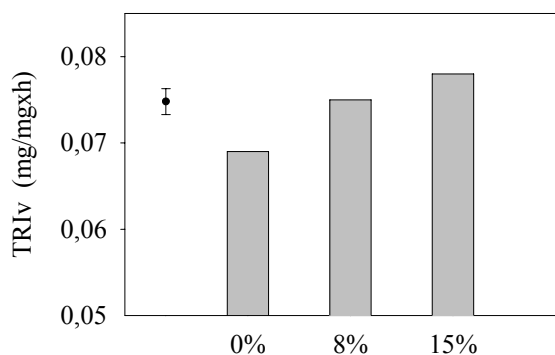


Figure 4.28 Le taux relatif d'ingestion (TRIV) des vieilles femelles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) selon la concentration des tannins (Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

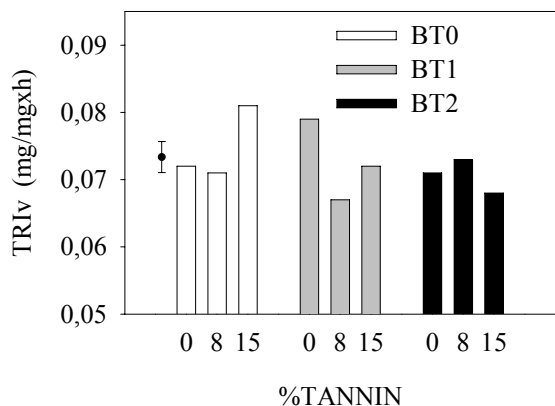


Figure 4.29 Le taux relatif d'ingestion (TRIV) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

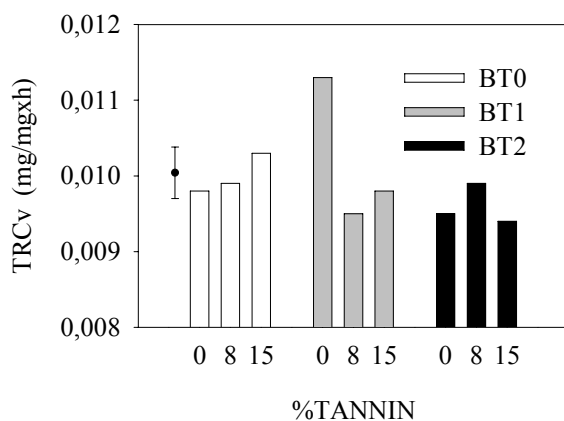


Figure 4.30 Le taux relatif de croissance (TRCv) des vieux mâles de TBE ($\pm 2ET$) élevés sur la nourriture artificielle contenant des tannins foliaires de l'épinette blanche et la toxine de Btk (CryIAc (HD-73)) (en μg de toxine par ml de nourriture) selon l'interaction Bt*TT (BT0=sans toxine-BT1=0.021 $\mu\text{g}/\text{ml}$ -BT2=1.72 $\mu\text{g}/\text{ml}$; Les concentrations de tannins : 0%, 8%, 15% (en poids sec)).

4.4 DISCUSSION

Les extraits polyphénoliques de l'épinette blanche affectent négativement les performances biologiques et les indices nutritionnels des larves de TBE. Les tannins de l'épinette blanche seuls, augmentent la durée de développement et la mortalité larvaire. Au taux de tannins

équivalent à celui du feuillage, la toxine à faible concentration réduit la durée de développement comparativement à une absence de toxine, tandis qu'à forte concentration elle entraîne un allongement de la durée de développement tant pour les mâles que pour les femelles. L'effet sublétal du Btk observé sur la vitesse de développement larvaire de l'insecte concorde avec les observations de Lawrence et al. (1997) et de Bause et al. (2002).

L'action de la toxine de *Bacillus thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki* (Btk) au niveau de la mortalité larvaire est évidente. Individuellement, les tannins et la toxine de Btk augmentent la mortalité des larves de TBE. Par contre, lorsqu'ils sont ensemble, ces composés ont des effets antagonistes. Ainsi l'ajout des tannins réduit les effets négatifs de la toxine sur l'insecte. Carisey et al. (2004) ont observé sur le terrain une corrélation négative entre la mortalité causée par le Btk au 5^{ème} et 6^{ème} stade larvaire de la TBE et les quantités de tannins ingérées par l'insecte. Compte tenu que l'insecticide biologique *Bacillus thuringiensis* Berliner (Bt) est un produit qui doit être ingéré par l'insecte et qu'il agit directement sur le système digestif de celui-ci, il n'est pas surprenant que les composantes de la nourriture de l'insecte influencent l'efficacité de ce biopesticide. La vulnérabilité des insectes envers les entomopathogènes peut être influencée par les composés allélochimiques des plantes hôtes ingérées (Shepard et Dahlman 1988; Ramoska et Todd 1985). Les résultats de plusieurs autres études supportent cette hypothèse (Keating et Yendol 1987; Keating et al. 1988; Barbosa 1988). Ces composés phytochimiques peuvent avoir un effet positif sur l'efficacité de Bt (Felton et Dahlman 1984; Ludlum et al. 1991; Sivamani et al. 1992) ou un effet de réduction d'effets létaux et sublétaux (Lüthy et al. 1985; Krischik et al. 1988; Lord et Undeen 1990; Navon et al. 1993). Sivamani et al. (1992) observent une augmentation de l'efficacité de *Bacillus thuringiensis* var. *galleriae* sur *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) en présence de resorcinol et d'acide gallique, deux types de phénols simples trouvés abondamment dans les cultivars de coton résistants aux attaques d'insectes (Ananthkrishnan et al. 1990). Au niveau de certaines substances polyphénoliques tels que les tannins condensés, Navon et al. (1993) ont montré une réduction d'efficacité de la δ -endotoxine de Bt suite à l'ajout de tannins condensés de coton dans une diète d'*H. virescens*. Contrairement à notre étude qui couvre l'ensemble de la période d'alimentation larvaire, l'étude de Navon et al. (1993) ne couvre

qu'une courte période (72 h pour la mortalité et 7 jours pour les effets sublétaux) du développement de l'insecte. De même, Appel et Schultz (1994) signalent que les tannins purifiés de chêne inhibent le Thuricide (une formulation commerciale de *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*) pour *Lymantria dispar* L. Les résultats de ces études sont consistants avec les effets antagonistes des tannins d'épinette blanche et de la toxine de Btk sur la mortalité de la TBE. En général, les résultats observés dans la littérature tendent à montrer que les tannins hydrolysés accroissent le caractère toxique du Bt (Gibson et al. 1995) alors que les tannins condensés agissent comme élément antagoniste à la toxine (Navon et al. 1993).

Les tannins sont présents dans plus de la moitié des espèces végétales et sont considérés comme des agents antiherbivores (Haslam 1988). Ils se lient aux protéines, aux enzymes digestives et ils peuvent être toxiques pour certaines espèces d'insectes. Les tannins hydrolysés se lient à pH=3-4 et le pouvoir complexant diminue au dessus de pH=5. Les tannins condensés se lient indépendamment du pH quand il est inférieur à 8, mais au dessus de pH=8 le pouvoir complexant diminue (Zucker 1983). Schultz (1983) émet l'hypothèse qu'un insecte adapté à manger une nourriture riche en tannins aurait un pH élevé ce qui le rendrait plus susceptible au Bt. Le pH de l'intestin moyen de la plupart des lépidoptères est alcalin et peut atteindre 10 (Berenbaum 1980; Gringorten et al. 1992). Celui-ci crée un milieu favorable pour la solubilisation et la digestion des protoxines de Btk (Dent 1993; van Frankenhuyzen 1993). De plus, l'acide tannique, un tannin hydrolysé a été identifié comme agent induisant des nécroses de l'intestin, des lésions et la dégénérescence des cellules épithéliales (Bernays et Chamberlain 1980; Bernays et al. 1980; Steinley et Berenbaum 1985; Raubenheimer 1992). Gibson et al. (1995) signalent que la toxine de Bt s'accrocherait sur des récepteurs spécifiques tandis que les complexes tannin hydrolysé-Bt s'accrocheraient sur des récepteurs non spécifiques de l'intestin. Ainsi le complexe tannin hydrolysé-Bt serait plus apte à affecter les cellules épithéliales de l'insecte que le Bt seul qui pour sa part a besoin d'un site spécifique sur la cellule épithéliale.

Il semble que la nature des tannins présents dans la plante hôte (tannins hydrolysés vs condensés) et la physiologie de l'insecte ciblé telle que son pH intestinal soient des facteurs

dominants pour tenter de prédire l'impact des interactions Btk-tannins sur les insectes herbivores.

Nos mesures de pH de l'intestin moyen de la TBE, comme Bauce et al. (2002) indiquent, montrent qu'il est alcalin variant entre 9,16 et 9,64 (Tableau 4.4). Étant donné que le pH de l'intestin moyen de la TBE est très alcalin, la formation de complexes toxine-tannins hydrolysés de l'épinette blanche est peu probable. Ainsi contrairement à l'effet synergique constaté par Gibson et al. (1995), nos résultats mettent en évidence un antagonisme du Btk et des tannins, probablement condensés, aboutissant à une diminution des effets négatifs des tannins et du Btk sur la TBE. Lüthy et al. (1985) ont montré que globalement, les composés phénoliques présents dans le feuillage d'épinette blanche peuvent inactiver, tout au moins en partie, la δ -endotoxine du Btk.

Lorsqu'ils sont en présence d'une nourriture déficiente en contenu ou en disponibilité d'azote, certains insectes phytophages, incluant la TBE (Bidon 1993; Carisey et Bauce 1997), ont tendance à augmenter leur ingestion afin d'acquérir l'azote nécessaire à leur développement (Mattson 1980; Lindroth 1993). D'autre part, les tannins sont reconnus pour leur affinité avec les protéines, notamment les tannins condensés dont l'affinité avec les protéines est optimale au pH de 8, un pH proche de celui que nous avons trouvé dans le tractus digestif de la TBE (pH=9). Par conséquent, il n'est pas étonnant que nos résultats montrent que la TBE augmente sa consommation de nourriture quand on double la quantité de tannins dans sa nourriture. Cette augmentation d'ingestion serait vraisemblablement causée par le fait que les tannins rendent non disponibles à l'insecte une bonne partie de l'azote contenue dans la nourriture.

Tel que montré par Bauce et al. (2002) avec une formulation commerciale de Btk (Foray 48B), la toxine a peu d'impact sur les indices nutritionnels. Toutefois, celle-ci réduit les taux d'ingestion de nourriture. Cette réduction est vraisemblablement le résultat de l'arrêt temporaire d'alimentation larvaire lorsque l'insecte est exposé au Btk. Ce phénomène d'arrêt d'alimentation suite à une ingestion d'une dose de Btk a été largement documenté dans la littérature.

Lorsque l'on considère l'ensemble du développement larvaire de la TBE, les tannins affectent tous les indices nutritionnels et ceci tant chez les mâles que chez les femelles. Toutefois, les mâles et les femelles réagissent différemment à l'augmentation du contenu de tannins. La digestibilité approximative (DA) des femelles augmente à forte concentration de tannins. Cette observation est cependant contradictoire avec l'hypothèse que les tannins sont des réducteurs de digestibilité (Bernays 1978; Bernays et al. 1981; Manuwoto et Scriber 1986; Karowe 1989). Pour leur part, les mâles ont une DA réduite en présence de tannins. Si on considère que les tannins forment des complexes avec les protéines (Zucker 1983) et diminuent l'azote disponible, ce phénomène est en accord avec l'hypothèse de réduction de digestibilité et la constatation de Mattson (1980) qui observe une augmentation de la DA des insectes phytophages quand le taux d'azote de la nourriture atteint à un taux optimal d'un taux faible.

La digestibilité élevée des femelles ne leur permet pas de suffisamment compenser pour leur faible efficacité de conversion de sorte qu'elles ont une croissance réduite en présence de tannins. En ce qui concerne les mâles, ceux-ci ingèrent moins de nourriture que les femelles par unité de poids ($TRI_{\text{mâles}}=0,061$ mg/mg.h, $TRI_{\text{femelles}}=0,072$ mg/mg.h) et par conséquent moins de toxine ce qui leur donne probablement la chance d'avoir plus de cellules épithéliales fonctionnelles non endommagées par la toxine. Ceci expliquerait le fait que contrairement aux femelles les mâles augmentent leur efficacité de conversion en présence des tannins et ainsi amoindrissent l'effet de ces composés secondaires sur leur croissance. Les mâles et les femelles semblent utiliser des stratégies différentes pour amoindrir les effets des tannins sur leur croissances. Quoiqu'il en soit ces stratégies ne sont pas totalement suffisantes pour éviter les effets négatifs des tannins sur la croissance des larves de TBE.

Les variations de tannins influencent tous les indices nutritionnels des jeunes larves tant pour les femelles que les mâles. Le besoin d'azote des jeunes stades de la TBE étant connu (Harvey 1974), l'effet de blocage des tannins force les jeunes TBE à augmenter la DA lorsque la concentration en tannins est élevée. Ceci apparaît comme le seul moyen des jeunes stades pour compenser l'impact négatif des tannins car leur efficacité de conversion diminue en présence des tannins. D'une façon étonnante, on observe une corrélation

négative entre la concentration de la toxine et la DA des jeunes femelles qu'elles compensent par une conversion plus élevée quand la concentration de toxine est élevée dans la nourriture. Les jeunes mâles aussi sont capables d'augmenter leur efficacité de conversion dans le cas de forte concentration de toxine mais contrairement aux femelles leur DA est plus élevée lorsque la toxine est à forte concentration.

Contrairement à ce que nous avons observé dans le cas des jeunes larves, les indices nutritionnels des vieilles larves ne sont pas très affectés par les variations de toxine. Au niveau de l'impact des tannins sur les vieilles larves, les effets négatifs de ces composés de défense de la plante sont particulièrement marqués sur l'efficacité de conversion de la nourriture.

L'interaction antagoniste entre les tannins et la toxine se reflète sur les indices nutritionnels. Les mâles et les femelles agissent avec différentes stratégies. Par contre au niveau de la mortalité, un indicateur majeur dans la gestion des ravageurs, l'effet de l'interaction est similaire pour les deux sexes dans notre étude.

Face à une croissance énorme de demande en ressources ligneuses, un régime forestier peut prévoir la mise en place de plantations d'essences à croissance rapide comme l'épinette blanche, un des arbres hôtes préférentiels de la TBE. Cependant, d'un point de vue entomologique, cette stratégie est très risquée car de nombreuses théories indiquent que la croissance rapide des plantes ligneuses va de pair avec une faible résistance des arbres aux insectes. C'est le cas de la théorie de la vigueur des plantes de Price (1991) et de la balance carbone/azote de Bryant et al. (1983). Ces théories sont d'ailleurs en accord avec plusieurs travaux sur la TBE (Bauce 1996 ; Herms et Mattson 1992).

Contre le phénomène de faible résistance des épinettes à croissance rapide à la TBE, on peut envisager des pulvérisations d'insecticides biologiques comme le Btk. Des études récentes (Bidon 1999 ; Bauce et al. 2002 ; Carisey et al. 2004) et nos résultats ont cependant montré que les profils biochimiques du feuillage réduisent l'efficacité des traitements au Btk et obligent l'utilisation de formulations à très forte concentration et des répétitions d'arrosage ce qui est d'une part coûteux et d'autre part moins accepté d'un point de vue environnemental (Carisey et al. 2004). L'utilisation de plante transgénique

produisant des toxines de Bt est une autre avenue mais dans ce cas-ci le phénomène de développement de résistance de l'insecte à la toxine et l'effet antagoniste de la biochimie foliaire tel que prouvé dans cette expérience constitue les points faibles de cette stratégie.

Pour pallier ces points faibles, il existe plusieurs types de stratégie de la gestion de résistance des insectes. Une de ces stratégies est la méthode de la dose élevée/mixture qui implique 2 aspects : (1) l'application de la toxine au ravageur visé à concentration élevée, et (2) le mélange spatial des zones toxiques et non toxiques. Lorsque l'agent de contrôle est une plante produisant la toxine de Bt, l'aspect de mixture de la stratégie réfère à l'utilisation des plantes toxiques (qui produit la toxine) et non toxiques pour freiner le développement d'insectes résistants (Klepetka et Gould 1996).

Nos résultats ont clairement montré que les tannins fournissent une certaine défense à l'arbre mais réduisent l'efficacité de la toxine de Btk. Le choix des épinettes qui produisent moins de tannins peut être une bonne précaution de départ pour les travaux transgéniques visant à intégrer la toxine de Btk à cette espèce d'arbre. D'autre part, les épinettes produisant plus de tannins peuvent être considérées comme des arbres possédant une résistance naturelle qui pourraient être utilisés en plantation ou comme refuge dans les plantations transgéniques de type Btk pour diluer le développement de résistance des TBE au Bt.

4.5 BIBLIOGRAPHIE

Agresti, A., 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley, New York.

Albert, P.J. & Bauge, É., 1994. Feeding preferences of fourth- and sixth-instar spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae for foliage extracts from young and old balsam fir hosts. *Environmental Entomology*, 23: 645-653.

Ananthakrishnan, T.N., Senrayan, R., Annadurai, R.S. & Murugesan, S., 1990. Antibiotic effects of resorcinol, gallic acid and phloroglucinol on *Heliothis armigera* Hübner (Insecta: Noctuidae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Science)* 99: 39-52

- Appel, H.M. & Schultz, J.C., 1994. Oak tannins reduce effectiveness of thuricide (*Bacillus thuringiensis*) in the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Economic Entomology*, 87: 1736-1742.
- Barbosa, P., 1988. Natural enemies and herbivore-plant interaction: influence of plant allelochemicals and host specificity. In: Novel aspects of insect-plant interactions (eds). P. Barbosa, D.K. Letourneau, John Wiley and Sons, New York, pp. 201-299.
- Bauce, É., 1996. One and two years impact of commercial thinning on spruce budworm feeding ecology and host tree foliage production and chemistry. *Forestry Chronicle*, 72: 393-398.
- Bauce, É., Bidon, Y. & Berthiaume, R., 2002. Effects of food nutritive quality and *Bacillus thuringiensis* on feeding behaviour, food utilization and larval growth of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) when exposed as fourth- and sixth-instar larvae. *Agricultural and Forest Entomology*, (4): 57-70.
- Bauce, É., Crépin M., & Carisey, N., 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia* 97: 499-507.
- Berenbaum, M., 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. *American Naturalist*, 115: 138-146.
- Bernays, E.A., 1978. Tannins: an alternative viewpoint. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 44-53.
- Bernays, E.A. & Chamberlain, D.J., 1980. A study of tolerance of ingested tannin in *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 26: 415-420.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & McCarthy, P., 1980. The differential effects of ingested tannic acid on different species of Acridoidea. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 28: 158-166.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & Leather, E.M., 1981. Tolerance of acridids to ingested condensed tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 7: 247-256.
- Bidon, Y., 1993. Influence des sucres solubles et de l'azote sur la croissance, le développement et l'utilisation de la nourriture par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). Thèse de Maîtrise ès Science. Université Laval, Ste-Foy (Québec), Canada. 63 pp.
- Bidon, Y., 1999. Interactions entre la qualité du substrat nutritif et le *Bacillus thuringiensis* (Bt) sur le comportement, les performances et l'utilisation de la nourriture par les larves de tordeuse de bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). Thèse de doctorat, Université Laval, St-Foy, Canada, 180 pp.

- Bryant, J.P., Chapin, F.S. & Klein, D.R., 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.
- Carisey, N. & Bauce, É., 1997. Impact of balsam fir foliage age on sixth-instar spruce budworm growth, development and food utilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 257-264.
- Carisey, N., Bauce, É., Dupont, A. & Miron, S., 2004. Effects of bud phenology and foliage chemistry of balsam fir and white spruce trees on the efficacy of *Bacillus thuringiensis* against the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Agricultural and Forest Entomology*, 6: 55-69.
- Dent, D.R., 1993. The use of *Bacillus thuringiensis* as an insecticide. Exploitation of Microorganisms (ed. By D.G. Jones), pp.19-43. Chapman & Hall, London.
- Felton, G.W. & Dahlman, D.L., 1984. Allelochemical induced stress: Effects of L-canavanine on the pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* in *Manduca sexta*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 44: 187-191.
- Gibson, D.M., Gallo, L.G., Krasnoff S.B. & Ketchum, R.E.B., 1995. Increased efficacy of *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* in combination with tannic acid. *Journal of Economical Entomology*, 88: 270-277.
- Gould, F., Anderson, A., Reynolds, A., Bumgarner, L. & Moar, W., 1995. Selection and genetic analysis of a *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) strain with high levels of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxins. *Journal of Economical Entomology*, 88: 1545-1559.
- Gringorten, J.L., Milne, R.E., Fast, P.G., Sohi, S.S. & Van Frankenhuyzen, K., 1992. Suppression of *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin activity by low alkaline pH. *Journal of Invertebrate Pathology*, 60: 47-52.
- Hagerman, A.E., 1987. Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology*, 13: 437-449.
- Hagerman, A.E., 1988. Extraction of tannin from fresh and preserved leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 14(2): 453-461.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980. Condensed tannin purification and characterization of tannin-associated proteins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 128(5): 947-952.
- Harvey, G.T., 1974. Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). 1. Soluble sugars. *Canadian Entomologist*, 106: 353-365.

- Haslam, E., 1988. Plant polyphenols (syn. Vegetable tannins) and chemical defense-a reappraisal. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 1789-1805.
- Herms, D. A. & Mattson, W. J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67:283-335.
- Johnson, K.S. & Felton, G.W., 1996. Physiology and dietary influences on midgut redox conditions in generalist lepidopteran larvae. *Journal of Insect Physiology*, 42(3): 191-198.
- Karowe, D.N., 1989. Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant antiherbivore chemistry. *Oecologia*, 80: 507-512.
- Keating, S.T. & Yendol, W.G., 1987. Influence of selected host plants on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) larval mortality caused by a baculovirus. *Environmental Entomology*, 16: 459-462.
- Keating, S.T., Yendol, W.G. & Schultz, J.C., 1988. Relationship between susceptibility of gypsy moth larvae (Lepidoptera: Lymantridae) to a baculovirus and host plant constituents. *Environmental Entomology*, 17: 952-958.
- Keating, S.T., Schultz, J.C. & Yendol, W.G., 1990. The effect of diet on gypsy moth (*Lymantria dispar*) larval midgut pH, and its relationship with larval susceptibility to a baculovirus. *Journal of Invertebrate Pathology*, 56: 317-326.
- Klepetka, B. & Gould, F., 1996. Effects of age and size on mating in *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): Implications for resistance management. *Environmental Entomology*, 25(5): 993-1001.
- Krischik, V.A., Barbosa, P. & Reichelderfer, C.F., 1988. Three trophic level interactions: Allelochemicals, *Manduca sexta* (L.), and *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* Berliner. *Environmental Entomology*, 17(3): 476-482.
- Lawrence, R.K., Mattson, W.J. & Haack, R.A., 1997. White spruce and spruce budworm: defining the phenological window of susceptibility. *Canadian Entomologist*, 129(2): 291-318.
- Lindroth, R.L., 1993. Food conversion efficiencies of insect herbivores. *Food Insects Newsletter*, 6: 8-11.
- Lord, J.C. & Undeen, A.H., 1990. Inhibition of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* toxin by dissolved tannins. *Environmental Entomology*, 19: 1547-1551.
- Ludlum, C.T., Felton, G.W. & Duffey, S.S., 1991. Plant defenses: Chlorogenic acid and polyphenol oxidase enhance toxicity of *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* to *Heliothis zea*. *Journal of Chemical Ecology*, 17(1): 217-237.

- Lüthy, P., Hofmann, C. & Jaquet, F., 1985. Inactivation of delta-endotoxin of *Bacillus thuringiensis* by tannin. *FEMS Microbiology Letters*, 28: 31-33.
- Manuwoto, S. & Scriber, J.M., 1986. Effects of hydrolysable and condensed tannin on growth and development of polyphagous Lepidoptera: *Spodoptera eridania* and *Callosamia promethea*. *Oecologia*, 69: 225-230.
- Mattson, W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review Ecology Systematics* 11: 119-161.
- McMorran, A., 1965. A synthetic diet for the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera :Tortricidae). *The Canadian Entomologist*, 97: 58-62.
- Montgomery, M.E., 1983. Biomass and nitrogen budgets during larval development of *Lymantria dispar* and *Choristoneura fumiferana*: allometrics relationships. In: Talerico R.L., Montgomery M. (ed) CANUSA workshop on forest defoliator-host-interactions: a comparison between gypsy moth and spruce budworm, New Haven, CT, 5-7 April 1983 General Technical Report NE-85. USDA Forest Service, Broomall, PA. pp. 133-140.
- Navon, A., Hare, J.D. & Federici, B.A., 1993. Interactions among *Heliothis virescens* larvae, cotton condensed tannin and the CryIA(c) δ -endotoxine of *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 2485-2499.
- Price, P.W., 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 62: 244-251.
- Ramoska, W.A. & Todd, T., 1985. Variation in efficacy and viability of *Beauvaria bassiana* in the chinch bug (Hemiptera: Lygaeidae) as a result of feeding activity on selected host plants. *Environmental Entomology*, 14: 146-148.
- Raubenheimer, D., 1992. Tannic acid, protein, and digestible carbohydrate: dietary imbalance and nutritional compensation in locusts. *Ecology*, 73: 1012-1027.
- SAS Institute, 1988. SAS user's guide; statistics 1988. SAS Institute Cary, NC.
- Schultz, J.C., 1983. Impact of variable plant defensive chemistry and susceptibility to naturel enemies. In 'Plant Resistance to Insect' (P.A. Hedin, ed.), pp. 37-54. American Chemical Society, Washington, D.C.
- Shepard, M. & Dahlman, D.L., 1988. Plant induced stresses as factors in natural enemy efficacy. In: Plant stresses insect interactions (Ed.) E.A. Heinrich. John Wiley & Sons, New York, pp. 263-330.

- Sivamani, E., Rajendran, N., Senrayan, R., Ananthakrishnan, T.N. & Jayaraman, K., 1992. Influence of some plant phenolics on the activity of δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* var. *galleriae* on *Heliothis armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63: 243-248.
- Steinly, B.A. & Berenbaum, M., 1985. Histopathological effects of tannins on the midgut epithelium of *Papilio polyxenes* and *Papilio glaucus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39: 3-9.
- Van Frankenhuyzen, K., 1993. The challenge of *Bacillus thuringiensis*. *Bacillus thuringiensis*, an Environmental Biopesticide: Theory and Practice (ed. By P.F. Entwistle, J.S. Cory, M.J. Bailey and Higgs), pp. 1-35. John Wiley & Sons, New York.
- Waldbauer, G.P., 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology*, 5: 229-288.
- Zucker, W.V., 1983. Tannins: Does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist*, 121: 335-365.

5 CONCLUSION GÉNÉRALE

Les travaux sur les éclaircies précommerciales effectuées dans le but de manipuler la résistance des jeunes sapinières à la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (TBE) ont permis de démontrer qu'à court terme (un an après l'intervention), ce traitement entraîne de profondes modifications biochimiques dans le feuillage au détriment de la résistance du type antibiose des arbres hôtes à l'insecte. Nous avons constaté une diminution des composés polyphénoliques du feuillage de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Miller) dans les peuplements traités et ainsi, vers la fin de la période d'alimentation des larves, peu importe le traitement reçu. Cette diminution des tannins fut corrélée avec une augmentation de survie larvaire sur le terrain, ce qui nous a amené à tester le rôle des tannins dans l'alimentation de la TBE.

L'expérience entreprise au laboratoire en conditions contrôlées simulant les variations polyphénoliques durant le cycle d'alimentation de la TBE a démontré l'effet négatif de ces composés sur les performances biologiques en augmentant la mortalité et la durée de développement quelque soit le type de protéine utilisé comme base de substrat artificiel (soja ou caséine). Comme les tannins forment des complexes avec les protéines, cette propriété change selon la structure et le type de ces deux composés (Zucker 1983). Les tests à l'aide du soja, une source de protéine végétale pour l'élevage artificiel nous a donné des résultats de performances pour la TBE en deçà de ceux obtenus à l'aide de la caséine ou du feuillage indiquant que ce type de protéine ne contient pas les composants chimiques nécessaires pour les besoins métaboliques de cet insecte. Les performances sur caséine ont cependant été comparables à celles obtenues sur feuillage sur le terrain.

En se basant sur le pourcentage de tannins trouvés dans le feuillage du sapin baumier, différentes doses de ces composés ont été ajoutées dans la nourriture artificielle de la TBE à base de caséine afin d'examiner 'la plasticité' de l'insecte face à la variation du contenu en tannins foliaires. Des effets négatifs sur les performances de l'insecte sont détectés à mesure que les contenus en tannins de sapin baumier augmentent dans son substrat alimentaire. D'autre part nos résultats ont montré que la TBE est capable d'ajuster son

processus d'utilisation de la nourriture de façon à limiter partiellement les impacts négatifs des tannins sur sa survie, sa croissance et son développement.

L'éclaircie peut être considérée comme un outil de lutte indirecte contre la TBE permettant d'accroître la résistance des sapins lorsque utilisée dans un cadre préventif avant le début de l'épidémie car la forte production foliaire engendrée par le traitement sur les arbres résiduels quelques années (3) après le traitement augmente leur tolérance à la défoliation (Bauce 1996). Notre expérience de simulation (Chapitre I) démontre cependant la faiblesse de cet outil juste après son application (à court terme) par la diminution des composés polyphénoliques. La lutte directe contre la TBE se fait avec le Bt, un insecticide biologique à base de bactéries (*Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*). Plusieurs études ont montré, chez divers systèmes arbres-insectes que les profils biochimiques du feuillage et particulièrement les tannins sont aptes à influencer l'efficacité de Bt positivement (Felton et Dahlman 1984 ; Ludlum et al. 1991 ; Sivamani et al. 1992) ou négativement (Krischik et al. 1988 ; Navon et al. 1993 ; Appel et Schultz 1994). Nos résultats montrent (Chapitre III) que les composés polyphénoliques de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), un autre arbre hôte de la TBE, se comportent comme un mécanisme de défense (résistance) contre la TBE. Par contre, un effet "antagoniste" se voit clairement lorsqu'on analyse l'interaction entre la toxine de Bt et les composés polyphénoliques présents dans le feuillage.

Les tannins forment un large groupe de composés chimiques ayant diverses caractéristiques selon la structure de leur molécule. Cette diversité rend difficile de faire des généralisations à propos de leur fonction dans l'alimentation des herbivores. Plusieurs travaux mettent en évidence leur capacité à précipiter certaines molécules (ex. les protéines, les enzymes digestives, les ions métalliques), d'autres leur effet toxique pour certaines espèces ravageuses comme nous avons pu observer dans le système TBE-tannins de ses plantes hôtes. La formation des complexes des tannins avec les protéines diminue la quantité d'azote libre (diminution du ratio azote/tannins) et se traduit par une croissance réduite et une durée de développement prolongée. À côté de cette réduction de la disponibilité de l'azote nutritionnel, il ne faut pas oublier la réduction d'efficacité de conversion liée à la perte des cellules épithéliales endommagées directement par les tannins (Chapitre II). Dans

le cas de la TBE, nos résultats confirment que les variations des composés polyphénoliques de ses plantes hôtes jouent un rôle important dans les performances biologiques larvaires.

Recommandations et Perspectives

L'étude des composés polyphénoliques dans la nutrition de la TBE a permis d'identifier un certain rôle défensif de ces composés. Ce rôle s'exprimait principalement par une mortalité élevée, une durée de développement prolongée et des poids réduits à la fin des stades. Nous sommes en mesure d'expliquer grâce à nos dispositifs d'expérimentation la mortalité élevée observée due à la présence des tannins. De l'autre côté, il serait nécessaire de vérifier expérimentalement la relation entre la durée de développement prolongée et l'impact des ennemis naturels sur le taux de survie de l'insecte ainsi que l'impact probable des poids réduits des chrysalides causés par les tannins sur la fécondité de celles-ci.

L'utilisation des extraits polyphénoliques foliaires dans nos expériences est plus adéquate que l'usage des composés commerciaux comme l'acide tannique et le quebracho pour comprendre leur fonction dans la nutrition de la TBE car ces extraits décrivent mieux la diversité et l'impact net des interactions entre les tannins des arbres hôtes et l'insecte. Cette étude met en lumière non seulement l'impact des tannins dans l'alimentation de la TBE mais ouvre de nouvelles perspectives de recherches pouvant contribuer à une meilleure compréhension des relations TBE-tannins de ses arbres hôtes. Par exemple, l'analyse des deux groupes de tannins principaux (hydrolysé-condensé) séparément mériterait d'être entreprise. La grande diversité des tannins et leur complexité moléculaire sont assez connues et dans ce contexte, il serait donc important, comme prochaine étape de cette étude, d'identifier les molécules tanniques produites par les plantes hôtes de la TBE et leur rôle afin de les intégrer aux méthodes de lutte. De l'autre côté, le type et la structure des protéines aussi jouent un rôle important dans l'interaction tannin-protéine (Zucker 1983 ; Van Hoven et Furstenburg 1992) qui influence directement la qualité nutritive du feuillage. La détermination des types de protéines foliaires des arbres hôtes de la TBE et leur affinité envers les tannins serait pertinente pour parfaire nos connaissances sur les interactions tannins-TBE.

Nous avons vu clairement que l'éclaircie précommerciale créait des variations dans le contenu polyphénolique du feuillage de sapin baumier. D'autres facteurs comme le type de drainage, le sol, les défoliations antérieures ayant la possibilité de modifier la production des tannins mériteraient d'être testés pour mieux guider le gestionnaire forestier.

Bibliographie

- Albert, P.J. & Bauce, É., 1994. Feeding preferences of fourth- and sixth-instar spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae for foliage extracts from young and old balsam fir hosts. *Environmental Entomology*, 23: 645-653.
- Albert, P.J., Cearley, C., Hanson, F. & Parisella, S., 1982. Feeding responses of eastern spruce budworm larvae to sucrose and other carbohydrates. *Journal of Chemical Ecology*, 8: 223-239.
- Albert, P.J. & Parisella, S., 1985. Feeding preferences of eastern spruce budworm larvae in two-choice tests with combinations of host-plant extracts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38: 221-225.
- Albert, P.J. & Parisella, S., 1988. Feeding preferences of eastern spruce budworm larvae in two-choice tests with extracts of mature foliage and with pure amino acids. *Journal of Chemical Ecology*, 14(8): 1649-1656.
- Appel, H.M. & Martin, M.M., 1990. Gut redox conditions in herbivorous lepidopteran larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3277-3290.
- Appel, H.M. & Schultz, J.C., 1992. Activity of phenolics in insects: the role of oxidation. pp. 609-620. In: R.W. Hemingway and P.E. Laks, editors. *Plant polyphenols: synthesis, properties, significance*. Plenum Press, New York, USA.
- Appel, H.M. & Schultz, J.C., 1994. Oak tannins reduce effectiveness of thuricide (*Bacillus thuringiensis*) in the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Economic Entomology*, 87: 1736-1742.
- Asano, K., Shinagawa, K. & Hashimoto, N., 1982. Characterization of haze-forming proteins of beer and their roles in chill haze formation. *Journal of the American Society Brewing Chemists*, 40: 147-154.
- Awmack, C.S. & Leather, S.R., 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47: 817-844.
- Barbehenn, R.V. & Martin, M.M., 1992. The protective role of the peritrophic membrane in the tannin-tolerant larvae of *Orgyia leucostigma* (Lepidoptera). *Journal of Insect Physiology*, 38: 973-980.
- Bauce, É., 1995. Application de l'écophysiologie de l'alimentation des insectes à la lutte contre la TBE: utilisation de la scie à chaîne. Comptes rendus du Séminaire sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette : en savons-nous assez pour lutter efficacement contre la tordeuse? Direction de la recherche forestière et la Direction de la conservation des forêts, Ministère des Ressources Naturelles du Québec. 12-13 avril 1995. pp. 13-26.

- Bauce, É., 1996. One and two years impact of commercial thinning on spruce budworm feeding ecology and host tree foliage production and chemistry. *Forestry Chronicle*, 72: 393-398.
- Bauce, É., 2001. Implications des relations alimentaires plante-insecte dans la lutte contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Actes du colloque « Tordeuse des bourgeons de l'épinette : l'appriivoiser dans nos stratégies d'aménagement » tenu à Shawinigan, 27-29 mars 2001. pp.27-32.
- Bauce, É., Bérubé, R., Carisey, N. & Charest, M., 2001. La tordeuse des bourgeons de l'épinette. Acquisition et transfert de connaissances au laboratoire d'entomologie forestière de l'Université Laval. Monographie.
- Bauce, É., Bidon, Y. & Berthiaume, R., 2002. Effects of food nutritive quality and *Bacillus thuringiensis* on feeding behaviour, food utilization and larval growth of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) when exposed as fourth- and sixth-instar larvae. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 57-70.
- Bauce, É. & Carisey, N., 1996. Larval feeding behaviour affects the impact of staminate flower production on the suitability of balsam fir trees for spruce budworm. *Oecologia*, 105: 126-131.
- Bauce, É., Crépin M., & Carisey, N., 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia* 97: 499-507.
- Bauce, É. & Hardy, Y., 1988. Effects of drainage and severe defoliation on the raw fiber content of balsam fir needles and growth of the spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 17: 671-674.
- Baur, P.S. & Walkinshaw, C.H., 1974. Fine structure of tannin accumulations in callus cultures of *Pinus elliotti* (slash pine). *Canadian Journal of Botany*, 52: 615-619.
- Benrey, B. & Denno, R.F., 1997. The slow-growth-high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. *Ecology*, 78: 987-999.
- Berenbaum, M., 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. *American Naturalist*, 115: 138-146.
- Berenbaum, M., 1983. Effects of tannin on growth and digestion in two species of Papilionids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 34: 245-250.
- Berenbaum, M., 1983a. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. *Evolution*, 37: 163-179.

- Bernays, E.A. & Chamberlain, D.J., 1980. A study of tolerance of ingested tannin in *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 26: 415-420.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & Leather, E.M., 1981. Tolerance of acridids to ingested condensed tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 7: 247-256.
- Bernays, E.A., Chamberlain, D.J. & McCarthy, P., 1980. The differential effects of ingested tannic acid on different species of Acridoidea. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 28: 158-166.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F., 2000. Plant secondary compounds and grasshoppers: beyond plant defenses. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 1773-1794.
- Bernays, E.A. & Woodhead, S., 1982. Plant phenols utilized as nutrients by a phytophagous insect. *Science*, 216: 201-202.
- Bernays, E.A., Cooper Driver, G. & Bilgener, M., 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research*, 19: 263-302.
- Bidon, Y., 1993. Influence des sucres solubles et de l'azote sur la croissance, le développement et l'utilisation de la nourriture par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). Thèse de Maîtrise ès Science. Université Laval, Ste-Foy (Québec), Canada. 63 pp.
- Bidon, Y., 1999. Interactions entre la qualité du substrat nutritif et le *Bacillus thuringiensis* (Bt) sur le comportement, les performances et l'utilisation de la nourriture par les larves de tordeuse de bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). Thèse de doctorat, Université Laval, St-Foy, Canada, 180 pp.
- Blytt, H.J., Gusar, T.K. & Butler, L.G., 1988. Antinutritional effects and ecological significance of dietary condensed tannins may not be due to binding and inhibition of digestive enzymes. *Journal of Chemical Ecology*, 14 : 1455-1466.
- Bordeleau, C. & Boulet, B., 1989. Insectes et maladies des arbres: Québec-1988. *Forêt Conservation*, 56, 32.
- Brewer, G.J. & Anderson, M.D., 1990. Modification of the effect of *Bacillus thuringiensis* on sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae) by dietary phenols. *Journal of Economic Entomology*, 83: 2219-2224.
- Brewer, W., Capinera, J.L., Deshon, R.E. & Walmsley, M.L., 1985. Influence of foliar nitrogen levels on survival, development and reproduction of western spruce budworm, *Choristoneura occidentalis* (Lepidoptera: Tortricidae). *Canadian Entomologist*, 117: 23-32.

- Brodbeck, B. & Strong, D., 1987. Amino acids nutrition of herbivorous insects and stress to host plants. In: Insect outbreaks. Edited by P. Barbosa & J.C. Schultz. Academic Press, New York. pp. 347-364.
- Bryant, J.P., Clausen, T.P., Reichardt, P.B., McCarthy, M.C. & Werner, R.A., 1987. Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* (Walker)). *Oecologia*, 73: 513-517.
- Carisey, N. 1996. Comportement alimentaire et utilisation de la nourriture par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) en fonction de la floraison du sapin baumier, *Abies balsamea* (L.)(Mill.). Thèse de doctorat, Université Laval, St-Foy, Canada, 128 pp.
- Carisey, N. & Bauce, É., 1997. Impact of balsam fir foliage age on sixth-instar spruce budworm growth, development and food utilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 257-264.
- Carisey, N. & Bauce, É., 2002. Does nutrition-related stress carry over to spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) progeny? *Bulletin of Entomological Research* 92: 101-108.
- Carlson, C.E., Schmidt, W., Fellin, D. & Wulf, N.W., 1985. Silvicultural approaches to western spruce budworm management in the Northern U.S. Rocky Mountains. In: Recent Advances in Spruce Budworm Research. Proceedings of the CANUSA Spruce Budworm Research Symposium. Edited by C. Sanders et al. Canadian Forestry Service and USDA Forest Service, Ottawa, Ontario. pp. 281-300.
- Cates, R.G., Henderson, C.B. & Redak, R.A., 1987. Responses of western spruce budworm to varying levels of nitrogen and terpenes. *Oecologia*, 73: 312-316.
- Cavalier-Smith, T., 1992. Origins of secondary metabolism. In: D.J. Chadwick and J. Whelan (eds). Secondary metabolites: their function and evolution. Wiley Interscience Publication John Wiley and Sons, pp. 64-87.
- Chan, B.G., Waiss, A.C. & Lukefahr, M., 1978. Condensed tannin, an antibiotic chemical from *Gossypium hirsutum*. *Journal of Insect Physiology*, 24: 113-118.
- Chapman, R.F., 1998. Nutrition. In: The Insects, Cambridge University Press, pp.69-93.
- Clausen, T.P., Reichardt, P.B., Bryant, J.P. & Provenza, F., 1992. Condensed tannins in plant defense: a perspective on classical theories. pp. 639-651 in R.W. Hemingway and P.E. Laks, editors. Plant polyphenols: synthesis, properties, significance. Plenum Press, New York, New York, USA.

- Cooper, S.M., Owen-Smith, N. & Bryant, J.P., 1988. Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in the leaf chemistry of woody plants in a South African savanna. *Oecologia*, 75: 336-342.
- Craighead, F.C., 1924. Studies on the spruce budworm (*Cacoecia fumiferana* Clem.) II. General bionomics and possibilities of prevention and control. *Canada Department of Agriculture Technical Bulletin*, 37: 32-38.
- Crook, G.W., Vézina, P.E. & Hardy, Y., 1979. Susceptibility of balsam fir to spruce budworm defoliation as affected by thinning. *Canadian Journal of Forest Research*, 9: 428-435.
- Dadd, R.H., 1977. Qualitative requirements and utilization of nutrients: insects. In: *Handbook Series in Nutrition and Food*, section D, vol. 1, *Nutritional Requirements*, ed. M. Rechcigl, pp. 305-346. Cleveland: C.R.C. Press.
- Dadd, R.H., 1985. Nutrition: organisms. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, vol. 4, ed. G.A. Kerkut & L.I. Gilbert, pp. 313-390. Oxford: Pergamon Press.
- Dent, D.R., 1993. The use of *Bacillus thuringiensis* as an insecticide. In: *Exploitation of Microorganisms* (ed. By D.G. Jones), pp. 19-43. Chapman & Hall, London.
- De Veau, E.J.I. & Schultz, J.C., 1992. Reassessment of interaction between gut detergents and tannins in Lepidoptera and significance for gypsy moth larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 18: 1437-1453.
- Deshpande, S.S. & Salunkhe, D.K., 1982. Interaction of tannic acid and catechin with legume starches. *Journal of Food Science*, 47: 2080-2083.
- Deshpande, S.S., Cheryan, M. & Salunkhe, D.K., 1986. Tannin analysis of food products. CRC. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, pp. 401-449.
- Dethier, V.G., 1982. Mechanism of host-plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 49-56.
- Durzan, D.J. & Lopushanski, S.M., 1968. Free and bound amino acids of spruce budworm larvae feeding on balsam fir and red and white spruce. *Journal of Insect Physiology* 14: 1485-1497.
- Ebbing, D.D., 1987. *General Chemistry*. Houghton-Mifflin, New York.
- Edwards, P.J. & Wratten, S.D., 1985. Induced plant defenses against grazing: fact or artefact? *Oikos*, 44: 70-74.

- Feeny, P.P., 1968. Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology*, 14: 805-817.
- Feeny, P.P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. *Ecology*, 51: 565-581.
- Feeny, P.P., 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: *Coevolution of Animals and Plants*, eds.: L.E. Gilbert & P.H. Raven, University of Texas Press, Austin, pp. 3-19.
- Feeny, P.P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10:1-40.
- Feeny, P.P., 1992. The evolution of chemical ecology: contributions from the study of herbivorous insects. pp. 1-44 in G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum, editors. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Vol. II. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Feeny, P.P. & Bostock, H., 1968. Seasonal changes in the tannin contents of oak leaves. *Phytochemistry*, 7: 871-880.
- Felton, G.W. & Dahlman, D.L., 1984. Allelochemical induced stress: Effects of L-canavanine on the pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* in *Manduca sexta*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 44: 187-191.
- Felton, G.W. & Duffey, S.S., 1991. Reassessment of the role of gut alkalinity and detergency in insect herbivory. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1821-1836.
- Forsyth, W.G.C., 1964. Physiological aspects of curing plant products. *Annual Review of Plant Physiology*, 15: 443-448.
- Fox, L.R., 1981. Defense and dynamics in plant-herbivores systems. *American Zoologist*, 21: 853-864.
- Fox, L.R. & Macauley, B.J., 1977. Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *Oecologia*, 29: 145-162.
- Gaffney, S.H., Martin, R., Lilley, T.H., Haslam, E. & Magnolato, D., 1986. The association of polyphenols with caffeine and α - and β -cyclodextrin in aqueous media. *Journal of Chemical Society, Chemical Communications*, 107-109.
- Gershenson, J., 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In: *Phytochemical adaptations to stress*. Edited by B.N. Timmermann, C. Steelink & F.A. Loewus. Plenum Press, New York and London. pp. 273-320.

- Gershenzon, J. & Croteau, R., 1991. Terpenoids. In: Herbivore: their interactions with secondary plant metabolites, 2E, Vol. I: The chemical participants. Edited by G.A. Rosenthal & M.R. Berenbaum. Academic Press Inc. London. pp. 165-219.
- Gould, F., Anderson, A., Landis, D. & Vanmellaert, H., 1991. Feeding behavior and growth of *Heliothis virescens* larvae on diets containing *Bacillus thuringiensis* formulations or endotoxins. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58(3): 199-210.
- Greenbank, D.O., 1963. Host species and the spruce budworm. Pages 219-223 in R.F. Morris (éd.), The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Memoirs of The Entomological Society of Canada* 31.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980. Determination of protein in tannin-protein precipitates. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 28: 944-947.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1981. The specificity of proanthocyanidin-protein interactions. *Journal of Biological Chemistry*, 256: 4494-4497.
- Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1991. Tannins and lignins. pp.355-388 in G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum (eds.). *Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, Vol. I. The Chemical Constituents, 2nd ed. Academic Press, San Diego California.
- Hagerman, A.E. & Klucher, K.M., 1986. Tannin-protein interactions. In: *Plant Flavonoids in Biology and Medicine: Biochemical, Pharmacological and Structure-Activity Relationships*, pp. 67-76. Alan R. Liss: New York.
- Hagerman, A.E. & Robbins, C.T., 1993. Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 628-633.
- Han, E. & Bauce, É., 1995. Glycerol synthesis by diapausing larvae in response to the timing of low temperature exposure, and implications for overwintering survival of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Journal of Insect Physiology* 41:981-985.
- Harborne, J.B., 1982. *Introduction to ecological biochemistry*. Academic Press, London.
- Härtel, O., 1951. Gerbstoff als Ursache "voller" Zellsäfte. *Protoplasma*, 40: 338-347.
- Harvey, G.T., 1974. Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). I. Soluble sugars. *Canadian Entomologist*, 106: 353-365.
- Haslam, E., 1981. Vegetable tannins. In (Conn, E.E. ed.): *The Biochemistry of Plants*. Vol. 7. New York: Academic Press, pp. 527-544.

- Haslam, E., 1989. Plant Polyphenols. Vegetable Tannins Revisited. Cambridge University Press, Cambridge.
- Haukioja, E. & Neuvonen, S., 1985. The relationship between size and reproductive potential in male and female *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae). *Ecological Entomology*, 10(3): 267-270.
- Haukioja, E. & Neuvonen, S., 1987. Insect population dynamics and induction of plant resistance: the testing of hypotheses. In: Insect outbreaks. Edited by P. Barbosa & J.C. Schultz. Academic Press, New York. pp. 411-432.
- Kaitaniemi, P., Ruohomaki, K., Ossipov, V., Haukioja, E. & Pihlaja, K., 1998. Delayed induced changes in the biochemical composition of host plant leaves during an insect outbreak. *Oecologia*, 116: 182-190.
- Karowe, D.N., 1989. Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant antiherbivore chemistry. *Oecologia*, 80: 507-512.
- Keating, S.T., Hunter, M.D. & Schultz, J.C., 1990. Leaf phenolic inhibition of gypsy moth nuclear polyhedrosis virus. Role of polyhedral inclusion body aggregation. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 1445-1456.
- Kelman, W.M. & Tanner, G.J., 1990. Foliar condensed tannin levels in Lotus species growing on limed and unlimed soils in South-eastern Australia. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 52: 51-54.
- Klocke, J.A. & Chan, B.G., 1982. Effects of cotton condensed tannin on feeding and digestion in the cotton pest, *Heliothis zea*. *Journal of Insect Physiology*, 28: 911-915.
- Koller, C.N. & Leonard, D.E., 1981. Comparison of energy budgets for spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clemens), on balsam fir and white spruce. *Oecologia*, 49: 14-20.
- Krischik, V.A., Barbosa, P. & Reichelderfer, C.F., 1988. Three trophic level interactions: Allelochemicals, *Manduca sexta* (L.) and *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* Berliner. *Environmental Entomology*, 17: 476-482.
- Kumar, R. & Vaithyanathan, S., 1990. Occurrence, nutritional significance and effect on animal productivity of tannins in tree leaves. *Animal Feed Science and Technology* 30: 21-28.
- Kytö, M., Niemelä, P. & Larsson, S., 1996. Insects on trees: Population and individual response to fertilization. *Oikos*, 75: 148-159.

- Lavallée, R., 1983. Étude du développement de *Choristoneura fumiferana* (Clem.) sur ses trois hôtes principaux ; *Abies balsamea* L. (Mill.), *Picea glauca* (Moench) et *Picea rubens* (Sarg.). Laval, Ste-Foy.
- Lawson, D.L., Merritt, R.W., Klug, M.J. & Martin, J.S., 1982. The utilization of late season foliage by the orange striped oakworm, *Anisota senatoria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2: 242-248.
- Lawson, D.L., Merritt, R.W., Martin, M.M., Martin, J.S. & Kukor, J.J., 1984. The nutritional ecology of larvae of *Alsophila pometaria* and *Anisota senatoria* feeding on early- and late-season oak foliage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 35: 105-114.
- Lindroth, R.L. & Batzli, G.O., 1984. Plant phenolics as chemical defenses: effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles. *Journal of Chemical Ecology*, 10: 229-244.
- Loomis, W.D., 1974. Overcoming problems of phenolics and quinines in the isolation of plant enzymes and organelles. *Methods in Enzymology*, 31: 528-544.
- Loper, G.M., Sttandifer, L.N., Thompson, M.J. & Gilliam, M., 1980. Biochemistry and microbiology of bee-collected almont (*Prunus dulcis*) pollen and bee bread. *Apidologie*, 11: 63-73.
- Ludlum, C.T., Felton, G.W. & Duffey, S.S., 1991. Plant defenses: Chlorogenic acid and polyphenol oxidase enhance toxicity of *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* to *Heliothis zea*. *Journal of Chemical Ecology*, 17(1): 217-237.
- Makkar, H.P.S. & Becker, K., 1998. Do tannins in leaves of trees and shrubs from Africa and Himalayan regions differ in level and activity? *Agroforestry Systems*, 40: 59-68.
- Makkar, H.P.S., Dawra, R.K. & Singh, B., 1991. Tannin levels in leaves of some oak species at different stages of maturity. *Journal of The Science of Food and Agriculture*, 54: 513-519.
- Manuwoto, S. & Scriber, J.M., 1986. Effects of hydrolysable and condensed tannin on growth and development of polyphagous Lepidoptera: *Spodoptera eridania* and *Callosamia promethea*. *Oecologia*, 69: 225-230.
- Martin, M.M. & Martin, J.S., 1984. Surfactants: their role in preventing the precipitation of proteins in insect guts. *Oecologia*, 61: 342-345.
- Martin, J.S., Martin, M.M. & Bernays, E.A., 1987. Failure of tannic acid to inhibit digestion or reduce digestibility of plant protein in gut fluids of insect herbivores: implications for theories of plant defense. *Journal of Chemical Ecology*, 13: 605-621.

- Martin, M.M., Rockholm, D.D. & Martin, J.S., 1985. Effects of surfactants, pH, and certain on precipitation of proteins by tannins. *Journal of Chemical Ecology*, 11: 485-494.
- Mason, R.R., Wickman, B.E., Beckwith, R.C. & Paul, H.G., 1992. Thinning and nitrogen fertilization in a grand fir stand infested with western spruce budworm. Part I: Insect response. *Forest Sciences*, 38: 235-251.
- Mattson, W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review Ecology Systematics*, 11: 119-161.
- Mattson, W.J. & Haack, A.R., 1987. The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. In: Insect outbreaks. Edited by P. Barbosa & J.C. Schultz. Academic Press, New York. pp. 365-407.
- Mattson, W.J., Haack, A.R., Lawrence, R.K. & Slocum, S.S., 1991. Considering the nutritional ecology of the spruce budworm in its management. *Forest Ecology and Management*, 39: 183-210.
- Mattson, W.J. & Scriber, J.M., 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber, and minerals considerations. In: F. Slansky Jr. and J.G. Rodriguez (eds.), Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Wiley, New York, pp. 105-146.
- Mattson, W.J., Slocum, S.S. & Koller, C.N., 1983. Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) performance in relation to foliar chemistry of its host-plants. In: Talerico R.L., Montgomery M. (ed) CANUSA workshop on forest defoliator-host-interactions: a comparison between gypsy moth and spruce budworm, New Haven, CT, 5-7 April 1983 General Technical Report NE-85. USDA Forest Service, Broomall, PA. pp. 55-66.
- McAllister, T.A., Bae, H.D., Muir, A.D., Jones, G.A., Yanke, L.J. & Cheng, K.J., 1994. Correlations between the chemical properties of condensed tannins isolated from various plants and their effects on the digestion of filter paper by *Fibrobacter succinogenes* S85. *Proc. Soc. Nutr. Physiol.*, p.159.
- McArthur, C. & Sanson, G.D., 1993. Nutritional effects and costs of a tannin in two marsupial arboreal folivores. *Functional Ecology*, 7: 697-703.
- McDonald, P., 1990. Response of fourth instar *Pieris rapae* parasitized by the braconid *Cotesia* to *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* endotoxin. *Journal of Invertebrate Pathology*, 56: 422-423.
- McKenzie, B.E. & Peterson, C.A., 1995. Root Browning in *Pinus banksiana* Lamb. and *Eucalyptus pilularis* Sm. 1. Anatomy and permeability of the white and tannin zones. *Botanica Acta*, 108: 127-137.

- McKey, D., Waterman, P.G., Mbi, C.N., Gartlan, J.S. & Struhsaker, T.T., 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forests: Ecological implications. *Science*, 202: 61-64.
- McLaughlin, B.M., 1986. Performance of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* in relation to dietary and foliar levels of sugar and nitrogen. Thèse de Maîtrise ès Sciences, Michigan State University, East Lansing, Michigan.
- McLellan, A.R., 1977. Minerals, carbohydrates and amino acids of pollens from some woody and herbaceous plants. *Annals of Botany*, 41: 1225-1232.
- McNeill, S. & Southwood, T.R.E., 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. Biochemical aspects of plant and animal coevolution, J.B. Harborne, ed., Academic Press, London, 77-98.
- Mehanso, H., Butler, L.G. & Carlson, D.M., 1987. Dietary tannins and salivary proline rich proteins: Interaction, induction and defense mechanisms. *Annual Review of Nutrition*, 7: 423-440.
- Miller, C.A., 1977. The feeding impact of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) on balsam fir (*Abies balsamea*). *Canadian Journal of Research*, 7: 76-84.
- Mitaru, B.N., Reichert, R.D. & Blair, R., 1984. The binding of dietary protein by sorghum tannins in the digestive tract of pigs. *Journal of Nutrition*, 114: 1787-1796.
- Mole, S., Rogler, J.C., Morell, C.J. & Butler, L.G., 1990. Herbivore growth reduction by tannins: use of Waldbauer ratio techniques and manipulation of salivary protein production to elucidate mechanisms of action. *Biochemical Systematics and Ecology*, 18: 183-197.
- Mole, S. & Waterman, P.G., 1987a. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. II. Techniques for biochemically defining tannins. *Oecologia*, 72: 148-156.
- Mole, S. & Waterman, P.G., 1987b. Tannic acid and proteolytic enzymes: enzyme inhibition or substrate deprivation? *Phytochemistry*, 26: 99-102.
- Montgomery, M.E., 1983. Biomass and nitrogen budgets during larval development of *Lymantria dispar* and *Choristoneura fumiferana*: allometrics relationships. In: Talerico R.L., Montgomery M. (ed) CANUSA workshop on forest defoliator-host-interactions: a comparison between gypsy moth and spruce budworm, New Haven, CT, 5-7 April 1983 General Technical Report NE-85. USDA Forest Service, Broomall, PA. pp. 133-140.

- Moran, N. & Hamilton, W.D., 1980. Low nutritive quality as a defense against herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, 86: 247-254.
- Morris, P. & Robbins, M.P., 1997. Manipulating condensed tannins in forage legumes. In: B.D. McKersie and D.C.W. Brown (eds), *Biotechnology and the improvement of forage legumes*. CAB International. pp. 147-173.
- Mosjidis, C.O., Peterson, C.M. & Mosjidis, J.A., 1990. Developmental differences in the location of polyphenols and condensed tannins in leaves and stems of *Sericea lespedeza*, *Lespedeza cuneata*. *Annals of Botany*, 65(4): 355-360.
- Mueller, W.C. & Greenwood, A.D., 1978. The ultrastructure of phenolic-storing cells fixed with caffeine. *Journal of Experimental Botany*, 29: 757-764.
- Navon, A., Hare, J.D. & Federici, B.A., 1993. Interactions among *Heliothis virescens* larvae, cotton condensed tannin and the CryIA(c) δ -endotoxine of *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 2485-2499.
- Nichols-Orions, C., 1991. Condensed tannins, attine ants, and the performance of a symbiotic fungus. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1177-1196.
- Oates, J.F., Waterman, P.G. & Choo, G.M., 1980. Food selection by the South Indian leafmonkey, *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry. *Oecologia*, 45: 45-56.
- Ohgushi, T., 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. In: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Edited by M.D. Hunter, Ohgushi & P.W. Price. Academic Press Inc. pp. 199-241.
- Ohmart, C.P., Stewart, L.G. & Thomas, J.R., 1985. Effects of food quality, particularly nitrogen concentrations of *Eucalyptus blakelyi* on the growth of *Paropsis atomaria* larvae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 65: 543-549.
- Osier, T.L., Hwang, S.Y. & Lindroth, R.L., 2000. Effects of phytochemical variation in quaking aspen *Populus tremuloides* clones on gypsy moth *Lymantria dispar* performance in the field and laboratory. *Ecological Entomology*, 25: 197-207.
- Painter, R.H., 1951. *Insect resistance in crop plants*. McMillan, New York.
- Painter, R.H., 1958. Resistance of plants to insects. *Annual Review of Entomology*, 3: 267-290.
- Parham, R.A. & Kaustinen, H.M., 1977. On the site of tannin synthesis in plant cells. *Botanical Gazette*, 138: 465-467.

- Piene, H., 1989. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: defoliation in spaced and unspaced stands and individual tree survival. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1211-1217.
- Poinar, J.G.O. & Thomas, G.M., 1984. Laboratory guide to insect pathogens and parasites. New York, Plenum Press. 392 pp.
- Price, M.L., Hagerman, A.E. & Butler, L.G., 1980. Tannin in sorghum grain: effects of cooking on chemical assays and on antinutritional properties in rats. *Nutritional Reports International* 21 (5): 761-767.
- Rabie, A.L., Well, J.D. & Dent, L.K., 1983. The nitrogen content of pollen protein. *Journal of Apiculture Research*, 22: 119-123.
- Rao, K.S., 1988. Fine structural details of tannin accumulations in non-dividing cambial cells. *Annals of Botany*, 62: 575-581.
- Rao, K.S. & Prabhavathi, T., 1982. Tannin content in foods commonly consumed in India and its influence on ionisable iron. *Journal of The Science of Food and Agriculture*, 33: 89-96.
- Reese, J.C., Chan, B.G. & Waiss, A.C.J., 1982. Effects of cotton condensed tannin, Maysin (corn) and Pinitol (soybeans) on *Heliothis zea* growth and development. *Journal of Chemical Ecology*, 8: 1429-1436.
- Reinecke, J.P., 1985. Nutrition: Artificial diets. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, vol. 4, ed. G.A. Kerkut & L.I. Gilbert, pp. 391-419. Oxford: Pergamon Press.
- Retnakaran, A., Lauzon, H. & Fast, P., 1983. *Bacillus thuringiensis* induced anorexia in the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 34: 233-239.
- Rhoades, D.F., 1979. The antiherbivore chemistry of *Larrea*. In: T.J. Mabry, J.H. Hunziker and D.R. DiFeo (eds). *Creosote bush: biology and chemistry of Larrea in New World deserts*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa, pp. 135-175.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G., 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances Phytochemistry*, 10: 168-213.
- Robbins, C.T., Hagerman, A.E., Austin, P.J., McArthur, C. & Hanley, T.A., 1991. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *Journal of Mammalogy*, 72: 480-486.

- Robbins, C.T., Hanley, T.A., Hagerman, A.E., Hjeljord, O., Baker, D.L., Schwartz, C.C. & Mautz, W.W., 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology*, 68: 98-107.
- Robbins, C.T., Mole, S., Hagerman, A.E. & Hanley, T.A., 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? *Ecology*, 68: 1606-1615.
- Rossiter, M.C., Schultz, J.C. & Baldwin, I.T., 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, 69: 267-277.
- Schoonhoven, L.M., 1982. Biological aspects of antifeedants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 31: 57-69.
- Schultz, J.C., 1989. Tannin-insect interactions. pp. 417-433 in R.W. Hemingway and J.J. Karchesy, editors. Chemistry and significance of condensed tannins. Plenum Press, New York, USA.
- Schultz, J.C. & Baldwin, I.T., 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science*, 217: 149-151.
- Scriber, J.M., 1977. Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia* 28: 269-287.
- Scriber, J.M. & Ayres, M.P., 1988. Leaf chemistry as a defense against insects. ISI Atlas of Science, Plant and Animal Section 1: 117-123.
- Shaw, G.G. & Little, C.H.A., 1972. Effect of high urea fertilization of balsam fir trees on spruce budworm development. Insect and mite nutrition, J.G. Rodriguez, ed., North Holland Publishing Company, Amsterdam, 589-597.
- Shaw, G.G., Little, C.H.A. & Durzan, D.J., 1978. Effect of fertilization of balsam fir trees on spruce budworm nutrition and development. *Canadian Journal of Forest Research*, 8: 364-374.
- Simpson, S.J. & Simpson, C.L., 1990. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. In: Insect-Plant interactions. Vol. II. Edited by E.A. Bernays. CRC Press, Florida. pp. 111-160.
- Sivamani, E., Rajendran, N., Senrayan, R., Ananthakrishnan, T.N. & Jayaraman, K., 1992. Influence of some plant phenolics on the activity of delta-endotoxin of *Bacillus thuringiensis* var. *galleriae* on *Heliothis armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63: 243-248.

- Slansky, F.Jr. & Rodriguez, J.G., 1987. Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates: an overview, pp. 1-69. In: F. Slansky Jr. and J.G. Rodriguez (eds.), Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Wiley, New York.
- Smith, C.W., McCarty, J.C., Altamarino, T.P., Lege, K.E., Schuster, M.F., Phillips, J.R. & Lopez, J.D., 1992. Condensed tannins in cotton and bollworm-budworm (Lepidoptera, Noctuidae) resistance. *Journal of Economic Entomology*, 85: 2211-2217.
- Stafford, H.A., 1989. The enzymology of proanthocyanidin biosynthesis. In: R.W. Hemingway and J.J. Kerchesy (eds.). Chemistry and significance of condensed tannins. Plenum Press, New York pp.47-70.
- Stafford, H.A., 1990. Flavonoid Metabolism. CRS Press, Boca Raton, FL, USA, pp. 63-99.
- Stamp, N., 2003. Out of the Quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78: 23-55.
- Steinly, B.A. & Berenbaum, M., 1985. Histopathological effects of tannins on the midgut epithelium of *Papilio polyxenes* and *Papilio glaucus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39: 3-9.
- Stockhoff, B.A., 1993. Ontogenetic change in dietary selection for protein and lipid by gypsy moth larvae. *Journal of Insect Physiology*, 39: 677-686.
- Swain, T., 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 479-501.
- Swain, T., 1979. Tannins and lignins, pp.657-682. In (G.A. Rosenthal and D.H. Janzen, eds.) Herbivores. Academic Press, New York.
- Tabashnik, B.E. & Slansky, F.J., 1987. Nutritional ecology of forb foliage-chewing insects. In: Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Edited by F.J. Slansky & J.G. Rodriguez. Wiley-Interscience Publication, Wiley and sons, New York. pp. 71-103.
- Takechi, M. & Tanaka, Y., 1987. Binding of 1,2,3,4,6-pentagalloyl glucose to proteins, lipids, nucleic acids and sugars. *Phytochemistry*, 26: 94-97.
- Taylor, M.F.J., 1984. The dependence of development and fecundity of *Samea multiplicalis* on early larval nitrogen intake. *Journal of Insect Physiology*, 30: 779-785.
- Thomas, D.W., Samson, C. & Bergeron, J.-M., 1988. Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, 69(3): 512-515.

- Tikkanen, O.P., Niemela, P. & Keranen, J., 2000. Growth and development of a generalist insect herbivore, *Operophtera brumata*, on original and alternative host plants. *Oecologia*, 122: 529-536.
- Tugwell, S. & Branch, G.M., 1992. Effects of gut surfactants on kelp polyphenol defenses. *Ecology*, 73: 205-215.
- Van Emden, H.F., 1987. Cultured methods: the plant. Integrated Pest Management (ed. By A.J. Burn, T.H. Coaker and P.C. Jepson), pp. 27-68. Academic Press, London.
- Van Frankenhuyzen, K., Nystrom, C.W. & Tabashnik, B.E., 1995. Variation in tolerance to *Bacillus thuringiensis* among and within populations of the spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) in Ontario. *Journal of Economic Entomology*, 88: 97-105.
- Van Hoven, W. & Furstenburg, D., 1992. The use of purified condensed tannin as a reference in determining its influence on rumen fermentation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 101(2): 381-385.
- Voltura, M.B. & Wunder, B.A., 1994. Physiological responses of the Mexican woodrat (*Neotoma mexicana*) to condensed tannins. *American Midland Naturalist*, 132: 405-409.
- Waldbauer, G.P., 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology*, 5: 229-288.
- Waring, G.L. & Cobb, N.S., 1992. The impact of plant stress on herbivore population dynamics. In: *Insect-plant interactions*, Vol. IV. Edited by E.A. Bernays. CRC Press, Florida. pp. 167-226.
- Waring, G.L. & Price, P.W., 1988. Consequences of host plant chemical and physical variability to an associated herbivore. *Ecological Research*, 3: 205-216.
- Waterman, P.G., Mbi, C.N., KcKey, D.B. & Gartlan, J.S., 1980. African rainforest vegetation and rumen microbes: phenolic compounds and nutrients as correlates of digestibility. *Oecologia*, 47: 22-33.
- Watt, A.D., Leather, S.R., Hunter, M.D. & Kidd, N.A.C., 1990. Population dynamics of forest insects. Intercept, Andover. 408 pp.
- Weseloh, R.M. & Andreadis, T.G., 1982. Possible mechanism for synergism between *Bacillus thuringiensis* and the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) parasitoid, *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 75: 435-438.

- Wille, H., Wille, M., Kilchenmann, V., Imdorf, A. & Bühlmann, G., 1985. Pollenernte und massenwechsel von drei *Apis mellifera*-Völkern auf demselben bienenstand in zwei aufeinanderfolgenden jahren. *Revue Suisse Zoologie*, 92: 897-914.
- Williams, V.M., Porter, L.J. & Hemingway, R.W., 1983. Molecular weight profiles of proanthocyanidin polymers. *Phytochemistry*, 22: 569-572.
- Zucker, W.V., 1983. Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist*, 121: 335-365.