

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE PRESENTE A
UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
CHRISTIAN HEBERT

BIO-ECOLOGIE ET CONTROLE NATUREL D'UNE POPULATION
DE *LYMANTRIA DISPAR* L. (LEPIDOPTERA: LYMANTRIIDAE)
DE LA MAURICIE, QUEBEC

DECEMBRE 1983

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

TABLE DES MATIERES

	Page
TABLE DES MATIERES	i
RESUME	vi
REMERCIEMENTS.viii
LISTE DES TABLEAUX	x
LISTE DES FIGURES	xiv
LISTE DES ABREVIATIONS	xix
 INTRODUCTION	 1
CHAPITRE I: MATERIEL ET METHODES.	6
A- Description du milieu	6
B- Etablissement des stations d'échantillonnage.	8
C- Données météorologiques	12
D- Etude de la population de <i>L. dispar</i>	13
1- Evaluation du nombre d'oeufs par masse	13
2- Recensement des masses d'oeufs	16
3- Destruction des masses d'oeufs	20
4- Eclosion des oeufs.	20
5- Echantillonnage des larves et chrysalides	21
a) Evolution numérique de la population.	21
1) la prédation	22
2) le parasitisme par <i>Apanteles melanoscelus</i> Ratzeburg (Hymenoptera: Braconidae).	22

3)	le parasitisme par <i>Compsilura concinnata</i> Meigen (Diptera: Tachinidae)	23
4)	une maladie infectieuse	23
i)	préparation de frottis d'hémolymphe	23
ii)	préparation de tissus virosés pour l'observation en microscopie électro- nique	24
5)	causes de mortalité indéterminées.	24
b)	Activité journalière des larves	24
c)	Structures des populations.	25
6-	Emergence des papillons mâles	25
7-	Elevages en laboratoire	26
E-	Evaluation des taux de prédation en laboratoire	27
F-	Introduction expérimentale d'un parasite des oeufs, <i>Anastatus disparis</i> Ruschka (Hymenoptera: Eupelmidae)	30
PREMIERE PARTIE: CONSIDERATIONS BIO-ECOLOGIQUES SUR LE DEVELOPPE- MENT DE <i>LYMANTRIA DISPAR</i>		32
CHAPITRE II: FLUCTUATIONS DU NOMBRE DE MASSES D'OEUFs		33
A-	Historique de la population étudiée.	33
B-	Comportement de ponte de l'espèce	38
1-	Essences attaquées	38
2-	Hauteurs des pontes	42
3-	Distribution des masses d'oeufs dans le site étudié	47
C-	La fécondité	51
D-	Impact des abris artificiels	55
CHAPITRE III: ECLOSION ET DISPERSION EOLIENNE		59
A-	L'éclosion	59
1-	Accumulation des degrés-jours	59
2-	Taux d'éclosion	63
B-	Dispersion éolienne	64

CHAPITRE IV:	DEVELOPPEMENT LARVAIRE	68
A-	Détermination des stades larvaires	68
B-	Phénologie des larves et chrysalides	71
C-	Croissance de la capsule céphalique	75
CHAPITRE V:	EVOLUTION NUMERIQUE DES DERNIERS STADES DE DEVELOPPEMENT.	83
A-	Abondance sous les abris artificiels	84
1-	Abondance en fonction des phases phénologiques de l'insecte	84
2-	Comportement numérique des larves	86
3-	Activité journalière des larves	89
4-	Sélection de l'hôte	91
B-	Mortalité des larves	96
1-	Mortalité en fonction des phases phénologiques de l'insecte	96
2-	Stades affectés	98
C-	Développement des chrysalides	102
1-	Développement en fonction de l'hôte	103
2-	Rapport des sexes	107
3-	Mortalité naturelle	109
4-	Relation nombre de chrysalides - nombre de masses d'oeufs	112
D-	Emergence des mâles	113
DEUXIEME PARTIE:	FACTEURS NATURELS DE CONTROLE DE <i>LYMANTRIA DISPAR</i>	117
CHAPITRE VI:	LES CONDITIONS METEOROLOGIQUES	118
A-	Impact des températures d'hiver sur la population de <i>L. dispar</i>	118
B-	Influence des conditions météorologiques sur la dis- persion éolienne de <i>L. dispar</i>	123
CHAPITRE VII:	LA PREDATION	127
A-	La prédation des oeufs	127

B-	La prédation des larves et chrysalides	130
1-	La prédation par les vertébrés	131
a)	Les mammifères	131
b)	Les oiseaux	132
2-	La prédation par les invertébrés	132
a)	Prédation en milieu naturel	133
1)	Phénologie des araignées et prédation sur <i>L. dispar</i>	133
2)	Stades affectés.	135
3)	Importance des différents prédateurs . . .	137
4)	Importance des prédateurs invertébrés dans le contrôle de <i>L. dispar</i> à Saint-Louis-de- France	138
5)	Proies alternatives des arachnides	142
b)	Prédation en laboratoire	143
1)	Prédation par les arachnides	143
2)	Prédation par <i>Calosoma frigidum</i>	147
i)	Potentiel de prédation	147
ii)	Prédation en fonction du stade larvaire des proies	150
iii)	Prédation en fonction de deux densités de proies	150
CHAPITRE VIII: OBSERVATIONS SUR UN VIRUS A POLYHEDRES NUCLEAIRES (VPN)		
A-	Isolement du virus	155
1-	Observations des états frais et des frottis colorés	155
2-	Observations en microscopie électronique. . . .	155
B-	Développement des épizooties	157
1-	L'épizootie de 1982	157
2-	L'épizootie de 1983	160
3-	Hypothèses concernant le développement d'épizoo- ties virales.	165
C-	Stades affectés	168
D-	Influence de la densité larvaire sur l'intensité de l'épizootie	172

E-	Influence de l'hôte dans l'intensité de l'épizootie	174
CHAPITE IX:	LE PARASITISME	180
A-	Introduction expérimentale d'un parasite des oeufs, <i>Anastatus disparis</i> (Hymenoptera: Eupelmidae) . . .	181
1-	Mortalité du parasite en milieu naturel.	182
2-	Taux de parasitisme	182
B-	Le parasitisme d' <i>Apanteles melanoscelus</i> (Hymenoptera: Braconidae).	187
1-	Phénologie de l'espèce	188
2-	Stades affectés	191
C-	Le parasitisme de <i>Compsilura concinnata</i> (Diptera: Tachinidae).	195
1)	Phénologie de l'espèce	195
2)	Stades affectés	199
D-	Interactions VPN - parasites	201
SYNTHESE ET CONCLUSION.	206
A-	Facteurs limitant l'importance des dommages causés par <i>L. dispar</i> au Québec	206
B-	Adaptations favorisant l'expansion de <i>L. dispar</i> au Québec.	214
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	217

RESUME

Depuis quelques années, l'expansion de l'aire de distribution de la spongieuse, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), au Québec est particulièrement importante. A partir de foyers d'infestation localisés surtout dans le sud-ouest de la province, ce défoliateur s'est propagé rapidement sur les deux rives du fleuve Saint-Laurent et atteint présentement la région de Québec. Malgré cette expansion rapide, les populations du défoliateur atteignent rarement le niveau épidémique. Un intérêt particulier a été dirigé vers une population de la région de Cap-de-la-Madeleine à cause de son caractère limitrophe dans l'expansion américaine de l'espèce. De nombreuses données liées aux conditions abiotiques et biotiques de développement de l'espèce ainsi que des espèces fauniques compagnes ont permis de mieux comprendre le succès d'implantation de la spongieuse et aussi les facteurs limitatifs à un développement de type épidémique. En effet, de nombreuses expérimentations et observations permettent de reconnaître tant dans la faune prédatrice et parasitaire que dans certaines conditions du milieu, des éléments de freinage et ainsi de contrôle du lépidoptère concerné. Le recensement des masses d'oeufs de l'espèce a permis de suivre les fluctuations des populations. L'évo-

lution numérique des populations larvaires, en rapport avec les différents facteurs de mortalité, a été suivie sous des abris artificiels placés autour d'arbres hôtes et favorisant le rassemblement des larves. Les structures des populations ont été évaluées à partir des mesures de la largeur des capsules céphaliques d'individus récoltés périodiquement. Des adaptations comportementales concernant la sélection des sites de ponte et d'alimentation ont pu être identifiées; de même, une adaptation physiologique touchant l'éclosion des oeufs favoriserait l'implantation de l'espèce au Québec. Des épizooties virales naturelles à VPN ont causé une mortalité manifestement élevée des larves au cours des deux années d'études et seraient responsables du caractère limitatif des populations au Québec. Les facteurs responsables du déclenchement de ces épizooties sont discutés de même que les interactions entre le virus et les parasites du défoliateur. Enfin, la table de survie de l'insecte en 1982 est présentée et discutée.

REMERCIEMENTS

Plusieurs personnes ont contribué à la réalisation de ce projet de recherches. Je veux d'abord remercier le Dr Jean-Pierre Bourassa, directeur du projet, pour l'intérêt soutenu qu'il a porté à cette étude, pour son aide financière ainsi que ses critiques pertinentes lors de la rédaction du mémoire.

Ma profonde gratitude s'adresse au Dr Luc Jobin du Centre de Recherches Forestières des Laurentides pour ses précieux conseils dans l'orientation, l'élaboration et la réalisation du projet de recherches.

Mes remerciements les plus sincères vont au Dr Guy Charpentier pour la description du VPN de *L. dispar* et des méthodes utilisées pour l'observation en microscopie optique et électronique. Je veux également remercier le Dr Simon Garzon de l'Université de Montréal qui a réalisé, en collaboration avec le Dr Charpentier, les photographies au microscope électronique du VPN.

Je tiens aussi à remercier le Dr Antoine Aubin pour son aide dans l'analyse statistique des données ainsi que M. André Deshaies, étudiant

à la maîtrise en sciences de l'environnement à l'U.Q.T.R., pour avoir permis l'accès à certaines de ses données.

Mes remerciements vont aux Dr. B.E. Cooper, H.J. Teskey et D.M. Wood de l'Institut de Biosystématique à Ottawa pour l'identification des parasites à l'état larvaire et des adultes de *Compsilura concinnata* ainsi qu'au Dr. J. Redner pour l'identification des arachnides. Monsieur Pierre Bélanger, étudiant à l'Université Laval, a vérifié l'identification de *Calosoma frigidum* et M. Jean-Paul Laplante du C.R.F.L., celle d'*Apanteles melanoscelus*.

Je remercie également M. Roger Roy du C.R.F.L. pour l'installation du piège Malaise et la libération d'*Anastatus disparis* de même que M. André Caron d'Agriculture Canada qui a fourni les pièges à phéromone.

Je suis aussi très reconnaissant envers François Noiseux, Johanne Latourelle et Claire Cinq-Mars pour leur participation active aux travaux sur le terrain et en laboratoire. Je remercie également Yves Alarie, Pierre Blanchette, Gilles Landry, Suzanne Levasseur, Germain Morin et Bernard Robert qui ont contribué aux travaux.

Enfin, j'exprime ma profonde gratitude à Louise Lareau pour la réalisation des figures et la dactylographie du mémoire en plus d'avoir fait preuve de beaucoup de patience et de compréhension tout au long de ce travail.

Cette étude a été rendue possible grâce à deux octrois (contrats de recherche KH 303-C009, 1982 et CRFL-29-013, 1983) accordés par le Centre de recherches forestières des Laurentides, Environnement Canada.

LISTE DES TABLEAUX

Tableaux		Page
I	Nombre et densité de masses d'oeufs sur les différents substrats en 1981, 1982 et 1983.	41
II	Distribution des masses d'oeufs selon la hauteur pour deux types de substrats en 1981 et 1982	46
III	Surface de ponte disponible pour chaque substrat le long des transects	49
IV	Densité de masses d'oeufs sur chaque substrat, dans chaque parcelle le long des transects en 1981, 1982 et 1983	50
V	Distribution des masses d'oeufs selon trois classes de taille en 1981, 1982 et 1983	53
VI	Distribution des masses d'oeufs selon trois classes de taille pour les substrats de ponte en 1981	53
VII	Distribution des masses d'oeufs selon trois classes de taille et deux classes de hauteur en 1981.	54
VIII	Distribution des masses de classe III selon deux classes de hauteur pour différents substrats en 1981	54
IX	Diminution du nombre de masses d'oeufs sur deux essences avec ou sans abris artificiel. Les chiffres entre parenthèses quantifient la diminution ($= n + 1/n$ où n = année)	56
X	Distribution des masses d'oeufs selon deux classes de hauteur pour les deux essences étudiées avec et sans abri artificiel.	56
XI	Sommaire de l'accumulation des degrés-jours (basés sur 3°C) avant l'éclosion des oeufs de <i>L. dispar</i> en 1982 .	60
XII	Données relatives à l'état des oeufs et à leur éclosion en 1982.	60

Tableaux		Page
XIII	Diminution de la densité larvaire de <i>L. dispar</i> suite à la dispersion éolienne des jeunes larves sur deux essences forestières en 1982	66
XIV	Comparaison entre les mesures observées et les mesures calculées de la largeur de la capsule céphalique en fonctions linéaire et exponentielle (stades L_1 à L_6) . . .	77
XV	Comparaison entre les mesures observées et les mesures calculées de la largeur de la capsule céphalique en fonctions linéaire et exponentielle (stades L_2 à L_6) . . .	79
XVI	Comparaison entre les mesures observées et les mesures calculées de la largeur de la capsule céphalique en fonctions linéaire et exponentielle (stades L_3 à L_6) . . .	80
XVII	Comportements numériques des larves de <i>L. dispar</i> au cours des deux années d'études et influence de la densité sur ces comportements.	87
XVIII	Activité journalière des larves de <i>L. dispar</i> au cours d'un cycle nycthéméral les 14 et 15 juillet 1982 . . .	90
XIX	Corrélation linéaire entre le nombre de larves en 1982 et le nombre observé en 1983 pour les deux essences retenues et corrélation partielle en éliminant l'influence du DHP	95
XX	Mortalité moyenne des larves de <i>L. dispar</i> sur les deux essences retenues en 1982 et 1983.	95
XXI	Evaluation du nombre de chrysalides à partir du nombre total de larves et du taux de mortalité larvaire pour deux essences forestières en 1982 et 1983 et comparaison avec le nombre réel observé	106
XXII	Rapport des sexes chez les chrysalides de <i>L. dispar</i> en 1982 et 1983	108
XXIII	Mortalité naturelle des chrysalides sur les deux essences retenues en 1982 et 1983	110
XXIV	Mortalité comparée selon les sexes chez les chrysalides de <i>L. dispar</i> dans un élevage en 1983	111
XXV	Relation entre le nombre de chrysalides survivantes, sans égard au sexe, et le nombre de masses d'oeufs recensées par arbre pour les deux essences retenues en 1982 et 1983	111

Tableaux		Page
XXVI	Relevé des températures les plus froides au cours des six dernières années pour la région de Trois-Rivières et impact de ces températures sur les oeufs de <i>L. dispar</i> en fonction de l'épaisseur de neige au cours des trois dernières années	120
XXVII	Eclosion des oeufs de <i>L. dispar</i> en fonction de la hauteur de ponte en 1982	122
XXVIII	Corrélation entre le nombre de larves potentielles et le nombre maximum de larves observées pour un arbre donné en 1982 et 1983 pour les deux essences étudiées	126
XXIX	Evaluation de la prédation exercée par les six plus importants prédateurs observés sous les abris artificiels.	140
XXX	Prédation de <i>Xysticus elegans</i> sur des larves de premier stade de <i>L. dispar</i> durant 24 heures en conditions expérimentales	144
XXXI	Taux de prédation de 4 prédateurs sur 25 larves de stade IV de <i>L. dispar</i> en conditions expérimentales. . . .	146
XXXII	Prédation de <i>D. tenebrosus</i> et <i>C. frigidum</i> sur 25 larves de stade V de <i>L. dispar</i> en conditions expérimentales .	146
XXXIII	Mortalité par virose et nombre moyen de jours avant la mortalité des différents stades larvaires de <i>L. dispar</i> dans des élevages en 1983	169
XXXIV	Mortalité chez les chrysalides de <i>L. dispar</i> en fonction du sexe dans des élevages en 1983.	173
XXXV	Nombre de larves virosées et mortes retrouvées sous les abris artificiels et pourcentages relatifs de ces individus par rapport à la population totale sur les essences retenues	175
XXXVI	Coefficients de corrélation entre le pourcentage de larves virosées et la densité larvaire (nombre de larves/DHP) en 1982 et 1983 sur les deux essences étudiées	176
XXXVII	Mortalité par virose de <i>L. dispar</i> sur les deux essences étudiées au cours des deux années d'études	176
XXXVIII	Mortalité virale chez <i>L. dispar</i> en 1983 sur des arbres portant de vieilles ceintures de papiers noirs comparativement aux arbres portant de nouvelles ceintures de papiers noirs.	178

Tableaux		Page
XXXIX	Coefficients de corrélation entre le pourcentage de larves virosées en 1982 et celui observé en 1983 sur les deux essences retenues et corrélation partielle en éliminant l'influence de la densité larvaire (nombre de larves/DHP)	178
XL	Données relatives aux comptages et à l'état des oeufs de <i>L. dispar</i> provenant des masses soumises à la présence de femelles d' <i>Anastatus disparis</i>	185
XLI	Stades larvaires de <i>L. dispar</i> affectés par <i>Apanteles melanoscelus</i> au cours de ses deux générations en 1982 (sous les abris artificiels).	192
XLII	Taux de parasitisme par <i>A. melanoscelus</i> sur les différents stades larvaires de <i>L. dispar</i> en 1982 et 1983 . .	194
XLIII	Taux de parasitisme par <i>C. concinnata</i> sur les différents stades larvaires de <i>L. dispar</i> en 1982 et 1983	200
XLIV	Coefficients de corrélation, pour <i>A. melanoscelus</i> et <i>C. concinnata</i> , entre leur taux de parasitisme et le taux de mortalité par virose de <i>L. dispar</i> en 1982 et 1983 et corrélation partielle en éliminant l'influence des autres facteurs de mortalité	204
XLV	Mortalité hebdomadaire des parasites dans les larves virosées en 1983	204
XLVI	Table de survie de <i>L. dispar</i> en 1982.	207

LISTE DES FIGURES

Figures		Page
1	Localisation géographique du site d'étude au Québec . . .	7
2	Description à l'aide de photographies du site étudié; présence d'arbres coupés et de châblis (a); présence d'insectes xylophages (b)	9 10
3	Localisation des quarante stations d'échantillonnage retenues pour suivre la dynamique de la population larvaire de <i>L. dispar</i>	11
4	Gabarit utilisé pour mesurer les masses d'oeufs tel que décrit et mis au point par Deshaies (Mémoire en rédaction) 1 unité = 5 mm. La masse illustrée mesure 4 x 8 = 32. . . .	14
5	Relation entre la superficie des masses d'oeufs mesurées avec le gabarit et le nombre d'oeufs par masse	15
6	Calibration des estimations faites sur la taille des masses d'oeufs. Le trait horizontal indique le nombre moyen d'oeufs par masse (n=10), la partie ombragée exprime l'écart-type de la moyenne et le trait vertical représente l'étendue .	17
7	Localisation des deux transects utilisés pour le recensement des masses d'oeufs et des cinq pièges à phéromone placées en 1982	19
8	Coupe schématique d'un cylindre expérimental utilisé pour les tests de prédation.	28
9	Etendue des dégâts occasionnés par <i>L. dispar</i> en 1979 et progression de l'insecte au Québec.	35
10	Fluctuation du nombre de masses d'oeufs de <i>L. dispar</i> depuis 1980 à Saint-Louis-de-France	36
11	Importance relative de l'utilisation des différents substrats de ponte par <i>L. dispar</i> depuis 1980.	39

Figures		page
12	Distribution des masses d'oeufs de <i>L. dispar</i> selon neuf classes de hauteur en 1981, 1982 et 1983. (Les traits pointillés dans la dernière classe représentent le nombre moyen de masses d'oeufs pour une classe de 25 cm)	43
13	Densité des masses d'oeufs dans les différentes parcelles inventoriées le long des transects en 1981, 1982 et 1983. . . .	48
14	Eclosion des oeufs de <i>L. dispar</i> en fonction du temps, en conditions expérimentales.	62
15	Distribution des larves en fonction de la largeur de leur capsule céphalique.	69
16	Développement larvaire de <i>L. dispar</i> au cours des saisons 1982 et 1983.	72
17	Développement larvaire de <i>L. dispar</i> en fonction de l'accumulation des degrés-jours (basés sur 5°C) en 1982 et 1983 . .	74
18	Expressions exponentielle (a) et linéaire (b) de la croissance de la capsule céphalique de <i>Lymantria dispar</i> selon les stades larvaires; les courbes sont établies à partir des valeurs moyennes calculées.	76
19	Evolution numérique des larves de <i>L. dispar</i> en fonction de ses phases phénologiques sous des abris artificiels placés sur deux essences forestières en 1982 et 1983	85
20	Relation entre le nombre de larves observées sur un hôte et le DHP pour <i>Q. rubra</i> en 1982 (a), <i>P. gradidentata</i> en 1982 (b), <i>Q. rubra</i> en 1983 (c), <i>P. gradidentata</i> en 1983 (d). . . .	92
21	Relation entre les nombres de larves observées sur chaque hôte en 1982 et 1983 pour <i>Q. rubra</i> (a) et <i>P. gradidentata</i> (b)	93
22	Mortalité larvaire de <i>L. dispar</i> en fonction de ses phases phénologiques en 1982 et 1983	97
23	Mortalité larvaire de <i>L. dispar</i> enregistrée dans les élevages en 1983 en fonction de ses phases phénologiques	99
24	Mortalité des différents stades larvaires de <i>L. dispar</i> récoltés en forêt et mis en élevage en 1983.	101
25	Vulnérabilité des différents stades larvaires de <i>L. dispar</i> aux facteurs de mortalités observés dans les élevages en 1983.	101

Figures

page

26	Phénologie des chrysalides sur deux essences forestières en 1982 et 1983	104
27	Période d'émergence des papillons mâles de <i>L. dispar</i> établie à l'aide de deux types de pièges en 1982 et 1983	114
28	Variations journalières de la température de l'air et des précipitations pour l'été 1982 (a) et 1983 (b) dans la région étudiée.	124
29	Destruction moyenne des masses d'oeufs (trait horizontal) pour trois classes de hauteur. La partie ombragée représente l'écart-type et la zone blanche, l'intervalle de confiance à 95 %	129
30	Phénologie des cinq araignées les plus importantes retrouvées sous les abris artificiels et action prédatrice de celles-ci sur la population larvaire de <i>L. dispar</i> en 1982.	134
31	Importance relative des différents stades larvaire de <i>L. dispar</i> tués par prédation au cours des périodes: du 26 mai au 17 juin 1982 (a), du 28 juin au 30 juillet (b) et pour l'ensemble de la saison (c)	136
32	Variation de l'abondance de deux espèces d'araignées, <i>Callobius bennetii</i> et <i>Coras montanus</i> au cours d'un cycle nyctéméral en 1982	139
33	Importance de la prédation par les invertébrés sur <i>L. dispar</i> sous les abris artificiels pour chaque relevé effectué (b) en fonction de la densité moyenne et des phases phénologiques de l'insecte (a) et pourcentage cumulatif de mortalité totale (■—■) et par prédation (●—●) (c)	141
34	Réponse fonctionnelle de <i>C. frigidum</i> en présence de larves de quatrième stade de <i>L. dispar</i> constamment disponibles. Chaque point est une moyenne pour 5 calosomes et les traits verticaux représentent l'étendue des données (a); et régression linéaire entre le nombre de larves tuées par <i>C. frigidum</i> et le temps (b)	148
35	Réponse temporelle de <i>C. frigidum</i> en fonction du stade larvaire de <i>L. dispar</i> . Chaque point représente une moyenne pour 4 calosomes et les traits verticaux représentent l'étendue des données (a); et régression linéaire entre le nombre de larves tuées par <i>C. frigidum</i> et le temps (b).	151

Figures		page
36	Réponse temporelle de <i>C. frigidum</i> en fonction de la densité de <i>L. dispar</i> . Chaque point représente une moyenne pour 4 (D = 25) ou 5 calosomes (D = 10) et les traits verticaux représentent l'étendue des données (a); et régression linéaire entre le nombre de larves tuées par <i>C. frigidum</i> et le temps (b).	152
37	Coupe en microscopie électronique d'une larve de <i>L. dispar</i> . On voit la présence de polyèdres (►) dans le noyau (n) ainsi que de virions libres (→). Aucun polyèdre n'est présent dans le cytoplasme (cy) (1) et détail des polyèdres dans le noyau d'une cellule virosée. On voit à l'intérieur d'un polyèdre (►) la présence de virions en forme de bâtonnets (→) enveloppés isolément ou par groupe de 2 à 4 (2)	156
38	Fluctuations saisonnières des précipitations, de la température de l'air ainsi que variations saisonnières de la densité larvaire moyenne de <i>L. dispar</i> sous les abris artificiels (■) et pourcentage cumulatif des individus virosés morts (▲) en 1982	158
39	Fluctuations saisonnières des précipitations, de la température de l'air ainsi que variations saisonnières de la densité larvaire moyenne de <i>L. dispar</i> sous les abris artificiels (■) et pourcentage cumulatif des individus virosés morts (▲) en 1983	161
40	Pourcentage de mortalité par virose chez <i>L. dispar</i> dans les élevages en 1983 en fonction de ses phases phénologiques	163
41	Relation entre le pourcentage de larves virosées au stade de leur récolte et le stade larvaire, à partir du troisième stade	171
42	Importance relative de la mortalité virale observée chez les différents stades de développement de <i>L. dispar</i> . . .	171
43	Pourcentages cumulatifs et nombres de femelles d' <i>Anastatus disparis</i> mortes dans les quatre jours suivant leur exposition à des masses d'oeufs de <i>L. dispar</i> dans la nature	183
44	Importance relative des oeufs de <i>L. dispar</i> parasités par des larves d' <i>Anastatus disparis</i> en rapport avec les autres catégories d'oeufs provenant de masses exposées aux femelles parasites	186

Figures		page
45	Phénologie des larves (exprimée en pourcentage de mortalité sur <i>L. dispar</i>), chrysalides et adultes (en nombre d'individus) d' <i>A. melanoscelus</i> en 1982 et 1983. . .	189
46	Phénologie des larves (exprimée en pourcentage de mortalité sur <i>L. dispar</i>), chrysalides et adultes (en nombre d'individus) de <i>C. concinnata</i> en 1982 et 1983 . . .	196
47	Relation entre le pourcentage de mortalité par deux parasites, <i>A. melanoscelus</i> et <i>C. concinnata</i> , et le pourcentage de larves virosées chez <i>L. dispar</i> en 1982 (a et b) et 1983 (c et d)	202

LISTE DES ABREVIATIONS

CHR: Chêne rouge

PEG: Peuplier à grandes dents

PET: Peuplier faux-tremble

ERA: Erables

BOU: Bouleaux

INTRODUCTION

Depuis quelques années, l'expansion de l'aire de distribution de *Lymantria dispar* L. au Québec, est particulièrement importante. A partir de foyers d'infestation localisés surtout dans le sud-ouest de la province, ce défoliateur s'est propagé sur les deux rives du fleuve Saint-Laurent et atteint présentement la région de la ville de Québec.

Originaire des régions tempérées d'Eurasie et d'Afrique du Nord, *L. dispar* est connu depuis toujours comme un important défoliateur des essences feuillues (Jobin, 1979). Ce lépidoptère fut introduit aux Etats-Unis en 1869, à Medford dans le Massachusetts (Forbush et Fernald, 1896) pour des fins scientifiques et commerciales (Podgwaite et Mazzone, 1981). Quelques larves s'échappèrent accidentellement et l'insecte trouva alors un milieu favorable pratiquement dépourvu d'ennemis naturels (Campbell, 1974; Jobin, 1979). Vingt ans plus tard, il avait envahi plus de 500 kilomètres carrés de forêt et depuis, jamais n'est-on parvenu à freiner son expansion (Jobin, 1979).

Au Québec, une première apparition de l'espèce fut signalée à Henrysburg en 1924 (McLaine, 1925; McLaine et Short, 1926; McLaine, 1930)

mais des mesures de contrôle rapides eurent tôt fait de l'éliminer de la province (Short, 1926). Ce n'est qu'en 1955 que ce défoliateur réapparaît au Québec dans la région située au sud de Montréal (Jobin, 1979). En 1959, l'explosion des populations du ravageur enlevait tout espoir d'un contrôle prochain (Cardinal, 1967). Depuis, l'aire de distribution augmente continuellement, l'espèce colonisant graduellement le sud-ouest du Québec et l'est de l'Ontario (Brown, 1968, 1969; Griffiths, 1976; Jobin, 1979). Au Québec actuellement, les populations sont fermement établies dans la partie sud de la vallée du Saint-Laurent, de même que dans la vallée du Richelieu (Jobin, 1979).

L. dispar ne connaît qu'une génération par année et hiverne sous forme d'oeufs regroupés en masses d'environ 500 oeufs. Lorsqu'elle pond, la femelle recouvre ses oeufs des poils de son abdomen, donnant à la masse un aspect spongieux d'où son nom vernaculaire de spongieuse (Jobin, 1979). Les oeufs sont habituellement déposés en une seule masse sur les troncs, les pierres ou autres objets inanimés (Campbell et al., 1976). La ponte a lieu de la mi-juillet à la mi-août et l'éclosion se produit dans la première semaine du mois de mai de l'année suivante (Campbell, 1974). Peu de temps après l'éclosion, les jeunes larves, qui montrent une phototaxie positive, se dirigent vers le haut des arbres où elles se laissent choir au bout d'un fil de soie qui se rompt sous l'action du vent (Cameron et al., 1979). La dispersion éolienne des jeunes larves constitue le principal mécanisme d'envahissement de nouveaux milieux par l'insecte (Leonard, 1974; Capinera et Barbosa, 1976; Cameron et al., 1979; Mason et McManus, 1981). Vers la fin du troisième stade larvaire, les individus

adoptent une phototaxie négative et recherchent les endroits obscurs durant le jour (Campbell et al., 1975a). Les mâles complètent leur développement après cinq stades larvaires tandis que les femelles en ont six (Leonard, 1981). C'est à la fin du développement larvaire que les dommages en forêt deviennent importants. Les chenilles dévorent alors en moyenne 0,09 mètre carré de feuillage par jour (Jobin, 1979). Lorsqu'elles sont complètement développées en juillet, les larves se transforment en chrysalides. Après deux semaines environ, on assiste à l'émergence des adultes. On observe chez ces derniers, un dimorphisme sexuel prononcé; les femelles beaucoup plus grosses que les mâles, sont incapables de voler. Elles émettent une phéromone sexuelle afin d'attirer des mâles pour féconder leurs oeufs (Leonard, 1974; Doane, 1976a). Ces derniers sont généralement déposés près de l'endroit où les femelles ont émergées.

La défoliation causée par *L. dispar* peut avoir d'importantes répercussions sur la croissance des arbres et dans certains cas, augmenter leur mortalité (Baker, 1941; Kegg, 1971, 1973; Campbell et Valentine, 1972). Deux ou trois pullulations successives sont habituellement nécessaires pour entraîner la mort des arbres mais une seule défoliation peut causer la mort des arbres malades (Jobin, 1979). De plus, des réactions allergiques aux jeunes larves ont été récemment rapportés (Etkind et al., 1982; Anderson et Furniss, 1983); les poils recouvrant les larves peuvent causer des éruptions cutanées, des infections aux yeux et des troubles respiratoires aux gens exposés à l'insecte, particulièrement durant la période de dispersion éolienne des jeunes larves.

En 1981, *L. dispar* a défolié pas moins de quatre millions d'hectares d'arbres forestiers et ornementaux aux Etats-Unis (Marshall, 1981). Néanmoins, les défoliations enregistrées au Québec restent minimales. Malgré une progression constante de l'insecte, les infestations demeurent locales et prennent peu d'envergure. L'espèce semble rencontrer des facteurs limitant l'ampleur des dommages. De nombreuses études sur la dynamique des populations de l'espèce ont été réalisées aux Etats-Unis (Bess, 1961; Campbell, 1961, 1967b) et en Europe (Semevskii, 1973) mais on possède peu d'informations sur le contrôle naturel des populations au Québec. Pourtant, il paraît vraisemblable qu'une telle étude nous permettrait de mieux comprendre le caractère restrictif des populations de l'insecte au Québec. Un intérêt particulier a donc été dirigé vers une population de *L. dispar* de la région de Cap-de-la-Madeleine à cause de son caractère limitrophe dans l'expansion américaine de l'espèce. Ainsi, de nombreuses données¹ liées aux conditions abiotiques et biotiques de développement de l'espèce ainsi que des espèces fauniques compagnes permettront nous l'espérons, de mieux comprendre le succès d'implantation de *L. dispar* et aussi les facteurs limitatifs à un développement de type épidémique. En effet, de nombreuses expérimentations et observations permettent de reconnaître tant dans les faunes prédatrice et parasitaire que dans certaines conditions du milieu, des éléments de freinage et ainsi de contrôle du lépidop-

1: Des données sur les masses d'oeufs de 1980, provenant du travail de Hébert (1981; non-publ.), seront également utilisées pour permettre une meilleure compréhension de certains phénomènes.

tère concerné. Notre objectif en étudiant la dynamique de cette population est de comprendre les processus déterminants de la densité de l'espèce du moins sur le territoire étudié.

Evidemment, à cause du succès d'envahissement de *L. dispar* sur le continent nord-américain, il faut être prudent sur l'efficacité d'espèces prédatrices ou parasitaires pouvant limiter son expansion. Il s'agit de la conquête d'une niche écologique vraisemblablement occupée par une ou plusieurs espèces concurrentes et la maîtrise des connaissances sur la biologie de *L. dispar* ne sera assurée que par la poursuite de recherches de type écophysiologique.

CHAPITRE I

MATERIEL ET METHODES

A- Description du milieu

L'étude a été réalisée en 1982 et 1983 à Saint-Louis-de-France, dans une forêt de feuillus, située sur un promontoire en bordure de la rivière Saint-Maurice, à quelque quatre kilomètres au nord-ouest de la municipalité de Cap-de-la-Madeleine, Québec (fig. 1). Ce milieu est caractérisé par la présence d'essences commerciales dont les principales sont le chêne rouge, *Quercus rubra* L. et le peuplier à grandes dents, *Populus grandidentata* Michx. On y retrouve également l'érable rouge, *Acer rubrum* L., le peuplier faux-tremble, *Populus tremuloides* Michx. et le bouleau gris, *Betula populifolia* Marsh. La strate arbustive est peu importante et principalement composée par le noisetier à long bec, *Corylus cornuta* Marsh et l'érable rouge, *A. rubrum*. Les plantes de sous-

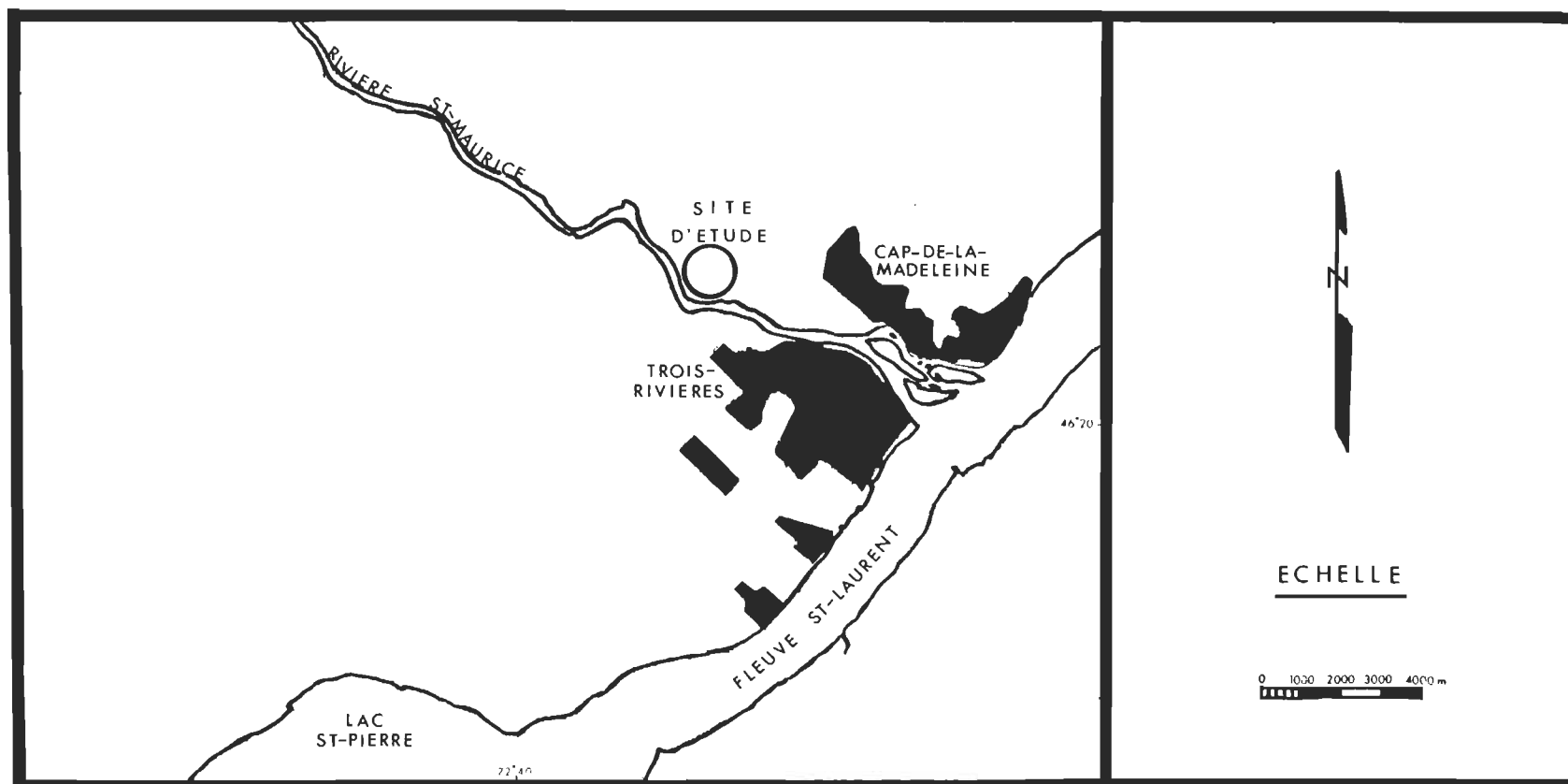


Figure 1: Localisation géographique du site d'étude au Québec.

bois sont peu abondantes et on y retrouve surtout le ptéridium des aigles, *Pteridium aquilinum* L., l'uvulaire à feuilles sessiles, *Uvularia sessilifolia* L., et le thé des bois, *Gaultheria procumbens* L.

La forêt paraît perturbée par la présence de l'homme: certaines gens y coupent leur bois de chauffage et les déchets de coupe constituent des abris recherchés par les larves ainsi que des sites de ponte potentiels pour l'insecte (fig. 2a). De plus, la forêt semble en mauvais état; on remarque la présence de plusieurs chicots, sites idéal de ponte de *L. dispar* et de multiplication d'insectes xylophages dont plusieurs ont été observés au cours de la période d'étude (fig. 2b).

Plusieurs chemins ont été aménagés pour faciliter l'accès à la rivière et aux habitations, morcelant ainsi la forêt en petites parcelles. Le boisé étudié constitue une de ces parcelles (fig. 2c) et couvre une superficie d'environ trois hectares. Le drainage y est bon, la forêt reposant sur un sol sablonneux; la topographie montre une pente prononcée vers la rivière en certains endroits. Une description détaillée du biotope est retrouvée dans le travail de Deshaies (Mémoire en rédaction).

B- Etablissement des stations d'échantillonnage

Le choix des stations d'échantillonnage permettant de suivre la dynamique de la population larvaire de *L. dispar*, a été fait au hasard et couvre la presque totalité du boisé étudié. Chacune des quarante stations choisies (fig. 3) devait répondre aux trois critères

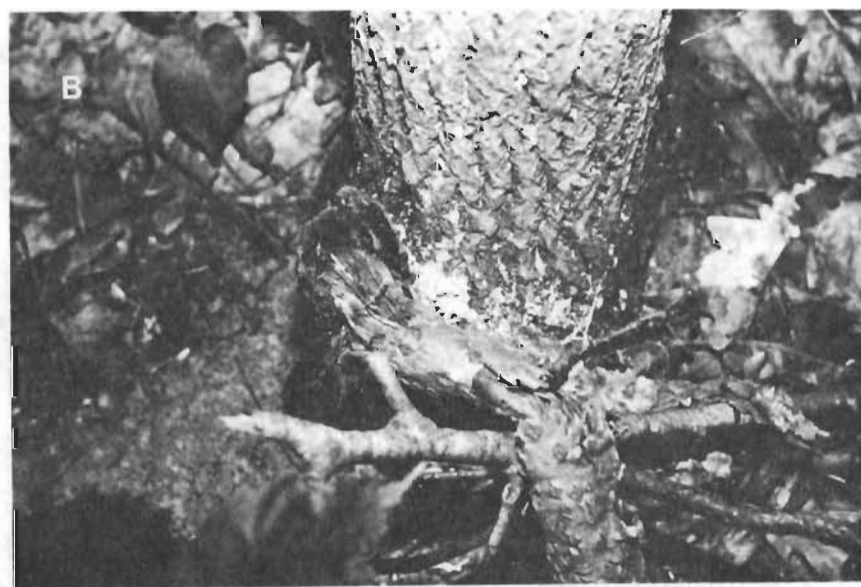


Figure 2: Description à l'aide de photographies du site étudié; présence d'arbres coupés et de châblis (a); présence d'insectes xylophages (b).

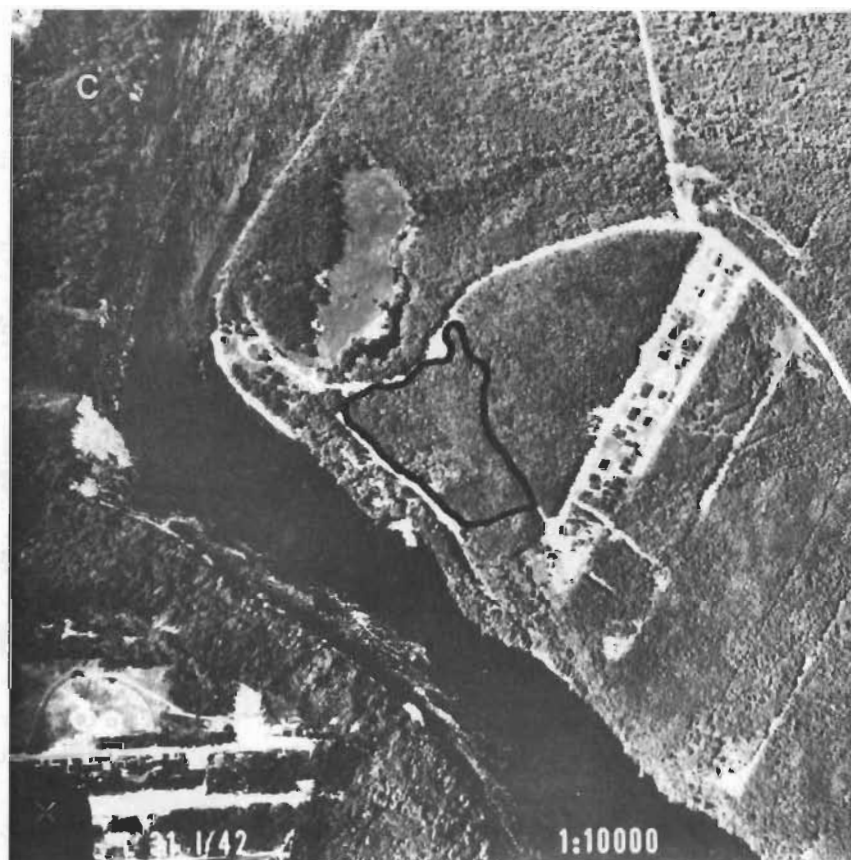


Figure 2 (suite): Photographie aérienne du site étudié (c).

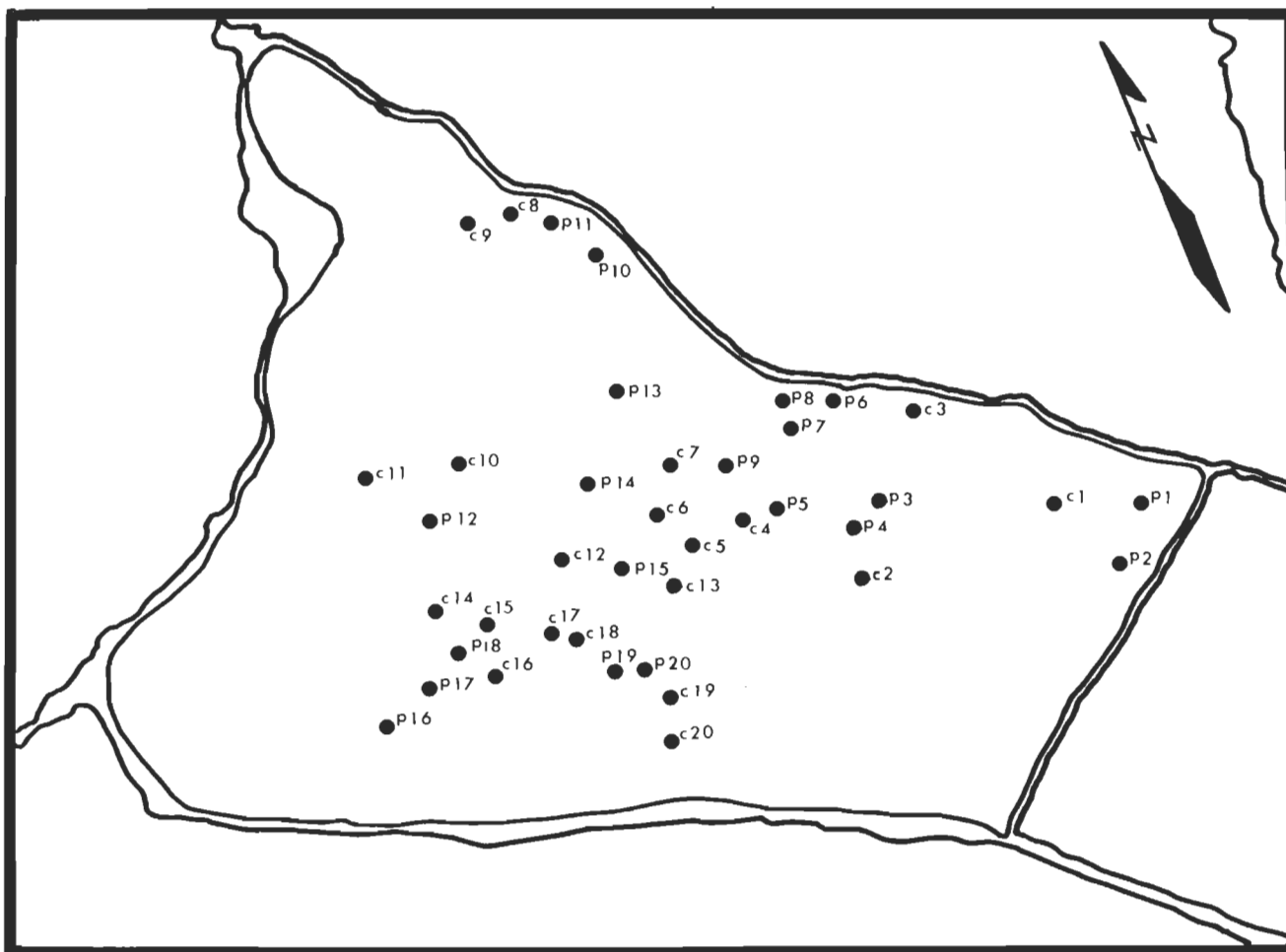


Figure 3: Localisation des quarante stations d'échantillonnage retenues pour suivre la dynamique de la population larvaire de *L. dispar*.

suivants:

- 1) elle devait être constituée d'un chêne rouge ou d'un peuplier à grandes dents, deux essences préférentielles de l'espèce (Mosher, 1915; Mauffette, 1981). Le dernier auteur ajoute que ces deux essences sont parmi celles permettant un développement rapide de l'insecte. Vingt chênes et vingt peupliers furent retenus.
- 2) l'arbre choisi devait avoir un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) d'au moins dix centimètres, de façon à assurer une surface d'échantillonnage suffisante et une population larvaire potentiellement élevée.
- 3) l'arbre devait aussi porter au moins une masse d'oeufs à cinquante centimètres ou moins de hauteur afin d'avoir une population initiale potentielle.

Ces critères visaient à prévoir une forte population de l'insecte dans un biotope favorable, pouvant déclencher éventuellement une défoliation sévère.

C- Données météorologiques

Toutes les données concernant les températures et précipitations journalières de même que l'accumulation des degrés-jours proviennent d'une station météorologique d'Environnement Canada située à environ un kilomètre du site d'étude.

D- Etude de la population de *L. dispar*

L'évolution de la population de *L. dispar* fut suivie dans chacune des phases de son développement. Plusieurs méthodes ont dû être utilisées pour bien cerner la dynamique de la population de *L. dispar*.

1- Evaluation du nombre d'oeufs par masse

Il existe une relation linéaire entre la longueur d'une masse d'oeufs et le nombre d'oeufs qu'elle contient (Farval et al., 1978). Nous croyons qu'en tenant compte de la superficie des masses d'oeufs, la précision de l'évaluation du nombre d'oeufs par masse serait augmentée. Nous avons mesuré les dimensions de 101 masses d'oeufs avec une règle millimétrée ainsi qu'à l'aide d'un gabarit (fig. 4) tel que suggéré par Deshaies (Mémoire en rédaction) et dénombré les oeufs pour chaque masse mesurée. Une relation significative ($P < 0,001$) fut établie entre la superficie des masses mesurées avec le gabarit et le nombre d'oeufs par masse (fig. 5). Le coefficient de corrélation obtenu ($r = 0,803$) est semblable (Test de Z: $P > 0,50$; différence non-significative) à celui obtenu en utilisant la superficie réelle des masses d'oeufs ($r = 0,776$). De plus, les pourcentages d'erreur entre le nombre réel d'oeufs et les nombres calculés à l'aide des équations de régression linéaire sont de 22,67 % et 23,87 % lorsqu'on utilise respectivement la superficie mesurée à l'aide du gabarit et la superficie réelle des masses d'oeufs (Test de t: $P > 0,085$; différence non-significative). Les mesures effectuées avec le gabarit s'avèrent donc aussi précises que les valeurs réelles. De plus, elles sont réalisées beaucoup

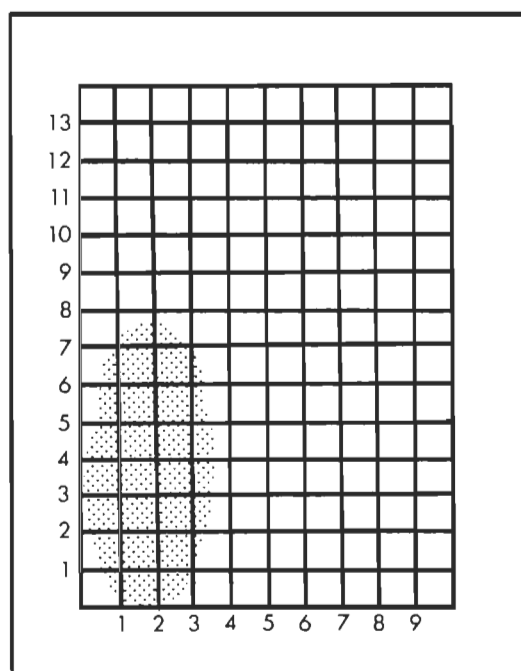


Figure 4: Gabarit utilisé pour mesurer les masses d'oeufs tel que décrit et mis au point par Deshaies (Mémoire en rédaction); 1 unité = 5 mm. La masse illustrée mesure $4 \times 8 = 32$.

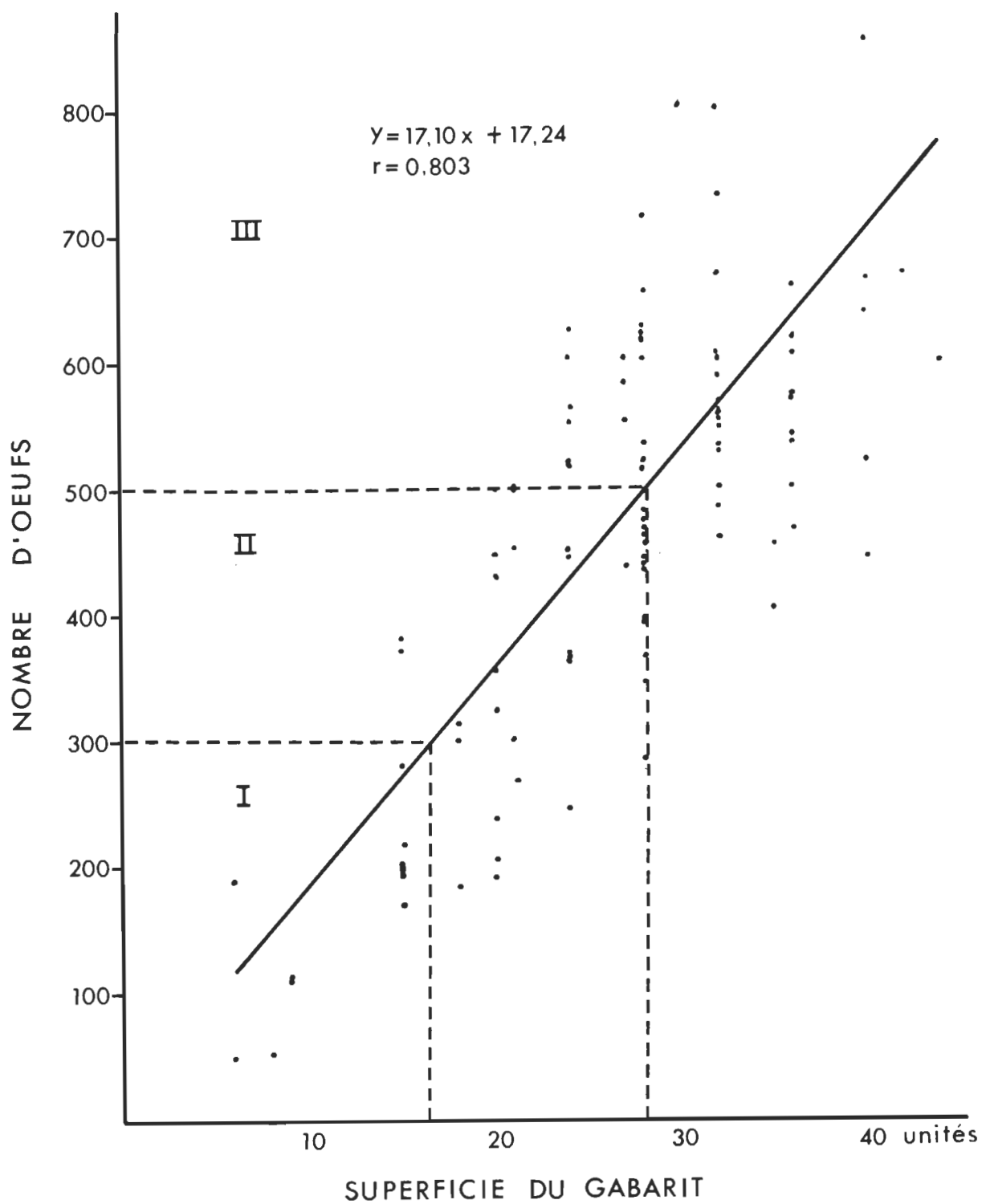


Figure 5: Relation entre la superficie des masses d'oeufs mesurées avec le gabarit et le nombre d'oeufs par masse.

plus rapidement.

Pour les masses situées à plus de deux mètres de hauteur, donc ne pouvant être mesurées avec le gabarit, nous avons estimé leurs dimensions sur une base empirique. Ainsi, les masses ont été divisées en trois classes de taille: I, II et III, les masses de petite, moyenne et grosse tailles respectivement. Afin de calibrer nos estimations, des masses de tailles différentes observées sur des distances variant entre trois et dix mètres furent classées selon ces divisions et par la suite mesurées à l'aide du gabarit pour évaluer le nombre d'oeufs par masse. La figure 6 montre que les classes déterminées se distinguent relativement bien par ces estimations. Ainsi, on peut dire que, globalement, les masses de classe I contiennent au maximum 300 oeufs, que les masses de classe II en comptent entre 300 et 500 et que celles de classe III en contiennent plus de 500. Une division similaire peut être appliquée pour les masses mesurées avec le gabarit (fig. 5) et sera utilisée plus loin.

2- Recensement des masses d'oeufs

Pour bien établir la population initiale de *L. dispar*, un recensement des masses d'oeufs fut réalisé sur les quarante stations retenues. Pour chacune des masses d'oeufs recensées, quatre paramètres furent mesurés ou déterminés; il s'agit de:

- l'essence végétale;
- le DHP de l'arbre (mesuré à l'aide d'un vernier calibré en centimètres);

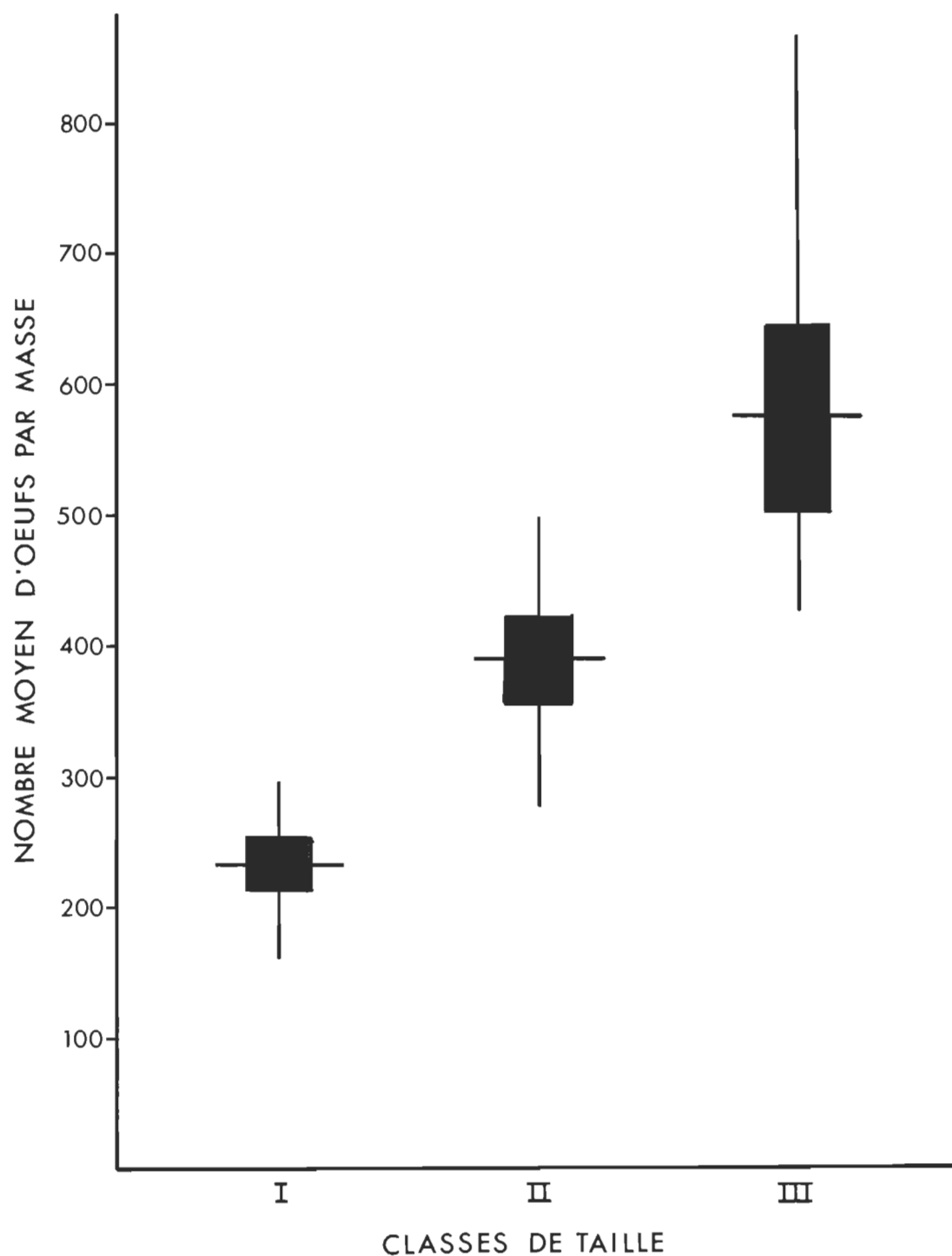


Figure 6: Calibration des estimations faites sur la taille des masses d'oeufs. Le trait horizontal indique le nombre moyen d'oeufs par masse ($n=10$), la partie ombragée exprime l'écart-type de la moyenne et le trait vertical représente l'étendue.

- la hauteur de la masse par rapport au sol (en centimètres);
- la dimension de la masse par une des deux méthodes décrites précédemment.

Ce recensement fut réalisé pour les masses pondues en 1981, 1982 et 1983. Pour vérifier si les fluctuations enregistrées sur les quarante stations étaient représentatives de ce qui se produisait dans le reste de la forêt, nous avons établi deux transects d'échantillonnage le long desquels les masses d'oeufs furent recensées (fig. 7). Les deux transects étaient distants de 60 mètres et chacun mesurait 125 mètres de long par deux mètres de large, correspondant à une superficie totale d'échantillonnage de 0,05 hectare. Les quatre paramètres suivants furent mesurés ou déterminés pour chacune des masses recensées:

- le substrat de ponte;
- la hauteur des masses par rapport au sol;
- la dimension des masses;
- la distance du substrat de ponte par rapport au point d'origine du transect.

Cette méthode des transects s'est avérée très efficace pour le recensement des masses d'oeufs, particulièrement pour établir leur distribution en forêt. (Hébert, 1981; Lebel, 1982: travaux non-publiés; Deshaies, mémoire en rédaction). L'évaluation de ces paramètres nous permettra de mieux cerner l'état de santé de la population de *L. dispar* et anticiper sur ses possibilités de survie.



Figure 7: Localisation des deux transects utilisés pour le recensement des masses d'oeufs et des cinq pièges à phéromone placés en 1982.

L'inventaire de la surface disponible pour la ponte des différents substrats a été effectué le long des deux transects à partir de leurs DHP_s. Une hauteur moyenne de dix mètres fut adoptée pour les arbres et une longueur moyenne de trois mètres pour les chicots. La surface de ponte disponible fut calculée en utilisant l'équation:

$$\text{Surf.} = \pi (\text{DHP}) \times h \quad \text{où } h = 10 \text{ pour les arbres et } 3 \text{ pour les chicots.}$$

3- Destruction des masses d'oeufs

La destruction des masses d'oeufs a été estimée en avril 1982 sur 74 masses situées à un mètre ou moins de hauteur et recensées au cours de l'automne précédent par Deshaies (Mémoire en rédaction); ces masses étaient susceptibles d'éclore et présentaient donc une certaine importance dans la dynamique de la population de l'insecte. Une évaluation du pourcentage de destruction a été réalisée pour chacune des masses.

4- Eclosion des oeufs

Le taux, la durée et la hauteur critique d'éclosion ont été vérifiés en laboratoire dans un incubateur (Convirox I23L) programmé de façon à s'approcher le plus fidèlement possible des conditions naturelles de température (5-24°C), de photopériode (14:10) et d'humidité (30-50 %). Pour ce test, vingt-neuf masses d'oeufs furent récoltées au hasard dans la forêt, la hauteur de ponte étant mesurée pour chacune d'elles. A l'intérieur de l'incubateur, les masses d'oeufs furent placées individuellement dans des vases de Petri de dix centimètres de diamètre. A tous les jours, les jeunes chenilles nouvellement-nées étaient

comptées. L'expérience débuta le 5 mai 1982 pour se terminer le 26 de ce mois. La durée et la hauteur critique d'éclosion furent vérifiées en milieu naturel. Les oeufs non-éclos furent comptés dans chaque masse pour établir le taux moyen d'éclosion.

5- Echantillonnage des larves et chrysalides

L'échantillonnage des larves et chrysalides a été réalisé par l'utilisation de deux méthodes: la première permettant de quantifier la diminution de la population en rapport avec les différents facteurs naturels de contrôle et la seconde visant à suivre le développement de l'insecte.

a) Evolution numérique de la population

L'échantillonnage des jeunes larves de *L. dispar* est difficile à cause de la phototaxie positive qu'elles montrent peu de temps après l'éclosion. Elles se retrouvent donc constamment dans la couronne des arbres et ce jusqu'à la fin du troisième stade larvaire où elles accusent une phototaxie négative les contraignant à descendre se réfugier le jour à l'aisselle des branches, dans les rabats d'écorce, dans la litière, etc. C'est ce trait comportemental que nous avons exploité pour échantillonner la population larvaire de l'insecte. Une ceinture de papier noir de trente centimètres de largeur fut placée à environ 1,5 mètre de hauteur sur chacun des arbres retenus. Plusieurs auteurs rapportent l'utilisation de cette méthode pour évaluer les populations larvaires (stades IV à VI) de l'espèce (Leonard, 1970b; McManus et Smith, 1972; Weseloh, 1974a; Campbell et al., 1975a; Barbosa, 1978b; Mauffette, 1981).

Odell et Godwin (1979) signalent que 95 % des larves (stades IV à VI) utilisent ces abris.

A raison de deux fois par semaine en 1982 et une fois par semaine en 1983, ces abris étaient visités et les chenilles vivantes dénombrées. Les chenilles mortes étaient également comptées tout en tentant de déceler la cause possible de leur mort. Cinq causes de mortalité ont été reconnues:

1) la prédation:

Les larves tuées par les prédateurs sont déchiquetées et plusieurs spécimens furent amenés au laboratoire pour en déterminer le stade larvaire.

2) le parasitisme par *Apanteles melanoscelus* Ratzeburg
(Hymenoptera: Braconidae);

Les larves de *L. dispar* affectées par *A. melanoscelus* se réfugient sous les abris artificiels (Campbell, 1961) et restent accrochées au cocon formé par le parasite lors de son émergence de l'hôte. Campbell (1967b) rapporte l'utilisation de ces abris pour évaluer les taux de parasitisme d'*A. melanoscelus*. De plus, Weseloh (1974a) signale que le nombre de cocons retrouvés sous les ceintures de papier noir est associé au nombre de larves parasitées par l'espèce. Un sous-échantillonnage des larves victimes du parasite en 1982 (échantillonnage d'appoint de 72 larves: 15 lors de la première génération d'*A. melanoscelus* et 57 lors de la seconde génération) furent amenées au laboratoire pour déterminer les stades attaqués.

3) le parasitisme par *Compsilura concinnata* Meigen (Diptera: Tachinidae);

Cette espèce se transforme habituellement en chrysalide dans le sol ou la litière (Burgess et Crossman, 1929). Occasionnellement, elles peuvent être retrouvées dans les rabats d'écorce. Donc, le nombre de chrysalides retrouvées sous les abris ne reflète pas les taux de parasitisme de *C. concinnata*. Cependant, l'abondance des chrysalides du parasite peut refléter son importance en fonction de la phénologie de l'insecte.

4) une maladie infectieuse

Les larves mortes virosées sont identifiées par l'aspect particulier de leur tégument et de son contenu (Metcalf et Luckmann, 1982). Mihalache et al. (1978) font une description des larves virosées et signalent que 79 à 85 % des individus tués par le virus se retrouvent à moins de deux mètres de hauteur sur les troncs, quelle que soit l'intensité de l'épizootie. Campbell (1967b) utilise des ceintures de papier noir pour évaluer l'importance de la mortalité virale dans les populations de *L. dispar*.

i) préparation de frottis d'hémolymphe

Des larves présentant sur le terrain les symptômes caractéristiques d'une virose ont été apportées au laboratoire. De plusieurs spécimens, des gouttes d'hémolymphe ont été prélevées et observées immédiatement entre lame et lamelle en microscopie optique. D'autres gouttes furent étalées et séchées à l'air, fixées à l'acétone pendant 10 minutes puis colorées au May-Grünwald-Giemsa.

ii) préparation de tissus virosés pour l'observation en microscopie électronique

Les tissus de chenilles virosées ont été fixés dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5 % (Laboratoires Meca, Québec) dans un tampon phosphate (0,067 M; pH 7,2) et post fixés dans une solution de tré-troxyde d'osmium à 2 % (Laboratoire Meca) dans le même tampon. Par la suite, ils furent déshydratés et enrobés dans l'araldite 502 (Ladd Research Industries, Vermont). Des coupes ultrafines sont colorées avec une solution d'acétate d'uranyle et de citrate de plomb à 1 %; elles sont par la suite observées en microscopie électronique.

5) causes de mortalité indéterminées

Les larves ne présentant pas les symptômes décrits jusqu'ici furent rassemblées dans cette classe. Celle-ci comprend les mortalités occasionnées par un déséquilibre physiologique, par des maladies non-infectieuses et par dessiccation phénomène décrit par Campbell en 1963³ au cours duquel la larve paraît déshydratée et le tube digestif bloqué par de la matière végétale non-digérée.

b) Activité journalière des larves

Un cycle nycthéméral de 24 heures a été réalisé les 14 et 15 juillet 1982 afin d'étudier les mouvements verticaux des larves de dernier stade de *L. dispar* au cours d'une journée. A l'aide d'une poudre phosphorescente (Day Glo; Switzer Brothers Inc, Cleveland, Ohio, USA), 143 chenilles furent marquées et des dénombrements eurent lieu à 12, 18, 24, 6 et 12 heures. Les nombres de chenilles vivantes et mortes é-

taient alors notés ainsi que la présence de toute nouvelle larve de *L. dispar*. La variation dans l'abondance de deux arachnides, *Callobius bennetii* Blackwall et *Coras montanus* Emerton a aussi été notée.

c) Structures des populations

Au cours des deux années d'études, quelques 100 larves ou chrysalides furent récoltées au hasard chaque semaine pour établir les structures de la population de *L. dispar*. La détermination des stades larvaires fut réalisée en mesurant la largeur de la capsule céphalique de chaque individu. De plus, chaque spécimen récolté en 1982 fut disséqué afin d'établir l'incidence naturelle des différents parasites indigènes sur l'espèce. Bess (1961) rapporte l'utilisation de cette méthode pour l'évaluation des taux de parasitisme sur *L. dispar*. Les spécimens utilisés pour établir les structures de population furent récoltés du côté nord du chemin (fig. 3) afin d'affecter le moins possible la population utilisée pour établir la dynamique de la population de l'espèce.

6- Emergence des papillons mâles

L'émergence des papillons mâles fut suivie, en 1982, à l'aide de cinq pièges à phéromone de type Delta, chacune étant munie d'un distributeur Hercon. Les trappes furent disposées en forme de croix, chacune étant distante de 40 mètres de sa plus proche voisine (fig. 7). A intervalles plus ou moins réguliers, les trappes étaient changées et les mâles dénombrés.

Parallèlement à ces captures, des récoltes bi-hebdomadaires furent réalisées dans un piège Malaise au cours des deux années d'études. Ce piège a également permis d'établir la phénologie et l'abondance des parasites adultes présents dans le site étudié.

7- Elevages en laboratoire

En 1983, des élevages des stades immatures de *L. dispar* ont été effectués afin d'établir, d'une façon précise, les taux de parasitisme des différents parasites présents. De plus, ces élevages ont permis d'obtenir d'importantes informations sur les différents facteurs naturels de contrôle et sur les stades affectés par ceux-ci.

Quelque 70 chenilles ou chrysalides furent récoltées sur une base hebdomadaire durant 10 semaines. Les stades larvaires et le sexe des chrysalides étaient déterminés dès l'arrivée au laboratoire. Chez ces dernières, un dimorphisme sexuel prononcé permet de distinguer les mâles des femelles, ces dernières étant en moyenne 1,5 fois plus volumineuses que les mâles (Campbell, 1963b). Sur 53 tentatives de détermination du sexe des chrysalides, seulement 2 individus furent mal classés, soit une erreur inférieure à 4 %. Les individus récoltés étaient placés dans des vases de Petri de dix centimètres de diamètre dans lesquels se trouvait un morceau de papier filtre maintenu humide durant tout le développement de l'insecte. Des feuilles fraîches de peuplier faux-tremble, *Populus tremuloides* Michx., étaient déposées à tous les jours dans chaque Petri. Ces derniers contenaient deux larves chacun et le décompte des individus morts était effectué à tous les jours.

Le stade était alors déterminé et, lorsque possible, la cause de la mortalité établie.

E- Evaluation des taux de prédation en laboratoire

L'évaluation des taux de prédation en laboratoire a été réalisée en utilisant différentes méthodes, dépendant des objectifs visés par les divers tests. Un premier test pour évaluer l'efficacité prédatrice d'un arachnide, *Xysticus elegans* Keyserling, sur les jeunes stades de *L. dispar*, fut réalisé dans de petits récipients de "styrofoam" pour faciliter le comptage et l'observation des larves. Chaque récipient mesurait 5,5 cm de hauteur avec 9 cm de diamètre à la base et 11,5 cm de diamètre au niveau de l'ouverture. Un petit morceau de coton imbibé d'eau assurait l'humidité requise dans ce milieu artificiel recouvert d'une fine mousseline.

Toutefois, la plupart des tests de prédation ont été effectués à l'aide de cylindres de Plexiglas[®] de 50 cm de haut et 20 cm de diamètre (fig. 8). Chaque cylindre était aménagé de façon à imiter les conditions naturelles et était constitué de deux parties détachables facilitant le comptage des larves. Chaque cylindre expérimental était muni d'un grillage à chacune des extrémités. Pour éviter l'assèchement du substrat, le cylindre était déposé sur un plateau d'aluminium percé de quelques trous et reposant dans un bassin contenant de l'eau. Le premier étage de substrat était constitué de trois centimètres de sable, ce matériau permettant une bonne diffusion de l'eau jusqu'aux deux centimètres d'humus qui le recouvrait. Des feuilles mortes for-

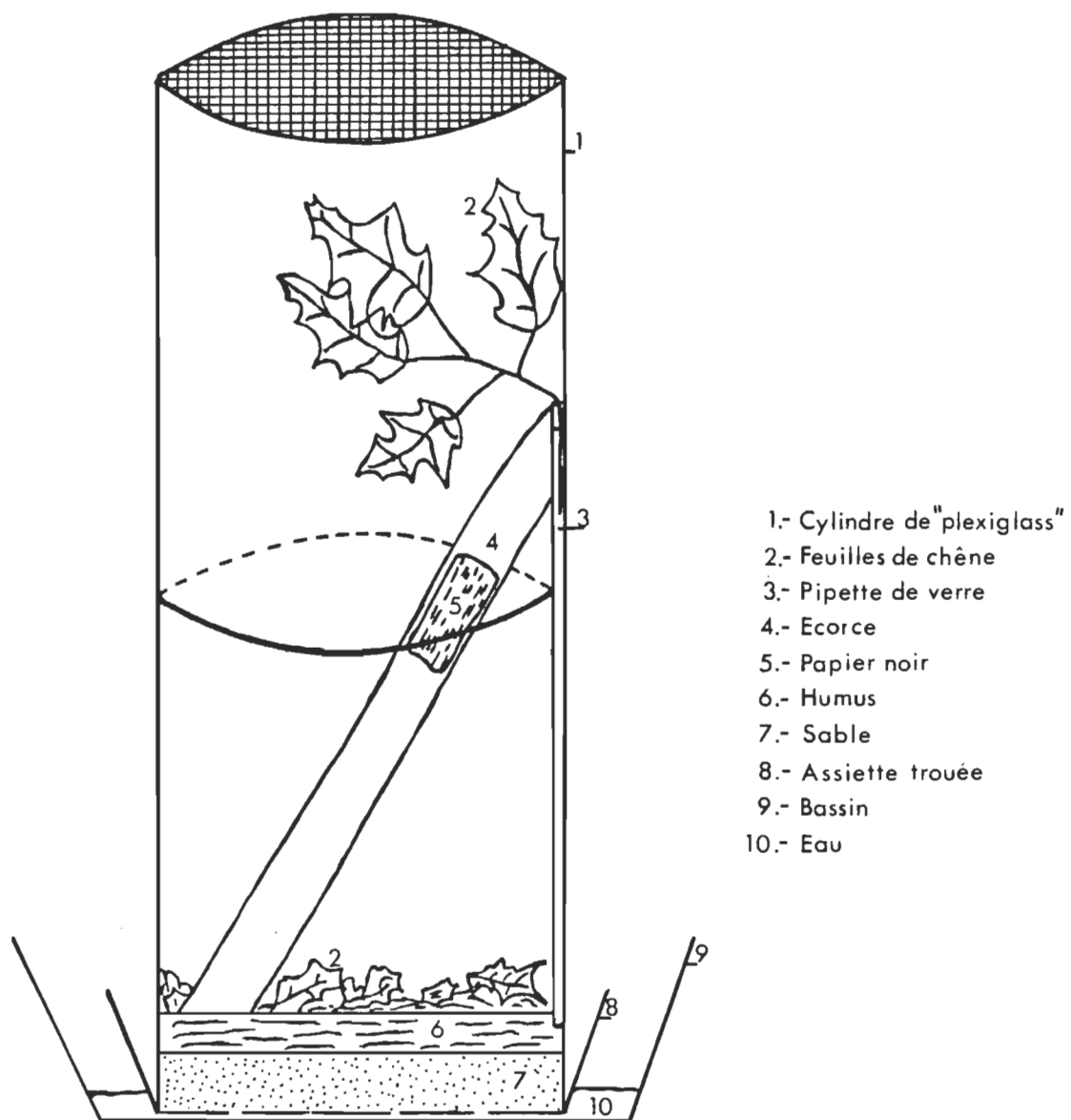


Figure 8: Coupe schématique d'un cylindre expérimental utilisé pour les test de prédation.

maient la litière. Pour maintenir l'humidité constante de quelque 55-65 %, un rideau de polythène fut placé devant les cylindres de façon à isoler le système. Quelques brèches furent faites dans le polythène afin d'assurer une circulation d'air. A tous les jours, le niveau d'eau des bassins était vérifié et corrigé pour maintenir le degré d'humidité requis.

Un lambeau d'écorce était déposé dans chaque cylindre et portait un morceau de papier noir servant d'abri artificiel aux larves tout en facilitant leur comptage. Enfin, les larves de *L. dispar* disposaient de feuilles fraîches de chêne rouge, *Quercus rubra* (leur nourriture préférée) qui étaient renouvelées quotidiennement. Afin d'éviter un assèchement trop rapide des feuilles, le pétiole de celles-ci plongeait dans une pipette de verre fixée à la paroi du cylindre et remplie d'eau. Le lambeau d'écorce, appuyé contre la paroi, facilitait l'accès à la nourriture pour les larves. Ce système a été mis au point pour assurer la survie d'araignées qui paraissaient très sensibles à un manque d'humidité, particulièrement les araignées de litière.

Tous les tests furent réalisés à 22°C avec une photopériode de 15,5 : 8,5 et une intensité lumineuse de 1000 lux se rapprochant de celle observée en forêt. Les prédateurs utilisés pour ces tests furent préalablement acclimatés pendant une journée à leur nouveau milieu ainsi qu'aux larves de *L. dispar*.

Enfin, un test pour évaluer le potentiel de prédation de *Calosoma*

frigidum Kirby (un prédateur naturel de *L. dispar*) sur les larves de quatrième stade de l'insecte fut réalisé dans des vases de Petri de 15 cm de diamètre. Des proies, constituées de 10 larves de *L. dispar* par Petri étaient mises en présence d'un adulte de *C. frigidum*. A intervalles plus ou moins réguliers, chaque calosome se voyait offrir de nouvelles proies, le nombre étant ramené à dix par Petri. L'expérience eut lieu à une température de 22°C et une photopériode de 15,5 : 8,5.

F- Introduction expérimentale d'un parasite des oeufs, *Anastatus disparis* Ruschka (Hymenoptera: Eupelmidae)

Quarante-cinq stations constituées par les essences *Quercus rubra*, *Populus gradidentata*, *Betula populifolia* et *Populus tremuloides* ont été choisies sur le territoire occupé par *L. dispar* comme sites de libérations contrôlées du parasite. Des pontes récentes de *L. dispar*, situées à moins de 50 centimètres du sol ont été sélectionnées pour être soumises à l'activité reproductrice d'*Anastatus disparis*.

Les libérations du parasite ont été réalisées en deux étapes, soit les 4 et 10 août. Quelque 900 femelles d'*Anastatus disparis* ont été partagées dans 45 petites cages, chacune entourant et isolant une masse d'oeufs et ne laissant aucune possibilité de fuite pour l'hyménoptère.

Chaque cage permettait l'évacuation de l'eau de pluie et était

munie d'une petite éponge imprégnée d'un mélange de 50 % d'eau et 50 % de miel servant à nourrir les parasites. Lors de la libération, des feuilles de fougères protégeaient les parasites des rayons de soleil.

Au cours des cinq jours suivant chacune des libérations du parasite, des relevés des hyménoptères morts dans les petites cages furent effectués afin d'établir le taux de survie et la longévité des femelles dans les quelques jours durant lesquels elles étaient exposées aux masses d'oeufs. Au début de novembre, soit le 2 alors que la température moyenne de l'air s'établissait à 4°C, la vérification du succès d'implantation du parasite dans dix masses d'oeufs fut amorcée; cette vérification a été faite en laboratoire. Débarassés des poils qui les recouvre, le comptage des oeufs embryonnés, non embryonnés ou parasités par des larves d'*Anastatus disparis* ainsi que l'observation générale de l'état des oeufs ont permis d'établir le succès du parasitisme.

PREMIERE PARTIE

CONSIDERATIONS BIO-ECOLOGIQUES SUR LE
DEVELOPPEMENT DE *Lymantria dispar*

CHAPITRE II

FLUCTUATIONS DU NOMBRE DE MASSES D'OEUFS

Le recensement annuel des masses d'oeufs constitue la méthode la plus fiable et la plus utilisée pour exprimer les fluctuations des populations de *L. dispar* (Bess, 1961; Campbell, 1961, 1967b, 1973; Campbell et al., 1975a, Campbell et Sloan, 1978a, 1978b). Par des relevés, il nous a été possible de mettre en évidence des comportements particuliers de l'espèce qui traduisent son adaptation au climat du Québec et favorisent sa survie sous nos latitudes.

A- Historique de la population étudiée

Depuis quelques années, Agriculture Canada conjointement avec le Centre de Recherches Forestières des Laurentides (C.R.F.L.) a mis sur pied un système de piégeage des papillons mâles de *L. dispar* à l'aide

de pièges à phéromone dans le but de détecter les nouvelles populations dès leur apparition. C'est par ces inventaires annuels qu'on a décelé la présence de l'insecte dans la région de Cap-de-la-Madeleine; en 1976, les premiers mâles et premières masses d'oeufs furent collectionnées dans cette région (Jobin, 1979) qui, quelques années plus tard, devait faire l'objet de plusieurs projets de fin d'études (Hébert, 1981; Lebel, 1982; Blanchette, 1983; Noiseux, 1983: Travaux non-publiés) et de deux mémoires de maîtrise, celui de Deshaies (en préparation) sur les relations entre l'insecte et le biotope et le présent mémoire.

Campbell (1975) et Campbell et Sloan (1978b) qualifient les populations nord-américaines de *L. dispar* comme bimodales comparativement aux populations cycliques observées en Europe. Les populations étudiées aux Etats-Unis sont en fait, des ensembles de sous-populations qui agissent en systèmes fonctionnels. Ces populations couvrent souvent des superficies de plusieurs kilomètres carrés. Au Québec, parce que l'insecte envahit lentement le territoire, les infestations du lépidoptère sont plus restreintes et plutôt locales de sorte qu'elles se comportent différemment de celles observées aux Etats-Unis. La population qui nous intéresse ne fait pas exception à la règle puisqu'en 1979, elle constituait l'entité la plus nordique au Québec (fig. 9) et du continent. Elle précédait de quelque 50 kilomètres la plupart des autres infestations et se distinguait donc par un isolement marqué. La figure 10 illustre les fortes fluctuations de densité des masses d'oeufs au cours des quatre dernières années à Saint-Louis-de-France. Après avoir atteint l'état épidémique en 1981

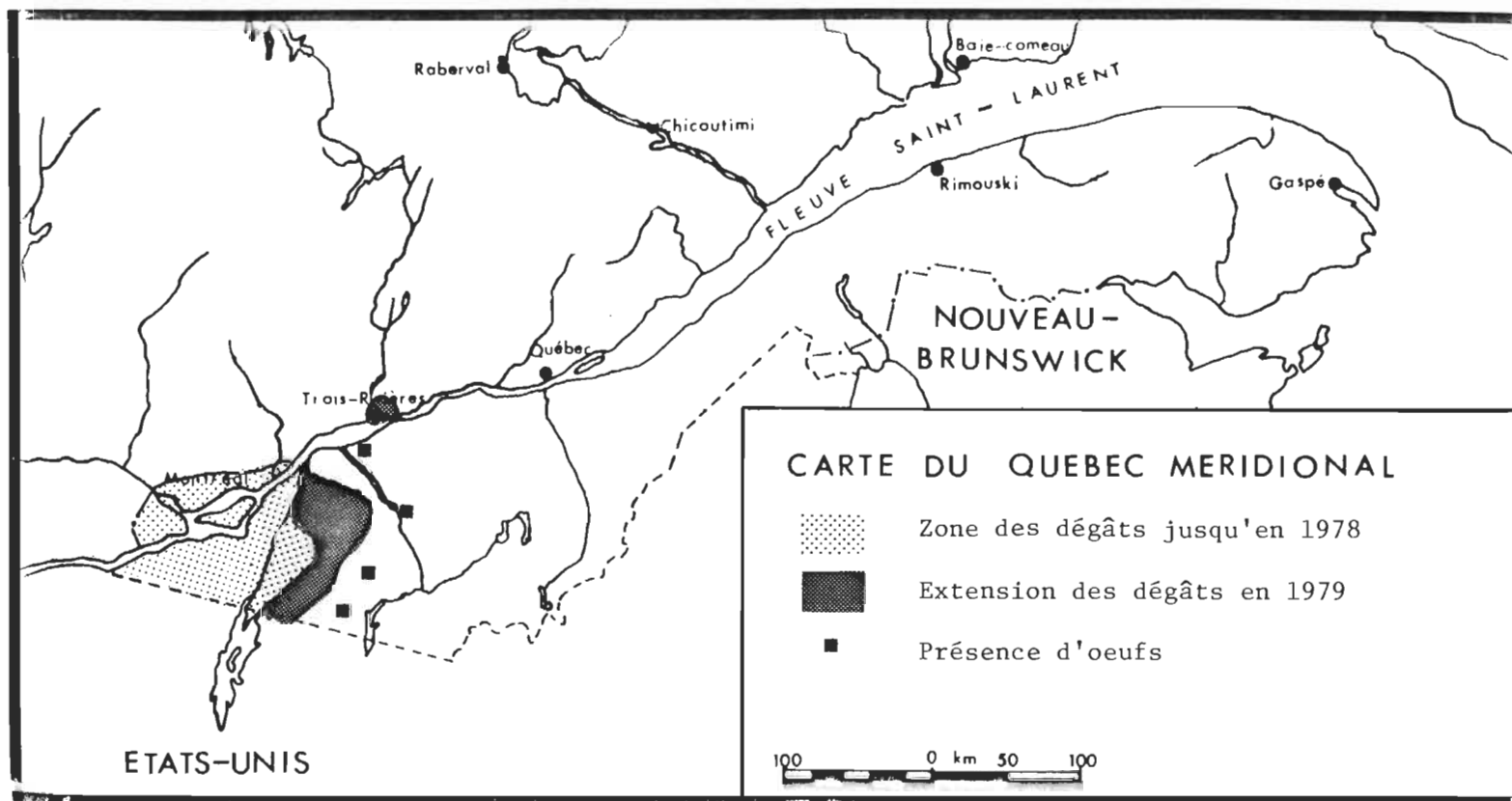


Figure 9: Etendue des dégâts occasionnés par *L. dispar* en 1979 et progression de l'insecte au Québec.

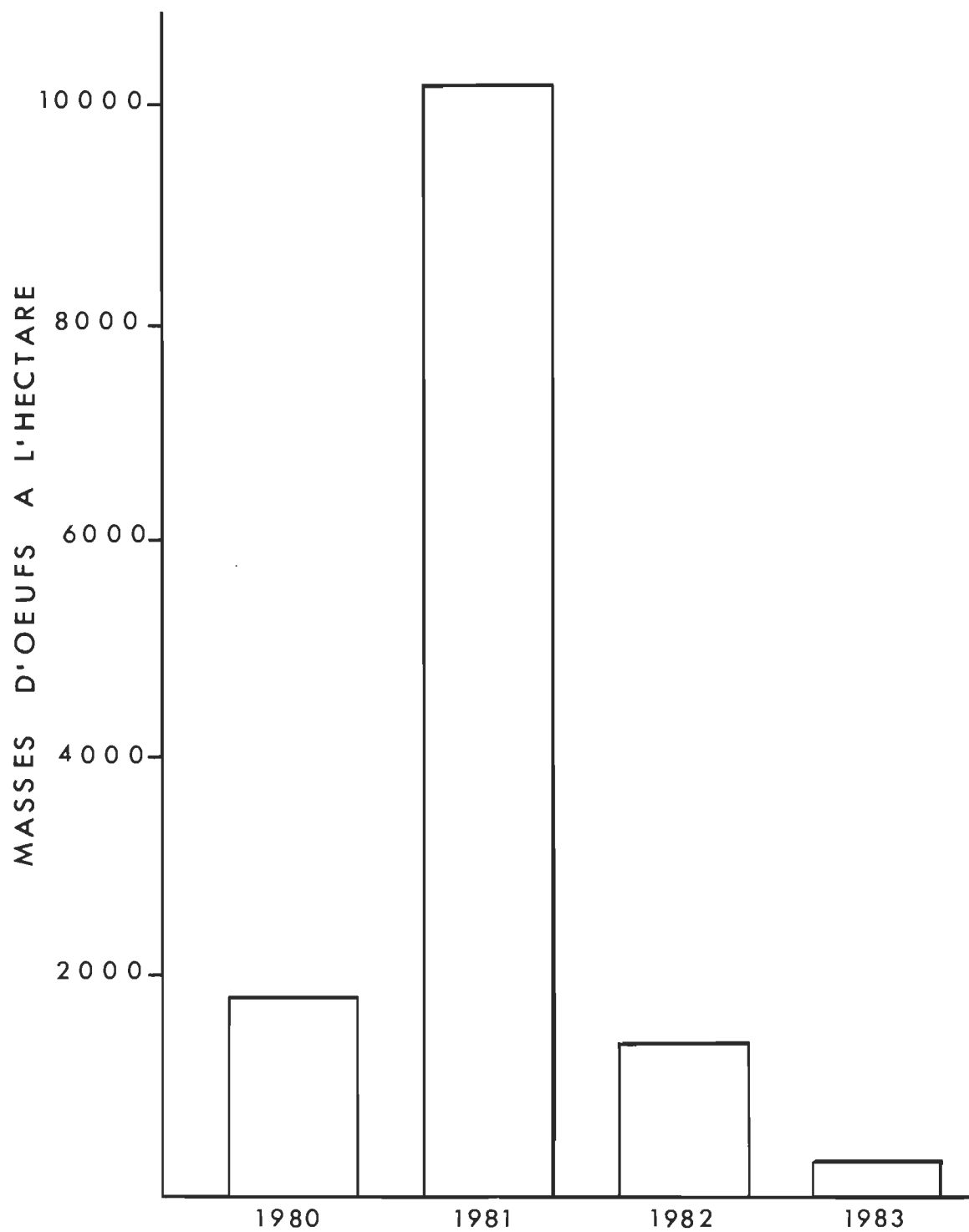


Figure 10: Fluctuation du nombre de masses d'oeufs de *L. dispar* depuis 1980 à Saint-Louis-de-France.

avec 10 120 masses à l'hectare, le nombre de masses à l'hectare subit de fortes réductions au cours des deux années suivantes pour atteindre 300 à l'hectare en 1983.

Campbell et Sloan (1978a) rapportent qu'aux Etats-Unis, une sous-population ne reste à l'état épidémique que durant deux ou trois ans alors que la région infestée peut s'y maintenir pendant une dizaine d'années. Les sous-populations à l'état épidémique suffisent alors à maintenir l'infestation à un niveau élevé par une redistribution des larves de premier stade favorisée par le vent. Du même coup, elles permettent par cet apport de nouveaux individus, à d'autres sous-populations d'atteindre l'état épidémique; à leur tour, elles maintiendront une forte densité dans la région infestée.

Par sa localisation, la population étudiée a certainement contribué à augmenter l'aire de distribution de l'insecte. Nous avons d'ailleurs retrouvé quelques masses d'oeufs au centre-ville même de Trois-Rivières et la présence de l'insecte a été signalée à plusieurs reprises par des résidents de la région immédiate. De plus, Benoit et al., (1981) rapportent sa présence dans la municipalité de Sainte-Thècle à quelque 25 kilomètres au nord de Grand-Mère. Lentement, l'espèce semble s'installer dans les régions nordiques du Québec, malgré des conditions climatiques sûrement plus difficiles qu'aux Etats-Unis. Il s'agit maintenant de savoir quelle sera l'importance de sa distribution et de ses dommages dans les années à venir.

B- Comportement de ponte de l'espèce

Chez *L. dispar*, les femelles adultes sont incapables de voler parce que trop lourdes. Elles émettent une phéromone sexuelle pour attirer des mâles qui féconderont les oeufs. Il est fréquent de retrouver une masse d'oeufs pondue près des restes d'une chrysalide et d'une femelle morte. Le choix du site de ponte serait étroitement lié au comportement des larves de dernier stade à la recherche d'un site pour la nymphose. Ce choix est parfois déterminant dans la survie de l'insecte.

1- Essences attaquées

La figure 11 illustre l'importance relative de l'utilisation des divers substrats de ponte par l'insecte au cours des quatre dernières années. On remarque qu'en 1980, alors que la population de Saint-Louis-de-France était en pleine expansion vers l'état épidémique, les chicots portaient plus de 50 % des masses d'oeufs. En 1981, l'année de l'épidémie, il semble que ce soit les peupliers, *P. gradidentata* et *P. tremuloides* qui aient été privilégiés par l'insecte; près de 65 % des masses d'oeufs pondues s'y retrouvent sur un total de 506 masses. Même si on ne peut affirmer que toutes ces masses proviennent d'insectes ayant complétés leur développement sur les essences concernées, on peut tout de même présumer que les peupliers ont été les plus touchés par l'épidémie. Toutefois, on ne peut nier que certaines larves vont chercher un site de nymphose ailleurs que sur les arbres où elles se sont développées comme en témoignent les pourcentages de pontes retrouvées sur des chicots. On peut également supposer que la plupart des masses re-

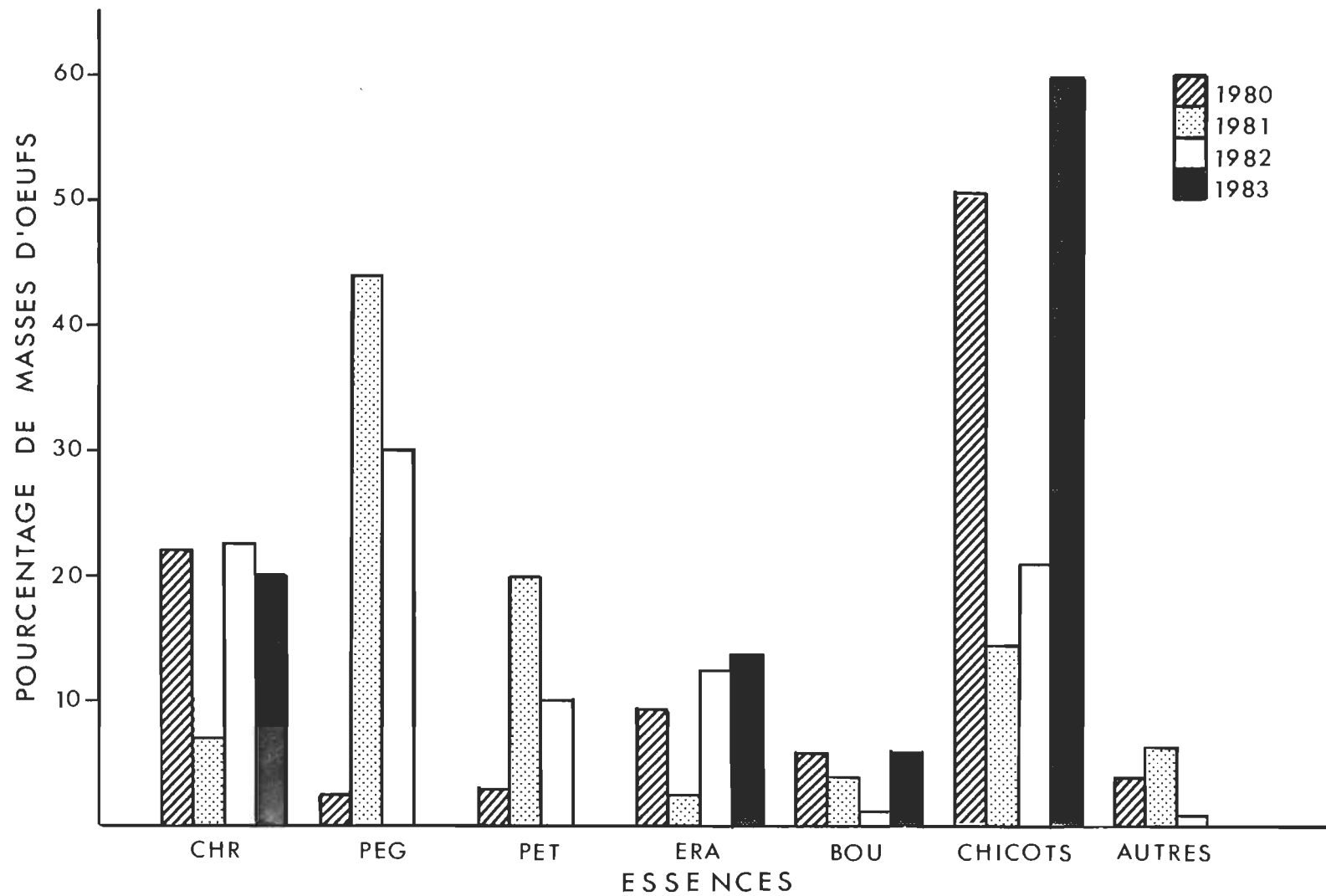


Figure 11: Importance relative de l'utilisation des différents substrats de ponte par *L. dispar* depuis 1980.

trouvées sur les autres essences (ex: 32 masses sur *Pinus resinosa* Ait., une essence non-préférentielle pour l'alimentation larvaire mais offrant un excellent substrat pour la ponte) proviennent surtout de larves quittant des arbres n'offrant pas de sites de ponte adéquats. Campbell et al. (1976) signalent que les substrats rugueux, secs et plutôt obscurs sont des sites recherchés par l'espèce. Les peupliers, les chicots et le pin rouge, les substrats de ponte les plus utilisés par l'insecte en 1981 (Tab. I) répondent à ces critères. Comment expliquer que le chêne rouge, *Q. rubra*, l'hôte préférentiel de *L. dispar* soit presque ignoré comme site de ponte? On peut penser que les larves s'étant développées sur ceux-ci aient cherché leur site de nymphose ailleurs que sur l'arbre lui-même, l'écorce lisse des jeunes chênes n'offrant pas un substrat convenable pour la nymphose. Aussi le chêne rouge aurait-il alimenté en chenilles les peupliers lors de la dispersion par le vent des jeunes larves?

En 1982 s'amorce le déclin de la population, marqué par une diminution de l'importance des peupliers comme sites de ponte et une augmentation substantielle de celle du chêne rouge, des chicots et des érables. En 1983, on assiste au retour de la population à un état presque endémique: les peupliers ne portent plus aucune masse et les chicots deviennent plus importants comme sites de ponte.

Déjà en 1980 les chicots constituaient les sites de ponte préférés de *L. dispar*. En 1981, même si *P. gradidentata* compte le plus de masses d'oeufs, c'est *P. tremuloides* qui est l'essence la plus utilisée comme

Tableau I: Nombre et densité de masses d'oeufs sur les différents substrats en 1981, 1982 et 1983.

Essence	1981			1982 ¹			1983 ²		
	n	Nb. masses/m ²	%	n	Nb. masses/m ²	%	n	Nb. masses/m ²	%
CHR	36	0,32 ^e	7,1	16	0,14	22,9	3	0,03	20,0
PEG	224	2,13 ^b	44,3	21	0,20	30,0	0	0	0
PET	102	3,42 ^a	20,2	7	0,26	10,0	0	0	0
ERA	16	0,28 ^e	3,2	9	0,16	12,9	2	0,04	13,3
BOU	20	0,85 ^d	4,0	1	0,04	1,4	1	0,04	6,7
CHICOT	75	1,48 ^c	14,8	15	0,30	21,4	9	0,18	60,0
AUTRES	33	1,94 ^{bc}	6,5	1	0,06	1,4	0	0	
TOTAL	506			70			15		

a: les nombres d'une même colonne avec des lettres différentes sont significativement différents après une analyse par chi-carré ($P < 0,05$).

1: aucune différence significative d'après le chi-carré ($P > 0,10$).

2: "n" trop petit; aucune analyse possible.

l'indique le tableau I. Il faut se rappeler que *P. tremuloides* voit ses feuilles apparaître bien avant les autres essences et que les larves qui s'y rencontrent après la dispersion éolienne y trouvent une nourriture déjà disponible. Des tests de chi-carré dénotent une grande variation dans l'attrait des différents sites de ponte ($P < 0,001$). Toutefois, en 1982, le chi-carré indique que les masses se distribuent également sur tous les substrats ($P > 0,10$). Enfin, en 1983, le nombre de pontes est tellement faible ($n=15$) qu'il est impossible d'y appliquer une analyse statistique. On constate cependant l'importance des chicots comme sites de ponte.

En somme, on s'aperçoit que l'épidémie s'est déployée aux dépens de *P. gradidentata* et *P. tremuloides*. En période non-épidémique *Q. rubra* et les érables, *Acer rubrum* et *A. saccharum* semblent maintenir un certain réservoir de population. Leonard (1970a) mentionne que les oeufs de *L. dispar* sont souvent déposés sur des arbres morts, des rochers ou autres objets inanimés. On pourrait ajouter qu'à faible densité ce comportement est accentué, si bien que ces substrats portaient 60 % des masses échantillonnées en 1983.

2- Hauteurs des pontes

La figure 12 montre la distribution des masses d'oeufs selon neuf classes de hauteur au cours des trois dernières années. On remarque une tendance pour l'insecte à pondre ses oeufs près de la surface du sol. Un test de chi-carré indique une différence importante dans cette distribution en 1981 ($P < 0,001$). En développant l'analyse, on constate

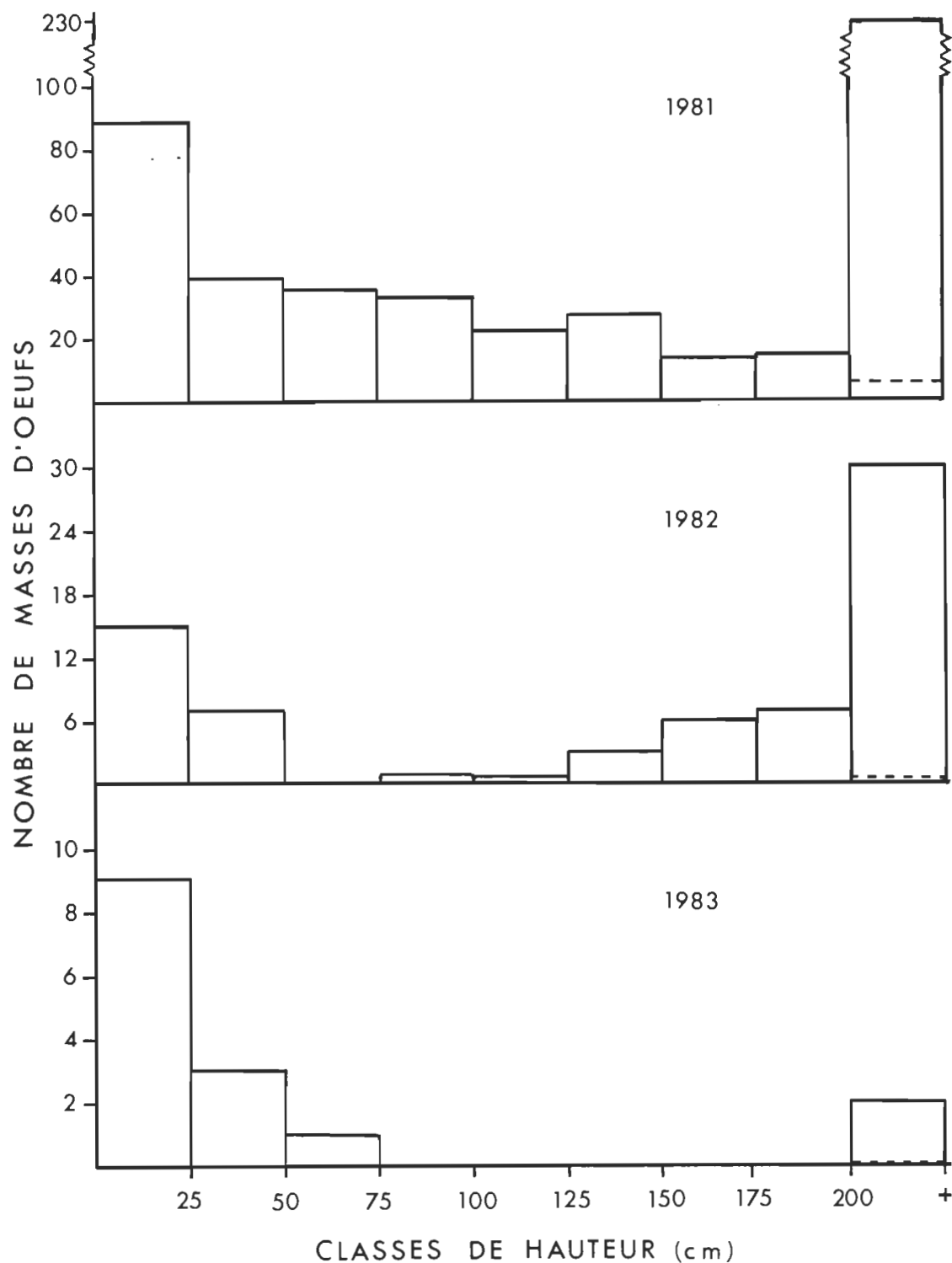


Figure 12: Distribution des masses d'oeufs de *L. dispar* selon neuf classes de hauteur en 1981, 1982 et 1983. (Les traits pointillés dans la dernière classe représentent le nombre moyen de masses d'oeufs pour une classe de 25 cm).

une préférence marquée pour la classe 0-25 cm. Puis suivent respectivement les classes 26-150 cm, 151-200 cm et 200 cm et plus. Le nombre de masses d'oeufs recensées en 1982 et 1983 est trop faible pour appliquer toute analyse statistique mais on note le même phénomène qu'en 1981, si ce n'est qu'il est davantage accentué en 1983 alors que la population revient à un niveau presque endémique. Pour vérifier cet énoncé, nous avons regroupé les hauteurs de ponte en deux classes: 0-1 mètre et 1 mètre et plus. Un test de chi-carré ($P < 0,001$) nous permet de vérifier nos appréhensions à savoir qu'on retrouve une plus grande proportion des masses d'oeufs pondues à un niveau inférieur en 1983.

Ce comportement conduisant *L. dispar* à pondre près du sol peut jouer un rôle prépondérant dans la survie de l'espèce aux froides températures d'hiver. En effet, les oeufs profitent alors de la couverture de neige comme isolant. Leonard (1972) souligne que la hauteur de ponte est critique pour la survie des oeufs; il mentionne aussi que la survie de l'insecte peut augmenter avec des adaptations comportementales qui conduisent l'insecte à pondre près du sol (1974). Sullivan et Wallace (1972) rapportent qu'on retrouve une plus grande proportion des masses d'oeufs pondues près du sol au Québec qu'au Massachusetts. De plus, ils ajoutent que pour tuer 50 % des oeufs isolés par 5, 10, 15 et 20 centimètres de neige, la température doit atteindre -38° , -48° , -66° , -80°C respectivement.

Le pourcentage élevé des masses d'oeufs pondues près du sol en 1983 peut être interprété comme une réaction de l'insecte à la baisse des

populations. Ce comportement favoriserait la survie éventuelle de l'espèce dans son milieu. On rapporte le même comportement au sujet des hauteurs de ponte en 1980 et il serait lié à l'utilisation prononcée des chicots par l'insecte. Des tableaux de contingence (substrats vivants et chicots Vs 0-1 mètre et 1 mètre et plus de hauteur) ont été construits pour vérifier cet énoncé. En 1981 et 1982, le chi-carré ($P < 0,001$) nous permet de conclure que les chicots portent une plus grande proportion de masses d'oeufs entre 0 et 1 mètre de hauteur que les substrats vivants (Tab. II). Pas moins de 69,3 % et 66,7 % des masses pondues sur les chicots le furent entre 0 et 1 mètre de hauteur en 1981 et 1982 respectivement comparativement à 33,6 % et 23,6 % pour les substrats vivants. En 1983, on observe le même phénomène (100 % pour les chicots et 66,7 % pour les substrats vivants) quoique plus accentué dans les deux cas. Sullivan et Wallace (1972) signalent que la présence d'arbres tombés et de rochers en abondance amène une ponte plus près du sol. Pour Gerardi et Grimm (1979), ce sont les conditions du site forestier ainsi que le comportement de la larve et de l'adulte qui déterminent souvent les hauteurs de ponte. D'autres explications sont avancées pour élucider ce comportement; ainsi, Leonard (1974) signale qu'après l'accouplement, les femelles ont un géotropisme positif et cherchent les endroits plutôt obscurs. Odell et Mastro (1980) évoquent le déplacement des femelles vers le sol comme mécanisme d'évitement des prédateurs qui cherchent surtout à s'alimenter dans les sites de nymphose et de repos des larves. De plus, ils soutiennent que les mâles localisent plus facilement la phéromone d'une femelle lorsqu'elle se trouve près du sol.

Tableau II: Distribution des masses d'oeufs selon la hauteur pour deux types de substrats en 1981 et 1982.

Année	Substrats	Nombre de masses d'oeufs		
		0-1m	1m +	Total
1981 ¹	Chicots	52 (69,3%)	23 (30,7%)	75
	Vivants	145 (33,6%)	286 (66,4%)	431
1982 ¹	Chicots	10 (66,7%)	5 (33,3%)	15
	Vivants	13 (23,6%)	42 (76,4%)	55

1: la distribution est statistiquement différente par le chi-carré (P < 0,001).

Ainsi, l'espèce réagit à une diminution de densité en recherchant les chicots et en pondant ses oeufs plus près du sol. Elle augmenterait alors ses chances de survie tout en assurant le maintien de la population.

3- Distribution des masses d'oeufs dans le site étudié

Au cours des trois dernières années, une importante régression de la densité de l'insecte a été enregistrée. Néanmoins, cette réduction a été plus appréciable pour certaines portions du site étudié. La répartition des masses d'oeufs le long des deux transects retenus nous révèle qu'elle est similaire dans les deux cas; elle est exprimée en un seul graphique à la figure 13. En 1981, un test de chi-carré ($P < 0,001$) indique une distribution contagieuse des masses d'oeufs de l'insecte dans la parcelle P-2 située en bordure du chemin (fig. 7); une telle distribution avait été constatée en 1980 pour le même milieu. Campbell et al. (1976) soulignent que les bordures de forêts constituent souvent des sites d'où originent les épidémies. Ce sont généralement des zones où l'homme par ses activités, favorise la survie de l'insecte.

Le tableau III présente les surfaces de ponte disponibles des différents substrats retrouvés. On ne remarque pas de différence appréciable pour les différents substrats entre les parcelles sauf en ce qui concerne l'essence *P. gradidentata*. Dans le tableau IV on constate que cette dernière est très peu utilisée dans la parcelle P-4 comparativement à P-2 en dépit du fait qu'elle y soit beaucoup plus abondante. On peut donc dire que l'abondance des masses d'oeufs en bordure du chemin ne

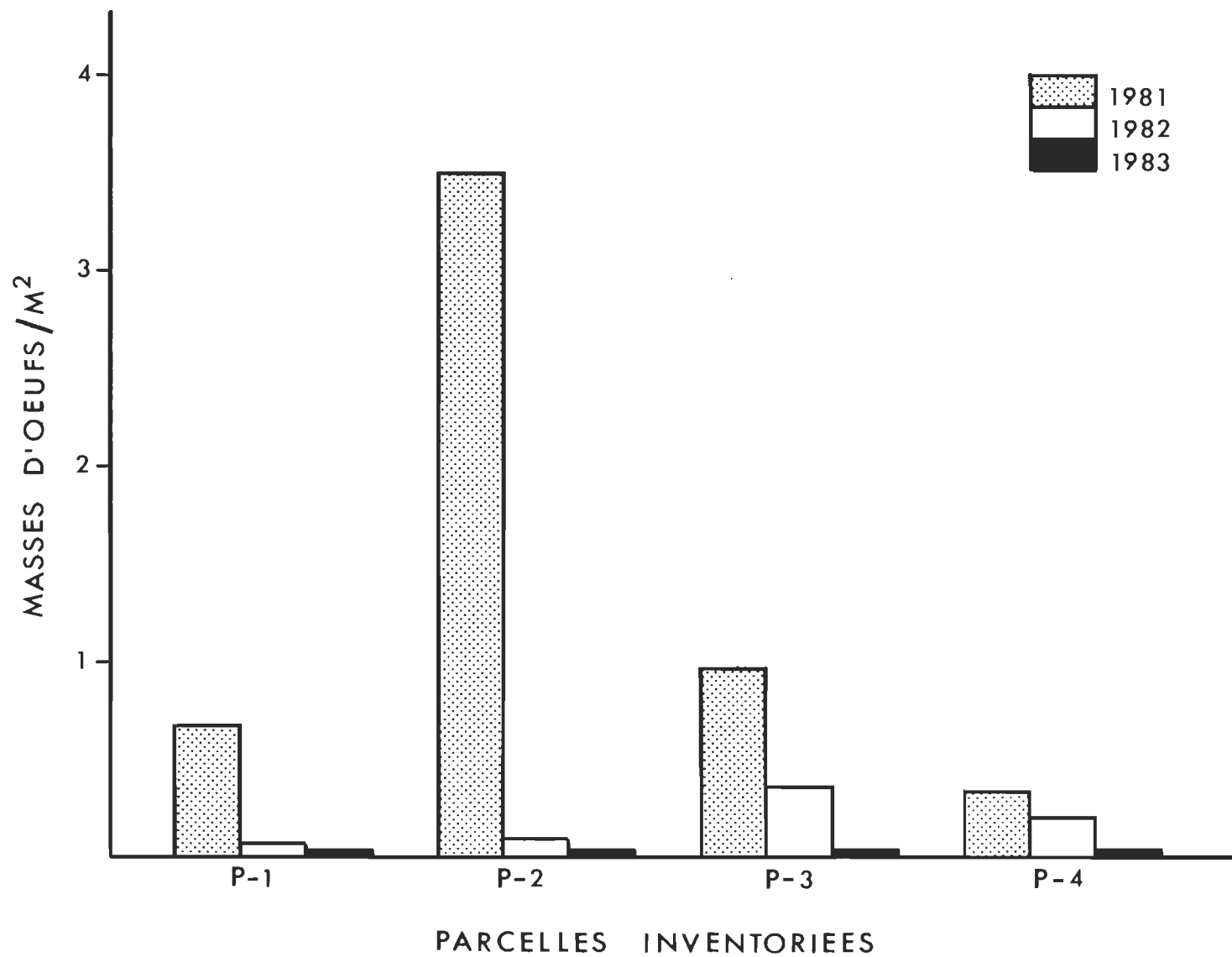


Figure 13: Densité des masses d'oeufs dans les différentes parcelles inventoriées le long des transects en 1981, 1982 et 1983.

Tableau III : Surface de ponton disponible pour chaque substrat le long des transects.

Essence	Surface disponible (m ²)				Total
	P-1	P-2	P-3	P-4	
CHR	41,78 ^a	25,13 ^b	30,47 ^b	15,08 ^c	112,46
PEG	0 ^a	28,90 ^b	7,54 ^c	68,80 ^d	105,24
PET	10,68 ^a	5,97 ^a	6,91 ^a	6,28 ^a	29,84
ERA	18,85 ^a	6,28 ^a	15,39 ^a	16,02 ^a	56,54
CHICOTS	8,86 ^a	14,23 ^a	10,18 ^a	17,44 ^a	50,71
BOU	11,00 ^a	7,23 ^b	2,51 ^b	2,83 ^b	23,57
AUTRES*	3,14	5,97	1,88	5,97	16,96
TOTAL	94,31 ^b	93,71 ^b	74,88 ^{ab}	132,42 ^{bc}	395,32

a: les nombres d'une même rangée suivis de lettres différentes sont significativement différents par le chi-carré ($P < 0,05$).

*: "n" trop petit pour que le chi-carré soit valide.

Tableau IV: Densité de masses d'oeufs sur chaque substrat, dans chaque parcelle le long des transects en 1981, 1982 et 1983.

Année	Substrats	Nombre de masses/m ²			
		P-1	P-2	P-3	P-4
1981	CHR	0,43	0,40	0,26	0
	PEG	–	6,54	1,59	0,33
	PET	2,43	7,87	3,47	0,80
	ERA	0,11	0,48	0,26	0,44
	CHICOT	1,47	2,74	1,47	0,46
	BOU	0,55	0,69	3,59	0
	AUTRES	0	5,36	0	1,06
1982	CHR	0,05	0	0,43	0,07
	PEG	–	0,24	0,93	0,10
	PET	0,28	0	0	0,64
	ERA	0	0	0,13	0,44
	CHICOT	0,11	0,21	0,59	0,29
	BOU	0	0	0	0,35
	AUTRES	0	0	0	0,17
1983	CHR	0,05	0	0,03	0
	PEG	–	0	0	0
	PET	0	0	0	0
	ERA	0	0,16	0	0,06
	CHICOT	0,11	0,21	0,10	0,23
	BOU	0,09	0	0	0
	AUTRES	0	0	0	0

dépend pas de la présence de sites de ponte particuliers; cette zone fortement perturbée par la présence de branches tombées, d'arbres coupés et de châblis, qui ne se retrouvent pas nécessairement sur les transects, procureraient bon nombre de sites de repos pour les larves. Une autre hypothèse à considérer est celle de la dispersion par le vent qui aurait amené des larves dans le boisé par le chemin canalisant les courants d'air.

En 1982, après une importante diminution de la population, on constate une modification de la distribution des masses d'oeufs en forêt. Un test de chi-carré ($P < 0,001$) démontre que la seconde partie des transects (P-3 et P-4) a été beaucoup moins affectée que la première (P-1 et P-2). On peut penser que les facteurs naturels de contrôle aient eu une plus grande emprise dans la zone de forte densité. On note également au tableau IV, une tendance à une utilisation homogène des sites de ponte.

Enfin, en 1983, la population subit une autre baisse importante, ce qui a pour effet d'uniformiser la distribution des masses d'oeufs le long des transects.

C- La fécondité

Campbell (1978) mentionne que le nombre d'oeufs par masse représente une excellente mesure de la fécondité de l'espèce. Les mesures effectuées avec le gabarit déjà décrit ont permis d'établir trois classes de taille pour les masses d'oeufs de *L. dispar*: classe I, 0-300 oeufs; classe II, 300-500 oeufs; classe III, 500 oeufs et plus.

Selon Campbell (1961), la dimension des masses d'oeufs est associée avec les changements dans les effectifs des populations, c'est-à-dire que lorsque la densité augmente, la fécondité diminue. Si on observe les données du tableau V, on ne relève aucune différence significative dans la fécondité de l'insecte au cours des trois dernières années ($P > 0,05$). Cependant, si on observe les valeurs de l'année 1981 de plus près, on constate que les peupliers montrent une plus forte proportion de masses d'oeufs dans les deuxième et troisième classes de taille par rapport aux autres substrats réunis (Tab. VI). En 1982, cette différence disparaît. Maksimovic (1958) signale que la fécondité chez *L. dispar* est directement en relation avec le poids des chrysalides. Barbosa et Capinera (1977) et Capinera et Barbosa (1977) mentionnent que les larves nourries sur une essence préférentielle pondent plus d'oeufs que celles qui se nourrissent sur des hôtes non-préférentiels. On peut donc avancer que dans le site étudié, les peupliers, *P. gradidentata* et *P. tremuloides*, permettent un bon développement de l'insecte.

Nous avons été en mesure, en 1981, d'observer un intéressant mécanisme d'autorégulation chez l'espèce. Le tableau VII montre la distribution des trois classes de masses d'oeufs retenues en fonction de deux classes de hauteur ; ainsi, plus les masses sont grosses, plus elles ont de chances d'être retrouvées à une hauteur supérieure à un mètre ($P < 0,001$). De plus, cette distribution se retrouve sur tous les substrats (Tab. VIII). En regroupant les peupliers d'une part et les autres substrats d'autre part, le chi-carré ne démontre pas de différence

Tableau V: Distribution des masses d'oeufs selon trois classes de taille en 1981, 1982 et 1983.

Année	Classes de taille*		
	I	II	III
1981	151 (29,8%)	255 (50,4%)	100 (19,8%)
1982	14 (20,0%)	42 (60,0%)	14 (20,0%)
1983	5 (33,3%)	9 (60,0%)	1 (6,7%)

*: Le chi-carré n'indique aucune différence significative dans la distribution des masses d'oeufs selon les classes de taille pour les 3 années ($P > 0,25$).

Tableau VI: Distribution des masses d'oeufs selon trois classes de taille pour les substrats de ponte en 1981.

Substrat	Classes de taille ¹		
	I	II	III
<i>Populus sp.</i>	76 (23,3%)	178 (54,6%)	72 (22,1%)
Autres ²	75 (41,7%)	77 (42,8%)	28 (15,6%)

1: Le chi-carré indique une différence significative dans la distribution des masses d'oeufs pour les trois classes de taille selon les substrats de ponte ($P < 0,001$).

2: Tous les autres substrats de ponte.

Tableau VII: Distribution des masses d'oeufs selon trois classes de taille et deux classes de hauteur en 1981.

Hauteur	Classes de taille*		
	I	II	III
0-1 m	90 (59,6%)	97 (38%)	10 (10%)
1 m +	61 (40,4%)	158 (62%)	90 (90%)

*: Le chi-carré indique une différence significative dans la distribution des masses d'oeufs pour les trois classes de taille selon les deux classes de hauteur ($P < 0,001$).

Tableau VIII: Distribution des masses de classe III selon deux classes de hauteur pour différents substrats en 1981.

Substrat	Hauteur de ponte	
	0-1 m	1 m +
CHR	0 (0%)	2 (100%)
PEG	2 (4,7%)	41 (95,3%)
PET	7 (24,1%)	22 (75,9%)
CHICOTS	1 (7,7%)	12 (92,3%)
AUTRES	0 (0%)	13 (100%)

significative ($P > 0,25$) dans la proportion de masses d'oeufs (classe III) pondues dans les deux classes de hauteurs pour chaque type de substrat.

Souvent les femelles les plus fécondes sont issues de larves ayant bénéficiées de stades supplémentaires (Barbosa et Capinera, 1978). Or, ces individus prennent plus de temps pour se développer et produisent de plus grosses chrysalides. Les femelles des petites chrysalides sont donc les premières à se présenter et choisissent les sites les plus propices pour leur survie. Lorsque les grosses femelles font leur apparition, les meilleurs sites de ponte sont déjà utilisés; aussi, il est probable que ces femelles aient des déplacements plus modestes à cause justement de leur taille. Il en résulterait un mécanisme d'auto-régulation des populations du fait que les plus grosses masses d'oeufs sont fortement susceptibles de périr durant l'hiver.

D- Impact des abris artificiels

L'utilisation de ceintures de papier noir pour suivre l'évolution de la population larvaire de *L. dispar* favorise-t-elle la survie de l'insecte? Il n'est pas facile de trancher la question; en fait, la réponse peut être négative certaines années, positive d'autres. Le tableau IX compare la diminution du nombre de masses d'oeufs sur les deux essences étudiées, pour les arbres ceinturés d'un papier noir avec ceux observés sur les transects et dépourvus d'abri artificiel. Des tests de chi-carré ($P < 0,05$) démontrent que la survie de l'insecte sur les arbres ceinturés d'un papier noir est supérieure à celle observée sur les arbres sans abri sauf pour *Q. rubra* en 1981 et 1982. Sur

Tableau IX: Diminution du nombre de masses d'oeufs sur deux essences avec ou sans abris artificiel. Les chiffres entre parenthèses quantifient la diminution ($= n + 1/n$ où n = année).

Année	CHR		PEG	
	Transects	Papiers noirs	Transects	Papiers noirs
1981	36 (0,44)	67 (0,49)	224 (0,09)	318 (0,18)
1982	16 (0,19)	33 (1,00)	21 (0)	56 (0,07)
1983	3	33	0	4

Tableau X: Distribution des masses d'oeufs selon deux classes de hauteur pour les deux essences étudiées avec et sans abri artificiel.

Année	Sans abri		Avec abri	
	0-1 m	1 m +	0-1 m	1 m +
1981	76 (29,2%)	184 (70,8%)	156 (40,5%)	229 (59,5%)
1982	7 (18,9%)	30 (81,1%)	3 (3,4%)	86 (96,6%)
1983	1 (33,3%)	2 (66,7%)	3 (8,1%)	34 (91,9%)

une période de deux ans, la population de masses d'oeufs a diminuée de 91,7 % sur les chênes sans abri artificiel comparativement à 50,7 % pour ceux ceinturés d'un papier noir. Sur les peupliers, on obtient une diminution de 98,7 % et 100 % respectivement pour les arbres avec et sans abri artificiel. Ces données rejoignent celles de Campbell et Sloan (1977b).

Les résultats appuient l'énoncé de Bess et al. (1947) qui soutient que la survie des larves de *L. dispar* est supérieure dans les sites présentant de nombreux abris au-dessus du sol. Il semble donc que les ceintures de papier noir favorisent la survie et le développement de l'espèce. Cependant, le tableau X indique que les femelles pondant sur les arbres ceinturés d'un papier noir tendent à déposer leurs oeufs à des hauteurs supérieures à un mètre. Après la mise en place de ces abris en 1982, plus de 90 % des masses recensées sur ces arbres furent localisées à plus d'un mètre de hauteur. Un test de chi-carré montre une différence hautement significative ($P < 0,001$) pour les hauteurs de ponte entre l'année 1981 et les deux suivantes. Précédemment, nous avons conclu que la proportion de masses d'oeufs situées entre 0 et 1 mètre de hauteur augmentait en 1983 sur les transects. Les masses pondues sur les arbres portant un papier noir sont donc susceptibles d'être soumises à l'action du froid au cours de l'hiver et possiblement détruites.

Campbell et al. (1975a) signalent que la plupart des larves nymphent dans leur site de repos. De plus, Campbell et al. (1975b) rapportent que la survie des chrysalides est plus élevée dans les rabats d'écorce que dans la litière. Les ceintures de papier noir assumeraient

donc un rôle similaire à celui d'un rabat d'écorce.

Les femelles semblent rechercher l'obscurité au même titre que les larves de dernier stade. En effet, 58,2 % et 91,9 % des masses recensées sur ces arbres l'ont été sous les ceintures de papier noir en 1982 et 1983 respectivement. Les abris artificiels favorisent donc la survie larvaire de l'insecte mais les oeufs exposés au froid de l'hiver sont susceptibles d'être détruits massivement. Peut-être pourrait-on envisager l'emplacement de tels abris pour maintenir les populations de ce lépidoptère à un niveau endémique au Québec.

CHAPITRE III

ECLOSION ET DISPERSION EOLIENNE

A- L'éclosion

1- Accumulation des degrés-jours

Giese et Casagrande (1981) reconnaissent l'importance de l'accumulation d'unités thermiques, les degrés-jours, dans la prédiction de l'éclosion des oeufs de *L. dispar*. Toutefois, aucune évaluation rigoureuse n'était fournie jusqu'à tout récemment lorsque Johnson et al. (1983) rapportent qu'une accumulation moyenne de 282 degrés-jours (basés sur 3°C) déclenche l'éclosion des oeufs de l'espèce; cette étude a été réalisée dans l'état du New Hampshire.

Le tableau XI résume l'accumulation des degrés-jours (basés sur 3°C) jusqu'au début de l'éclosion pour des masses d'oeufs récoltées à

Tableau XI : Sommaire de l'accumulation des degrés-jours (basés sur 3°C) avant l'éclosion des oeufs de *L. dispar* en 1982.

Date	Nombre °Jours	Nombre °Jours accumulés
Janvier et Février	0	0
Mars	4,8	4,8
Avril	65,7	70,5
1-3 mai	18,4	88,9
4 mai (T° labo 20°C)	17,0	105,9
5-6 mai (Incubateur: T° min 5°C ; T° max 18°C)	17,0	122,9
7 mai (Incubateur: T° min 12°C ; T° max 24°C)	15,0	137,9

Tableau XII : Données relatives à l'état des oeufs et à leur éclosion en 1982.

No.	masse	Nb. oeufs	Nb. oeufs stériles	Nb. oeufs Fertiles		% éclosion
				non-éclos	éclos	
1		317	0	7	310	97,8
2		399	5	12	382	95,7
3		632	1	8	623	98,6
4		531	0	17	514	96,8
5		114	1	2	111	97,4
6		585	6	86	493	84,3
7		608	1	9	598	98,4
8		371	2	41	328	88,4
9		175	1	6	168	96,0
TOTAL		3732	17	188	3527	
%			0,46	5,04	94,50	

Saint-Louis-de-France en 1982. On constate que l'éclosion débute après une accumulation de l'ordre de 138 degrés-jours. En 1983, une visite au site d'étude le 14 mai nous a permis de constater que les premières éclosions avaient eu lieu; une accumulation de 140 degrés-jours était alors enregistrée. Sous nos latitudes, *L. dispar* requerrait donc une accumulation deux fois moins importante d'unités thermiques que dans le nord-est des Etats-Unis pour déclencher l'éclosion de ses oeufs.

Johnson et al. (1983) signalent également qu'après une accumulation moyenne de 317 degrés-jours, soit 35 degrés-jours de plus que lors de l'apparition des premières larves, 50 % d'éclosion des oeufs est atteint. Nous avons donc estimé le nombre de degrés-jours supplémentaires requis après le début de l'apparition des jeunes larves, pour atteindre 50 % d'éclosion en laboratoire (fig. 14). C'est environ 2,25 jours après le début de l'éclosion qu'on obtient 50 % des larves nouvellement nées. L'incubateur étant programmé à une température journalière minimum de 12°C et une température maximale de 24°C, on enregistre 15 degrés-jours par jour sur la base de 3°C. Il faudrait donc 33,75 degrés-jours supplémentaires pour atteindre 50 % d'éclosion, soit une accumulation comparable à celle requise pour la population du nord-est des Etats-Unis (35 degrés-jours). De plus, les auteurs américains obtiennent une durée moyenne de 5,3 jours pour l'éclosion. En observant la figure 14, on constate, dans notre cas, qu'après 5 jours, 99 % des éclosions ont eu lieu.

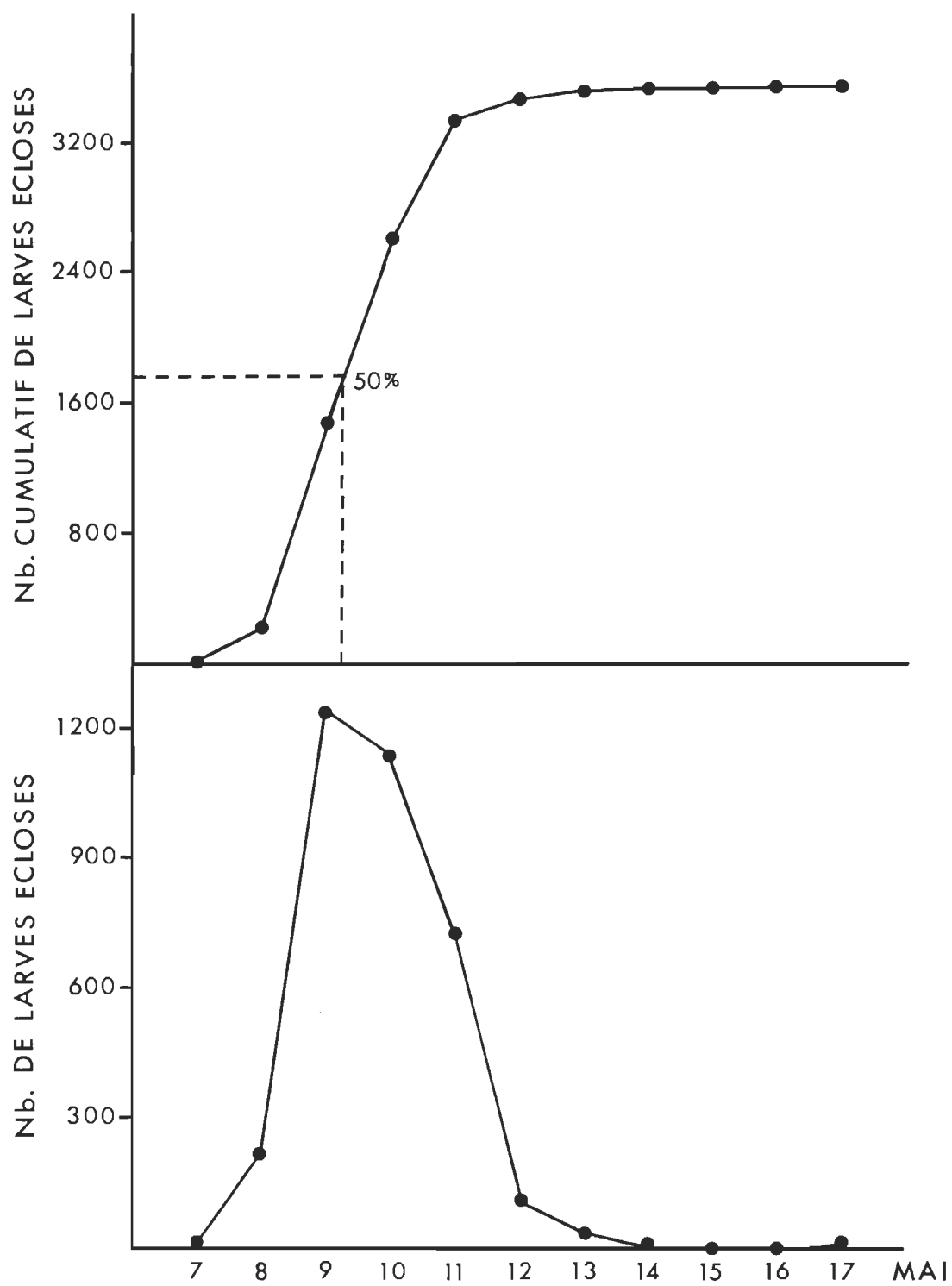


Figure 14: Eclosion des oeufs de *L. dispar* en fonction du temps, en conditions expérimentales.

L. dispar semble donc s'adapter aux conditions climatiques rigoureuses du Québec. En tant qu'espèce exotique, *L. dispar* fait face à une forte compétition des défoliateurs déjà établis. C'est le cas notamment de la livrée des forêts, *Malacosoma disstria* Hubner, qui colonise le même type de forêts et qui se nourrit sur les mêmes essences que *L. dispar* (Jobin, comm. pers.). En nécessitant une accumulation d'unités thermiques deux fois moins importante qu'aux Etats-Unis pour éclore, *L. dispar* apparaît au printemps presque en même temps que ses compétiteurs. Sans cette adaptation, elle serait apparue 16 et 19 jours plus tard en 1982 et 1983 respectivement. Dans les régions où les populations de compétiteurs sont très élevées, l'espèce aurait alors pu se présenter sur des arbres déjà sévèrement défoliés ou tout au plus se contenter d'essences non-préférentielles.

Malgré cette adaptation de l'espèce visant à déclencher l'éclosion des oeufs plus rapidement dans les régions nordiques, le déroulement et la durée du phénomène suivent le même schème que les populations américaines.

2- Taux d'éclosion

Le tableau XII exprime le pourcentage d'éclosion pour neuf masses récoltées en 1982. Les masses qui survivent à l'hiver ont un taux moyen d'éclosion très élevé: 94,5 %. De plus, le taux d'éclosion est

relativement constant entre les différentes masses, variant de 84,3 % à 98,6 %. Johnson et al. (1983) obtiennent, pour des masses récoltées en avril, un taux d'éclosion de 87,67 %. L'examen des oeufs a démontré que seulement 0,5 % des oeufs paraissent stériles alors que ces auteurs américains en rapportent 1,2 % dans leurs travaux. Pour sa part, Zecevic (1972) en observe 1,93 % en Yougoslavie. Il semble donc que le pourcentage d'oeufs stériles pondus par *L. dispar* soit relativement faible. Enfin, signalons la présence de 5,04 % d'oeufs fertiles non-éclos sans raison apparente .

B- Dispersion éolienne

Peu de temps après l'éclosion, les jeunes larves montrent une phototaxie positive et grimpent au sommet des arbres se laissant choir au bout d'un fil de soie qui se rompt facilement sous l'action du vent. Elles peuvent alors être transportées sur de grandes distances. Collins (1917) rapporte la capture de larves en dispersion issues apparemment d'infestations situées de 30 à 48 kilomètres du point de capture. Nichols (1962) note l'apparition d'un nouveau foyer, à quelque 56 kilomètres du plus près, probablement constitué par des larves amenées par le vent. Collins et Baker (1934) signalent la capture de jeunes larves à 2000 pieds d'altitude. Cependant, déjà les données de Minott (1922) suggéraient que la dispersion par le vent se faisait sur de courtes distances. Cameron et al. (1979) reconnaissent aujourd'hui que la dispersion éolienne se fait rarement sur de longues distances. Ainsi, Mason et McManus (1981) développent un modèle

de dispersion atmosphérique selon lequel 99 % des larves emportées par le vent sont déposées à l'intérieur d'un rayon d'un kilomètre du point de dispersion.

La dispersion éolienne des jeunes larves constitue un phénomène important dans la dynamique des populations de *L. dispar*. Pour Campbell (1967b), le taux de survie des jeunes larves est principalement lié à la dispersion éolienne. McManus (1973) de même que Capinera et Barbosa (1976) mentionnent que toutes les larves saines passent par cette période. Pour certains, la qualité des populations joue un rôle important dans la dispersion par le vent de *L. dispar* (Capinera et Barbosa, 1976; Barbosa et Capinera, 1978; Barbosa et al., 1981; Lance et Barbosa, 1981). L'hypothèse générale veut que les larves issues de gros oeufs aient tendance à se disperser plus fréquemment que celles provenant de petits oeufs, en présence d'un hôte préférentiel (Capinera et Barbosa, 1976; Barbosa et Capinera, 1978; Lance et Barbosa, 1981). Or, les larves élevées sur le chêne rouge, une essence préférentielle, produisent plus de gros oeufs que celles nourries sur l'érable rouge, une essence non-préférentielle (Barbosa et al., 1981). La dispersion est cependant aussi importante pour les deux types de larves sur un hôte non-préférentiel (Capinera et Barbosa, 1976; Lance et Barbosa, 1981). Toutefois, McManus et Mason (1983) ne partagent pas l'opinion de ces derniers auteurs. Ils accordent une plus grande importance aux facteurs physiques régissant la dispersion.

Tableau XIII: Diminution de la densité larvaire de *L. dispar* suite à la dispersion éolienne des jeunes larves sur deux essences forestières en 1982.

Essence	n	Densité initiale	Densité au stade IV	Diminution %
CHR	20	208,9 ^a	69,9 ^a	66,5
PEG	20	925,8 ^b	67,1 ^a	92,8

a: les chiffres d'une même colonne suivis de lettres différentes sont significativement différents par un test de t de Student ($P < 0,001$).

Il est facile de constater l'ampleur du problème et la complexité de ce phénomène qu'est la dispersion par le vent. Les résultats concernant la diminution de la densité larvaire de *L. dispar* suite à la dispersion éolienne des jeunes larves sont colligés au tableau XIII. Malgré une densité initiale significativement différente ($P < 0,001$) sur les deux essences, la densité larvaire observée après la dispersion (stades IV à VI) est semblable ($P > 0,75$). La diminution de la densité larvaire est donc plus élevée sur *P. gradidentata* que sur *Q. rubra*. Il est probable que cette différence soit en grande partie due à la dispersion par le vent. De même, il est plausible d'attribuer cet écart à la densité initiale plus élevée sur *P. gradidentata* que sur *Q. rubra*. Leonard (1971b), Semveskii (1973) de même que Campbell et Sloan (1978a) indiquent que les hausses et les baisses subites de densité de population de *L. dispar* sont souvent liées à la dispersion par le vent. Par une redistribution des larves dans le milieu, la dispersion conduit à une répartition de la densité entre les deux essences étudiées.

CHAPITRE IV

DEVELOPPEMENT LARVAIRE

L'étude du développement larvaire de *L. dispar* permet d'approfondir certains traits biologiques intéressants alors que l'évolution saisonnière de la structure de ses populations aide à comprendre certains phénomènes régissant la dynamique de l'espèce. De plus, l'étude du développement larvaire permet de préciser les stades vulnérables aux divers agents régulateurs.

A- Détermination des stades larvaires

Chez *L. dispar*, les mesures de la largeur des capsules céphaliques permettent de distinguer les individus de chacun des stades. La distribution des larves en fonction de la largeur des capsules céphaliques est présentée à la figure 15. On constate que les trois premiers stades se

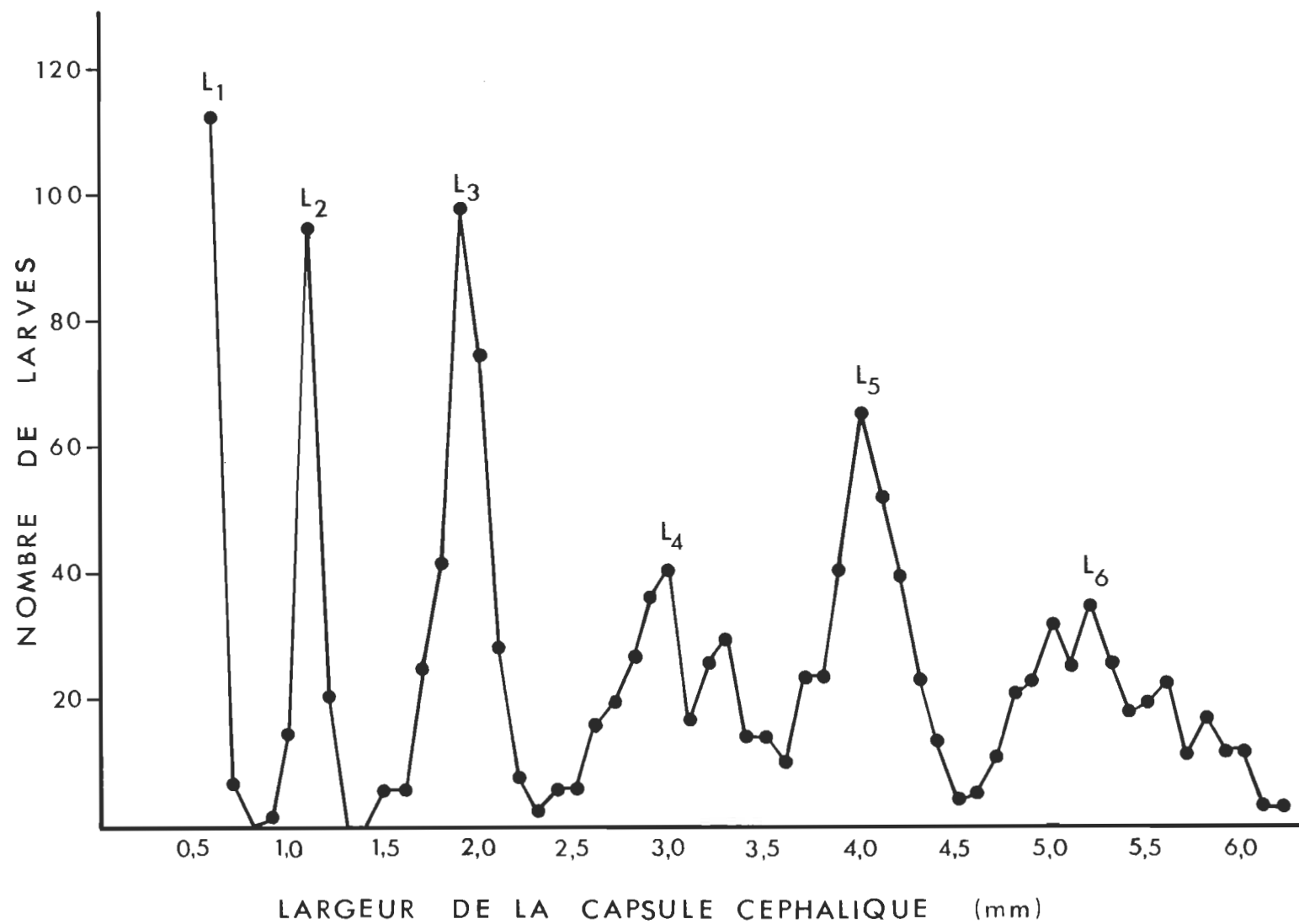


Figure 15: Distribution des larves en fonction de la largeur de leur capsule céphalique.

distinguent facilement alors que les stades IV, V et VI enregistrent une plus grande variation de la largeur des capsules céphaliques tout en se distinguant les uns des autres. L'étendue des classes de largeurs spécifiques à chacun des stades augmente avec le développement larvaire. Les données de Gogola (1968) suggèrent que cet élargissement est dû à une différence dans le développement entre les mâles et les femelles. En effet, les mâles passent par cinq stades larvaires et les femelles six. Dans les données de cet auteur, la divergence dans la largeur des capsules céphaliques devient perceptible à partir du quatrième stade larvaire. Nos données révèlent la présence de deux pics majeurs au quatrième stade. Si le deuxième pic correspondait aux femelles, un second devrait apparaître au cinquième stade, ce qui n'est pas le cas. Avec un échantillon considérable ($n = 1390$), il est permis de croire que certains individus subissent des stades surnuméraires. Long (1953) associe une telle divergence dans les mesures de largeur des capsules céphaliques de larves de troisième stade et plus, à la présence de stades surnuméraires. Aussi, Leonard (1966) soutient que les stades supplémentaires ne se manifestent pas à la fin du développement larvaire mais bien au milieu.

Le phénomène des stades surnuméraires est déjà connu chez *L. dispar*. En effet, Leonard (1970a) rapporte que sur 9171 larves élevées en laboratoire, 43,9 % ont présenté au moins un stade additionnel. Il ajoute que chaque masse d'oeufs semble contenir de tels individus mais que leur pourcentage varie d'une masse à l'autre. Barbosa et Capinera (1977), quant à eux, rapportent que pas moins de 65 % des larves prove-

nant d'un élevage sont marquées par des stades surnuméraires; il signale-
 lent que la proportion d'individus avec stades additionnels est relative-
 ment constante peu importe le sexe et la source de nourriture. Leonard
 (1966) mentionne que ces individus requièrent plus de temps pour se dé-
 velopper et produisent des chrysalides plus lourdes et plus fécondes.
 Ces données viennent soutenir l'hypothèse émise plus tôt (re: Chap. II,
 p. 55) concernant la relation entre la dimension des masses d'oeufs et
 leur hauteur de ponte en période de forte densité.

B- Phénologie des larves et chrysalides

La phénologie des six stades larvaires et des chrysalides de
L. dispar en 1982 et 1983 est illustrée à la figure 16. On remarque un
 décalage tout au long du développement larvaire entre les deux années.
 En 1983, on observe constamment un retard d'environ 14 jours équivalent
 à la durée d'un stade larvaire sur le développement obtenu en 1982 (ex.:
 le 11 juin 1982, le pic du troisième stade était atteint alors que le 13
 juin 1983, c'était le pic du deuxième stade). Ce décalage semble prove-
 nir, d'une part de l'éclosion tardive des oeufs en 1983 (re.: p. 61) et,
 d'autre part, de la lenteur du développement des larves au premier stade
 alors qu'elles ont fait face à des conditions météorologiques particu-
 lièrement difficiles. Il en résulte un décalage d'environ deux semaines
 dans le développement larvaire de l'insecte.

Plusieurs facteurs peuvent affecter la vitesse de développement de
L. dispar. En effet, d'abondantes précipitations pourraient empêcher les

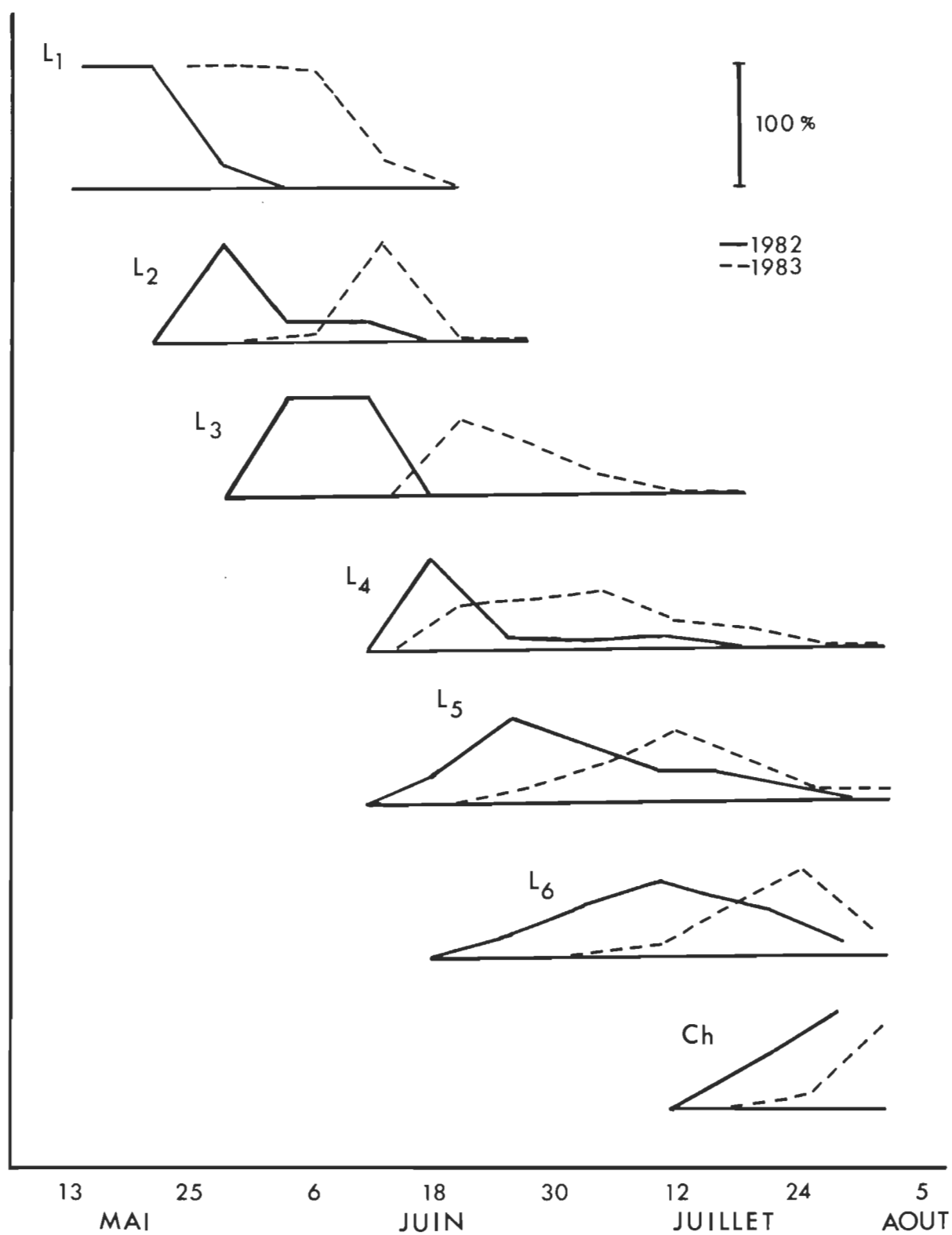


Figure 16: Développement larvaire de *L. dispar* au cours des saisons 1982 et 1983.

larves de se nourrir; l'état physiologique des individus serait également d'une grande importance. De plus, Mauffette (1981) rapporte un développement larvaire plus rapide sur certaines essences forestières comme *P. tremuloides*, *Q. rubra* et *P. gradidentata*. Le développement larvaire de l'insecte serait également accéléré par une augmentation de la température (Maksimovic, 1958). La structure des populations ayant été établie à partir de larves récoltées sur des essences préférentielles, on peut attribuer les différences dans la rapidité du développement larvaire à des stress physiologiques ou à des conditions abiotiques (température et précipitation) particulières. La figure 17 reprend le développement larvaire de l'insecte au cours des deux années d'étude mais cette fois en fonction de l'accumulation des degrés-jours après l'éclosion, et ce, au-dessus d'un seuil de 5°C. On constate, comme il fallait s'y attendre, un développement moins rapide au premier stade en 1983. Après cette période difficile, la vitesse du développement larvaire s'accroît et le pic du troisième stade est atteint après une accumulation d'unités thermiques comparable à celle de 1982. Toutefois, malgré des conditions météorologiques favorables, la durée du troisième stade et surtout du quatrième s'allonge de façon prononcée en 1983 comparativement au développement observé en 1982. Il est probable qu'un stress quelconque ait alors ralenti le développement des larves. Il en résulte qu'après une accumulation de 625 degrés-jours en 1983, la population comporte en majeure partie des larves de cinquième stade alors qu'en 1982, le sixième stade était dominant. Leonard (1966) signale que la durée de développement des cinquième et sixième stades larvaires sont les plus longs chez *L. dispar*.

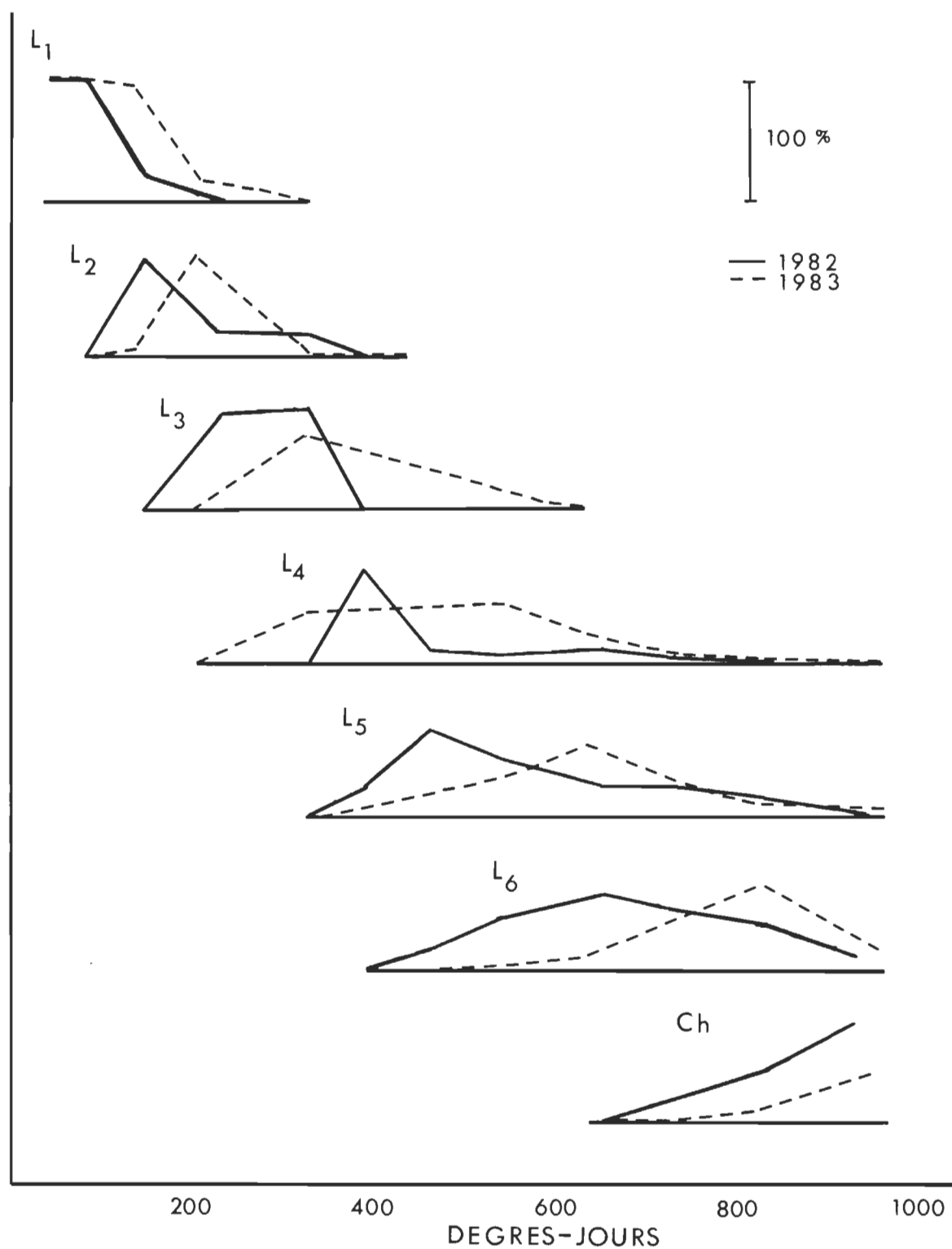


Figure 17: Développement larvaire de *L. dispar* en fonction de l'accumulation des degrés-jours (basés sur 5°C) en 1982 et 1983.

On est donc porté à qualifier d'inhabituel le développement larvaire observé en 1983.

C- Croissance de la capsule céphalique

Chez les formes immatures de plusieurs espèces de lépidoptères, Dyar (1890) constate une croissance géométrique de la largeur de la capsule céphalique d'un stade larvaire à l'autre. Pour chaque espèce, cette croissance peut être exprimée par un facteur de multiplication déterminé. Nous avons voulu vérifier l'application de la règle de Dyar pour une population québécoise de *L. dispar*. La croissance de sa capsule céphalique d'un stade larvaire à l'autre en 1982, a été exprimée par deux fonctions mathématiques. D'abord, l'analyse statistique révèle une corrélation hautement significative ($r_{xy} = 0,980$; $r^2 = 0,960$; D.L. = 1388) entre la largeur de la capsule céphalique et les six stades larvaires. L'équation de la régression linéaire est la suivante: $Y = -0,8480 + 0,9915 x$ (fig. 18b). Pour sa part, l'équation exponentielle répond à $Y = 0,5055 \times 1,5090^x$ (fig. 18a). Comme le suggèrent de Oliveira et Durand (1978), le calcul des pourcentages d'erreurs entre les valeurs calculées et observées permet de retenir la fonction exprimant le mieux la croissance de la capsule céphalique de l'espèce. Les deux fonctions mathématiques ont donc été comparées sur cette base et les données statistiques sont consignées au tableau XIV. On constate que la fonction exponentielle répond mieux que la fonction linéaire bien que les pourcentages moyens d'erreurs soient respectivement de 11,3 et 16,5. C'est au premier stade qu'on relève les différences les

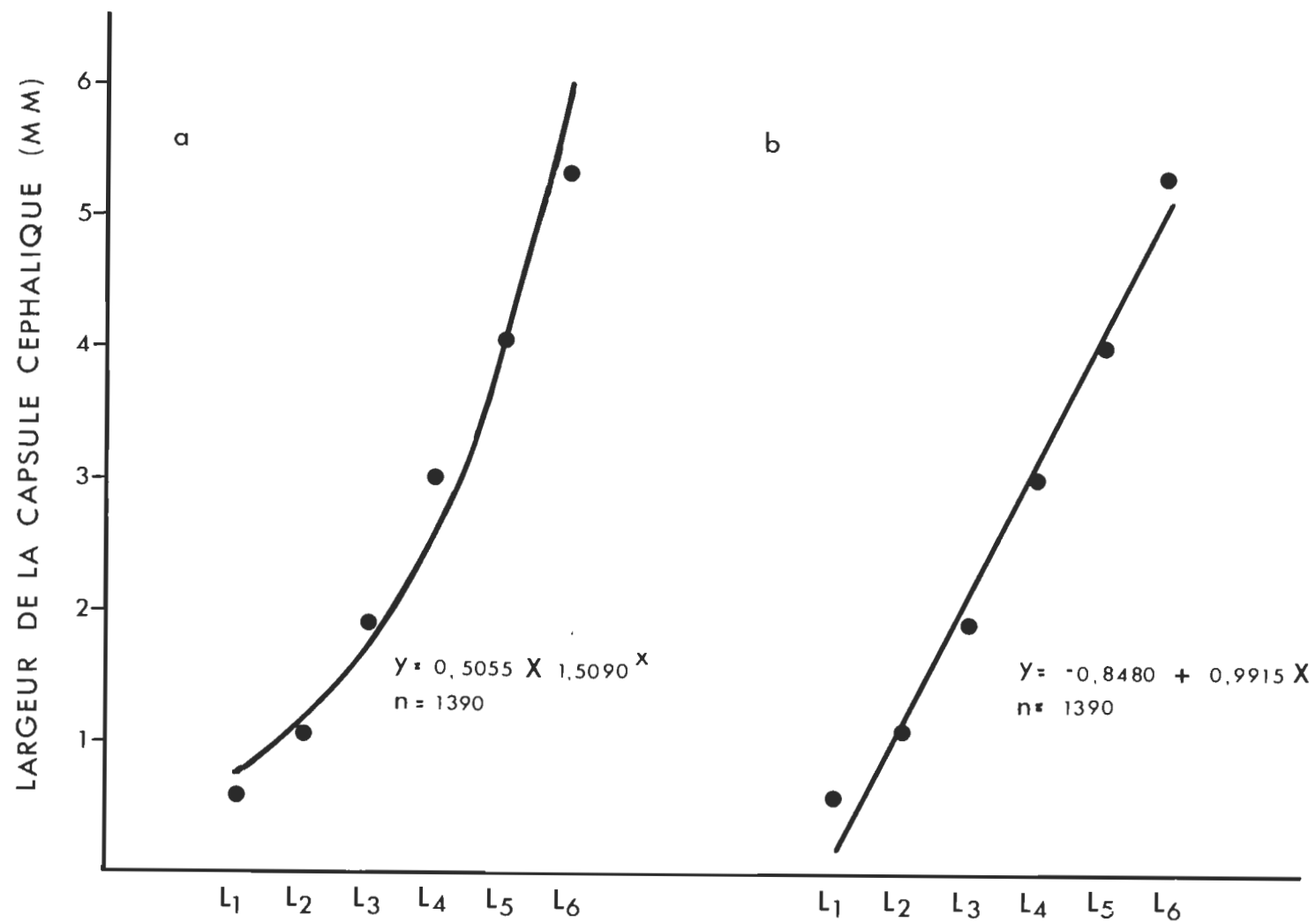


Figure 18: Expressions exponentielle (a) et linéaire (b) de la croissance de la capsule céphalique de *Lymantria dispar* selon les stades larvaires; les courbes sont établies à partir des valeurs moyennes calculées.

Tableau XIV : Comparaison entre les mesures observées et les mesures calculées de la largeur de la capsule céphalique en fonctions linéaire et exponentielle (stades L₁ à L₆) .

n	Largeurs observées ¹ mm	Facteurs de croissance	Fonction linéaire		Fonction exponentielle	
			Largeurs calculées	% erreur	Largeurs calculées	% erreur
L ₁ 119	0,606 ± 0,002		0,144	76,2	0,763	25,9
L ₂ 132	1,103 ± 0,005	1,82	1,135	2,9	1,151	4,4
L ₃ 292	1,912 ± 0,008	1,73	2,127	11,2	1,737	9,2
L ₄ 263	3,024 ± 0,018	1,58	3,118	3,1	2,621	13,3
L ₅ 287	4,039 ± 0,011	1,34	4,110	1,8	3,955	2,1
L ₆ 297	5,293 ± 0,022	1,31	5,101	3,6	5,968	12,8
1390				98,8		67,7
		$\bar{x} = 1,56$		% moyen 16,5		% moyen 11,3

1: largeurs moyennes ± écart-types.

plus importantes entre les valeurs observées et calculées. De fait, si on exclut les pourcentages d'erreurs enregistrés au premier stade larvaire on obtient respectivement pour l'équation exponentielle et l'équation de régression linéaire, 8,4 et 4,5 % d'erreur. La croissance de la capsule céphalique serait alors mieux exprimée par la fonction linéaire et dérogerait à la règle de Dyar. Les équations pour les deux types de fonctions ont donc été recalculées en excluant le premier stade larvaire dans un premier temps, puis en rejetant les deux premiers stades dans un deuxième temps. Les résultats quant aux pourcentages d'erreurs obtenus sont présentés aux tableaux XV et XVI. Dans les deux cas, la fonction linéaire exprime plus adéquatement la croissance de la largeur de la capsule céphalique de l'insecte. De plus, le rapport entre le pourcentage d'erreur moyen obtenu par la fonction exponentielle et celui obtenu par la fonction linéaire tend à augmenter lorsqu'on exclut progressivement les jeunes stades (tous les stades: 0,7; stade I exclut: 1,5; stades I et II exclut: 3,9). Il semble donc que la croissance de la capsule céphalique de l'insecte tende vers la linéarité à mesure qu'avance le développement larvaire.

Bourassa (1981) rapporte que la croissance des formes immatures d'*Aedes atropalpus* Coquillett (Diptera: Culicidae) ne respecte pas la règle de Dyar. Il ajoute que les conditions difficiles des micro-milieus où vit ce diptère à l'état larvaire, peuvent être responsables d'une croissance inégale entraînant ainsi une déviation à la règle de Dyar. De plus, Teissier (1936) signale qu'un tel écart à cette règle

Tableau XV : Comparaison entre les mesures observées et les mesures calculées de la largeur de la capsule céphalique en fonctions linéaire et exponentielle (stades L₂ à L₆).

n	Largeurs observées ¹ mm	Facteurs de croissance	Fonction linéaire		Fonction exponentielle	
			Largeurs calculées	% erreur	Largeurs calculées	% erreur
L ₂ 132	1,103 ± 0,005	1,73	0,909	17,6	1,288	16,8
L ₃ 292	1,912 ± 0,008		1,982	3,7	1,867	2,4
L ₄ 263	3,024 ± 0,018	1,58	3,054	1,0	2,705	10,6
L ₅ 287	4,039 ± 0,011	1,34	4,127	2,2	3,920	3,0
L ₆ 297	5,295 ± 0,022	1,31	5,199	1,8	5,681	7,3
<u>1271</u>				<u>26,3</u>		<u>40,1</u>
		$\bar{x} = 1,49$		% moyen 5,3		% moyen 8,0

1: largeurs moyennes ± écart-types.

Tableau XVI: Comparaison entre les mesures observées et les mesures calculées de la largeur de la capsule céphalique en fonctions linéaire et exponentielle (stades L_3 à L_6).

n	Largeurs observées ¹ mm	Facteurs de croissance	Fonction linéaire		Fonction exponentielle	
			Largeurs calculées	% erreur	Largeurs calculées	% erreur
L_3 292	1,912 \pm 0,008	1,58	1,893	1,0	2,007	5,0
L_4 263	3,024 \pm 0,018		3,009	0,5	2,807	7,2
L_5 287	4,039 \pm 0,011	1,31	4,126	2,2	3,925	2,8
L_6 297	5,293 \pm 0,022		5,242	1,0	5,490	3,7
$\overline{1139}$				$\overline{4,7}$		$\overline{18,7}$
		$\bar{x} = 1,41$		% moyen 1,2		% moyen 4,7

1: largeurs moyennes \pm écart-types.

peut être le reflet d'une population en mauvais état physiologique. Les conditions du milieu peuvent aussi modifier le nombre de stades larvaires et ainsi altérer la croissance de la capsule céphalique qui peut alors déroger à la règle de Dyar (Philogène et Benjamin, 1971; Hoxie et Wellso, 1974).

Le pourcentage d'erreur calculé sur les six stades larvaires nous conduit donc à retenir l'équation exponentielle pour exprimer le plus fidèlement la croissance de la capsule céphalique de *L. dispar* et ainsi à accepter la règle de Dyar. Cependant, après le premier stade larvaire, cette équation reflète mal la croissance de la capsule céphalique de l'insecte, qui se rapproche alors de la linéarité. Comment expliquer un tel résultat? Il faut d'abord prendre en considération que pour une différence donnée entre les valeurs observées et calculées le pourcentage d'erreur est plus élevé au premier stade larvaire puisque c'est à ce moment que la largeur de la capsule céphalique est minimale. Il faut également admettre une croissance exponentielle entre les deux premiers stades larvaires. C'est cet écart à la linéarité qui cause un pourcentage d'erreur élevé au premier stade et qui fausse le reste de la relation. Pourquoi la croissance de la capsule céphalique dévie-t-elle de la règle de Dyar après avoir entrepris une croissance géométrique? La présence de larves présentant des stades surnuméraires, tels qu'identifiés plus tôt, peut être considérée. Une autre hypothèse qui doit être sérieusement envisagée est celle d'un stress physiologique qui aurait été provoqué en cours de

développement.

On observe également une diminution régulière du facteur de croissance d'un stade larvaire à l'autre. Chez *L. dispar*, Keler (1934) obtient un facteur de croissance décroissant pour les femelles mais relativement constant chez les mâles sauf pour le dernier stade où on observe une diminution plus prononcée. En le calculant à partir de ses données, on obtient un facteur de croissance moyen de 1,58 alors que pour notre population, nous obtenons un facteur d'accroissement moyen de 1,56. Le facteur de croissance moyen est donc comparable entre une population québécoise de *L. dispar* en 1982 et une autre d'origine polonaise.

CHAPITRE V

EVOLUTION NUMERIQUE DES DERNIERS

STADES DE DEVELOPPEMENT

L'évolution numérique des derniers stades de développement (stade IV à l'adulte) de *L. dispar* a été suivie au cours des deux dernières années en utilisant principalement des abris artificiels servant de sites de repos aux larves. Des relevés ont permis d'apprécier les fluctuations de la population de l'insecte dans le milieu; de plus, ces abris servent de site de nymphose. Il a donc été possible d'étudier le développement des chrysalides, le rapport des sexes et d'apprécier l'abondance subséquente des masses d'oeufs qui en découlent. L'émergence des papillons mâles a été suivie à l'aide d'un piège Malaise et de pièges à phéromone. Enfin, quelques données provenant d'élevages en laboratoire complètent les résultats.

A- Abondance sous les abris artificiels

Dès la fin du troisième stade larvaire, les individus montrent une phototaxie négative et se mettent à la recherche d'un abri pour s'y reposer durant le jour (Campbell et al., 1975a). L'insecte se réfugie généralement dans des sites procurant une certaine obscurité et sélectionnés préférentiellement sur l'arbre où il s'alimente (Leonard, 1981).

1- Abondance en fonction des phases phénologiques de l'insecte

L'utilisation de ceintures de papier noir placées autour des arbres a permis d'étudier l'abondance de *L. dispar* en fonction de ses phases phénologiques sur deux essences forestières au cours de 1982 et 1983. La figure 19 présente le résultat des relevés effectués au cours de ces deux années. On observe un comportement numérique presque identique sur les deux essences en 1982. En 1983, les courbes suivent la même forme mais avec des densités larvaires différentes, *Q. rubra* supportant une densité supérieure à celle retrouvée sur *P. gradidentata*. Il a été établi plus tôt qu'en 1982, la dispersion éolienne des jeunes larves avait redistribué les individus dans le milieu, de sorte que les deux essences montraient une densité larvaire comparable. Il est donc probable que la dispersion éolienne ou possiblement d'autres agents régulateurs, aient favorisés l'installation des individus sur *Q. rubra* en 1983.

Une particularité intéressante se dégage de ces représentations graphiques. En effet, en 1983 le pic d'abondance des larves sous les

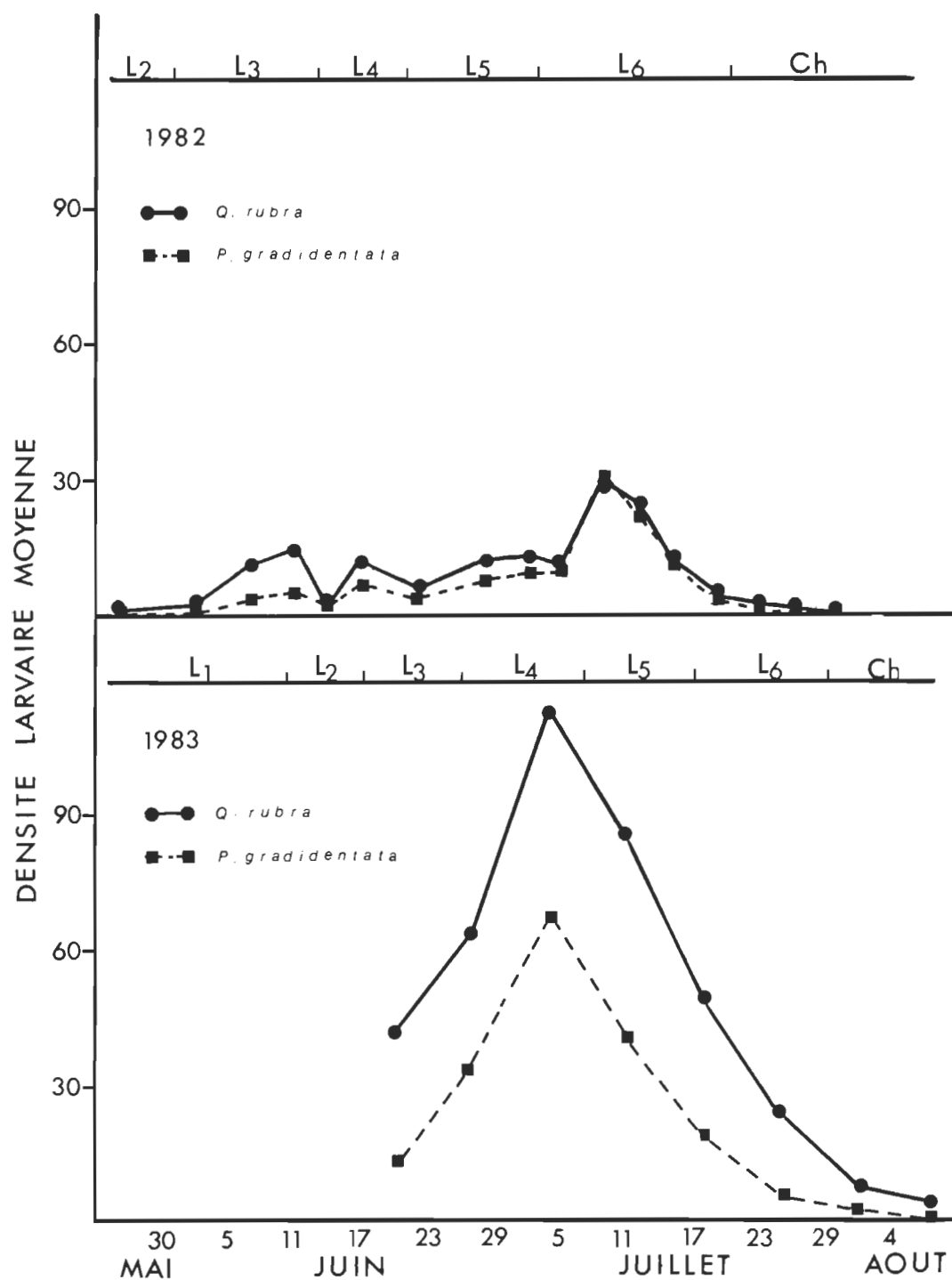


Figure 19: Evolution numérique des larves de *L. dispar* en fonction de ses phases phénologiques sous des abris artificiels placés sur deux essences forestières en 1982 et 1983.

papiers noirs est observé le 4 juillet alors que l'insecte se trouve surtout au quatrième stade larvaire. Or, en 1982, on observait ce pic le 9 juillet au moment même où l'insecte atteignait l'apogée du sixième stade larvaire. On peut considérer la situation de 1983 comme normale étant donné le comportement de l'espèce à ce stade. Cependant, il faut se rappeler que cette année-là, c'est aux stades III et IV que le développement de l'insecte a considérablement ralenti, après qu'il eut commencé à fréquenter les abris artificiels de façon régulière. Par contre, malgré un développement classique de l'insecte en 1982, on observe un comportement larvaire inhabituel. Leonard (1974) mentionne qu'en période de fortes densités, les larves n'utilisent pas les abris préférant se nourrir jour et nuit. Toutefois, la faible défoliation enregistrée (environ 25%) en 1982 nous conduit à rejeter cette hypothèse. Le comportement larvaire aurait été perturbé par un stress quelconque avant que l'insecte n'atteigne le quatrième stade. On peut supposer que les larves se retrouvant sous les abris artificiels avaient un comportement et probablement un développement habituels. Elles auraient été, pour des raisons inconnues, moins affectées que les autres par le facteur responsable du stress. Lorsque la plupart des larves sont venues se réfugier sous les papiers noirs, elles ne venaient pas s'y reposer mais y mourir.

2- Comportement numérique des larves

Malgré une différence considérable de la densité entre les pics de 1982 et celui de *P. gradidentata* en 1983, le nombre maximum moyen de larves observées par arbre est similaire (Tab. XVII). Cette constatation

Tableau XVII: Comportements numériques des larves de *L. dispar* au cours des deux années d'études et influence de la densité sur ces comportements.

ESSENCE	1982				1983			
	Nb. max. moyen de larves pour 1 date donnée	Nb. total moyen de larves observées	% max. moyen de la population pour 1 date donnée	r (% du nombre total vs densité larvaire) ¹	Nb. max. moyen de larves pour 1 date donnée	Nb. total moyen de larves observées	% disparition de larves	r (% disparition vs densité larvaire) ¹
CHR	33,1	69,9	47,4	-0,37	114,5	50,6	55,8	0,45*
PEG	29,5	67,1	44,0	0,05	68,4	32,3	52,8	0,44*

1: densité larvaire = nombre maximum de larves observées/DHP.

*: significatif à $P = 0,05$.

semble consolider l'hypothèse voulant que le comportement de l'insecte ait été perturbé en 1982 avant le quatrième stade larvaire. En aucun temps cette année-là, n'avons nous pu observer 50 % de la population sous les papiers noirs (Tab. XVII). De plus, les coefficients de corrélation démontrent que le pourcentage maximum de la population totale observée sous les abris à un moment donné n'est pas lié à la densité larvaire. Ainsi, une proportion importante de la population semble affectée et reste dans la cime des arbres utilisant peu les abris disponibles. Par contre, en 1983, le nombre maximum de larves observées correspond au nombre de larves recensées le 4 juillet alors que la population était au pic du quatrième stade. Par la suite, on assiste à une diminution régulière de la densité larvaire. Cette dernière n'est toutefois pas seulement le résultat des facteurs de mortalité; en effet, un pourcentage élevé de la population est tout simplement disparu (Tab. XVII). Ce phénomène a été observé sur les deux essences étudiées et semble relié, du moins en partie, à la densité larvaire comme en témoignent les coefficients de corrélation (*Q. rubra*: $r_{xy} = 0,45$; *P. gradidentata*: $r_{xy} = 0,44$). Une autre hypothèse qu'il ne faut pas écarter, quoique peu probable, est celle d'une mortalité larvaire importante dans la cime des arbres.

Lance et Barbosa (1982) rapportent que, pour un site à forte densité, près de 17 % des larves préalablement marquées sont recapturées sur d'autres arbres. Il est connu que l'utilisation de certains hôtes non-préférentiels augmente lors des derniers stades larvaires chez *L. dispar*

(Barbosa, 1978a; 1978b; Barbosa et al., 1979; Lance et Barbosa, 1982). Lorsque la densité est élevée, les habitudes alimentaires se modifient, poussant les larves à puiser plus fréquemment sur des essences généralement moins convoitées (Barbosa, 1978a).

3- Activité journalière des larves

Le comportement larvaire inhabituel observé en 1982 a été étudié de façon plus détaillée lors de la réalisation d'un cycle nycthéméral les 14 et 15 juillet. La plupart des larves avaient alors atteint le sixième stade et on observait déjà quelques chrysalides. Le tableau XVIII présente les résultats des relevés effectués à toutes les six heures. Quelques 143 chenilles furent marquées au début du cycle à 12:00 heures. De ce nombre, on constate que 50 % des individus sont toujours sous le papier noir à minuit alors qu'ils devraient normalement être dans la cime des arbres en train de se nourrir. Dès lors, on perçoit un déséquilibre certain dans le comportement larvaire de l'insecte. De plus, exactement une journée après le début du cycle nycthéméral, 32,5 % des larves initialement marquées sont demeurées dans la cime des arbres. Ainsi, seulement 17,5 % des larves marquées au début du cycle sont allées se nourrir durant la nuit pour revenir sous le papier noir le lendemain.

On remarque aussi que des larves absentes au début du cycle viennent s'ajouter lors des relevés subséquents. En tout, 17,8 % du nombre total de chenilles observées furent des individus initialement non-marqués. Enfin, on note une mortalité totale de près de 17 % durant le

Tableau XVIII: Activité journalière des larves de *L. dispar* au cours d'un cycle nycthéméral les 14 et 15 juillet 1982.

Heure	Larves marquées			Larves non-marquées		
	Vivantes	Mortes	Montées (%)	Vivantes	Mortes	Nouvelles (%)
12:00	143	0	-	-	-	-
18:00	122	5	11,6	16	3	11,7
0:00	67	4	50	21	2	15,4
6:00	78	4	40	19	1	14,9
12:00	83	7	32,5	22	3	17,8

cycle ce qui confirme l'état de stress dans lequel devait se trouver la population en 1982.

4- Sélection de l'hôte

Pour chaque essence forestière, il est possible d'évaluer la biomasse foliaire des arbres à partir des mesures de leur diamètre à hauteur de poitrine (DHP) (Whittaker et Marks, 1975). Il est donc raisonnable de penser que pour une essence donnée les arbres ayant un DHP élevé peuvent supporter une plus forte densité larvaire de *L. dispar*. La figure 20 illustre la relation entre le nombre maximum de larves observées et le DHP de chaque arbre pour les deux essences en 1982 et 1983. Pour la première année, les corrélations ne sont pas significatives mais on remarque une tendance vers cette relation. En 1983, on note des relations significatives pour les deux essences (*Q. rubra*: $r_{xy} = 0,68$; $r^2 = 0,46$; *P. gradidentata*: $r_{xy} = 0,57$; $r^2 = 0,32$). L'étendue restreinte des densités larvaires en 1982 masquerait cette relation rapportée également par Lance et Barbosa (1982). Ces derniers ajoutent que la grosseur de l'arbre semble le facteur le plus important dans la détermination de la densité larvaire.

Puisque les arbres ayant les plus grands DHP_s semblent supporter les plus fortes densités larvaires nous avons voulu vérifier si ces densités se retrouvent toujours sur les mêmes arbres. La figure 21 illustre la relation entre le nombre maximum de larves observées en 1982 et celui relevé en 1983 pour les deux essences étudiées. Dans les deux cas, on obtient des corrélations significatives (*Q. rubra*: $r_{xy} = 0,55$, $r^2 = 0,30$;

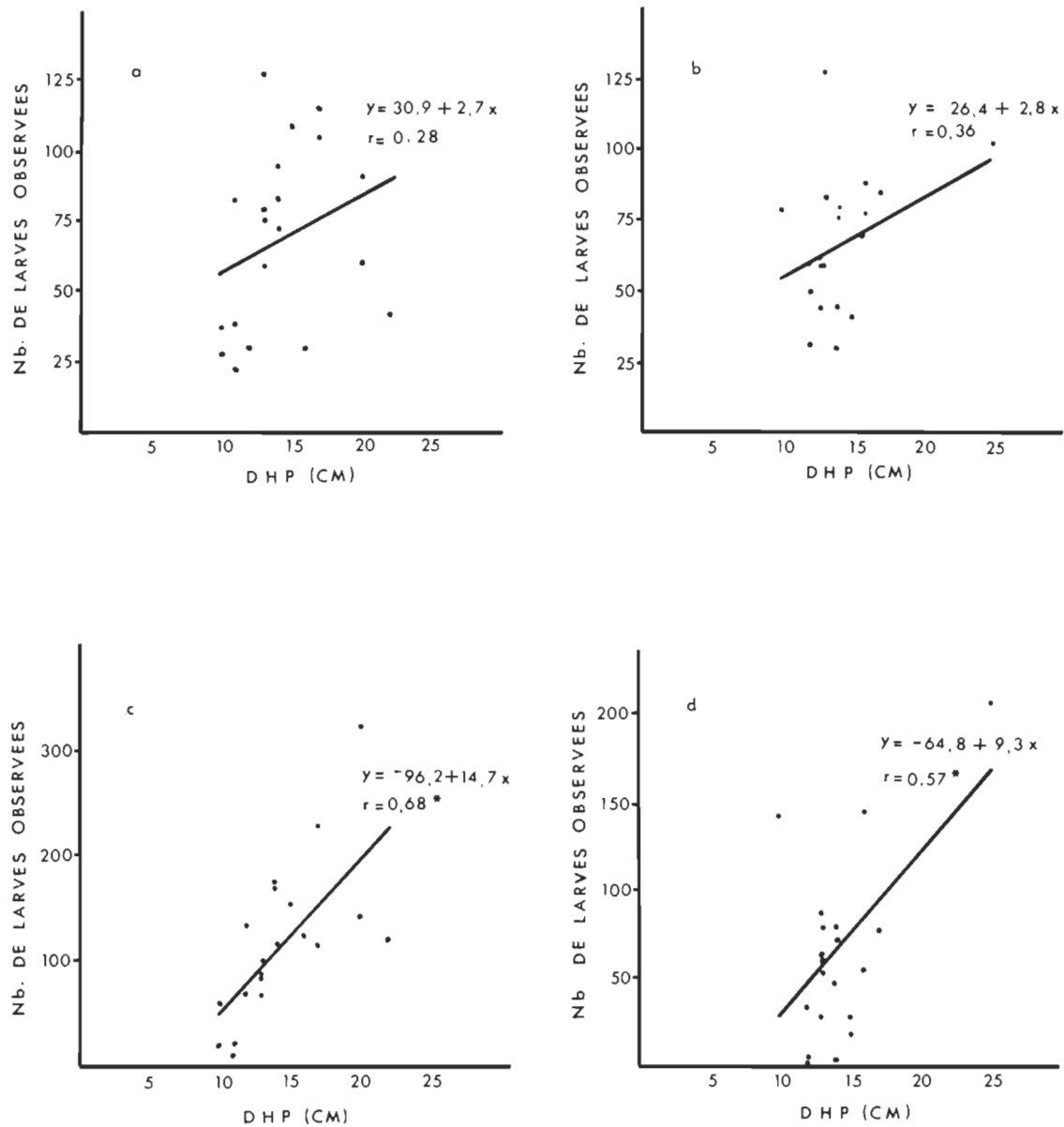


Figure 20: Relation entre le nombre de larves observées sur un hôte et le DHP pour *Q. rubra* en 1982 (a), *P. gradidentata* en 1982 (b), *Q. rubra* en 1983 (c), *P. gradidentata* en 1983 (d).
 *: significatif à $P = 0,05$.

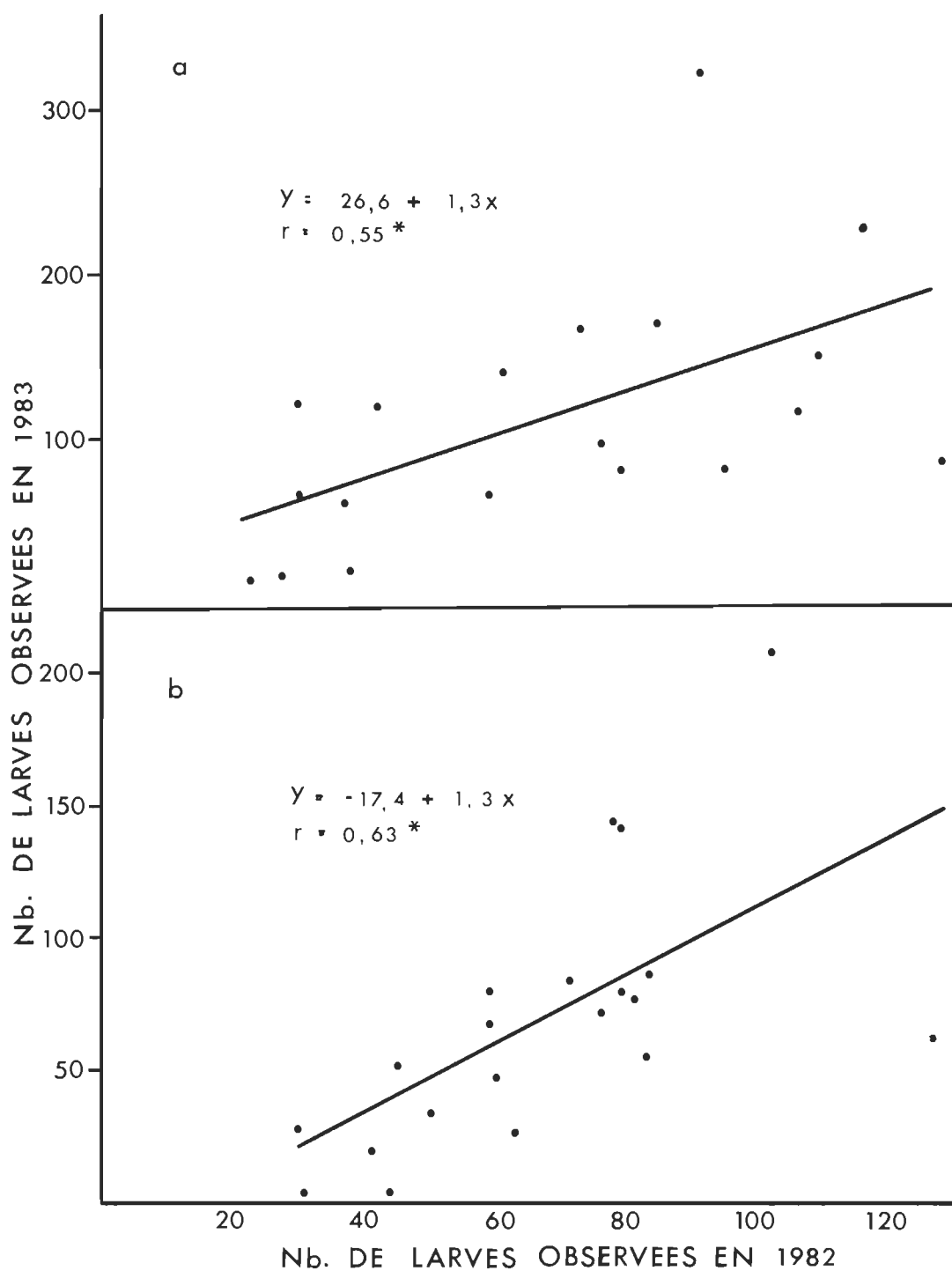


Figure 21: Relation entre les nombres de larves observées sur chaque hôte en 1982 et 1983 pour *Q. rubra* (a) et *P. gradidentata* (b).
*: significatif à $P = 0,05$.

P. gradidentata: $r_{xy} = 0,63$, $r^2 = 0,40$) et on constate que la pente des deux droites est la même. Celles-ci ne diffèrent que par leur ordonnée à l'origine dû à la densité plus élevée sur *Q. rubra* en 1983. Globalement, ce sont donc les mêmes arbres qui montrent les densités larvaires les plus importantes au cours des deux saisons, du moins pour les essences retenues. Afin d'éliminer l'influence du DHP dans cette relation, nous avons calculé les coefficients de corrélation partielle (Tab. XIX). C'est avec surprise qu'on constate que pour les deux essences, l'intensité de la relation diminue mais demeure significative. Il existerait donc d'autres facteurs que le DHP dans la détermination des sites d'alimentation. Il est probable que la condition physiologique des arbres et par le fait même la qualité des feuilles influencent le choix du site d'alimentation. Barbosa (1978a); souligne que l'utilisation d'un hôte ne dépend pas uniquement de son acceptabilité, de sa digestibilité ou de son apport nutritif mais également des sites de repos qu'il offre, assurant une survie aux larves. Bess et al. (1947), Campbell et al. (1975a) de même que Lance et Barbosa (1982) signalent aussi l'importance que constitue la plante-hôte dans la survie de l'insecte.

D'après les relations établies plus tôt, le DHP expliquerait pour 1983, 30 % et 40 % de la densité larvaire sur *Q. rubra* et *P. gradidentata* respectivement. Il reste donc un fort pourcentage qui serait expliqué par une multitude de facteurs dont ceux que nous avons signalés. Enfin, on peut dire que la sélection du site d'alimentation se fait selon plusieurs facteurs mais toujours en vue d'une optimisation du développement et de la survie de l'insecte.

Tableau XIX: Corrélation linéaire entre le nombre de larves en 1982 et le nombre observé en 1983 pour les deux essences retenues et corrélation partielle en éliminant l'influence du DHP.

Essence	r	r_{part}
CHR	0,55*	0,51*
PEG	0,63*	0,55*

*: significatif à $P = 0,05$.

Tableau XX: Mortalité moyenne des larves de *L. dispar* sur les deux essences retenues en 1982 et 1983.

Essence	Année	Mortalité (%) ¹	Ecart-type	Int. conf. 95%
CHR	1982	95,9 ^a	0,9	93,9 à 97,5
	1983	85,6 ^b	2,0	81,3 à 89,8
PEG	1982	93,7 ^a	1,4	90,8 à 96,5
	1983	93,3 ^a	2,0	89,0 à 97,5

1: une transformation arcsinus \sqrt{x} a été utilisée.

a: les chiffres d'une même colonne suivis de lettres différentes sont significativement différents par le test de SNK ($P < 0,001$).

B- Mortalité des larves

La mortalité des formes larvaires a été observée sous les ceintures de papier noir au cours des deux dernières années. Certaines données provenant d'élevages en laboratoire permettent de préciser les stades affectés au cours du développement larvaire de l'insecte.

1- Mortalité en fonction des phases phénologiques de l'insecte

Chez les populations denses de *L. dispar*, Campbell (1967a, b) signale que la survie des derniers stades larvaires (IV-VI) constitue une importante source de variation des populations. La figure 22 illustre l'évolution de la mortalité larvaire des populations en fonction des phases phénologiques de l'insecte pour les deux dernières années. En 1982, on constate que la mortalité s'accroît surtout à partir du 9 juillet alors que le sixième stade larvaire est dominant. De plus, il faut rappeler que c'est à cette date qu'on observe les plus fortes densités larvaires sous les papiers noirs (fig. 19). L'observation rapportée plus tôt à savoir que les chenilles venaient mourir sous ces abris s'avère donc juste. En 1983, la mortalité débute de façon significative le 11 juillet alors que l'insecte atteignait le pic du cinquième stade larvaire. Il faut noter que la mortalité s'amorce après que l'insecte eût atteint d'importantes densités sous les papiers noirs. De plus, on observe une mortalité moins rapide que l'année précédente. En 1982, près de 80 % de la population totale disparaît en 2 semaines (du 5 au 19 juillet) alors qu'en 1983 il faut 4 semaines (du 4 juillet au 1er août) pour obtenir une telle réduction. L'action des agents

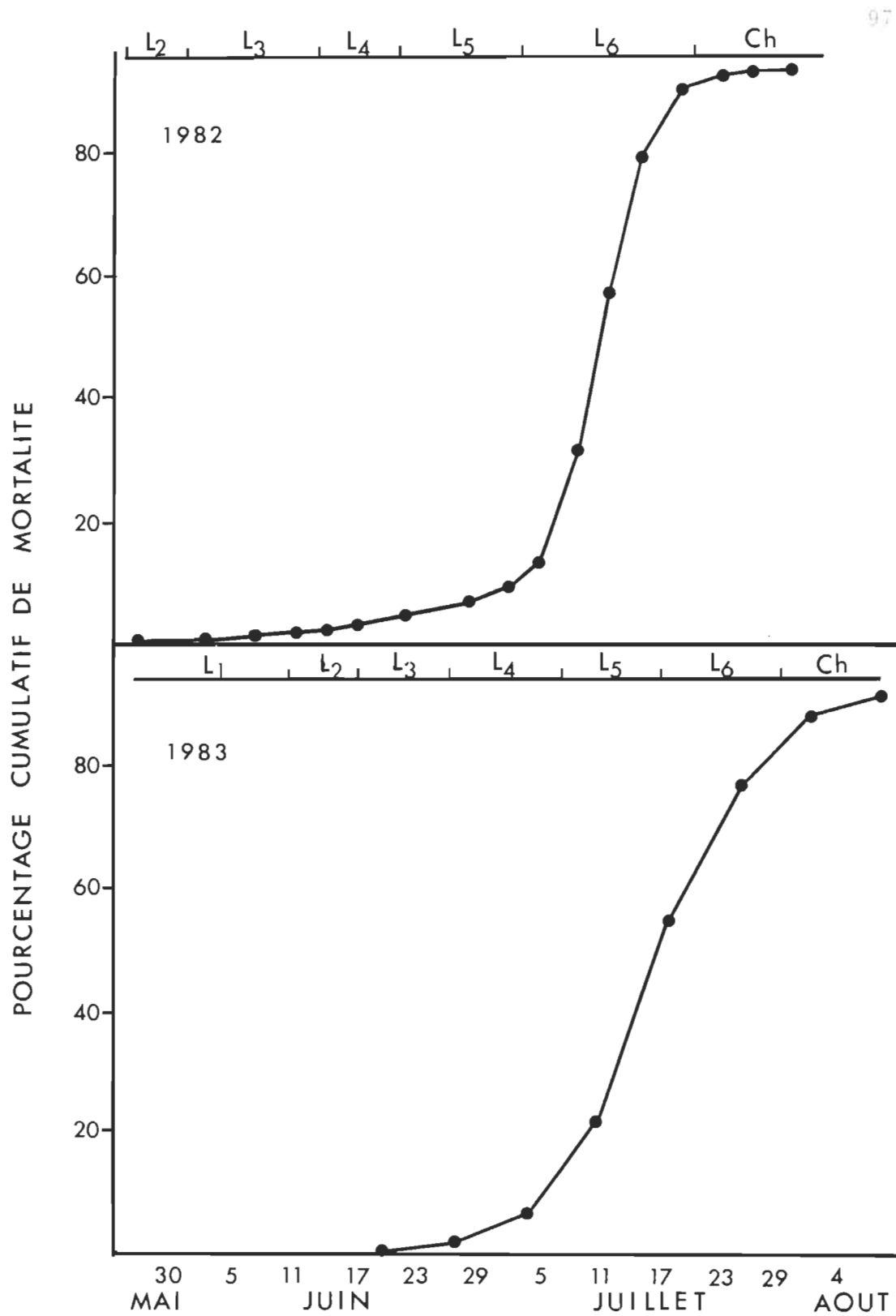


Figure 22: Mortalité larvaire de *L. dispar* en fonction de ses phases phénologiques en 1982 et 1983.

régulateurs a été rapide en 1982 et bien qu'elle ait été plus lente en 1983 le résultat en terme de pourcentage de mortalité cumulative fut approximativement le même. .

Toutefois, pour des raisons inconnues, la mortalité a été moins importante sur le chêne rouge en 1983 comme le montre le tableau XX. L'analyse de variance complétée par un test de SNK le démontre clairement ($P < 0,001$). On se souviendra que la population de masses d'oeufs n'avait pas diminué sur les chênes rouges où a été suivie la dynamique de la population larvaire de l'espèce (re.: Chap. II, p.56).

2- Stades affectés

Comme nous venons de le voir, la mortalité larvaire observée au cours des deux années d'études fut particulièrement importante aux stades V et VI. Des élevages en laboratoire en 1983 ont permis de vérifier avec précision les stades affectés par des agents naturels de contrôle. Bien que cette approche élimine certains de ces agents tels les prédateurs elle fournit d'intéressants résultats concernant la mortalité due aux parasites, maladies, déséquilibres physiologiques, etc. La figure 23 présente les pourcentages de mortalité larvaire pour chacune des 10 récoltes hebdomadaires effectuées au cours de l'été 1983. On observe un faible taux de mortalité pour les deux premières récoltes. Par la suite, la mortalité augmente rapidement, particulièrement à partir du 20 juin pour atteindre un sommet le 4 juillet alors que la densité larvaire sous les papiers noirs était également maximale. La mortalité semble donc atteindre l'insecte dès le troisième stade larvaire. Ce sont

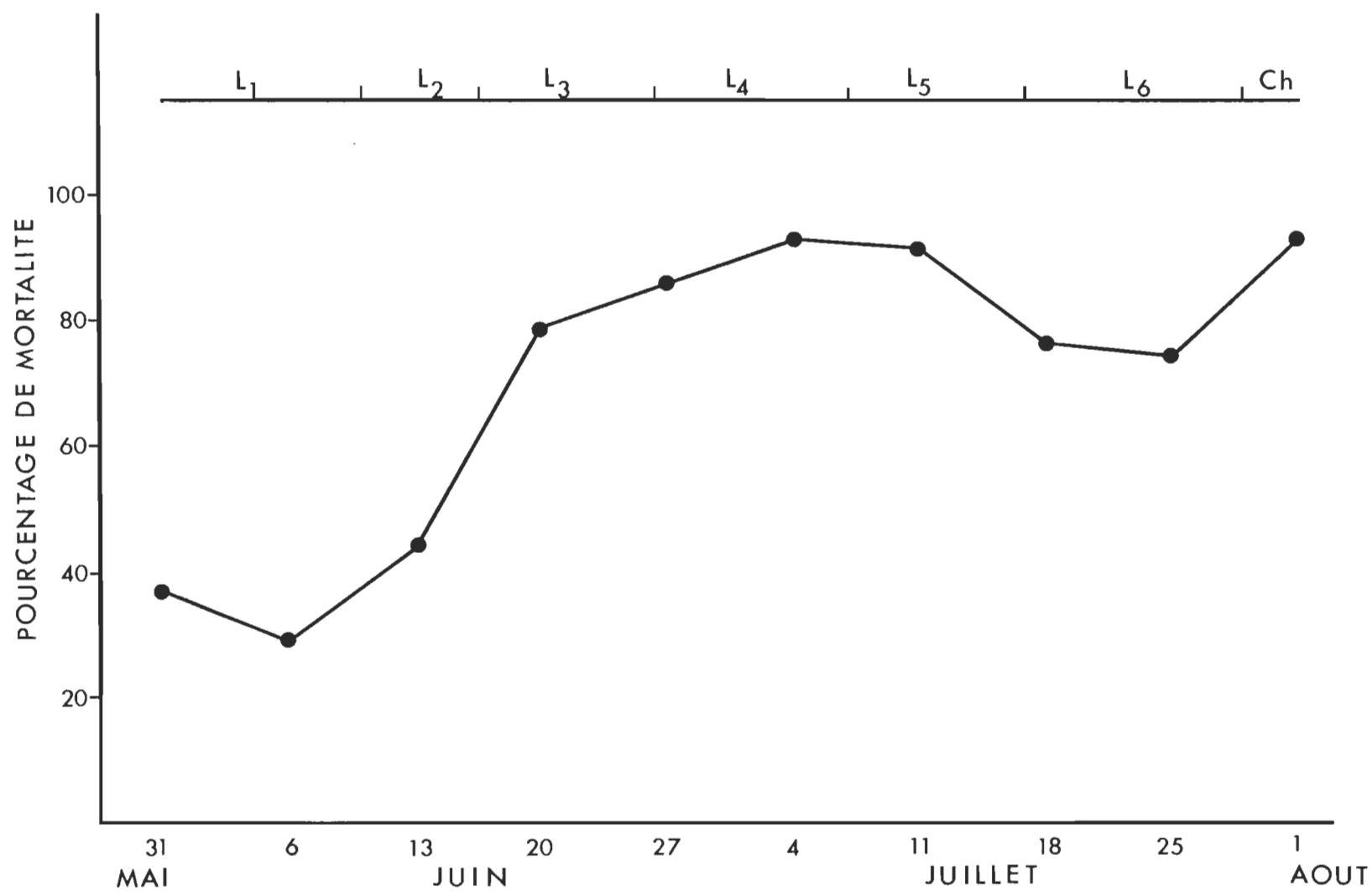


Figure 23: Mortalité larvaire de *L. dispar* enregistrée dans les élevages en 1983 en fonction de ses phases phénologiques.

cependant des larves de cinquième et sixième stades qu'on retrouve sous les papiers noirs en milieu naturel. Il se pourrait que les larves atteintes dès le troisième stade survivent jusqu'aux stades V ou VI avant de mourir sous les papiers noirs. Après avoir été sévèrement attaqués aux troisième et quatrième stades larvaires, les individus récoltés plus tard, au sixième stade, semblent moins vulnérables aux agents naturels de contrôle. En effet, on observe un fléchissement dans la courbe de mortalité indiquant que les individus qui échappent aux agents naturels aux troisième et quatrième stades auraient plus de chances de compléter leur développement. Toutefois, les larves récoltées la dernière semaine ($n = 14$; tous des stades VI) alors que la plupart des individus sont passés à l'état de chrysalide ont une faible survie. Par un lent développement, ces larves s'exposent davantage aux agents naturels de répression.

Les pourcentages de mortalité des larves des différents stades récoltés sont présentés à la figure 24. Les larves de premier et deuxième stades montrent un taux de mortalité statistiquement inférieur à celui des quatre derniers stades (chi-carré: $P < 0,001$). Environ 63 % des larves récoltées aux stades I et II se rendent au stade adulte dans les élevages. A partir du troisième stade larvaire, l'insecte semble beaucoup plus affecté par les agents naturels de contrôle. En fait, le pic du troisième stade larvaire coïncide avec la récolte du 20 juin où on observe pour la première fois, un taux de mortalité élevé (fig. 23). C'est également à cette date que les larves commencent à se réfugier sous les papiers noirs. Il semble que le rassemblement des larves dans un lieu commun favorise l'action régulatrice des agents naturels de

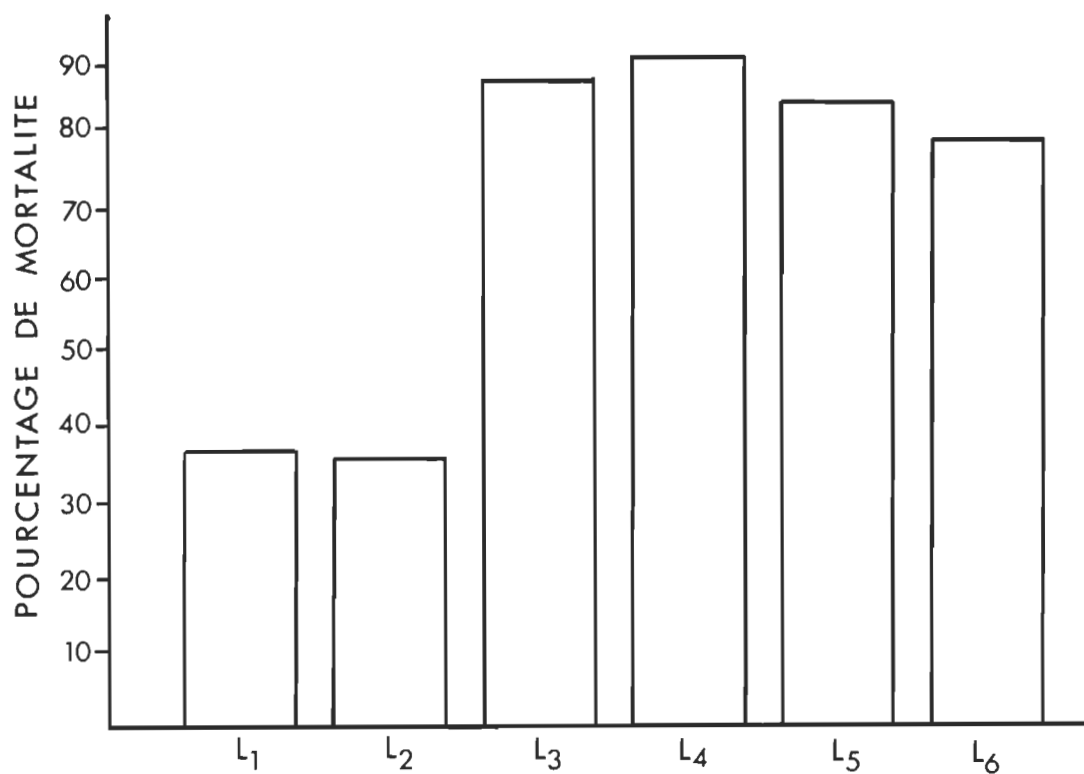


Figure 24: Mortalité des différents stades larvaires de *L. dispar* récoltés en forêt et mis en élevage en 1983.

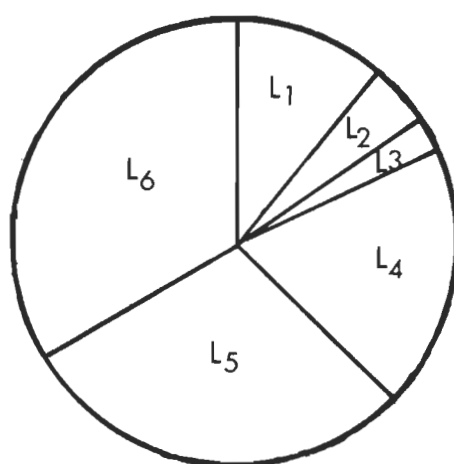


Figure 25: Vulnérabilité des différents stades larvaires de *L. dispar* aux facteurs de mortalités observés dans les élevages en 1983.

contrôle. Il est également possible que certains agents régulateurs n'apparaissent que lorsque les larves sont au troisième stade.

Même si elles sont touchées dès le troisième stade, il est rare que les larves périssent à ce stade. En effet, la figure 25 indique que les larves meurent surtout aux stades V et VI, ce qui rejoint nos observations en milieu naturel. Les agents régulateurs agissent donc dès le troisième stade larvaire mais les chenilles survivent jusqu'aux stades V ou VI. Curieusement, les taux de mortalité grimpent surtout à partir du moment où les larves commencent à se réfugier sous les abris artificiels, c'est-à-dire vers la fin du troisième stade. Ce comportement favorise possiblement certains agents régulateurs dont l'action peut dépendre de la densité de l'insecte.

C- Développement des chrysalides

Les larves sur le point de se transformer en chrysalides utilisent souvent leur site de repos pour la nymphose (Leonard, 1981). Campbell et al. (1975b) signalent que près de 90 % des chrysalides sont retrouvées dans la litière ou dans des rabats d'écorce. De plus, Mauffette (1981) rapporte que le nombre de larves à réaliser leur nymphose sur un hôte est inversement lié à la densité larvaire. Comme la population larvaire a été fortement décimée, on peut supposer que les chrysalides retrouvées sous les papiers noirs constituaient un pourcentage fort représentatif de la population totale sur les arbres retenus.

Ces relevés nous permettent d'établir l'apparition des chrysalides sur les deux essences pour les années d'études. Aussi, nous pourrions

établir la mortalité survenue en milieu naturel et vérifier la relation entre le nombre de chrysalides sur un hôte et la densité subséquente de masses d'oeufs. La mortalité a également été mesurée en laboratoire. Enfin, le rapport des sexes a été évalué à partir de récoltes sous les papiers noirs.

1- Développement en fonction de l'hôte

Pour Campbell (1978) la vitesse du développement larvaire est liée à la densité au début du quatrième stade. Il ajoute que certaines populations peuvent ainsi enregistrer des nymphoses trois semaines avant d'autres. De plus, comme nous l'avons vu plus tôt, Mauffette (1981) rapporte un développement larvaire plus rapide sur certaines essences. Ce développement plus rapide a une incidence certaine sur la survie larvaire et l'apparition des chrysalides.

La figure 26 présente les cycles d'apparition des chrysalides sur les deux essences retenues en 1982 et 1983. On remarque encore un décalage d'environ deux semaines dans l'apparition des chrysalides en 1983. On constate également une plus grande abondance des chrysalides sur *P. gradidentata* en 1982. Un développement larvaire plus rapide sur cette essence pourrait en être la cause. Nous avons vu qu'après le 5 juillet de cette année, les courbes de densités larvaires se superposaient presque pour les deux essences. Or, les chrysalides apparaissent plus tôt et en plus grand nombre sur le peuplier que sur le chêne indiquant un développement larvaire plus rapide. Mauffette (1981) obtient un résultat similaire pour des populations de la région montréalaise. Aussi,

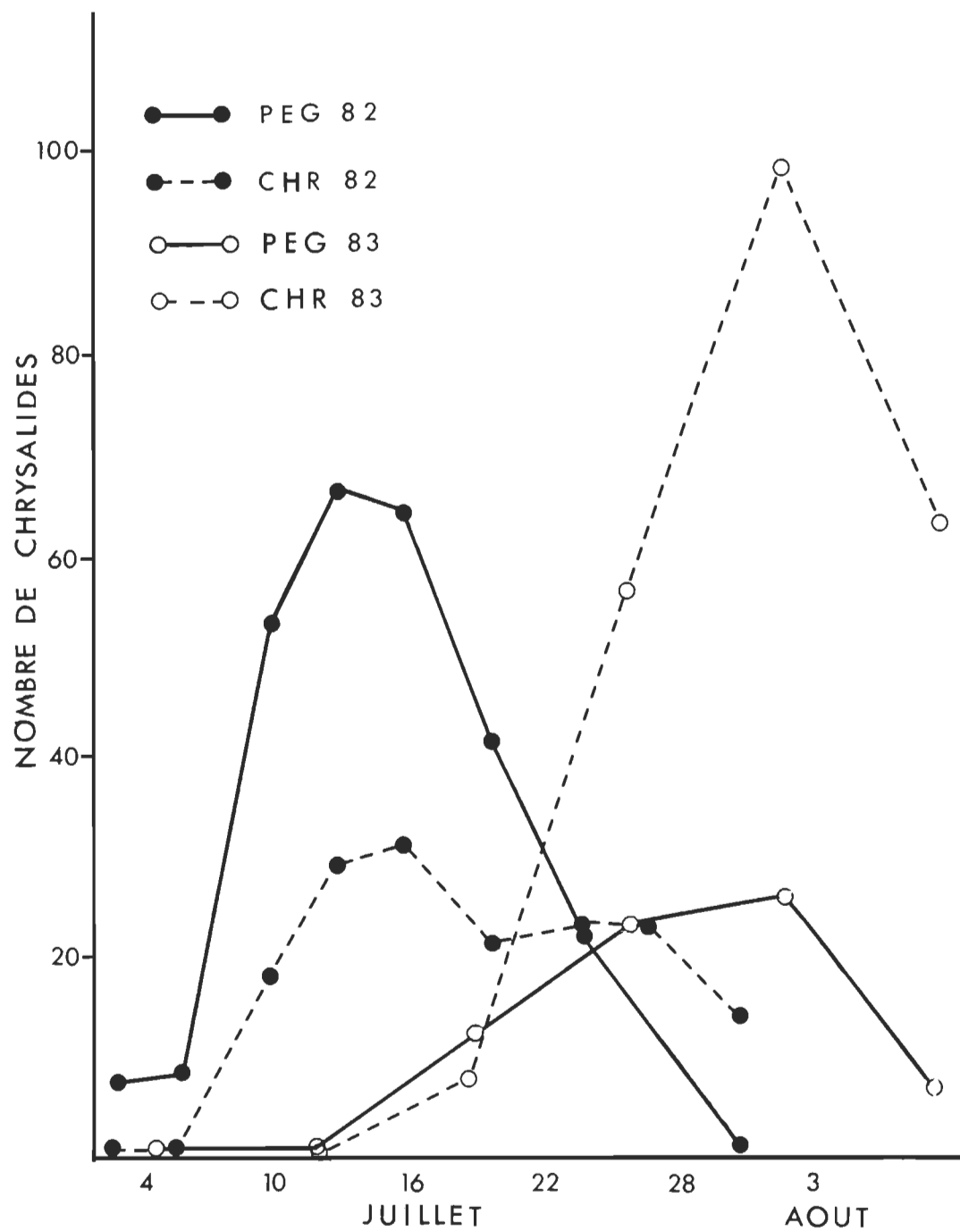


Figure 26: Phénologie des chrysalides sur deux essences forestières en 1982 et 1983.

nous avons enregistré une mortalité larvaire de 95,7 % sur le chêne comparativement à 93,7% sur le peuplier. Cette différence, quoique statistiquement non-significative, explique l'écart dans le nombre de chrysalides recensées sur les deux essences. En effet, cette différence de 2 % confère 25 chrysalides de plus sur les peupliers alors que l'écart réel est de 33 (Tabl. XXI). On remarque également qu'en connaissant le nombre total de larves et le taux de mortalité larvaire, on peut estimer avec une précision appréciable le nombre de chrysalides résultantes. Ces données soutiennent l'hypothèse voulant qu'à faible densité, une forte proportion de la population nymphe sous les abris artificiels. Il suffit donc, pour l'insecte, de compléter son développement larvaire quelques jours plus rapidement pour échapper aux agents régulateurs et ainsi assurer le maintien de la population à un certain niveau. On constate que c'est entre le 9 et le 23 juillet que la nymphose semble se réaliser sur *P. gradidentata* soit le temps requis normalement pour ce stade (Leonard, 1981). Cependant, on note un allongement de la période de nymphose sur *Q. rubra* supposant l'addition de nouveaux individus à ce stade.

En 1983, on observe une situation contraire. En effet, l'abondance des chrysalides est beaucoup plus grande sur *Q. rubra* que sur *P. gradidentata*. On peut attribuer cette différence à la mortalité larvaire moins sévère observée sur *Q. rubra* en 1983. Encore ici, les chrysalides apparaissent plus tôt sur *P. gradidentata* que sur *Q. rubra*, quoique le phénomène soit moins marqué.

Tableau XXI: Evaluation du nombre de chrysalides à partir du nombre total de larves et du taux de mortalité larvaire pour deux essences forestières en 1982 et 1983 et comparaison avec le nombre réel observé.

Année	Essence	Nb. total de larves	% mortalité larvaire	Nb. chrysalides attendues	Nb. chrysalides observées	Différence	% erreur
1982	CHR	1398	95,7	60	62	2	3,2
	PEG	1342	93,7	85	95	10	10,5
	COMBINE	2740	94,7	144	157	13	8,3
1983	CHR	1011	85,7	146	132	14	9,6
	PEG	646	93,3	43	36	7	16,3
	COMBINE	1657	88,6	189	168	21	11,1

2- Rapport des sexes

Chez les chrysalides de *L. dispar* le rapport des sexes est influencé par de nombreux facteurs. En effet, les femelles passent par six stades larvaires comparativement à cinq pour les mâles, ce qui les expose plus longtemps aux différents agents régulateurs. Campbell (1963b) signale que les organismes pathogènes sont sélectifs envers les femelles. De plus, les micro-mammifères, particulièrement *Peromyscus leucopus* Rafinesque, exercent une prédation sélective envers les chrysalides femelles (Campbell et Sloan, 1977b). Les femelles qui se nourrissent plus longtemps que les mâles à l'état larvaire sont également plus susceptibles à *Blepharipa pratensis* Meigen (Diptera; Tachinidae) un parasite qui pond ses oeufs sur les feuilles (Campbell, 1963b). Enfin, le pourcentage de chrysalides mâles dans une population dépend de la densité larvaire dont elles sont issues (Mauffette, 1981). Il convient de préciser que le rapport des sexes est de 50:50 au stade oeuf (Campbell, 1967b; Leonard, 1968).

Le tableau XXII présente le rapport des sexes des chrysalides récoltées au cours des deux dernières années. On constate une déviation significative du ratio normal de 50:50 pour les deux années ($P < 0,001$). Cependant les ratios sont statistiquement comparables pour ces mêmes années ($P > 0,50$). La mortalité larvaire importante au cours des deux années d'études aurait été sélective envers les femelles. Nous discuterons davantage cette sélectivité dans la deuxième partie du travail.

Tableau XXII: Rapport des sexes chez les chrysalides de *L. dispar* en 1982 et 1983.

Année	Nombre de chrysalides	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Mâles/total
1982	147	94	53	0,64*
1983	90	62	28	0,69*

*: rapport des sexes significativement différent de 0,50 après un test de chi-carré ($P < 0,001$).

3- Mortalité naturelle

La mortalité naturelle des chrysalides n'influence pas la défoliation enregistrée au cours de l'année mais revêt une importance particulière pour la ponte subséquente et par le fait même sur le niveau de défoliation de l'année suivante. Le tableau XXIII présente la mortalité naturelle des chrysalides sur les deux essences retenues au cours des deux années d'études. On remarque la disparition d'une portion de la population variant entre 9,7 et 19,4 %. Ces disparitions peuvent être le reflet d'une prédation de certains vertébrés ou simplement de pertes occasionnées par une mauvaise fixation des chrysalides au substrat. Toutefois, l'analyse statistique ne révèle aucune différence significative dans la mortalité ou la disparition des chrysalides sur les deux essences durant les deux années d'études ($P > 0,25$).

Afin de vérifier la mortalité sélective chez les femelles, nous avons procédé à l'élevage de 64 chrysalides en laboratoire. Précisons que par cette méthode nous avons éliminé la disparition larvaire comme facteur de mortalité des chrysalides. Toutefois, le pourcentage de mortalité en laboratoire (48,4 %) est statistiquement comparable ($P > 0,50$) à celui observé en milieu naturel (42,3 %). Comme il fallait s'y attendre, les femelles sont plus vulnérables aux agents régulateurs (Tab. XXIV). Néanmoins, la différence dans les taux de mortalité n'est pas significative ($P > 0,75$). Cependant, malgré un échantillonnage restreint, l'écart dans la mortalité doit être pris en considération puisqu'il est susceptible d'entraîner d'importantes répercussions sur la population résultante. Campbell et al. (1975b) signalent que la survie des chrysa-

Tableau XXIII: Mortalité naturelle des chrysalides sur les deux essences retenues en 1982 et 1983.

Année	Essence	Nb. de chrysalides total	Nb. de chrysalides* disparues	Nb. de chrysalides* mortes	Total*
1982	CHR	62	6 (9,7%)	24 (38,7%)	30 (48,4%)
	PEG	95	15 (15,8%)	36 (37,9%)	51 (53,7%)
1983	CHR	132	13 (9,8%)	54 (40,9%)	67 (50,8%)
	PEG	36	7 (19,4%)	17 (47,2%)	24 (66,7%)

*: aucune différence statistique par le chi-carré ($P > 0,25$).

Tableau XXIV: Mortalité comparée selon les sexes chez les chrysalides de *L. dispar* dans un élevage en 1983.

Sexe	Nb. chrysalides total	Nb. chrysalides mortes	% mortalité*
MALES	42	19	45,2
FEMELLES	22	12	54,5

*: aucune différence significative par le chi-carré ($P > 0,75$).

Tableau XXV: Relation entre le nombre de chrysalides survivantes, sans égard au sexe, et le nombre de masses d'oeufs recensées par arbre pour les deux essences retenues en 1982 et 1983.

Année	Essence	r
1982	CHR	0,62*
	PEG	0,72*
1983	CHR	0,80*
	PEG	-1

*: significatif à $P = 0,002$.

1: n'a pas été utilisé, le nombre de masses d'oeufs recensées étant de seulement 4.

lides mâles est supérieure à celle des femelles. De plus, la mortalité chez les chrysalides femelles est d'une grande importance dans la variation des populations résultantes (Campbell, 1967b). Campbell (1981) mentionne que la mortalité chez les mâles n'affecte pas les populations. En effet, ces derniers sont très polyphages et l'auteur rapporte même que dans une population où on comptait 83 % de femelles, les oeufs ont tous été fécondés. Zecevic (1976) rapporte d'ailleurs qu'un mâle peut copuler jusqu'à 4 fois en une seule journée.

4- Relation nombre de chrysalides - nombre de masses d'oeufs

Campbell (1967b) signale que la mortalité chez les chrysalides femelles s'avère importante dans la variation du nombre de masses d'oeufs. En effet, moins de 5 % des femelles adultes seraient tuées avant la ponte. De plus, on sait que les femelles pondent généralement près de leur site de nymphose. Ainsi le nombre de chrysalides femelles survivantes constituerait une bonne évaluation du nombre de masses d'oeufs.

Le tableau XXV présente les relations entre le nombre de chrysalides survivantes, sans égard au sexe, et le nombre de masses d'oeufs recensées par arbre pour les deux essences retenues en 1982 et 1983. Puisque seulement quatre masses ont été retrouvées sur les peupliers en 1983, ces derniers ont été exclus de l'analyse. Le traitement statistique révèle une association intéressante entre les deux variables. De plus, aucune différence significative n'est relevée entre les différents coefficients de corrélation (Test de Z: $P > 0,20$). Le relevé des chrysalides femelles survivantes a été effectué sur *Q. rubra* en 1983. L'analyse statistique révèle une relation hautement significative entre le nombre de chrysalides

femelles survivantes et le nombre de masses d'oeufs sur chaque arbre ($r_{xy} = 0,95$; $r^2 = 0,90$). Nos résultats confirment l'hypothèse voulant que les femelles adultes déposent leurs oeufs près de leur site de nymphose.

D- Emergence des mâles

Aux Etats-Unis, l'émergence des adultes de *L. dispar* débute à la fin du mois de juin et peut se poursuivre jusqu'au début de septembre (Burgess et Crossman, 1929; Britton, 1935). Pour des populations de la région de Montréal, Madrid et Stewart (1981) rapportent l'émergence des adultes de la mi-juillet à la mi-août. Nous avons observé en 1982, à l'aide de pièges à phéromone, l'émergence des papillons mâles de l'espèce entre la mi-juillet et la mi-septembre (fig. 27). L'émergence des mâles précède de quelques jours celle des femelles (Leonard, 1981). Ce dernier ajoute que les conditions climatiques de même que la densité larvaire peuvent influencer la date d'émergence des adultes.

On constate l'écart considérable dans la capture des mâles entre les pièges à phéromone et le piège Malaise en 1982. Cependant, il faut être prudent lorsqu'on compare l'émergence des mâles obtenue par les deux types de pièges. En effet, à faible densité, le piège Malaise capture probablement, toutes proportions gardées, moins d'individus que les pièges à phéromone qui sont des pièges attractifs. C'est ce qu'on remarque en 1982 alors qu'entre les 23 et 26 juillet, les captures dans le piège Malaise suivent celles des pièges à phéromone. On peut alors penser que durant ces trois jours le pic d'émergence des mâles est atteint.

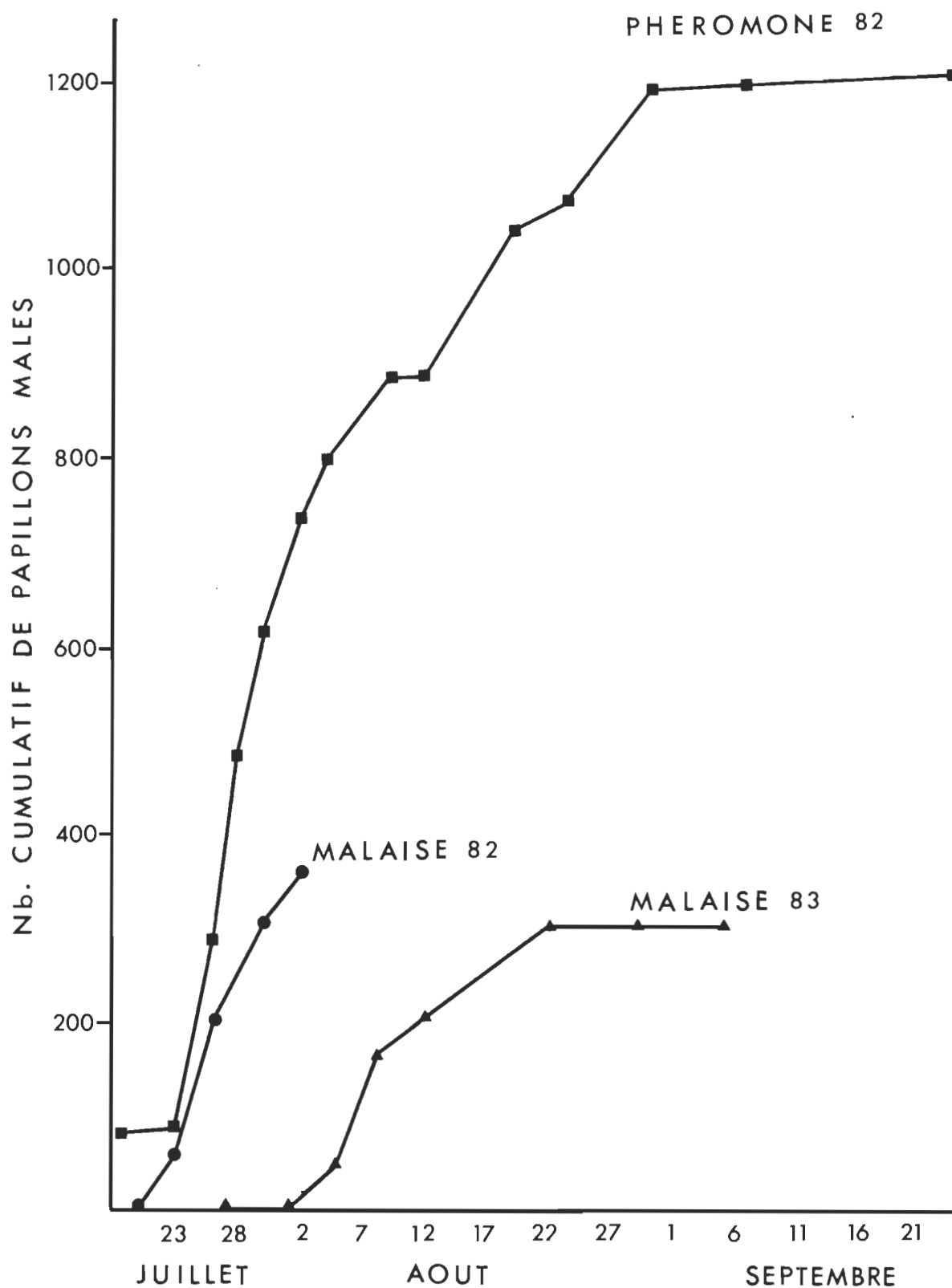


Figure 27: Période d'émergence des papillons mâles de *L. dispar* établie à l'aide de deux types de pièges en 1982 et 1983.

Par la suite, on constate une divergence dans les taux de capture entre les deux types de pièges. Par les captures dans le piège Malaise on peut supposer que l'émergence des mâles est alors moins grande. Néanmoins les pièges à phéromone nous laissent croire qu'il n'en est rien. Il est possible qu'une diminution de l'émergence des mâles ne soit perçue qu'après avoir atteint une densité beaucoup plus faible.

Si on observe attentivement la courbe des captures à l'aide des pièges à phéromone, on constate que l'émergence des mâles semble se faire en trois étapes: jusqu'au 23 juillet, l'émergence des individus précoces; du 23 juillet au 12 août, le pic d'émergence; du 12 août au 23 septembre, l'émergence des individus avec stades larvaires additionnels.

Les relevés du piège Malaise, quant à eux, révèlent un décalage d'environ deux semaines dans l'émergence des papillons mâles de *L. dispar* en 1983 par rapport à l'année précédente. Comme on le sait, ce décalage est le résultat d'un développement larvaire plus lent en 1983. En 1982, le piège Malaise a malheureusement été démonté au début du mois d'août alors qu'environ 60 % de l'émergence des mâles avait eu lieu, si on se réfère aux relevés des trappes à phéromone. Néanmoins, 360 papillons avaient déjà été capturés alors que seulement 305 individus furent récupérés en 1983. En extrapolant, on peut dire qu'en 1982 nous aurions, à l'extrême, capturé deux fois plus de papillons en 1982 qu'en 1983. Cependant, le rapport des masses d'oeufs (chaque femelle pond normalement tous ses oeufs en une seule masse) indique que la population de femelles

adultes était 4,7 fois plus abondantes en 1982 qu'en 1983. Puisque le rapport des sexes des chrysalides était comparable pour les deux années d'études, il faut en conclure qu'une mortalité sélective envers les chrysalides femelles se serait manifestée de façon importante en 1983.

DEUXIEME PARTIE

FACTEURS NATURELS DE CONTROLE DE

Lymantria dispar

CHAPITRE VI

LES CONDITIONS METEOROLOGIQUES

Les conditions météorologiques jouent un rôle important dans la dynamique des populations de *L. dispar*. Les basses températures d'hiver peuvent entraîner une mortalité importante des oeufs. De plus, les conditions météorologiques printanières peuvent affecter le comportement des jeunes larves et même causer leur mort.

A- Impact des températures d'hiver sur la population de *L. dispar*

L'influence des basses températures d'hiver sur la survie des oeufs de *L. dispar* est connue depuis longtemps. Summers (1922) signale qu'aucun oeuf de l'insecte ne survit aux températures inférieures à $-31,7^{\circ}\text{C}$. Sullivan et Wallace (1972) mentionnent que les oeufs de *L. dispar* ne peuvent supporter une température de -30°C pour une longue période. En effet,

après deux jours passés à cette température, la mortalité des oeufs non protégés est totale. De plus, ils ajoutent que quelques heures à -35°C suffisent pour détruire en totalité les oeufs non protégés. Leonard (1972) rapporte la mortalité de 85 % des oeufs d'une population du Maine suite aux températures froides enregistrées au cours de l'hiver 1970-71. Selon lui, deux facteurs critiques influencent la survie des oeufs de *L. dispar* au cours de l'hiver: la hauteur de ponte et l'épaisseur de neige.

Le tableau XXVI présente pour la région de Trois-Rivières, le relevé des températures les plus froides au cours des six dernières années et l'impact des basses températures sur la population de masses d'oeufs de *L. dispar* en fonction de l'épaisseur de neige au cours des trois dernières années. On constate que l'hiver exceptionnellement doux de 1982-83 a permis à toute la population de survivre. En effet, les températures les plus froides enregistrées furent -26°C , ce qui est insuffisant pour causer la mortalité des oeufs de l'espèce. Au cours des cinq années précédentes, les températures minimales enregistrées furent suffisamment basses pour entraîner la mort des oeufs non protégés de l'insecte. De plus, la température descend sous -30°C en moyenne sept fois par hiver durant ces cinq années. L'hiver 1982-83 peut donc être qualifié de particulièrement doux et hautement favorable à la survie de l'insecte. D'ailleurs en 1980-81 et 1981-82, pas moins de 72 et 76 % des masses d'oeufs furent respectivement détruites sous l'action du froid. L'épaisseur de neige lorsque des températures létales sévissent, permet une excellente éva-

Tableau XXVI: Relevé des températures les plus froides au cours des six dernières années pour la région de Trois-Rivières et impact de ces températures sur les oeufs de *L. dispar* en fonction de l'épaisseur de neige au cours des trois dernières années.

Année	T° minimum	T° moyenne minimum	Nombre de jours < - 30°C	Epaisseur de neige lors de la T° létale (cm)	% population détruite
1977-78	-32,2	-25,6	3	-	-
1978-79	-33,9	-27,0	7	-	-
1979-80	-35,6	-28,3	9	-	-
1980-81	-35,6	-31,9	10	41	72
1981-82	-39,0	-29,5	7	47	76
1982-83	-26,0	-21,0	0	-	0

luation du taux de mortalité des oeufs si le nombre de masses d'oeufs ainsi que leur hauteur respective sont connus. En effet, les résultats de l'éclosion des oeufs en laboratoire au printemps 1982 montrent que les masses récoltées au-dessus de 47 cm de hauteur furent complètement détruites par le froid (Tab. XXVII); ces résultats correspondent exactement à ce qu'on devait s'attendre à partir des relevés météorologiques. Cette hauteur n'est toutefois pas absolue; le vent pousse la neige le long des arbres dans certaines directions. Nous avons d'ailleurs retrouvé des masses d'oeufs écloses à 52 cm de hauteur et d'autres apparemment détruites sous l'action du froid à 40 cm du sol. Summers (1922) rapporte également cette observation concernant l'importance du vent sur l'épaisseur de neige. Signalons aussi que l'épaisseur maximale de neige au cours des trois dernières années pour la région fut de 86 cm. Ainsi, on peut normalement s'attendre à une mortalité élevée des oeufs de *L. dispar* sous nos latitudes.

Les températures froides de l'hiver jouent donc un rôle important dans la dynamique des populations de *L. dispar*, du moins au Québec. Cependant, Sullivan et Wallace (1972) sont d'avis qu'avec les épaisses couvertures neigeuses au Canada, l'insecte pourra se propager vers le nord tant qu'il retrouvera des hôtes favorables à son développement larvaire. En effet, ils observent que les femelles déposent leurs oeufs plus près du sol en région nordique. Nous avons également observé ce phénomène, particulièrement lorsque les densités sont faibles. Enfin, signalons qu'en Europe, l'espèce est retrouvée jusqu'en Norvège et en Suède à 58° de latitude nord (Leonard, 1974).

Tableau XXVII: Eclosion des oeufs de *L. dispar* en fonction de la hauteur de ponte en 1982.

Masses	Hauteur (cm)	Nombre d'oeufs	Nombre de larves	
			écloses	% éclosion
1	7	317	310	97,8
2	16	399	382	95,7
3	18	631	623	98,7
4	18	534	514	96,3
5	21	114	111	97,4
6	25	589	493	83,9
7	36	609	598	98,2
8	42	373	328	87,9
9	47	178	168	94,4
10	50	450	0	0
11	51	205	1	0,5
12	53	242	0	0
13	54	609	0	0
14	61	188	0	0
15	77	328	0	0
16	79	193	0	0
17	84	526	0	0
18	88	52	0	0
19	97	462	0	0
20	103	456	0	0
21	105	284	0	0
22	120	506	0	0
23	139	522	0	0
24	148	720	0	0
25	150	371	0	0
26	150	472	0	0
27	155	634	0	0
28	159	203	0	0
29	180	290	0	0

B- Influence des conditions météorologiques sur la dispersion éolienne de *L. dispar*

De mauvaises conditions météorologiques lors de l'éclosion peuvent affecter la survie larvaire et diminuer la dispersion éolienne de *L. dispar*. Un gel tardif durant l'éclosion et des précipitations fréquentes durant le développement larvaire peuvent réduire considérablement les populations de l'espèce (Maksimovic, 1978). Bess (1961) signale qu'occasionnellement, des pluies diluviennes peuvent déloger les jeunes larves de leur site sous les feuilles et causer leur mort. De plus, la pluie peut inhiber la dispersion éolienne des larves de premier stade (Leonard, 1971b).

Une telle dispersion par le vent se ferait surtout durant les trois premiers jours de la vie larvaire (Capinera et Barbosa, 1976). Cameron et al. (1979) de même que Mason et McManus (1981) corroborent ces dires lorsqu'ils signalent que le pic de dispersion coïncide par un décalage d'une journée ou deux, avec le pic d'éclosion. D'ailleurs, le poids des jeunes larves double après leur premier repas (Leonard, 1971a) et la distance de dispersion diminue à mesure que le poids des larves augmente (Capinera et Barbosa, 1976).

La figure 28 montre les conditions météorologiques qui ont prévalu au cours des deux années d'études. On observe, en mai 1982, des conditions propices à la dispersion durant les deux semaines suivant le début de l'éclosion (le 8 mai en milieu naturel). En effet, Leonard (1971b) signale que l'activité des larves commence lorsque la température atteint

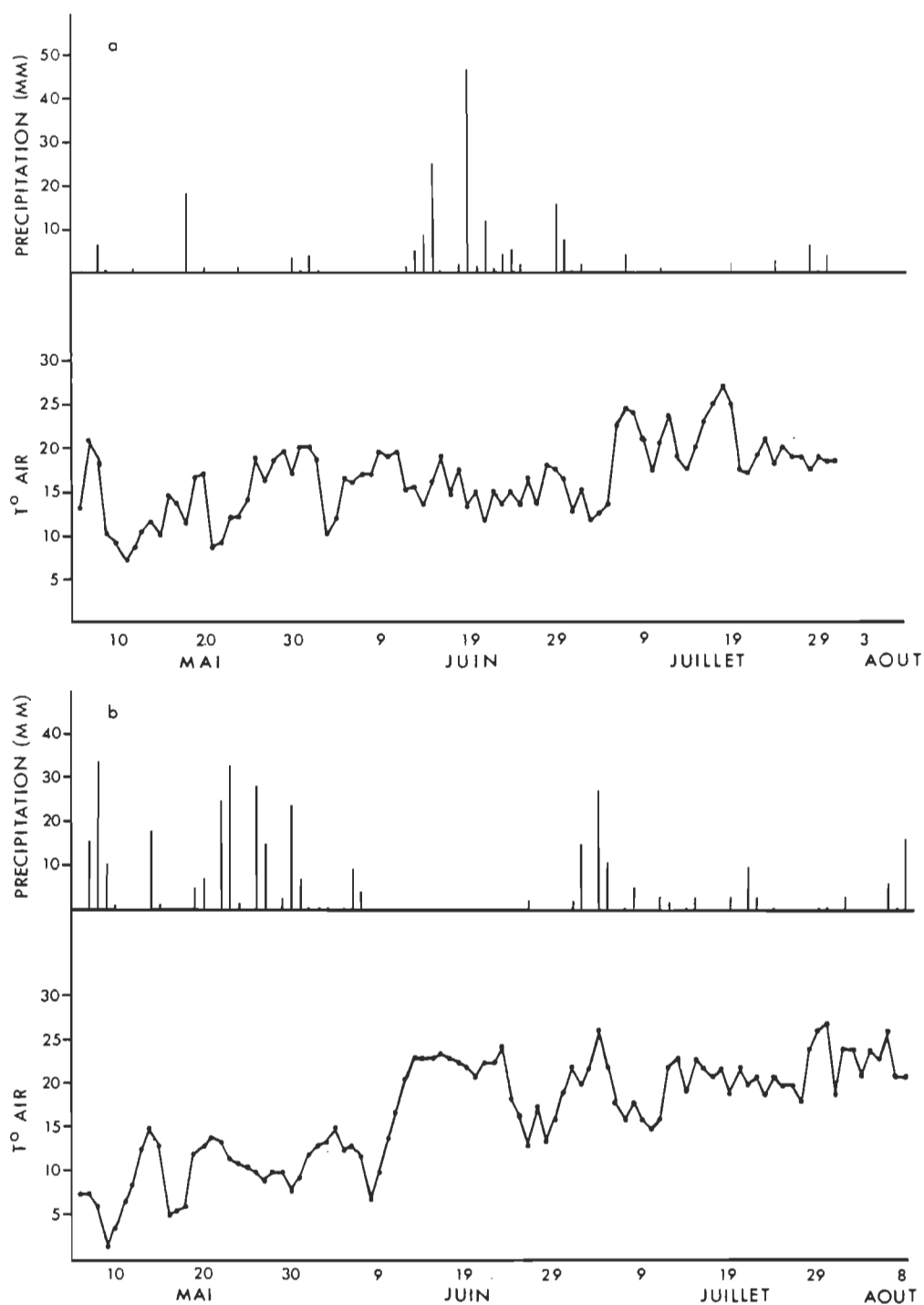


Figure 28: Variations journalières de la température de l'air et des précipitations pour l'été 1982 (a) et 1983 (b) dans la région étudiée.

7°C. Cependant, en 1983, d'abondantes précipitations ont été enregistrées durant tout le mois de mai et peuvent avoir limité la dispersion éolienne des jeunes larves. Mason et McManus (1981) signalent qu'en 1974, à Cape Cod aux Etats-Unis, la dispersion éolienne de *L.dispar* fut négligeable alors que le pic d'éclosion a été suivi de trois journées de mauvaises conditions météorologiques.

Le tableau XXVIII donne un aperçu de l'influence des conditions météorologiques sur la dispersion éolienne des jeunes larves. On remarque qu'en 1982 aucune relation significative ne peut être établie entre le nombre de larves potentielles (nombre d'oeufs qui peuvent potentiellement éclore) et le nombre maximum de larves retrouvées sur chaque arbre pour les deux essences. Comme nous l'avions mentionné plus tôt au chapitre "Eclosion et dispersion éolienne", on assiste à une répartition des larves entre les deux essences. En 1983, la situation est différente; on note une relation significative ($P < 0,001$) sur *Q. rubra* alors que pour *P. gradidentata*, le même phénomène qu'en 1982 est observé. On ne peut savoir si la disparition des jeunes larves est le résultat de la dispersion par le vent ou d'une mortalité mécanique occasionnée par la pluie. Néanmoins, on constate qu'une densité larvaire (stades IV à VI) d'environ 68 larves par arbre semble maximum sur *P. gradidentata*. L'augmentation de la densité larvaire moyenne sur *Q. rubra* en 1983 ainsi que sa relation avec le nombre de larves potentielles suggèrent une dispersion éolienne moins importante et un pourcentage constant de disparition des jeunes larves pour tous les arbres échantillonnés.

Tableau XXVIII: Corrélation entre le nombre de larves potentielles et le nombre maximum de larves observées pour un arbre donné en 1982 et 1983 pour les deux essences étudiées.

Année	Essence	r	Nb. de chenilles maximum
1982	CHR	0,12	69,9 ^a
	PEG	0,20	67,1 ^a
1983	CHR	0,78*	114,5 ^b
	PEG	-0,09	69,1 ^a

*: significatif à $P = 0,001$.

a: les chiffres d'une même colonne suivis de lettres différentes sont significativement différents par le test de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).

CHAPITRE VII

LA PREDATION

Le rôle général de la prédation dans la dynamique des populations de *L. dispar* est principalement discuté par Campbell (1981). Il conclut que les prédateurs peuvent maintenir certaines populations à l'état endémique presque indéfiniment mais qu'en période épidémique, leur rôle est négligeable. Smith et Lautenschlager (1978), dans une revue des principaux prédateurs de *L. dispar*, discutent également de leur rôle dans la régulation des populations de ce défoliateur. Dans ce chapitre, nous discuterons de l'impact des prédateurs sur les différents stades de développement de *L. dispar* à Saint-Louis-de-France.

A- La prédation des oeufs

La présence de masses d'oeufs brisées est fréquente dans un milieu infesté par *L. dispar*. Déjà à la fin du siècle dernier, Burgess (1899)

rapporte une telle observation. Il attribue ce phénomène à la prédation par les oiseaux, les micro-mammifères et parfois les insectes. La glace et la pluie peuvent aussi entraîner la destruction des masses d'oeufs. Forbush et Fernald (1896) et Burgess (1899) signalent la présence de larves de coléoptères dans les masses d'oeufs. Nonveiller (1959) rapporte six Dermestidae et deux Cantharidae comme prédateurs des oeufs de *L. dispar*. Plus récemment, Higashiura (1980) signale pour le Japon, la prédation des oeufs de *L. dispar* par des oiseaux, son importance pouvant varier de 10 à 80 % selon les années.

La destruction des masses d'oeufs de l'insecte à Saint-Louis-de-France a été évaluée à partir de 74 pontes localisées entre 0 et 90 centimètres de hauteur. Ces évaluations nous permettent d'estimer le pourcentage moyen de destruction des masses d'oeufs qui survivent à l'hiver. L'analyse statistique révèle une différence significative dans la destruction des pontes selon trois classes de hauteur: 0-30 cm, 31-60 cm, 61-90 cm (Anova: $P < 0,05$). Toutefois, le test de comparaisons multiples de SNK ne permet pas de déterminer où se situe la ou les différences. Zar (1974) signale qu'une telle situation peut occasionnellement se produire et qu'elle découle simplement du fait que l'analyse de variance est une analyse statistique plus puissante que le SNK. La figure 29 illustre la destruction moyenne des masses d'oeufs pour les trois classes de hauteur retenues. Il est à noter que la destruction des masses d'oeufs peut varier entre 0 et 90 %, peu importe la hauteur. Higashiura (1980) obtient un résultat contraire au nôtre. En effet, il mentionne que la prédation des oeufs augmenterait lorsqu'il y a beaucoup de neige

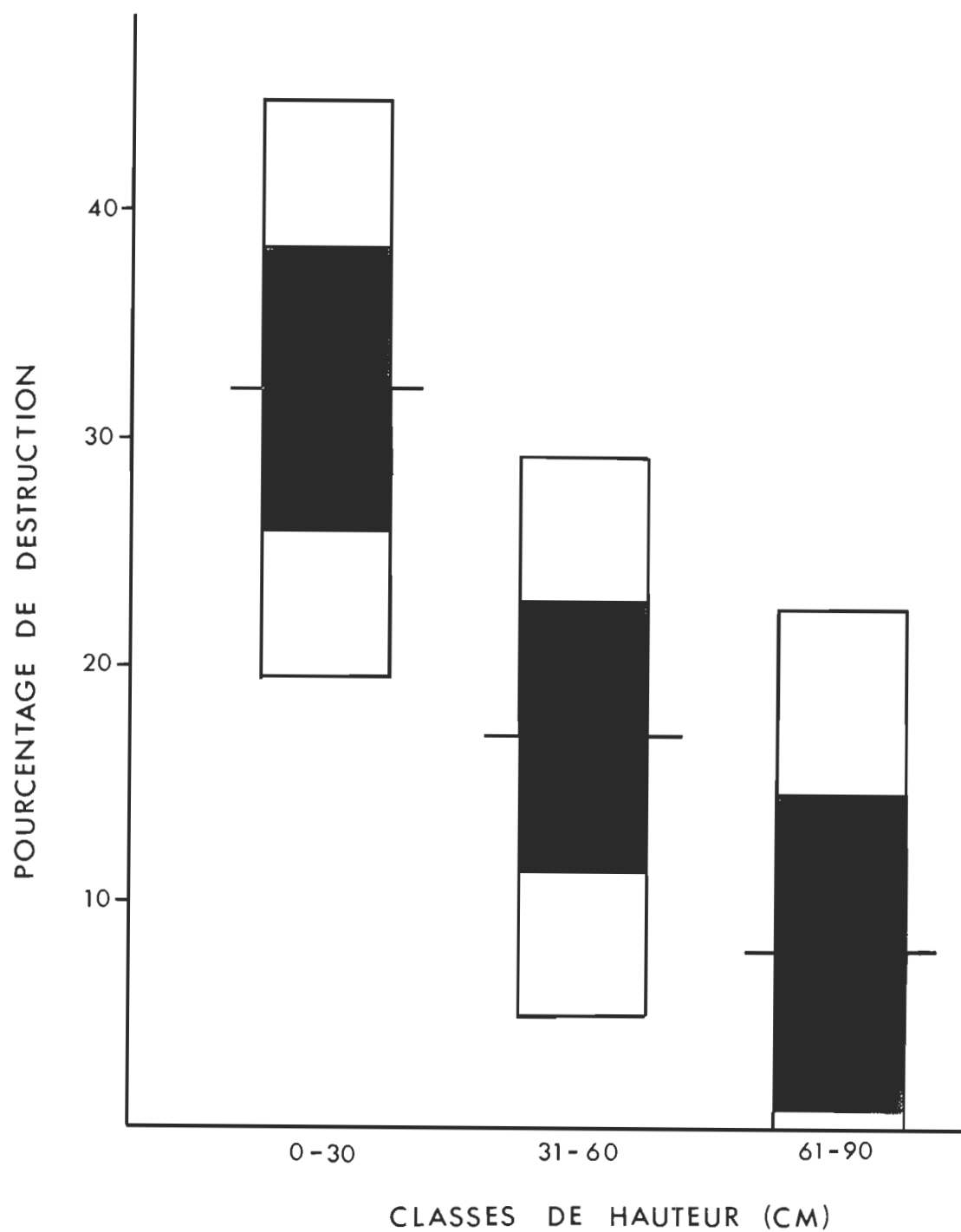


Figure 29: Destruction moyenne des masses d'oeufs (trait horizontal) pour trois classes de hauteur. La partie ombragée représente l'écart-type et la zone blanche, l'intervalle de confiance à 95 %.

alors que les oiseaux n'ont pas d'autres sources d'alimentation. Dans notre cas, il semble que des organismes terrestres soient en cause puisque les masses les plus près du sol sont les plus endommagées. Notons toutefois la présence sur le site d'étude de la mésange à tête noire, *Parus atricapillus* L., prédateur reconnu des oeufs de *L. dispar* (Smith et Lautenschlager, 1978).

La dimension des masses d'oeufs ne semble pas influencer la prédation. En effet, les masses comptant 500 oeufs ou moins montrent une destruction moyenne de 27,0 % comparativement à 19,1 % pour les masses de plus de 500 oeufs (Test de t: $P > 0,30$). Higashiura (1980) rapporte un résultat semblable.

Puisque les masses d'oeufs pondues à plus de 50 centimètres de hauteur ont été détruites par le froid, nous utiliserons le pourcentage moyen de destruction pour les hauteurs de 0 à 60 cm; il compte pour 26,3 % dans la dynamique de la population.

B- La prédation des larves et des chrysalides

La littérature nous apprend que chez *L. dispar*, les études de prédation ont surtout portées sur les derniers stades larvaires et les chrysalides. Par son comportement à cette période la spongieuse se rend vulnérable aux prédateurs. Notre attention portera surtout sur l'impact des prédateurs invertébrés de l'insecte, particulièrement les arachnides. Ce groupe a presque toujours été négligé comme prédateur de *L. dispar*. Seul Furuta (1977) rapporte récemment une étude de la prédation de deux espèces d'araignées sur *L. dispar* au Japon. Pourtant, Morris (1963)

reconnait leur importance en tant que prédateur de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* Clemens. L'abondance et la diversité de ce groupe dans le milieu étudié lui confère un intérêt particulier.

1- La prédation par les vertébrés

Buckner (1966) décrit le rôle des vertébrés dans le contrôle des défoliateurs. Campbell (1976) et Campbell et Sloan (1977a) établissent l'importance des prédateurs vertébrés dans le contrôle de *L. dispar*. Les oiseaux attaqueraient surtout les larves de cinquième et sixième stades alors que les micro-mammifères, en particulier *Peromyscus leucopus*, exerceraient leur prédation sur les chrysalides (Campbell et Sloan, 1977a). Ces derniers auteurs ajoutent que les prédateurs vertébrés peuvent maintenir des populations à l'état endémique presque indéfiniment.

a) Les mammifères

Noiseux (1983, non-publ.) rapporte la capture de seulement deux micro-mammifères (*Microtus pennsylvanicus* Ord.) pour le milieu étudié en 1982. De plus, cette espèce n'est pas reconnue comme prédatrice de *L. dispar*. Il signale également la présence de l'écureuil noir, *Sciurus carolinensis* Gmelin, l'écureuil roux, *Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben et du tamia rayé, *Tamias striatus* L. Leur rôle dans un éventuel contrôle du défoliateur apparaît négligeable pour le site d'étude.

b) Les oiseaux

Turcek (1948) pour la Tchécoslovaquie, Furuta et Koizumi (1975) pour le Japon et DeGraaf et Holland (1978) pour les Etats-Unis reconnaissent le rôle important de la communauté avienne dans la régulation des populations de *L. dispar*. Toutefois, malgré la présence d'espèces prédatrices comme l'oriole de Baltimore, *Icterus galbula* L., le viréo aux yeux rouges, *Vireo olivaceus* L. et le merle d'Amérique, *Turdus migratorius* L., Blanchette (1983; non-publ.) ne retrouve pas de traces de *L. dispar* dans l'analyse des contenus stomacaux. Ainsi, les oiseaux ne semblent pas jouer un rôle important dans le contrôle de la population qui nous intéresse.

2- La prédation par les invertébrés

Comparativement aux prédateurs vertébrés, on possède peu d'informations sur les prédateurs invertébrés de *L. dispar* (Smith et Lautenschlager, 1978). Seul *Calosoma sycophanta* L. un prédateur introduit d'Europe au début du siècle, a fait l'objet de quelques études. (Burgess et Collins, 1917; Grison, 1955; Campbell, 1974).

L'étude de la prédation de *L. dispar* par les invertébrés pose plusieurs problèmes. D'une part, la prédation est presque toujours évaluée de façon indirecte, c'est-à-dire que les cadavres de lépidoptères retrouvés ne peuvent être associés d'une façon certaine aux prédateurs en cause. Les tests sérologiques, une technique de plus en plus utilisée, pourraient dans une certaine mesure résoudre ce problème. D'autre part, la prédation des trois premiers stades larvaires est difficile à étudier

puisque les jeunes larves se trouvent alors dans la cime des arbres. Nous avons donc évalué la prédation, d'une façon indirecte, en milieu naturel et complété nos investigations par quelques tests réalisés en laboratoire.

a) Prédation en milieu naturel

Forbush et Fernald (1896) rapportent onze espèces d'araignées prédatrices de *L. dispar*. Campbell (1974) signale que les jeunes larves peuvent être capturées dans les toiles d'araignées en période de dispersion éolienne. Il existe très peu d'informations sur la prédation des premiers stades larvaires de *L. dispar*. Nous avons observé en juin 1982 une araignée, *Xysticus elegans* Keyserling, s'alimentant sur une larve de troisième stade de *L. dispar* après s'être attaquée à une larve de deuxième stade sur un noisetier à long bec, *Corylus cornuta*.

La prédation a surtout été évaluée sous des ceintures de papier noir où se rassemblent les larves à partir de la fin du troisième stade (Campbell et al., 1975a). On suppose alors que les chenilles descendant à la recherche d'un site de repos s'installent sous le papier noir. Aucune différence statistique n'étant observée pour la prédation sur les deux essences étudiées (Test de t: $P > 0,80$), nous combinerons les données de ces dernières.

1) Phénologie des araignées et prédation sur *L. dispar*

La phénologie des cinq araignées prédatrices les plus importantes retrouvées sous les abris artificiels ainsi que leur action sur la population larvaire de *L. dispar* sont illustrées à la figure 30. Les araignées du

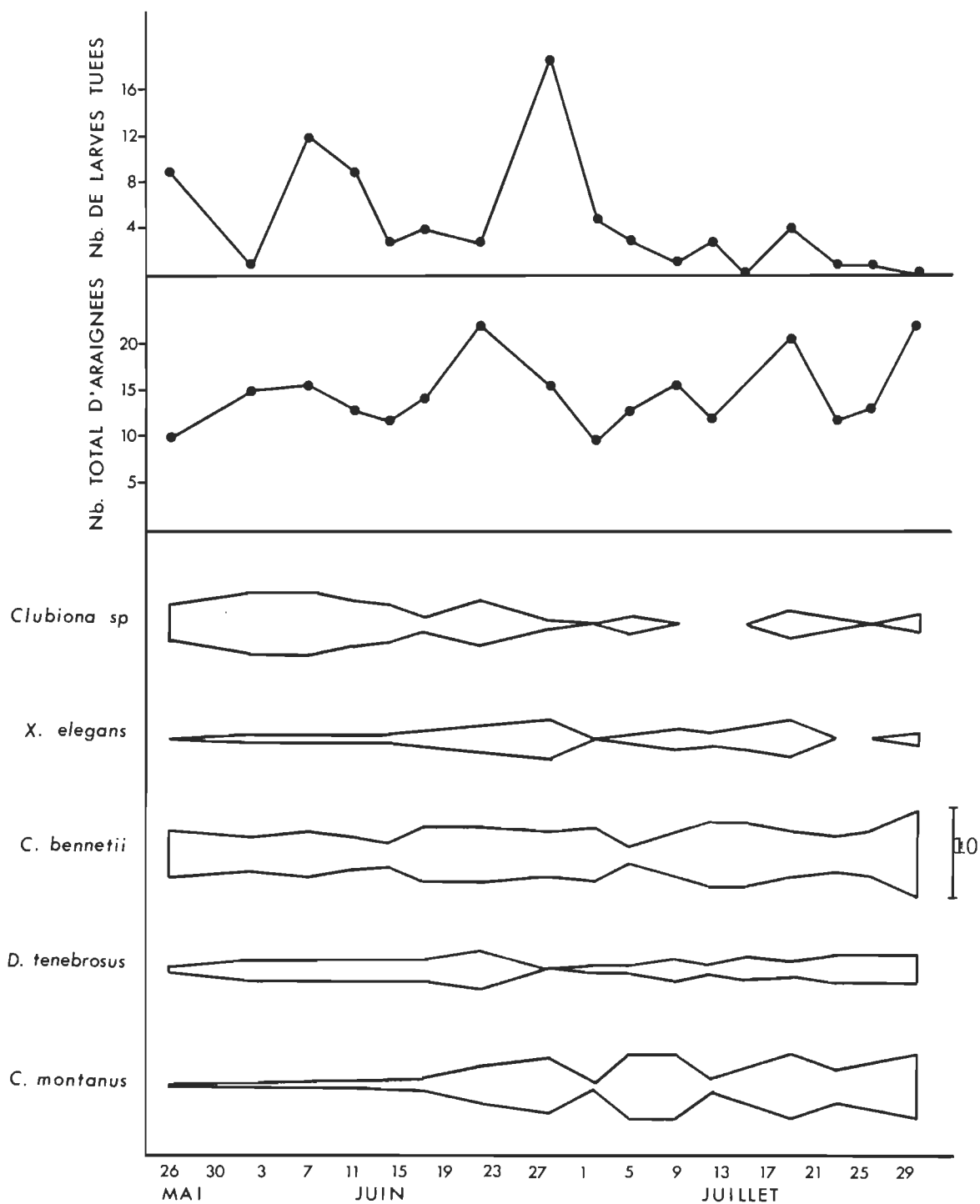


Figure 30: Phénologie des cinq araignées les plus importantes retrouvées sous les abris artificiels et action prédatrice de celles-ci sur la population larvaire de *L. dispar* en 1982.

genre *Clubiona* sont surtout retrouvées en juin alors que *Coras montanus* Emerton devient importante vers la fin de ce mois et demeure présente durant le reste de la saison d'échantillonnage. Les populations de *Xysticus elegans* et *Dolomedes tenebrosus* Hentz sont peu importantes mais relativement constantes sous ces abris durant la période d'étude. L'araignée la plus abondante sous les papiers noirs en 1982 a été *Callobius bennetii*; aussi on l'a retrouvé d'une façon régulière durant tout l'été. Néanmoins, on constate que la densité des arachnides est plutôt faible tout au long de la saison. Jamais plus de 22 araignées des espèces concernées, n'ont été recensées sous les 40 abris artificiels échantillonnés à chaque relevé.

Globalement, la prédation effectuée sur *L. dispar* semble suivre la densité des cinq arachnides, exception faite du relevé du 2 juin. On note aussi qu'après le 28 juin, bien que la densité des araignées soit aussi importante, la prédation exercée diminue de façon considérable. On peut supposer qu'à cette période, les larves devenues plus grosses sont difficiles à maîtriser pour la plupart de ces prédateurs. En fait, jusqu'au 28 juin, on compte pas moins de 77 % de toutes les larves tuées par prédation.

2) Stades affectés

Par un sous-échantillonnage des larves tuées par prédation au cours de l'été, il a été possible de préciser les stades les plus vulnérables de l'insecte à la prédation (fig. 31). Le relevé du 22 juin a été exclus puisqu'une seule larve tuée a été retrouvée. De plus, la division uti-

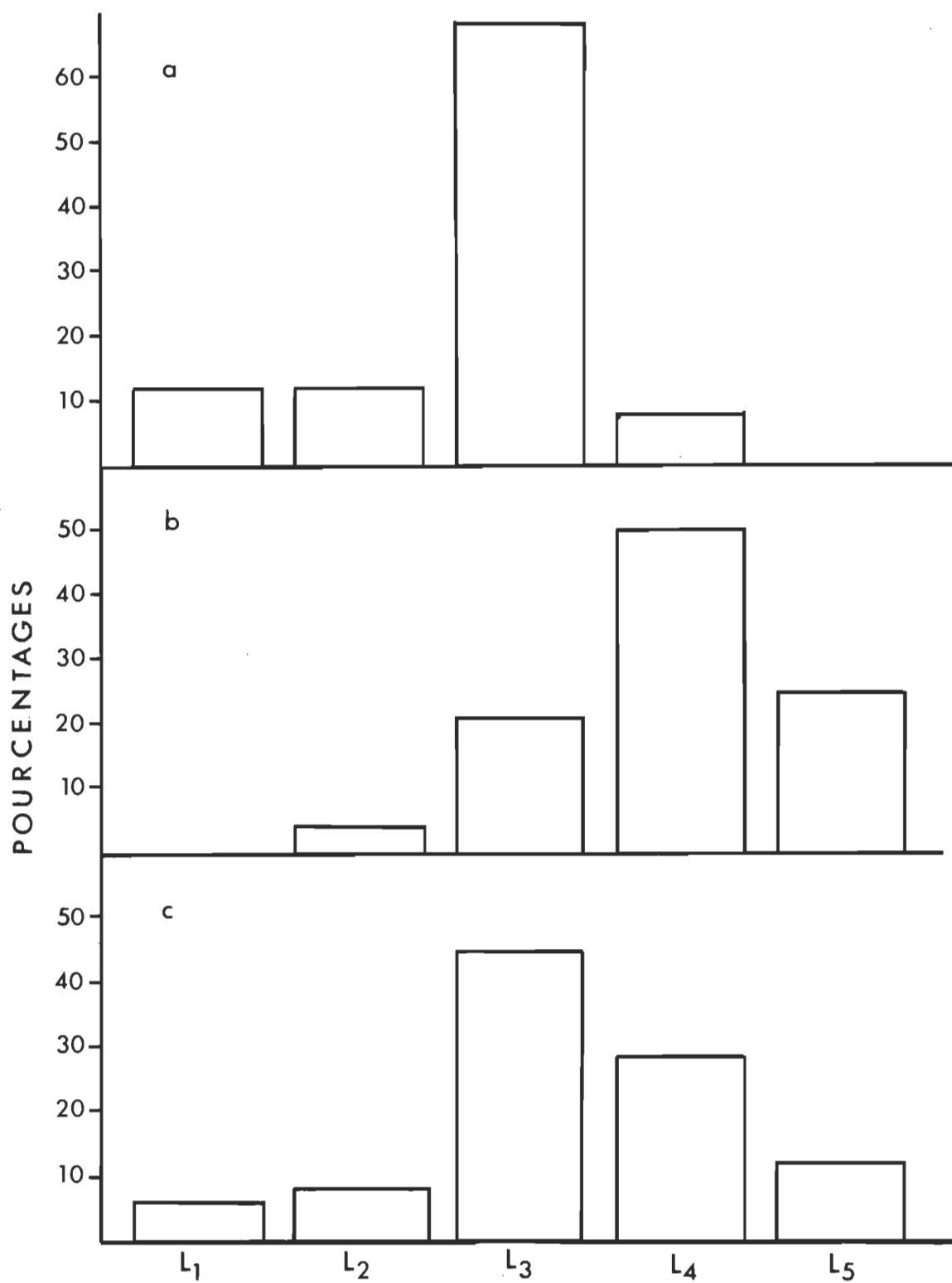


Figure 31: Importance relative des différents stades larvaires de *L. dispar* tués par prédation au cours des périodes: du 26 mai au 17 juin 1982 (a), du 28 juin au 30 juillet (b) et pour l'ensemble de la saison (c).

lisée nous permet de mieux percevoir les stades affectés pour chacun des pics de prédation observés à la figure 30. Jusqu'au 17 juin, le troisième stade larvaire est le plus affecté par les prédateurs. Comme nous l'avons mentionné plus tôt, c'est à la fin de ce troisième stade que les larves de *L. dispar* commencent à se réfugier sous ces abris. Jusqu'à cette date, ce sont les troisième et quatrième stades larvaires qui sont les plus importants (fig. 16). Du 28 juin au 30 juillet, alors que les stades V et VI sont dominants, c'est le quatrième stade larvaire qui est le plus affecté par les prédateurs. Même si à cette période le quatrième stade ne représente qu'environ 10 % de la population larvaire, il renferme 50 % des larves attaquées. Au total, on constate que le troisième stade larvaire est le plus affecté par les prédateurs malgré le fait qu'il ne soit présent que peu de temps sous les papiers noirs. Les stades IV et V sont ensuite les stades les plus affectés sous les abris artificiels.

Les prédateurs semblent rechercher les petites larves qui sont plus faciles à maîtriser et rarement s'attaqueront-ils aux grosses larves. On remarque qu'en aucun temps une larve de sixième stade ou une chrysalide n'a montré des effets de prédation. Il est également intéressant de noter que les larves de premier et deuxième stades constituent environ 15 % des larves attaquées en dépit du fait qu'on ne les retrouve qu'occasionnellement sous les papiers noirs.

3) Importance des différents prédateurs

Jusqu'ici, nous avons considéré la prédation observée pour l'ensemble du complexe prédateur. En effet, il est difficile d'associer une

larve attaquée à un prédateur particulier. La figure 32 montre au cours d'un cycle nycthéméral, la variation dans l'abondance de deux espèces d'araignées, *Callobius bennetii* et *Coras montanus* sous dix papiers noirs. On constate un va-et-vient incontrôlable au cours d'une seule journée. Il est donc fréquent de retrouver des larves attaquées sans pour autant avoir un prédateur éventuel sur place. Néanmoins, nous avons tenté une estimation de l'importance des différents prédateurs retrouvés sous les papiers noirs. Une larve attaquée était assignée à un prédateur lorsqu'on retrouvait son cadavre près de celui-ci. Si plusieurs prédateurs étaient présents sous le papier noir, le relevé était rejeté.

Pour chacun des prédateurs recensés, les taux de prédation sont peu élevés (Tab. XXIX). Cependant, pour la population qui nous intéresse, *Callobius bennetii* et *Calosoma frigidum* semblent les deux prédateurs les plus importants. Les autres prédateurs arachnides observés montrent des taux trois à quatre fois inférieurs à ceux-ci. Le chi-carré permet de vérifier statistiquement la différence dans les taux de prédation de ces deux groupes ($P < 0,05$).

4) Importance des prédateurs invertébrés dans le contrôle de *L. dispar* à Saint-Louis-de-France.

La figure 33 illustre l'importance de la prédation par les invertébrés sur *L. dispar* sous les abris artificiels. On observe des taux de prédation plus importants au début de l'été lorsque la population sous les abris est faible (fig. 33a, b). Comme nous l'avons vu plus tôt, la prédation est négligeable après le 28 juin. On constate donc

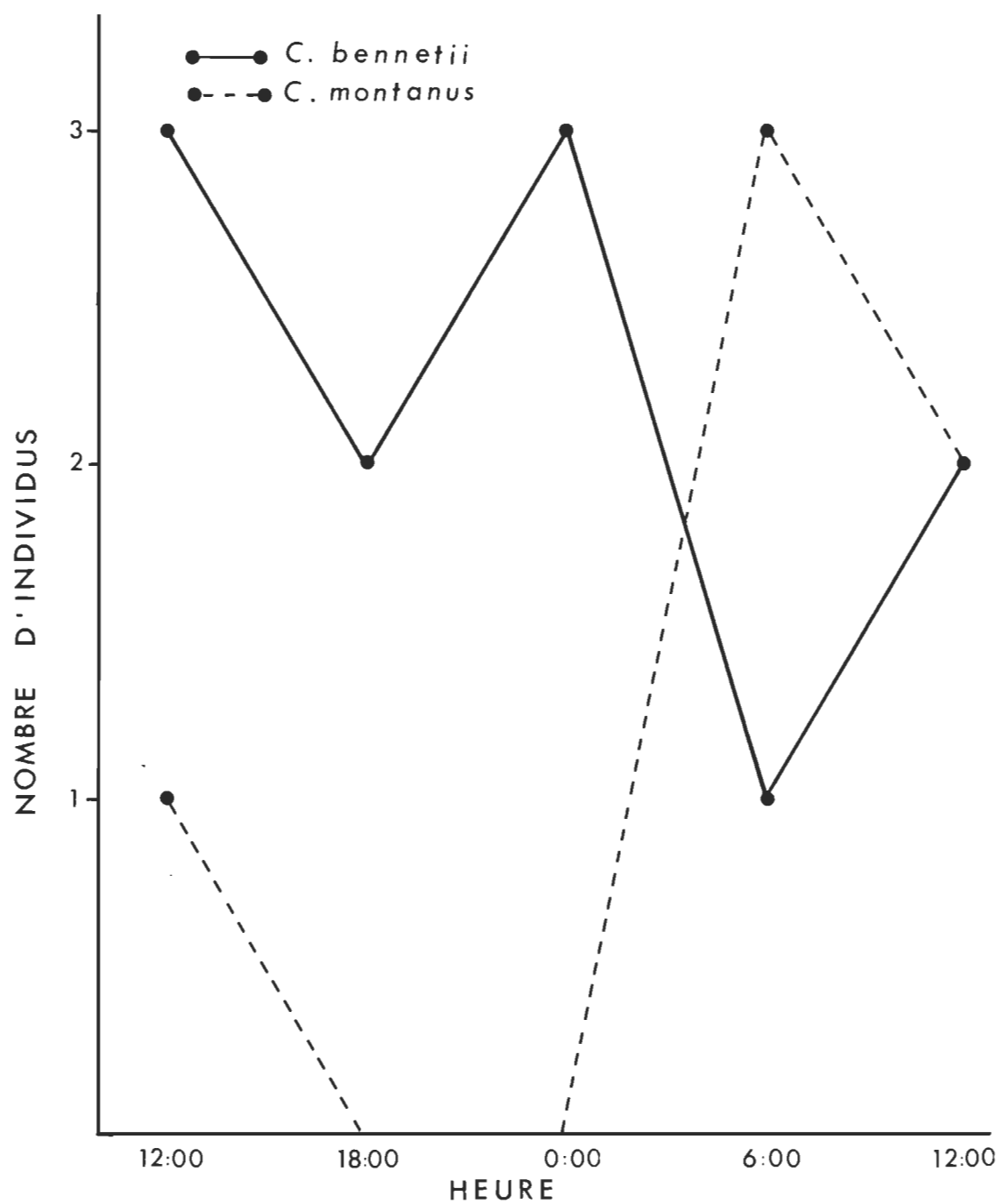


Figure 32: Variation de l'abondance de deux espèces d'araignées, *Callobius bennetii* et *Coras montanus* au cours d'un cycle nycthé-
méral en 1982.

Tableau XXIX: Evaluation de la prédation exercée par les six plus importants prédateurs observés sous les abris artificiels.

Prédateurs	Nombres observés	Nombre de larves tuées	Nombre de larves tuées par individu
<i>Clubiona</i> sp.	43	5	0,116 ^a
<i>Xysticus elegans</i>	24	2	0,083 ^a
<i>Callobius bennetii</i>	88	34	0,386 ^b
<i>Dolomedes tenebrosus</i>	34	3	0,088 ^a
<i>Coras montanus</i>	62	6	0,097 ^a
<i>Calosoma frigidum</i>	12	4	0,333 ^b

a: les chiffres d'une même colonne suivis par des lettres différentes sont statistiquement différents par le chi-carré ($P < 0,05$).

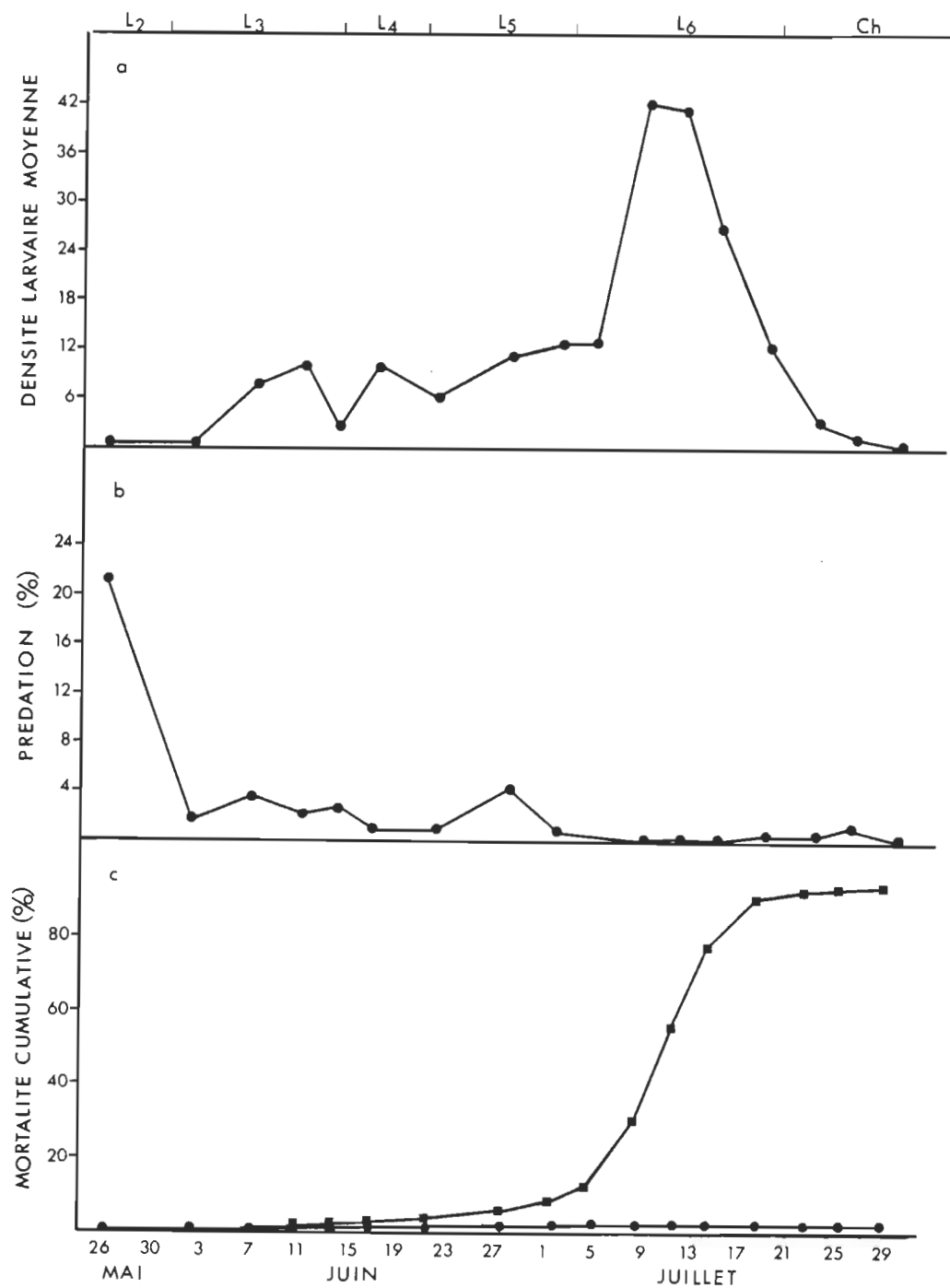


Figure 33: Importance de la prédation par les invertébrés sur *L. dispar* sous les abris artificiels pour chaque relevé effectué (b) en fonction de la densité moyenne et des phases phénologiques de l'insecte (a) et pourcentage cumulatif de mortalité totale (■—■) et par prédation (●—●) (c).

que la réponse fonctionnelle des prédateurs est insuffisante pour ne pas dire nulle lorsque la densité larvaire augmente sous les papiers noirs. De plus, par rapport à la mortalité totale, la prédation s'avère peu importante (fig. 33c). Au total, on obtient une mortalité larvaire de 2,9 % par prédation.

5) Proies alternatives des arachnides

Les arachnides sont des prédateurs peu spécifiques (Kaston, 1978). Nous avons retrouvé dans les toiles de *C. bennetii*, l'araignée prédatrice la plus efficace pour le milieu étudié, plusieurs cadavres de Formicidae et d'Elatéridae au cours de l'été. Nous l'avons également retrouvée, de même que *D. tenebrosus*, près de cadavres de jeunes larves de lépidoptères autres que *L. dispar*. *D. tenebrosus* a été observée attaquant une larve de dernier stade de la livrée des forêts, *M. disstria*. Le cannibalisme chez *Clubiona* sp. a aussi été remarqué.

Après le 28 juin, lorsque les larves de *L. dispar* ont atteint pour la plupart les stades V et VI, on perçoit un changement dans l'alimentation des araignées. En effet, nous avons régulièrement observé les araignées se nourrissant de diptères et quelques fois d'hyménoptères. Les araignées semblent des prédateurs plutôt opportunistes s'alimentant des organismes les plus vulnérables à leur disposition; de plus, elles sont très attirées par le mouvement de leurs proies (Kaston, 1978). Enfin notons la prédation de *C. bennetii* et *D. tenebrosus* sur les papillons mâles de *L. dispar*.

b) Prédation en laboratoire

Afin de compléter nos informations sur les prédateurs invertébrés de *L. dispar*, quelques tests de prédation ont été réalisés en laboratoire. Ces tests nous permettent de mieux apprécier les capacités prédatrices des principaux prédateurs recensés en forêt. Il nous permettent également de comparer l'action de prédateurs arachnides avec celle d'un prédateur reconnu, *C. frigidum*. Ce dernier, à cause de son potentiel prédateur reconnu, a fait l'objet d'une analyse plus détaillée.

1) Prédation par les arachnides

Nous avons mentionné plus tôt avoir observé *Xysticus elegans* attaquer des larves de deuxième et troisième stades de *L. dispar*. Le potentiel de prédation de cet arachnide a été évalué en laboratoire alors que 8 individus furent mis individuellement en présence de 25 larves de premier stade de *L. dispar* durant une journée. Le tableau XXX présente les résultats relatifs à ce test. On remarque un pourcentage de prédation légèrement plus faible chez les mâles du prédateur mais similaire entre les juvéniles et les femelles. Cette différence peut être due au faible nombre d'individus utilisés. Les pourcentages de prédation relevés vont de 0 à 16,7 % et le pourcentage de mortalité obtenu pour la journée est de 6,6. On constate ainsi un potentiel intéressant chez *X. elegans* dans la prédation des larves de premier stade de *L. dispar*.

Un second test de prédation a été réalisé sur des larves de quatrième stade pour trois espèces d'arachnides: *C. bennetii*, *D. tenebrosus*

Tableau XXX: Prédation de *Xysticus elegans* sur des larves de premier stade de *L. dispar* durant 24 heures en conditions expérimentales.

Sexe	No. individus	Nb. de proies disponibles	Nombre de proies tuées	% Mortalité
Mâle	1	24	0	0
	2	26	3	11,5
	3	25	2	8,0
	4	25	0	0
		<u>100</u>	<u>5</u>	<u>5,0</u>
Femelle	1	24	1	4,2
	2	25	1	4,0
	3	24	4	16,7
		<u>73</u>	<u>6</u>	<u>8,2</u>
Juv.	1	25	2	8,0
	TOTAL	198	13	6,6

et *Arctosa* sp. une araignée de litière. *C. bennetii* et *Arctosa* sp. ont été choisies à cause de leur abondance respective sous les abris artificiels et dans la litière. Un seul spécimen de *D. tenebrosus* a été trouvé pour ce test mais sa taille impressionnante (longueur du corps atteignant 26 mm) nous a incité à vérifier son potentiel prédateur. Enfin, les taux de prédation de ces trois arachnides sont comparés à celui de *C. frigidum* qui fera l'objet d'une étude plus détaillée dans la prochaine section.

Le tableau XXXI présente les résultats issus de ces expériences. On distingue facilement l'efficacité prédatrice de *C. frigidum* de celle des trois arachnides.

Néanmoins, des trois araignées impliquées, *D. tenebrosus* est celle dont le taux de prédation se rapproche le plus de celui de *C. frigidum*. Aussi, l'avons nous utilisée à nouveau dans un test sur des larves de cinquième stade de *L. dispar*. D'autres spécimens furent retrouvés en forêt et amenés au laboratoire pour être confrontés à l'insecte. Les taux de prédation obtenus sont comparés à celui de *C. frigidum* au tableau XXXII. On constate encore que ce dernier montre un taux de prédation statistiquement plus élevé ($P < 0,001$) que celui de l'arachnide. Néanmoins, *D. tenebrosus* constitue un prédateur potentiel important. Il reste cependant que cette espèce semble peu attirée par *L. dispar* en milieu naturel paraissant s'attaquer plutôt aux diptères. Le rôle des araignées dans le contrôle des populations de *L. dispar* pourrait être davantage précisé par une étude sérologique.

Tableau XXXI: Taux de prédation de 4 prédateurs sur 25 larves de stade IV de *L. dispar* en conditions expérimentales¹.

Prédateur	n	Larves tuées		
		Nb. moyen/jour	min.	max.
<i>Arctosa</i> sp.	5	0,46	1	6
<i>Callobius bennetii</i>	3	1,00	4	12
<i>Dolomedes tenebrosus</i>	1	3,43	24	24
<i>Calosoma frigidum</i>	5	7,29	10	22

1: les tests ont duré 7 jours pour les trois arachnides et 54 heures pour *C. frigidum*.

Tableau XXXII: Prédation de *D. tenebrosus* et *C. frigidum* sur 25 larves de stade V de *L. dispar* en conditions expérimentales¹.

Prédateur	n	Larves prédatées		
		Nb. moyen/jour	min.	max.
<i>Dolomedes tenebrosus</i>	5	1,30 ^a	2	9
<i>Calosoma frigidum</i>	4	3,32 ^b	9	17

1: le test a duré 7 jours pour *D. tenebrosus* et 94 heures pour *C. frigidum*.

a: les chiffres suivis de lettres différentes sont significativement différents par un test de t ($P < 0,001$).

2) Prédation par *Calosoma frigidum*

En Amérique du Nord, on retrouve plus de cinquante espèces de coléoptères appartenant au genre *Calosoma*; plusieurs d'entre elles sont considérées comme de véritables prédatrices d'insectes défoliateurs forestiers. Une des espèces les plus connues est sans aucun doute *C. frigidum* Kirby rencontrée dans les forêts du Québec méridional.

Les adultes de cette espèce pratiquent une chasse active dans le houppier et sur le tronc des arbres où selon Burgess et Collins (1917), ils peuvent s'attaquer aux larves de la spongieuse *Lymantria dispar* L. Bien que s'attaquant fréquemment à l'arpenteuse de Bruce (Woods, 1960; Crins, 1980) et au bombyx du saule (Wagner et Leonard, 1980), *C. frigidum* est reconnu comme un agent régulateur important pour certaines populations de spongieuses dans le nord-est des Etats-Unis (Bess, 1961).

La densité et le stade larvaire des proies ont été particulièrement considérés. Il s'agissait d'évaluer, sous des conditions expérimentales de laboratoire, l'activité prédatrice de ce calosome afin d'entrevoir son rôle dans la régulation des populations de spongieuses.

i) Potentiel de prédation

Dans un premier temps, nous avons voulu vérifier la réaction de cinq *C. frigidum* mis en présence continue de dix larves de quatrième stade de *L. dispar* afin d'entrevoir son potentiel régulateur des populations de chenilles. La figure 34a exprime la réponse fonctionnelle du calosome mis dans une telle situation. Après 24 heures, les cinq calosomes avaient

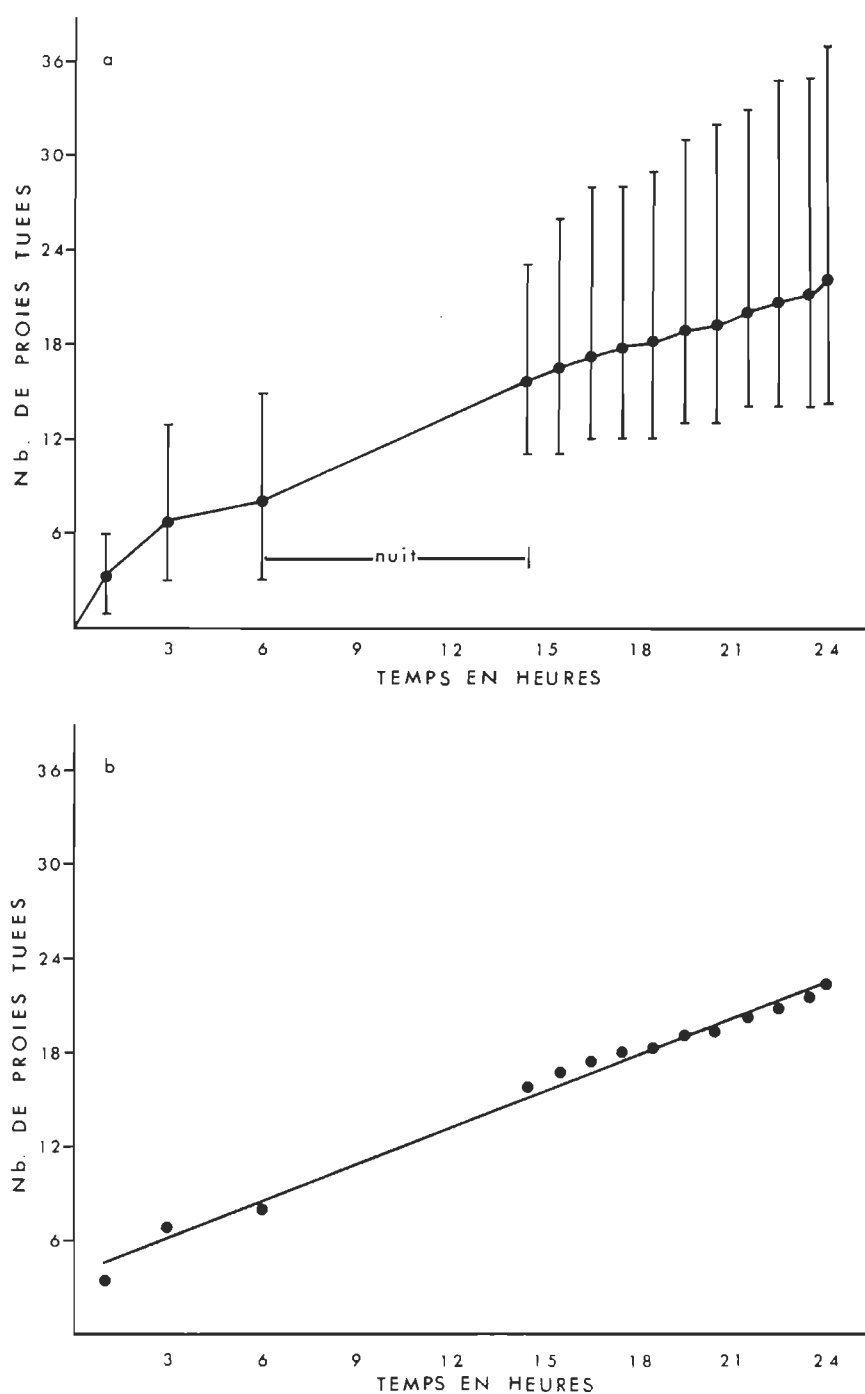


Figure 34: Réponse fonctionnelle de *C. frigidum* en présence de larves de quatrième stade de *L. dispar* constamment disponibles. Chaque point est une moyenne pour 5 calosomes et les traits verticaux représentent l'étendue des données (a); et régression linéaire entre le nombre de larves tuées par *C. frigidum* et le temps (b).

réussi à tuer un total de 111 larves pour une moyenne de 22,2 larves par calosome; un des coléoptères avait tué à lui seul 37 larves durant cette période. Déjà, Burgess et Collins (1917) rapportaient qu'un couple de *C. frigidum* pouvait tuer en conditions naturelles au moins 200 larves de sixième stade au cours d'une saison.

Suite à sa réponse fonctionnelle de la première heure, le calosome semble adopter un rythme de prédation plus régulier. La régression linéaires (fig. 34b) et son coefficient de régression indiquent que le prédateur tue en moyenne 0,78 chenilles/heure dans les conditions expérimentales. En se reportant aux deux phases lumineuses et à la phase obscure que comportait la période d'expérimentation, aucune différence significative ne fut enregistrée, les calosomes conservant des rythmes de prédation de 0,93 et 0,92 respectivement le jour et la nuit.

Il est apparu que les calosomes attaquent beaucoup plus de proies qu'il ne paraissent en ingurgiter. Nos observations montrent qu'ils ne mangent qu'une faible portion de leurs proies, se contentant parfois de les attaquer féroceement et de les abandonner. Ces observations rejoignent celles d'Allen (1973) qui mentionne que lorsque les proies sont très abondantes, les Carabidae tuent généralement plus de proies qu'ils n'en mangent. Selon l'auteur, ce comportement alimentaire ainsi que leur mobilité font de ces prédateurs d'importants agents régulateurs pouvant sous la pression de fortes densités de proies accentuer le déclin de ces populations et les maintenir à un niveau endémique.

ii) Prédation en fonction du stade larvaire des proies

Suite à l'apparition des larves de quatrième et cinquième stades de *L. dispar* dans la nature, il a été possible d'évaluer les 8 et 29 juin respectivement, les taux de prédation du calosome en fonction des deux stades considérés. Ainsi, chaque coléoptère a reçu 25 larves de chacun des stades considérés et la densité de ces dernières n'a pas été maintenue.

La figure 35a présente la prédation de *C. frigidum* sur les larves des deux stades considérés. Au cours des premières douze heures, les réponses temporelles des calosomes sont similaires dans les deux cas pour diverger l'une de l'autre par la suite. Les droites de régression (fig. 35b) comparées à l'aide d'un test de *t* de Student sont statistiquement différentes ($P < 0,001$); le taux de prédation sur les larves de quatrième stade fut de 0,29 larve/heure comparativement à 0,14 pour le cinquième stade. Cette différence entre les deux taux de prédation pourrait être attribuable à la taille plus volumineuse des larves de cinquième stade qui les rend moins vulnérables ou peut-être à une activité moins intense du prédateur à la fin du mois de juin.

iii) Prédation en fonction de deux densités de proies

Les deux expériences précédentes ont permis de constater que *C. frigidum* montre des taux de prédation intéressants lorsque mis en présence d'une population plutôt abondante de larves de *L. dispar*. Nous avons voulu savoir dans quelle mesure le prédateur pouvait s'ajuster à des densités plus faibles de proies. Pour ce, des densités de 10 et de 25

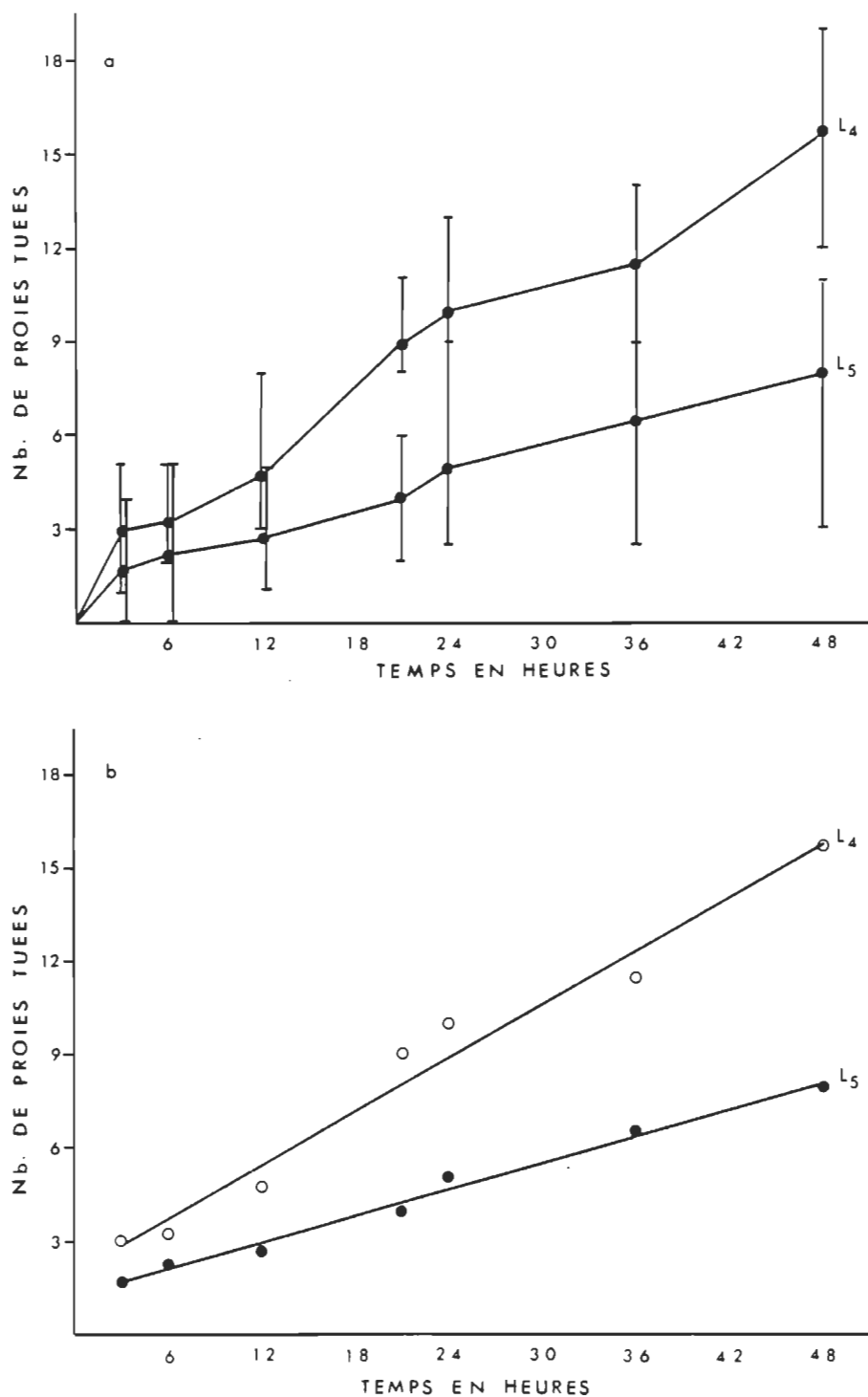


Figure 35: Réponse temporelle de *C. frigidum* en fonction du stade larvaire de *L. dispar*. Chaque point représente une moyenne pour 4 calosomes et les traits verticaux représentent l'étendue des données (a); et régression linéaire entre le nombre de larves tuées par *C. frigidum* et le temps (b).

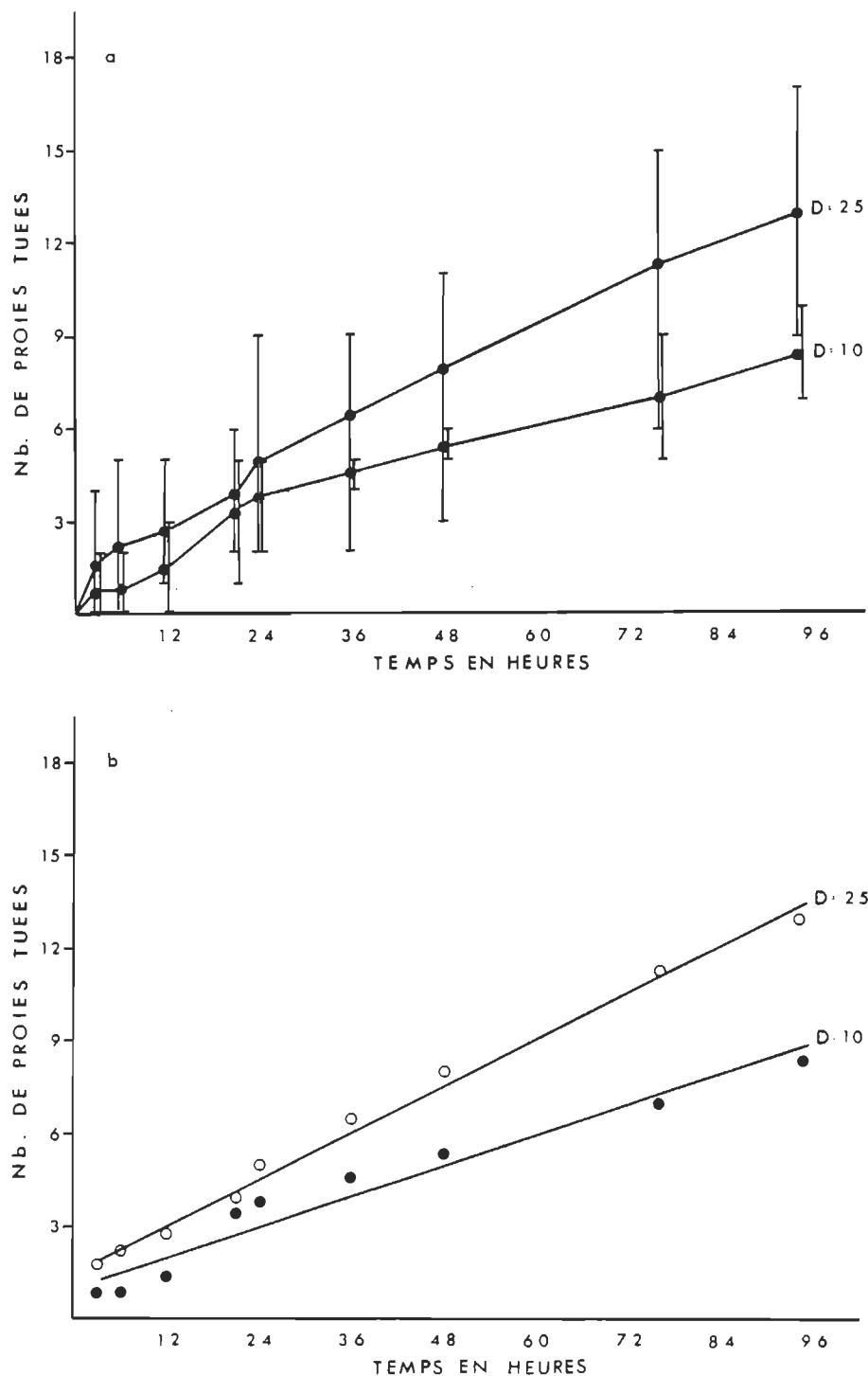


Figure 36: Réponse temporelle de *C. frigidum* en fonction de la densité de *L. dispar*. Chaque point représente une moyenne pour 4 ($D = 25$) ou 5 calosomes ($D = 10$) et les traits verticaux représentent l'étendue des données (a); et régression linéaire entre le nombre de larves tuées par *C. frigidum* et le temps (b).

chenilles de cinquième stade ont été exposées aux calosomes. La figure 36a exprime la prédation effectuée dans les deux situations. On constate à nouveau une similitude entre les courbes, les deux accusant une inertie comparable dans le taux de prédation au cours des premières vingt-quatre heures pour ensuite diverger l'une de l'autre. Les régressions linéaires (Fig. 36b) complétées par un test de t de Student permettent de constater une différence significative ($P < 0,001$) entre les deux droites. Pour une densité de 25 proies, *C. frigidum* tue 0,13 individu/heure comparativement à 0,08 pour la densité plus faible. Bien que la densité augmente de 2,5 fois, le calosome n'augmente pas pour autant son taux de prédation. Après 94 heures d'expérimentation, les calosomes soumis à une densité de 10 larves se sont attaqués à 84 % des proies alors que soumis à une densité de 25 larves, ils n'en ont tués que 52 %.

CHAPITRE VIII

OBSERVATIONS SUR UN VIRUS POLYHEDRES NUCLEAIRES (VPN)

La mortalité manifestement élevée des larves enregistrée au cours des deux années d'études fut le résultat d'une maladie infectieuse. Des analyses en laboratoire ont révélé qu'il s'agissait d'une épizootie virale naturelle à VPN. Bien qu'une polyédrie virale similaire ait déjà été signalée pour le Québec (Cardinal et Smirnoff, 1973), peu de travaux s'arrêtent aux conditions écologiques responsables du déclenchement de ce type d'épizootie dans une population de *L. dispar*.

Le VPN est considéré comme le pathogène le plus important chez ce lépidoptère (Steinhaus, 1949); il peut mettre fin à une épidémie de façon spectaculaire (Leonard, 1974). En plus d'étudier le développement des épizooties et les conditions écologiques responsables de leur déclenchement, nous discuterons de la vulnérabilité des différents stades de

développement. L'influence de l'hôte ainsi que de la densité larvaire retiendra également notre attention.

A- Isolement du virus

Nos observations constituent le deuxième isolement d'une polyédrie nucléaire chez *L. dispar* au Québec. Au point de vue ultrastructurale, notre souche virale semble correspondre aux souches de polyédries nucléaires déjà isolées chez ce lépidoptère et pour lesquelles, plusieurs particules virales (1 à 4) sont contenues dans une même enveloppe à l'intérieur du polyèdre (Harrap, 1972).

1- Observations des états frais et des frottis colorés

Chaque examen de l'hémolymphe à l'état frais et en frottis colorés des larves de *L. dispar* présentant les symptômes caractéristiques permettait d'identifier la présence de polyèdres. Chez un spécimen en début de virose, il a été possible d'observer les polyèdres dans le noyau des hémocytes sur frottis coloré.

2- Observations en microscopie électronique

En microscopie électronique, la nature exacte de cette polyédrose a été confirmée. L'observation de polyèdres dans le noyau de plusieurs cellules a été réalisée (fig. 37-1). La forme en bâtonnet du virion (longueur moyenne de 300 nm; largeur moyenne de 29 nm) et son incorporation par groupes de 1 à 4 virions dans une enveloppe à l'intérieur du polyèdre correspondent au virus de la polyédrie nucléaire ou VPN (fig. 37-2).

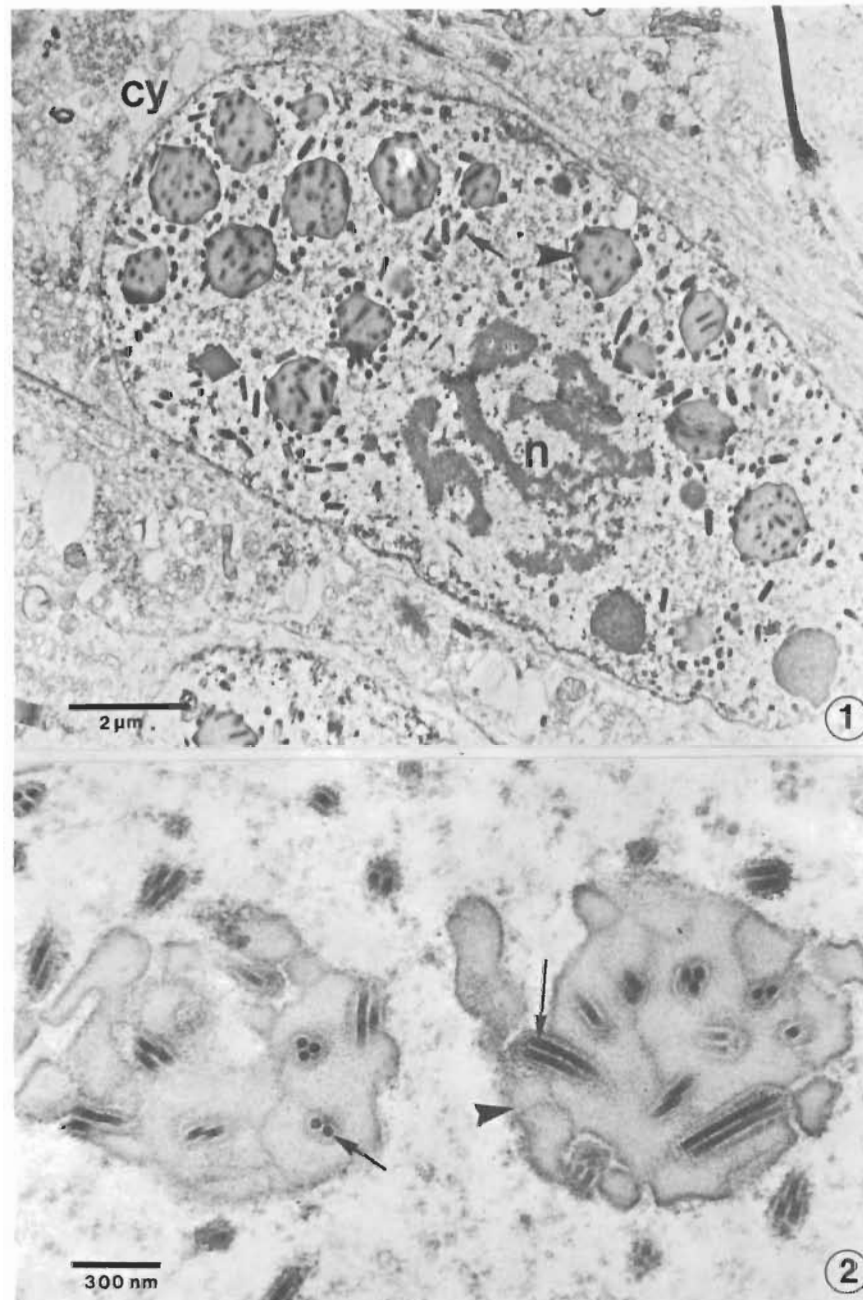


Figure 37: Coupe en microscopie électronique d'une larve de *L. dispar*. On voit la présence de polyèdres (►) dans le noyau (n) ainsi que de virions libres (—►). Aucun polyèdre n'est présent dans le cytoplasme (cy) (1) et détail des polyèdres dans le noyau d'une cellule virosée. On voit à l'intérieur d'un polyèdre (►) la présence de virions en forme de bâtonnets (—►) enveloppés isolément ou par groupe de 2 à 4 (2).

B- Développement des épizooties

Malgré un impact considérable dans les deux cas, les épizooties de 1982 et 1983 semblent avoir été déclenchées de façons différentes. Bien que semblable, le comportement des épizooties présente des différences importantes. Des relevés sur la mortalité larvaire par virose en laboratoire complètent les observations en milieu naturel.

1- L'épizootie de 1982

A partir de leur quatrième stade, les larves de *L. dispar* sont marquées par une phototaxie négative et vont se réfugier le jour sous l'écorce, dans des crevasses du tronc et parfois sur le sol. Les ceintures de papier noir fixées aux arbres favorisant le refuge des chenilles, des relevés hebdomadaires des individus ont pu être réalisés; ainsi la période du 26 mai, date d'apparition des larves sous les papiers noirs, au 30 juillet date de la fin du développement larvaire de *L. dispar* a été couverte. La figure 38 présente entre autre, la variation des densités moyennes larvaires enregistrées sous les abris artificiels ainsi que les précipitations et températures journalières de l'air. De plus, le pourcentage cumulatif des chenilles mortes virosées donne l'importance relative de l'épizootie virale dans la population de *L. dispar*.

Au cours des deux dernières semaines de mai et des deux premières de juin, les précipitations ont été très faibles (total de 28,9 mm) alors que la température, après avoir été relativement élevée jusqu'au 1er juin, enregistre une baisse notable le 2 juin; elle augmente graduellement jusqu'au 11 de ce mois pour chuter à nouveau dans les trois jours qui suivent.

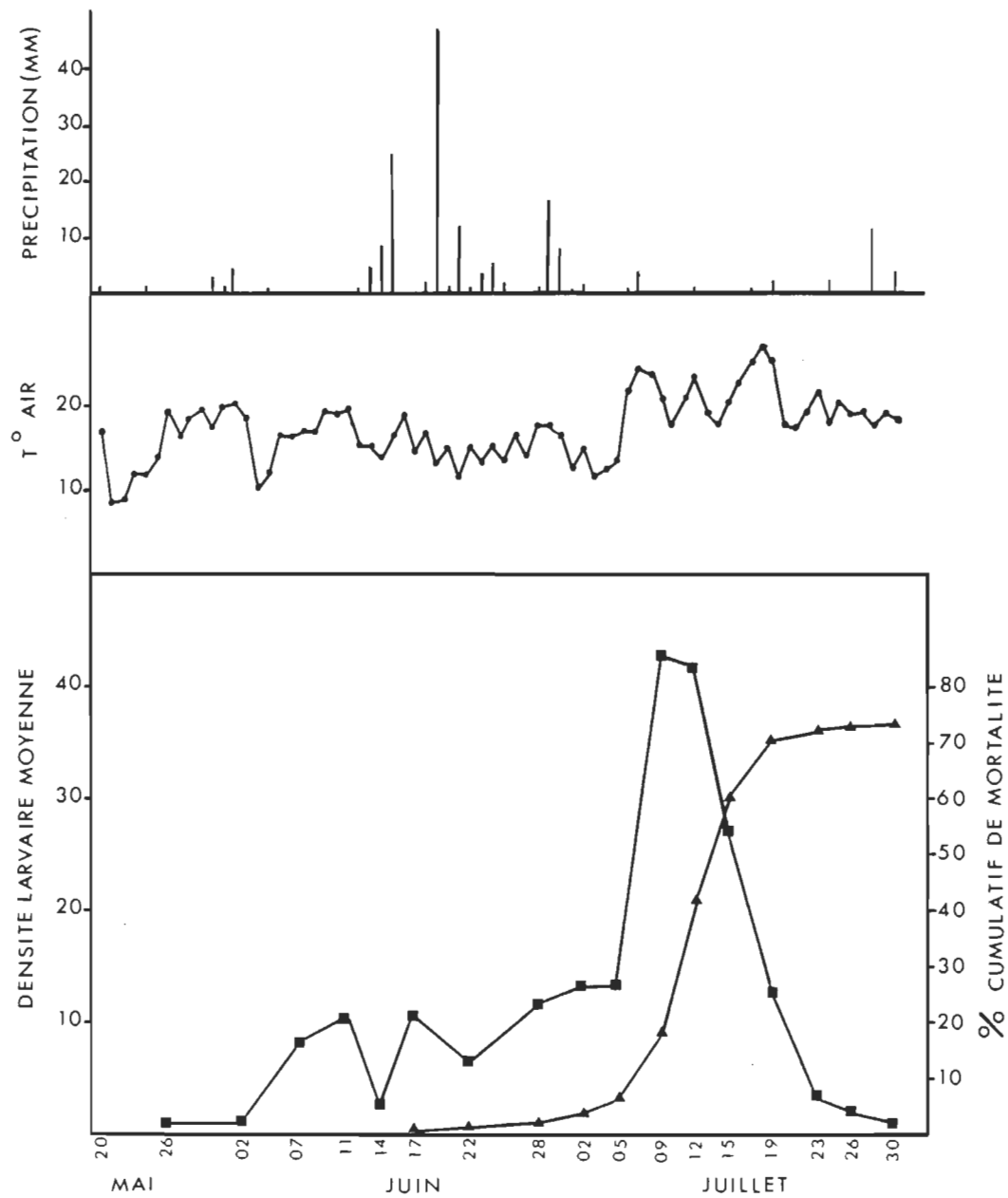


Figure 38: Fluctuations saisonnières des précipitations, de la température de l'air ainsi que variations saisonnières de la densité larvaire moyenne de *L. dispar* sous les abris artificiels (■) et pourcentage cumulé des individus virosés morts (▲) en 1982.

Au cours de ces quatre premières semaines, les chenilles font leur apparition sous les abris artificiels et aucun indice d'une infection virale n'est enregistré. A partir du 12 juin et pendant les trois semaines qui suivent, la température de l'air subit une série de fluctuations journalières coïncidant avec des précipitations abondantes et fréquentes (144,6 mm en juin). Dès le 14 juin, une chute brusque de la température à laquelle s'ajoutent d'abondantes précipitations pourraient avoir affecté le comportement des larves qui ne se sont pas retrouvées à ce moment à la densité prévue sous les abris. Les faibles nombres de chenilles enregistrés à cette date et le 22 juin, pourraient dépendre de l'état de stress qui s'est emparé de la population de *L. dispar* à ce moment.

C'est le 17 juin qu'apparaissent les premières larves virosées sous les abris: elles sont flasques, pendues par le bout de l'abdomen et leur tégument se brise facilement en libérant d'un seul coup le contenu interne liquéfié.

De ces valeurs découlent les considérations suivantes:

- 1) en début d'infestation (17 juin au 5 juillet), l'épizootie présente une période de latence;
- 2) un accroissement rapide de l'épizootie survient ensuite à l'intérieur d'une courte période (9 au 15 juillet);
- 3) les populations de *L. dispar* retrouvées sous les abris commencent à décliner rapidement le 9 juillet et il suffit alors d'une semaine environ pour que leur effectif baisse de moitié; au 30 juillet, à la fin de l'épizootie, on ne retrouve plus que quelques individus se réfugiant sous les abris;

- 4) l'apparition des premiers symptômes de la maladie virale correspond dans le temps aux conditions difficiles et fluctuantes des précipitations et de la température de l'air alors que le développement de l'épizootie coïncide avec le retour aux conditions climatiques normales pour cette période de l'été.

2- L'épizootie de 1983

Une seconde épizootie virale a été observée au cours de l'été 1983. Des relevés hebdomadaires des individus ont été réalisés sous les mêmes ceintures de papier noir fixées aux arbres en 1982 et favorisant le refuge des chenilles. La période du 20 juin, date de l'apparition massive des larves sous les abris, au 8 août, fin du développement larvaire a été couverte. La figure 39 présente la variation des densités larvaires moyennes enregistrées sous les abris artificiels ainsi que les précipitations et températures journalières de l'air. De plus, le pourcentage cumulatif des chenilles mortes virosées donne l'importance relative de l'épizootie virale dans la population de *L. dispar*. On observe en 1983, un mois de juin particulièrement chaud et sec contrairement à 1982. Cependant, on note des variations de température importantes entre le 23 juin et le 12 juillet. En effet, entre le 23 et le 26 juin la température moyenne passe de 24,5°C à 13,0°C pour ensuite remonter à 26,3°C le 4 juillet. Cette période coïncide avec d'importantes précipitations. La température subit une nouvelle diminution pour atteindre 15,5°C le 7 juillet. Elle remonte d'une façon définitive le 12 juillet oscillant entre 18 et 26°C jusqu'à la fin des relevés.

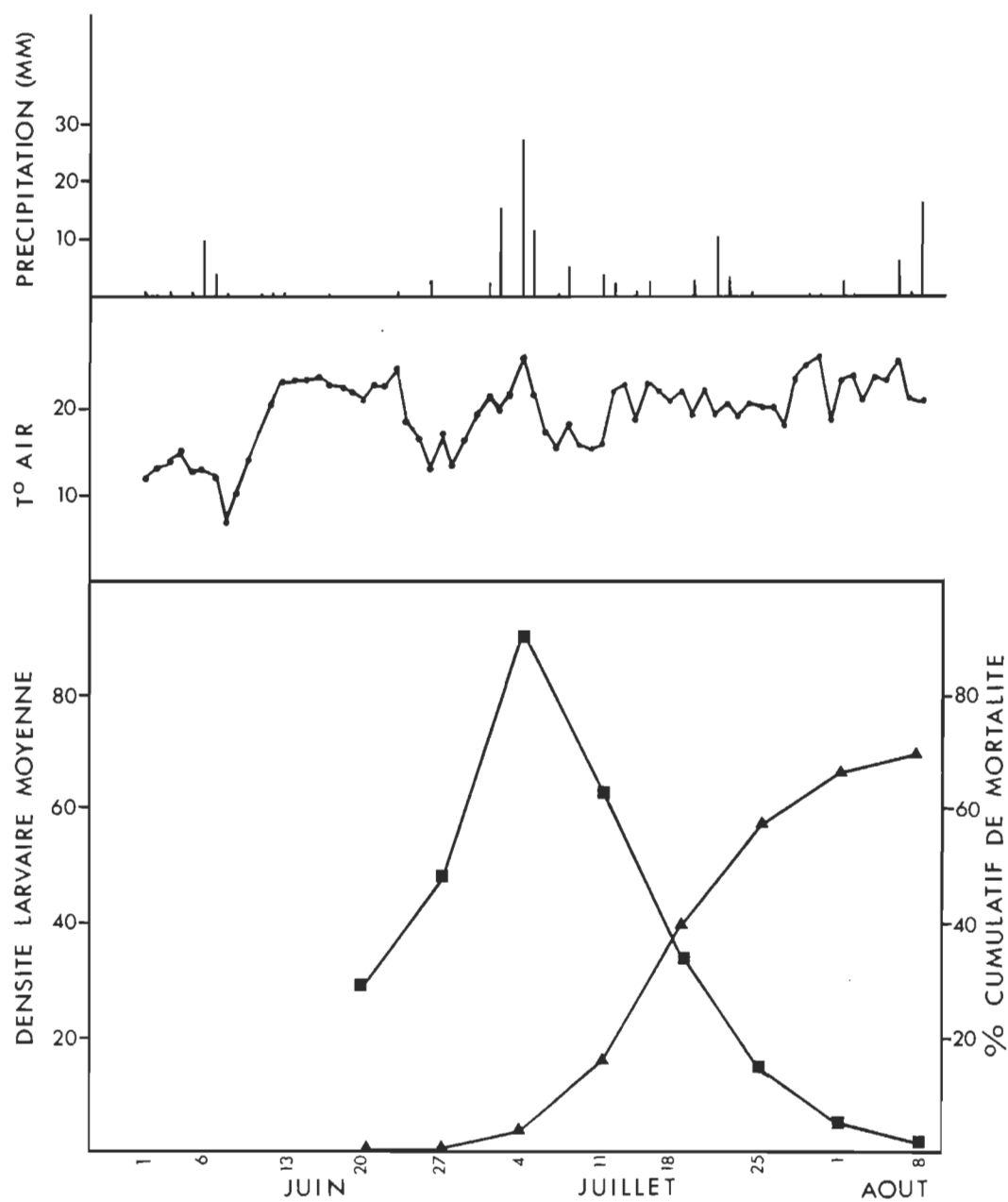


Figure 39: Fluctuations saisonnières des précipitations, de la température de l'air ainsi que variations saisonnières de la densité larvaire moyenne de *L. dispar* sous les abris artificiels (■) et pourcentage cumulatif des individus virosés morts (▲) en 1983.

L'épizootie de 1983 semble se développer surtout à partir du 4 juillet alors qu'on observe des fluctuations de température et de fortes précipitations. Peut-on attribuer le développement de l'épizootie à ces conditions météorologiques instables? Il est difficile de le croire puisque, comme nous l'avons montré en 1982 le virus montre une période de latence après avoir été activé. Or en 1983, l'épizootie semble se développer au moment même où ces conditions météorologiques instables surviennent. Cette constatation indique que la période de latence du virus aurait été de courte durée en 1983 (maximum de 8 jours) comparativement à 1982 (16-23 jours) si les conditions météorologiques étaient responsables du déclenchement de l'épizootie.

Des relevés provenant d'un élevage en laboratoire en 1983 semblent appuyer cette hypothèse. La figure 40 illustre la mortalité par virose des larves récoltées à chaque semaine en 1983. Malgré les conditions météorologiques difficiles observées au mois de mai (fig. 28b) le taux de mortalité des jeunes larves (récolte du 31 mai) reste relativement bas à 27,9 %. C'est le 20 juin que l'infection au VPN paraît se généraliser. C'est également à cette date que les larves commencent à se rassembler sous les abris artificiels et à y être récoltées. Sous ces abris, les contacts entre individus sains et malades sont plus fréquents. Après le début de l'infection généralisée, on constate que la courbe prend l'aspect de dents de scie suggérant une réinfection continuelle de nouveaux individus lorsque les porteurs du virus meurent et libèrent leur contenu interne liquéfié. Ce matériel constitue l'inoculum conduisant à l'infection

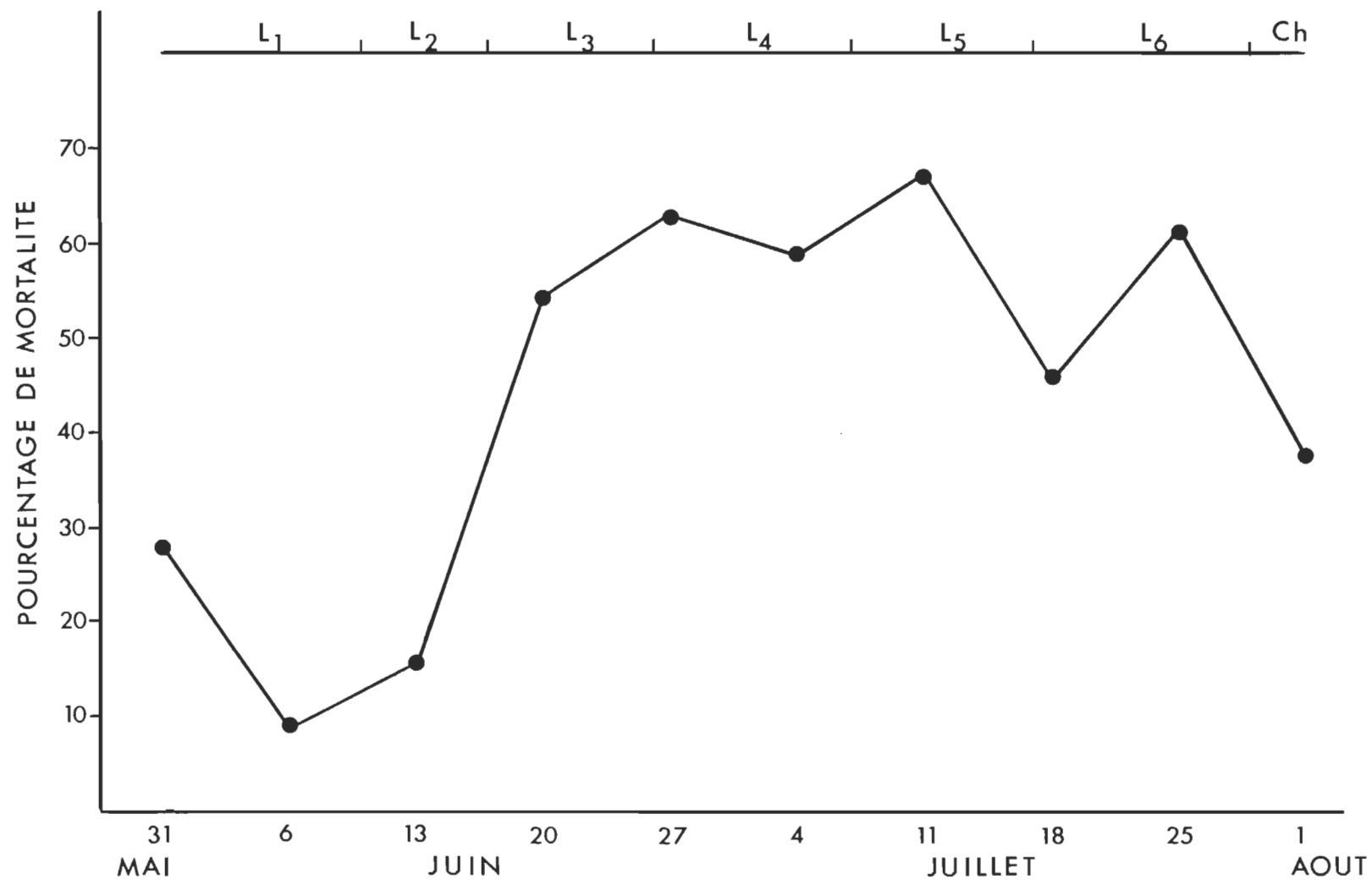


Figure 40: Pourcentage de mortalité par virose chez *L. dispar* dans les élevages en 1983 en fonction de ses phases phénologiques.

de nouveaux individus. De plus, la période moyenne de latence du virus pour les larves récoltées le 20 juin est de 20 jours, éliminant donc l'hypothèse voulant que les conditions météorologiques instables en 1983 aient déclenchées l'épizootie. Cependant, si on considère une telle période de latence en 1982, on constate que le déclenchement de l'épizootie coïncide avec le début des conditions météorologiques difficiles.

En observant attentivement les figures 38 et 39 on constate un comportement épizootique différent pour les deux années d'études. En effet, pas moins de 62 % des larves virosées sont retrouvées en une semaine en 1982 lorsque l'épizootie atteint son maximum comparativement à 34 % en 1983. De plus, la plupart des mortalités par virose s'étalent sur une période de quatre semaines (4 juillet au 1er août) en 1983 alors qu'en 1982, elles s'échelonnent sur deux semaines seulement (5 au 19 juillet). La synchronisation des mortalités par virose en 1982 suggère une période d'infection commune généralisée alors que l'étalement du phénomène en 1983 indique plutôt une infection graduelle de la population.

De plus, en 1983, le pic de densité larvaire sous les ceintures de papier noir survient avant que l'épizootie ne prenne de l'importance. En 1982, le pic de densité larvaire a lieu lorsque les chenilles viennent mourir sous les abris. Dès le 20 juin, en 1983, on remarque déjà une très forte densité larvaire; presque similaire à celle du pic de 1982. Il suffit alors de quelques individus atteints de la virose pour contaminer le reste de la population. Les nouveaux individus, venus se rajouter le 27 juin et le 4 juillet, se seraient alors infectés d'où l'hypothèse d'une infection

graduelle de la population et l'allongement de quelques deux semaines de la courbe des mortalités par virose.

3- Hypothèses concernant le développement d'épizooties virales

Deux hypothèses sont habituellement évoquées pour tenter d'expliquer le développement d'épizooties virales: la première veut que la plupart des larves portent le virus à l'état latent et que des facteurs de stress extérieurs l'activent conduisant à une infection généralisée; la seconde dit que le virus est présent dès le début de la gradation d'une population et que son impact augmente à mesure que la densité larvaire augmente. Précisons immédiatement que l'état de latence du VPN chez *L. dispar* est une question controversée et n'a jamais été démontrée (Lewis, 1981). Néanmoins, plusieurs auteurs reconnaissent que des facteurs environnementaux particuliers (Wallis, 1957; Pimentel et Shapiro, 1962; Campbell, 1963a, 1967b, 1974; Campbell et Sloan, 1978a) induisent chez les larves porteuses de VPN à l'état latent (Doane, 1969) une réactivation et une réplication des particules virales.

Dans une population naturelle de *L. dispar* comme celle de Saint-Louis-de-France, les particules virales à VPN seraient présentes à l'état latent chez beaucoup d'individus (Smith, 1967). Au cours d'une épizootie, le virus serait transmis d'une chenille à l'autre par l'ingestion orale de polyèdres (Tinsley, 1979); de plus, une transmission trans-ovarienne demeure toujours plausible (Doane, 1969; Smith, 1976). On s'interroge particulièrement sur les causes favorisant le déclenchement de la virulence du VPN dans les populations de *L. dispar*. Dans notre étude, le

déclenchement de l'épizootie de 1982 aurait fait suite à des conditions météorologiques difficiles auxquelles les larves n'auraient pu s'adapter convenablement.

L'humidité du milieu (Wallis, 1957; Campbell, 1963a) favorisée par les fortes précipitations de juin (Campbell, 1967b, Campbell et Sloan, 1978b) ainsi que les températures plus basses que la normale auraient induit la virulence du virus latent; de plus, ces mêmes facteurs météorologiques ont sûrement joué sur le métabolisme des chenilles en interférant avec leurs processus naturels de défense contre les infections. Leur rassemblement au faite des arbres les 14 et 22 juin pourrait refléter une perturbation métabolique généralisée. Ainsi, les modifications dans la température combinées aux précipitations soutenues durant les premiers stades de développement de *L. dispar* entraînerait chez cette espèce le stress nécessaire au déclenchement de l'épidémie virale; un tel état de stress préalable au déclenchement d'une épidémie avait été avancé par Steinhaus (1958).

Pour Doane (1970), il n'y a pas d'évidence que les épizooties résultent de l'activation du VPN par des facteurs de stress environnementaux. Il soutient que les épizooties reflètent les densités larvaires et que l'étendue rapide de l'infection résulte du nombre de larves de premier stade virosées ainsi que de leur comportement. Vasiljevic (1961) mentionne que de fortes densités larvaires sont des conditions préalables au changement d'état physiologique et à l'activation du virus amenant l'épizootie dans la nature. Nous croyons que le changement de comportement

des larves à la fin du troisième stade peut jouer un rôle important dans la propagation du virus; en 1983, leur mortalité progressive aurait été favorisée par les contacts lors de leur rassemblement sur le tronc, en l'occurrence sous les abris artificiels.

Vasiljevic (1958) signale qu'une augmentation de température précède de quelques jours l'accroissement de l'incidence du VPN dans la population. En observant les figures 38 et 39, on constate que nos relevés rejoignent son observation. Il semble que l'incidence du VPN serait liée avec l'importance des précipitations en juin (Campbell, 1967b, Campbell et Sloan, 1978a). Toutefois, d'importantes précipitations en mai 1983 n'ont pas induit d'infection virale généralisée dans la population de *L. dispar*. Il convient donc de se demander si les larves de troisième et quatrième stades sont plus vulnérables à d'éventuels stress que les larves nouvellement nées. Peut-être les larves en pleine croissance sont-elles plus vulnérables aux brusques changements des conditions météorologiques que les jeunes larves qui lorsqu'elles se sont présentées en 1983 devaient déjà affronter des conditions difficiles. Seule une étude approfondie sur la vulnérabilité des différents stades larvaires aux stress météorologiques pourrait répondre avec précision à cette question.

L'épizootiologie du VPN de *L. dispar* est peu connue et sa complexité ne fait aucun doute. L'étude d'épizooties virales au cours des deux dernières années nous amène à envisager les deux hypothèses émisent plus tôt comme plausibles. En effet, il semble que les épizooties peuvent être déclenchées par des conditions météorologiques difficiles au même titre

que par un effet de densité lorsque les larves se rassemblent dans leurs sites de repos.

C- Stades affectés

Les épizooties virales à VPN chez *L. dispar* apparaissent habituellement à la fin du développement larvaire (Campbell et Podgwaite, 1971; Doane, 1976b, Mihalache et al., 1978); ainsi, la mortalité survient surtout aux stades V et VI. Pour les épizooties virales observées au cours des deux dernières années, nos données rejoignent celles de ces auteurs.

Des élevages de *L. dispar* en 1983, ont permis de préciser les stades atteints par le virus. Le tableau XXXIII présente les taux de mortalité observés pour chaque stade larvaire en tenant compte du stade lors de la récolte. La mortalité au stade de la récolte ou à un stade ultérieur y est également présentée de même que le nombre moyen de jours que vivent les individus atteints de virose pour chaque stade larvaire. On constate que les larves des deux premiers stades sont peu affectées par le virus; seulement 19,3 % et 13,6 % des larves de stade I et II respectivement meurent de virose. Doane (1969) signale que pour le premier stade larvaire, on observe généralement une mortalité par virose inférieure à 10 %. L'auteur explique que les larves s'infecteraient alors en grugeant la coquille des oeufs au niveau de laquelle s'effectuerait la transmission du virus par voie trans-ovarienne. Il soutient que les larves qui passent le premier stade peuvent, par la suite, atteindre le stade adulte. Dans nos élevages, seulement 3,4 % des larves qui passent le premier stade meurent éventuellement d'une infection virale.

Tableau XXXIII: Mortalité par virose et nombre moyen de jours avant la mortalité des différents stades larvaires de *L. dispar* dans des élevages en 1983.

Stade à la récolte	n	Nombre de larves virosées			Larves virosées (%)	Nb. moyen de jours avant mortalité
		sans changement de stade	avec changement de stade	total		
L ₁	145	23	5	28	19,3 ^a	9,6
L ₂	66	3	6	9	13,6 ^a	23,1
L ₃	93	6	51	57	61,3 ^b	16,5
L ₄	116	26	36	62	53,4 ^b	12,9
L ₅	100	42	19	61	61,0 ^b	8,2
L ₆	110	64	10	74	67,3 ^b	5,0

a: les chiffres d'une même colonne suivis de lettres différentes sont significativement différents par le chi-carré ($P < 0,001$).

La mortalité devient importante à partir du troisième stade larvaire. Un test de chi-carré montre une différence hautement significative ($P < 0,001$) entre les taux de mortalité des stades I et II et ceux obtenus pour les quatre derniers stades larvaires. Comme nous l'avons vu précédemment, c'est à la fin du troisième stade larvaire que les chenilles commencent à se rassembler sous les abris artificiels; c'est également à ce moment que l'épizootie semble se propager. Cependant, même si les larves sont infectées dès le troisième stade, elles vivent en moyenne 16,5 jours avant de périr. A mesure que se déroule le développement larvaire, le nombre moyen de jours avant la mort diminue pour les individus victimes du virus. Les individus porteurs du virus poursuivent donc leur développement larvaire même s'ils sont stressés. Cet état de stress est devenu évident à partir du 27 juin alors que les larves récoltées se nourrissaient peu comparativement à celles récoltées durant les premières semaines. Doane (1967) considère l'arrêt de l'alimentation comme un symptôme d'infection virale. Cet état de stress a également été constaté en milieu naturel au cours des deux épizooties; l'alimentation des larves, perçue par le bruit des excréments tombant sur la litière, semble perturbée vers la fin du quatrième stade alors que le bruit des excréments tombant sur litière devient imperceptible. Pourtant, à mesure que le développement larvaire avance, la quantité moyenne d'excréments produits par larve devrait normalement augmenter.

La figure 41 montre qu'il existe, pour les larves virosées, une relation hautement significative ($r = 0,993$) entre le pourcentage de larves virosées au stade de leur récolte et le stade larvaire, à partir du

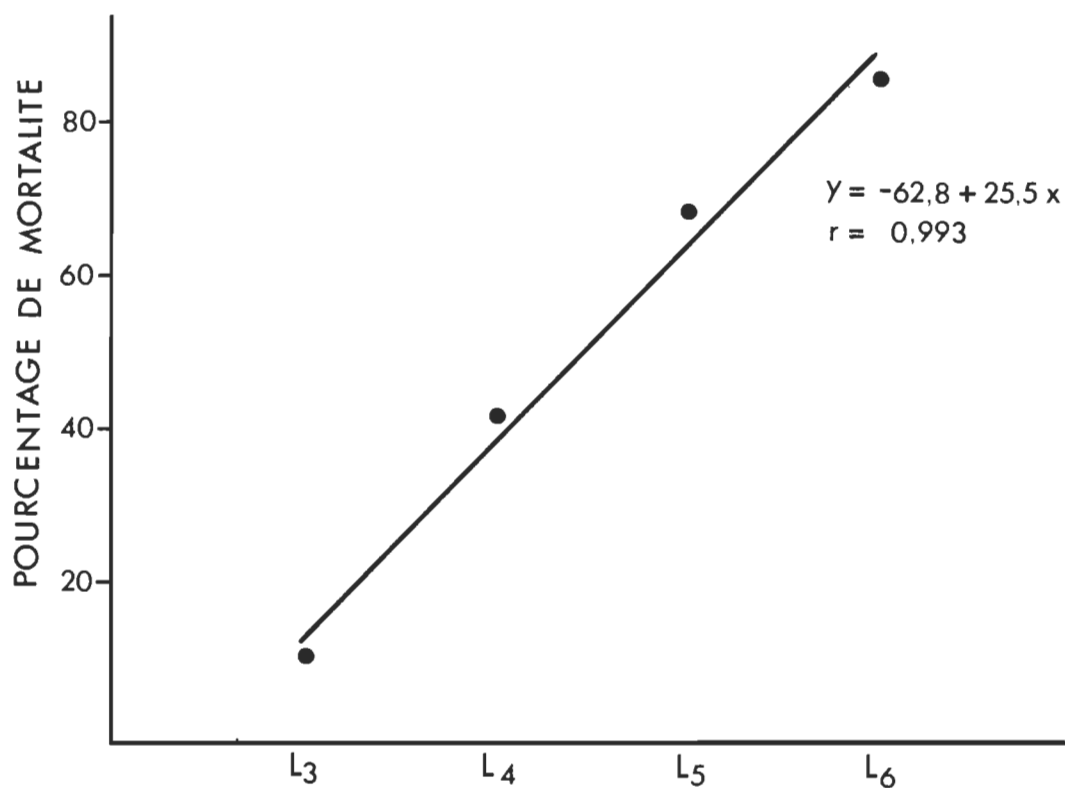


Figure 41: Relation entre le pourcentage de larves virosées au stade de leur récolte et le stade larvaire, à partir du troisième stade.

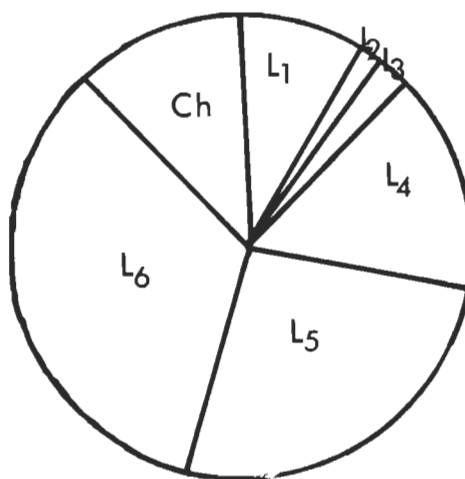


Figure 42: Importance relative de la mortalité virale observée chez les différents stades de développement de *L. dispar*.

troisième stade, c'est-à-dire lorsque l'épizootie s'installe. Ainsi, les chenilles sont atteintes dès le troisième stade mais transportent le virus durant deux ou trois semaines avant de périr au stade V et VI.

La figure 42 illustre l'importance relative de la mortalité virale observée chez les différents stades de développement. On remarque l'importance des stades V et VI qui comptent 60 % des larves mortes par infection virale. On note aussi 11,6 % de mortalité au stade chrysalide (les individus affectés montrent les mêmes symptômes que les larves). Or, les épizooties virales chez *L. dispar* sont reconnues comme sélectives envers les femelles puisque ces dernières passent par un stade larvaire de plus que les mâles (Campbell et al., 1963b). Le tableau XXXIV montre les taux de mortalité obtenus chez les chrysalides de *L. dispar* en fonction du sexe dans les élevages de 1983. La mortalité par virose s'avère sélective envers les femelles chez les chrysalides également; celles-ci montrent un taux de mortalité par virose 2,4 fois plus élevé que les mâles. Toutefois, ces derniers sont plus affectés par les autres facteurs de mortalité particulièrement la dessiccation, phénomène décrit par Campbell (1963a). On obtient au total une survie légèrement supérieure chez les chrysalides mâles de *L. dispar*. Les tests de chi-carré n'indiquent cependant pas de différences significatives ($P > 0,10$) dans la mortalité des chrysalides peu importe l'agent en cause.

D- Influence de la densité larvaire sur l'intensité de l'épizootie

Afin de mieux apprécier le développement de l'épizootie virale de 1982 et de vérifier l'importance de la densité larvaire sur la propagation du virus, les relevés effectués ont permis de distinguer entre les rassemblements de faibles densités avec moins de 65 individus et de fortes

Tableau XXXIV: Mortalité chez les chrysalides de *L. dispar* en fonction du sexe dans des élevages en 1983.

Sexe	n	Individus virosés		Individus non-virosés		% survie
		Nombre	%*	Nombre	%*	
MALE	42	7	16,7	12	28,6	54,8
FEMELLE	22	9	40,9	3	13,6	45,5
TOTAL	64	16	25,0	15	23,4	48,4

*: aucune différence significative après un test de chi-carré ($P > 0,10$).

densités avec plus de 65 individus retrouvés sous les abris. Le tableau XXXV consigne les nombres de larves virosées récoltées selon les deux essences forestières retenues ainsi que les pourcentages que ces larves représentent par rapport à la population totale sous les abris. On constate un développement similaire de l'infection virale sur les deux essences. L'épizootie paraît se stabiliser lorsque 73 à 75 % des populations sont affectées; de plus, l'intensité de l'épizootie ne semble pas dépendre de la densité larvaire (ANOVA: $P > 0,85$).

Toutefois, en 1983, la densité larvaire semble influencer l'intensité de l'épizootie (Tab. XXXVI). Pour les deux essences, on remarque des relations significatives entre le pourcentage de mortalité par virose et la densité larvaire de l'insecte (nombre de larves/DHP). En 1982, cette relation s'avère non-significative pour les deux essences. Ces résultats soutiennent les hypothèses voulant que l'épizootie de 1982 ait été déclenchée par des facteurs environnementaux et celle de 1983 suite à une infection de la population sous les abris artificiels, donc dépendante de la densité.

E- Influence de l'hôte dans l'intensité de l'épizootie.

Mosher (1915) et Bess (1961) signalent une mortalité par virose plus importante sur *P. gradidentata* que sur *Q. rubra* pour les larves de *L. dispar*. Le tableau XXXVII exprime les taux de mortalité par virose obtenus sur *Q. rubra* et *P. gradidentata* pour les deux années d'études. L'analyse de variance montre une différence significative dans les taux de mortalité ($P < 0,001$). Un test de SNK démontre que le taux de mortalité

Tableau XXXV: NOMBRE DE LARVES VIRUSEES ET MORTES
RETRouvées SOUS LES ABRIS ARTIFICIELS ET POURCENTAGES
RELATIFS DE CES INDIVIDUS PAR RAPPORT À LA POPULATION
TOTALE SUR LES ESSENCES RETENUES.

DATES	Densités inférieures à 65 larves						Densités supérieures à 65 larves					
	<i>Quercus rubra</i>			<i>Populus grandidentata</i>			<i>Quercus rubra</i>			<i>Populus grandidentata</i>		
	Nb	%	% cumul.	Nb	%	% cumul.	Nb	%	% cumul.	Nb	%	% cumul.
14-06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17-06	4	1.15	1.15	2	0.41	0.41	2	0.19	0.19	1	0.12	0.12
22-06	9	2.01	3.16	9	1.87	2.28	15	1.44	1.63	8	0.93	1.05
28-06	3	0.86	4.02	3	0.62	2.90	3	0.29	1.92	8	0.93	1.98
02-07	9	2.01	6.03	14	2.90	5.80	12	1.15	3.07	18	2.10	4.08
05-07	12	3.45	9.48	9	1.87	7.67	21	2.02	5.09	21	2.44	6.52
09-07	47	13.51	22.99	65	13.49	21.16	122	11.73	16.82	115	13.39	19.91
12-07	74	21.26	44.25	117	24.27	45.43	229	22.02	38.84	203	23.63	43.54
15-07	60	17.24	61.49	91	18.88	64.31	227	21.82	60.66	149	17.35	60.89
19-07	35	10.06	71.55	35	7.26	71.57	136	13.08	73.74	91	10.59	71.48
23-07	8	2.30	73.85	3	0.62	72.19	18	1.73	75.47	10	1.16	72.64
26-07	4	1.15	75.00	3	0.62	72.81	8	0.77	76.24	10	1.16	73.80
30-07	1	0.24	75.29	0	0	72.81	2	0.19	76.43	0	0	73.80

Tableau XXXVI: Coefficients de corrélation entre le pourcentage de larves virosées et la densité larvaire (nombre de larves/DHP) en 1982 et 1983 sur les deux essences étudiées.

Essence	1982	1983
CHR	0,18	0,55*
PEG	0,08	0,56*

*: significatif à $P = 0,05$.

Tableau XXXVII Mortalité par virose de *L. dispar* sur les deux essences étudiées au cours des deux années d'études.

Essence	Année	Mortalité (%) ¹	Ecart-type	Int. conf 95%
CHR	1982	75,1 ^a	2,6	69,8 à 80,4
	1983	57,9 ^b	3,6	50,5 à 65,4
PEG	1982	72,8 ^a	2,8	67,1 à 78,6
	1983	72,6 ^a	3,8	64,6 à 80,6

1: une transformation arcsinus \sqrt{x} a été utilisée.

a: les chiffres d'une même colonne suivis de lettres différentes sont significativement différents par le test de SNK ($P < 0,001$).

relevé sur *Q. rubra* en 1983 est significativement différent des autres ($P < 0,001$). Ainsi, en 1982, des conditions météorologiques difficiles auraient déclenché l'épizootie virale chez 75 % des larves de *L. dispar* peu importe l'essence végétale où elles s'alimentent. En 1983, alors que la densité larvaire semble en cause dans le développement de l'épizootie, un pourcentage plus élevé de chenilles périssent sur *P. gradidentata*. Les larves s'alimentant sur cette essence semblent donc plus susceptibles au VPN que celles se nourrissant sur *Q. rubra*.

Nous avons également vérifié l'influence des ceintures de papier noir de 1982 sur l'intensité de l'infection virale. En effet, Podgwaite et al. (1979) signalent la persistance du VPN de *L. dispar* pour au moins un an dans la litière, le sol et les rabats d'écorces. Ceux-ci protègent le virus de l'irradiation solaire. Ainsi, les papiers noirs sont susceptibles d'être des réservoirs de virus sous lesquels les chenilles peuvent s'infecter. De plus, Doane (1975) montre en laboratoire, que des larves de premier stade exposées aux débris de vieilles chenilles virosées montrent un taux de mortalité par virose plus élevé que les autres. Toutefois, les taux de mortalité par virose observés sur des arbres portant de nouvelles ceintures de papier noir sont semblables, pour chaque essence, à ceux observés sur les arbres portant de vieilles ceintures de papier noir (Tab. XXXVIII). Le chi-carré indique encore une différence significative dans le pourcentage de larves virosées sur les deux essences ($P < 0,001$). Les papiers noirs contaminés n'auraient donc pas influencé la propagation du virus.

Tableau XXXVIII: Mortalité virale chez *L. dispar* en 1983 sur des arbres portant de vieilles ceintures de papiers noirs comparativement aux arbres portant de nouvelles ceintures de papiers noirs.

Essence	Type de papier noir	n	Nb. total de larves	Nb. total de larves virosées	% mortalité
CHR	nouveau	5	143	95	66,4 ^a
	vieux	20	1011	637	63,0 ^a
PEG	nouveau	5	168	126	75,0 ^b
	vieux	20	646	498	77,1 ^b

a: les chiffres qui se suivent avec des lettres différentes sont significativement différents après un test de chi-carré ($P < 0,001$).

Tableau XXXIX: Coefficients de corrélation entre le pourcentage de larves virosées en 1982 et celui observé en 1983 sur les deux essences retenues et corrélation partielle en éliminant l'influence de la densité larvaire (nombre de larves/DHP).

Essence	r	r _{part}
CHR	0,40*	0,45*
PEG	0,63*	0,62*

*: significatif à $P = 0,05$.

Afin de vérifier si certains hôtes rendent les larves de *L. dispar* plus susceptibles au VPN, nous avons établi la relation entre les taux de mortalité par virose en 1982 et ceux obtenus en 1983 pour les deux essences étudiées (Tab. XXXIX). On constate que pour les deux essences ces relations sont positives et significatives ($P < 0,05$). De plus, si on élimine l'effet de la densité larvaire sur cette relation (la densité larvaire est associée avec l'intensité de l'épizootie en 1983), le coefficient de corrélation partielle demeure presque inchangé. Certains arbres, chez les deux essences étudiées, rendent donc l'insecte plus vulnérable à l'infection virale. Il faudrait procéder à des études plus poussées concernant les facteurs physiques et biochimiques des arbres qui peuvent rendre les chenilles plus vulnérables à l'infection virale afin de mieux comprendre et peut-être même exploiter les mécanismes en cause.

CHAPITRE IX

LE PARASITISME

Au début du siècle, après avoir constaté l'ampleur que prenait le problème de *L. dispar* aux Etats-Unis et devant leur impuissance face à ce ravageur, les autorités américaines décidèrent de procéder à l'introduction d'ennemis naturels, principalement des parasites (Reardon, 1981a). Une quarantaine d'espèces furent introduites et de ce nombre, dix sont aujourd'hui considérées comme établies et pouvant jouer un rôle dans le contrôle naturel de l'insecte (Hoy, 1976). Le parasitisme n'est pas considéré comme un facteur pouvant mettre un terme aux épidémies (Tigner, 1974; Tigner et al., 1974; Barbosa et al., 1975; Reardon, 1976). Toutefois, il peut jouer un rôle important dans le maintien des populations à faible densité (Barbosa et al., 1975). Au cours de l'étude, nous avons rencontré deux parasites de l'espèce: *Apanteles melanoscelus* et *Compsilura concinnata*.

Nous discuterons de leur importance ainsi que de leurs interactions avec le VPN rencontré chez *L. dispar*. Cependant, nous traiterons d'abord de l'introduction d'un parasite des oeufs du défoliateur, *Anastatus disparis*.

A- Introduction expérimentale d'un parasite des oeufs, *Anastatus disparis* (Hymenoptera: Eupelmidae).

Anastatus disparis, un parasite univoltin, spécifique et synchronisé avec le développement des oeufs de *L. dispar* fut introduit pour la première fois aux Etats-Unis en 1908 (Hoy, 1976; Reardon, 1981b). Les femelles ne volent pas et la dispersion de l'espèce est très lente: environ 60 mètres par an selon Hoy (1976). Encore aujourd'hui, sa distribution reste clairsemée et son incidence est rarement élevée (Tigner, 1974). Néanmoins, Howard et Fiske (1911) le jugeaient plus prometteur que *Ooencyrtus kuwanae* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae), un autre parasite des oeufs de *L. dispar* introduit au début du siècle, parce que plus résistant au froid. *Anastatus disparis* peut supporter une température de -34°C (létale pour *L. dispar*) pendant un court moment (Bjegovic, 1964a).

Les femelles du parasite utilisées étaient déjà accouplées au moment de leur arrivée. Il a donc été impossible d'obtenir des données sur leur accouplement. Leur comportement dans les petites cages entourant les masses d'oeufs demeure mal cerné; une fois confrontées à une masse d'oeufs, la femelle ne paraît pas pondre immédiatement. Il y a une question de repérage des oeufs et quelques unes seulement vont se poser sur une masse. Il devient difficile d'observer leur comportement à cause des conditions de luminosité du milieu. Un intérêt particulier a été soulevé quant à la longé-

tivité des femelles ainsi qu'au rythme de mortalité dans les conditions naturelles.

1- Mortalité du parasite en milieu naturel

Bien que des conditions climatiques différentes aient sévi lors des deux libérations, les résultats paraissent semblables dans leur tendance générale. La figure 43 exprime les pourcentages cumulatifs et les nombres de femelles mortes dans les cinq jours qui ont suivi leur exposition aux masses d'oeufs de *L. dispar*. A cause vraisemblablement de conditions climatiques beaucoup plus saisonnières le 4 août comparativement à celles du 10 août, la survie des femelles s'avère meilleure. Ainsi, seulement 7,0 % des femelles sont mortes dans les 24 heures qui ont suivi leur libération le 4 août alors que près de 28 % sont mortes lors de la seconde libération. Par la suite, le rythme de mortalité semble être relativement stable pour les deux groupes de parasites. En effet, on enregistre une augmentation de quelque 6 à 7 % à tous les jours exception faite peut-être pour la dernière journée d'enregistrement du premier groupe de parasites; 3,4 % des parasites qui demeuraient sont morts lors de cette 5^e journée.

En dépit de conditions climatiques différentes, les femelles accusent une survie quand même étonnante après cinq jours d'exposition aux masses d'oeufs; pour le premier groupe de parasites, 65 % des individus vivent encore après cette période alors que pour le deuxième groupe, on en retrouve encore plus de 48 %.

2- Taux de parasitisme

Cakar (1952) signale qu'une femelle accouplée peut pondre entre 4 et 85 oeufs. Pour sa part, Moravskaya (1973) rapporte qu'une femelle peut

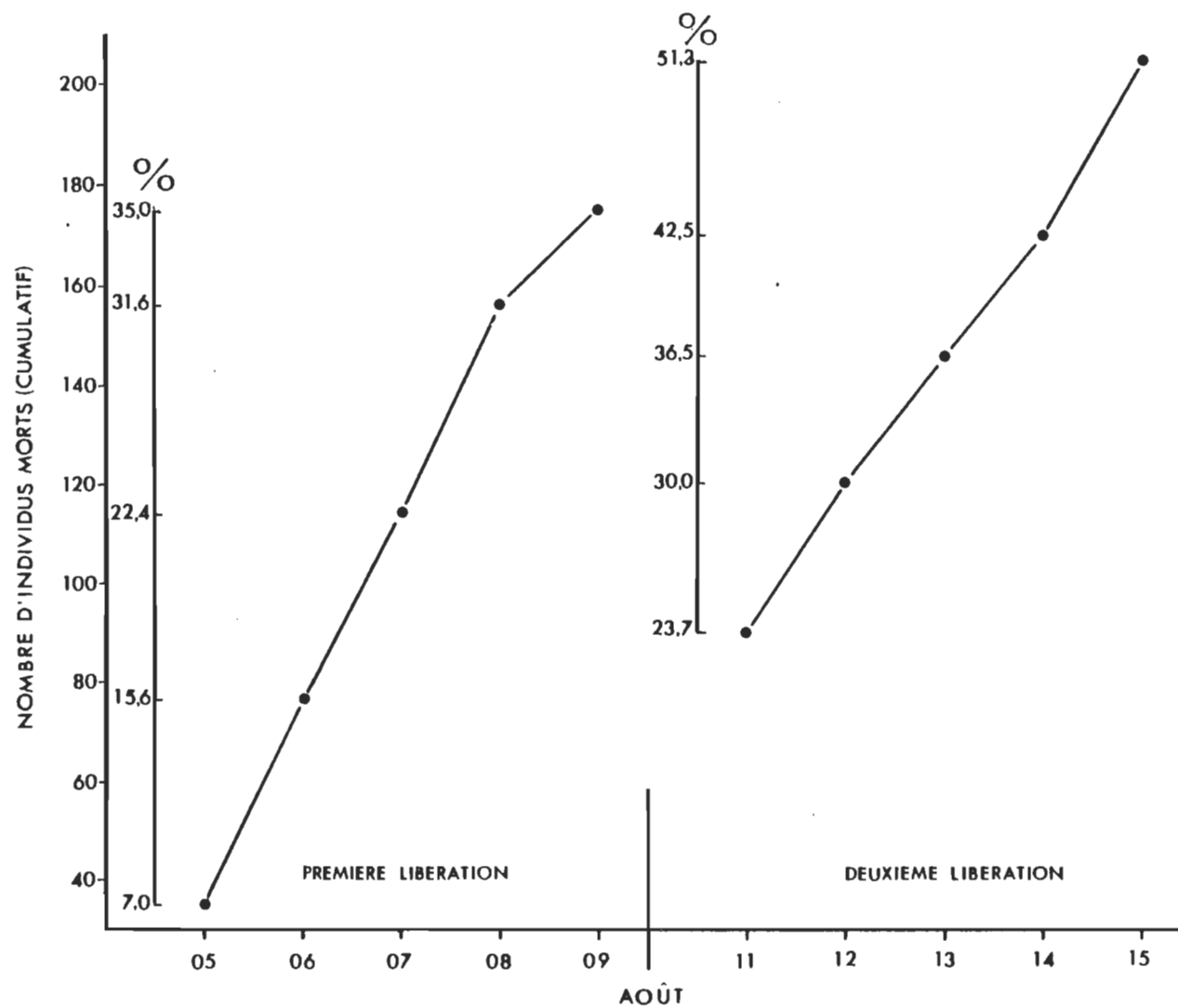


Figure 43: Pourcentages cumulatifs et nombres de femelles d'*Anastatus disparis* mortes dans les quatre jours suivant leur exposition à des masses d'oeufs de *Lymantria dispar* dans la nature.

exterminer jusqu'à 24 oeufs de *L. dispar*. Il ajoute que les femelles se nourrissent parfois sur le contenu des oeufs, un facteur difficile à quantifier.

Nous avons vérifié le succès du parasitisme des oeufs obtenus des masses exposées aux femelles d'*A. disparis*. Le tableau XL présente les résultats obtenus; on y partage les types d'oeufs observés quant à leur état. Ainsi, on a distingué les oeufs embryonnés dépourvus du parasite, les oeufs non embryonnés, les oeufs vides c'est-à-dire fissurés et dépourvus de leur contenu et les oeufs renfermant une larve de l'hyménoptère parasite. Les 3,430 oeufs retenus ont fait l'objet d'une vérification individuelle qui nous paraît révélatrice des conditions de chacun. La figure 44 exprime l'importance relative des différents types d'oeufs de *L. dispar* vérifiés. On remarque que le succès du parasitisme demeure plutôt faible. Quelque 3,3 % des oeufs soumis aux parasites ont été affectés par ces derniers. Toutes les masses d'oeufs exposées et vérifiées se sont avérées propices à la ponte des femelles parasites mais trois seulement ont montré un parasitisme élevé, si on considère les masses provenant des stations 11, 29 et 31 par rapport aux autres masses. Deux masses sont moins riches en oeufs que d'autres, mais dans le cas de celle provenant de la station 8 (181 oeufs), on enregistre six larves parasites bien installées dans les oeufs. Burgess et Crossman (1929) rapportent un taux moyen de parasitisme de 34 % par *A. disparis* entre 1919 et 1927. Aucune donnée n'a été fournie quant au succès d'accouplement et de fertilisation des femelles utilisées lors de nos travaux. Il est possible d'y retrouver des explications relatives au faible taux de parasitisme rencontré.

Tableau XL : Données relatives aux comptages et à l'état des oeufs de *L. dispar* provenant des masses soumises à la présence de femelles d'*Anastatus disparis*.

NUMEROS STATIONS	NOMBRES D'OEUFS	ETAT DES OEUFS			
		OEUFS EMBRYONNES	OEUFS NON EMBRYONNES	OEUFS VIDES*	OEUFS PARASITES
1	150	117	32	0	1
3	434	362	71	0	1
4	220	210	5	0	5
5	215	208	5	0	2
8	181	160	10	5	6
10	397	204	191	0	2
11	495	457	24	1	13
13	457	440	14	1	2
29	482	422	26	0	34
31	399	315	30	7	47
TOTAUX	3,430	2,895	408	14	113
<u>%</u>		<u>84,4</u>	<u>11,9</u>	<u>0,4</u>	<u>3,3</u>

*: Oeufs séchés, fissurés ou totalement dépourvus de contenu.

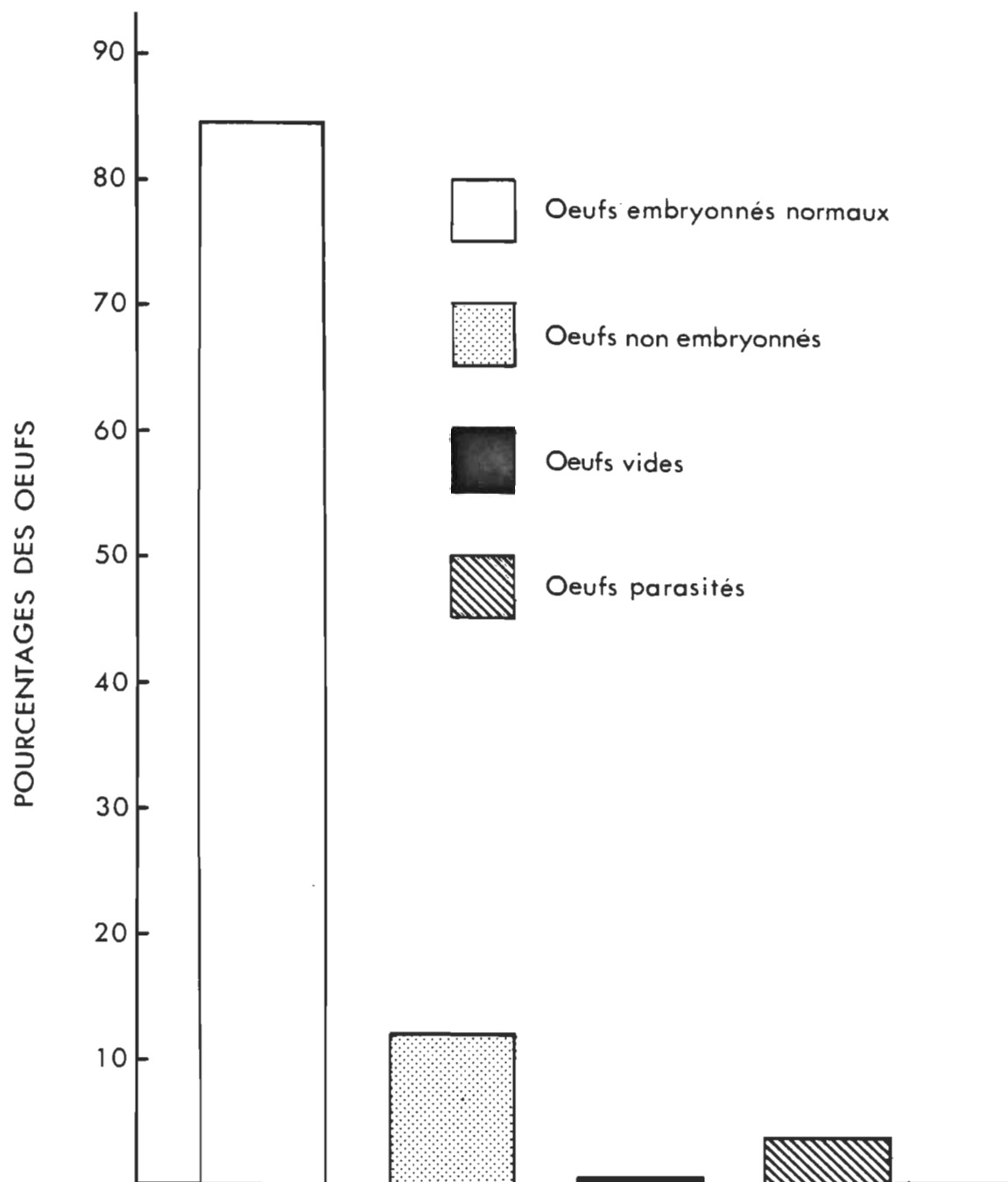


Figure 44: Importance relative des oeufs de *Lymantria dispar* parasités par des larves d'*Anastatus dispar* en rapport avec les autres catégories d'oeufs provenant de masses exposées aux femelles parasites.

Enfin, signalons que le succès d'*A. disparis* dans le parasitisme des oeufs de *L. dispar* est limité par certaines caractéristiques physiques et physiologiques du parasite. En effet, son court ovipositeur ne lui permet d'atteindre que les oeufs en surface de la masse (Hoy, 1976). De plus, son développement sur des embryons âgés de *L. dispar* ne produit que 9,3 % de femelles (rapport des sexes de 0,093) alors qu'un développement sur des oeufs fraîchement pondus conduit à un rapport des sexes de 0,583 (Bjegovic, 1964b).

B- Le parasitisme d'*Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae)

Apanteles melanoscelus fut récolté en Sicile et relâché en un seul endroit dans le Massachusetts en 1911 (Hoy, 1976). Son implantation fut immédiate et sa dispersion rapide: environ 40 kilomètres par an (Griffiths, 1976). Le parasite montre deux générations par année et les femelles adultes peuvent vivre de trois à quatre semaines; de plus, elle peuvent pondre jusqu'à 500 oeufs (Weseloh, 1981). Tigner (1974) le classe au quatrième rang en importance parmi les parasites de *L. dispar*. Son efficacité serait limitée par une mortalité hivernale importante (environ 95 %) suite aux attaques de plus de 35 espèces d'hyperparasites (Muesebeck et Dohanian, 1927; Burgess et Crossman, 1929). Plus récemment, Van Sickle et Weseloh (1974) de même que Weseloh (1978, 1979, 1983) publient d'autres travaux sur l'importance et la biologie des hyperparasites d'*A. melanoscelus*. Outre ces dernières, de nombreuses études ont été publiées sur ce parasite depuis dix ans: sur l'hybridation de l'espèce (Hoy, 1975a, b); le comportement d'accouplement (Weseloh, 1977a). la reconnaissance de l'hôte (Leonard et al., 1975; Weseloh, 1974b, 1976b, 1977b, 1980a).

Apanteles melanoscelus s'attaque presque exclusivement à *L. dispar* (Bess, 1961). En effet, les poils recouvrant les larves lui servent de stimulus dans la reconnaissance de l'hôte (Weseloh, 1974b). Cet auteur ajoute qu'une kairomone semble également importante dans la reconnaissance de l'hôte.

1- Phénologie de l'espèce

La figure 45 illustre la phénologie des larves, chrysalides et adultes d'*A. melanoscelus* en 1982 et 1983. On constate que les taux de parasitisme dans les chenilles de *L. dispar*, pour la première génération, sont décalés dans le temps mais apparemment synchronisés avec les larves de stade III en 1982 et de stade II en 1983. Après l'apparition des cocons du parasite, qui n'est pas perceptibles dans les relevés sous les abris artificiels, les adultes d'*A. melanoscelus* se présentent alors que le quatrième stade larvaire de *L. dispar* est dominant. On constate que le nombre d'adultes d'*A. melanoscelus*, récoltés dans le piège Malaise, est très faible: 14 en 1982 et 5 en 1983. Ticehurst et Reardon (1975) rapportent aussi la capture du parasite dans ce type de piège mais en faible abondance. On remarque également le mauvais synchronisme des adultes du parasite avec *L. dispar*. Weseloh (1976a) signale qu'en laboratoire, le nombre de contacts entre le parasite et la chenille est aussi élevé sur les larves de stade IV que sur des larves jeunes mais que le pourcentage de parasitisme est moins élevé. Les larves de quatrième stade seraient plus vigoureuses et hérisseraient leurs poils comme moyen de défense lorsque le parasite entre en contact avec elles. De plus, le développement (de l'oeuf à l'adulte) d'*A. melanoscelus* serait plus long que le développement du premier au quatrième stade larvaire de *L. dispar*.

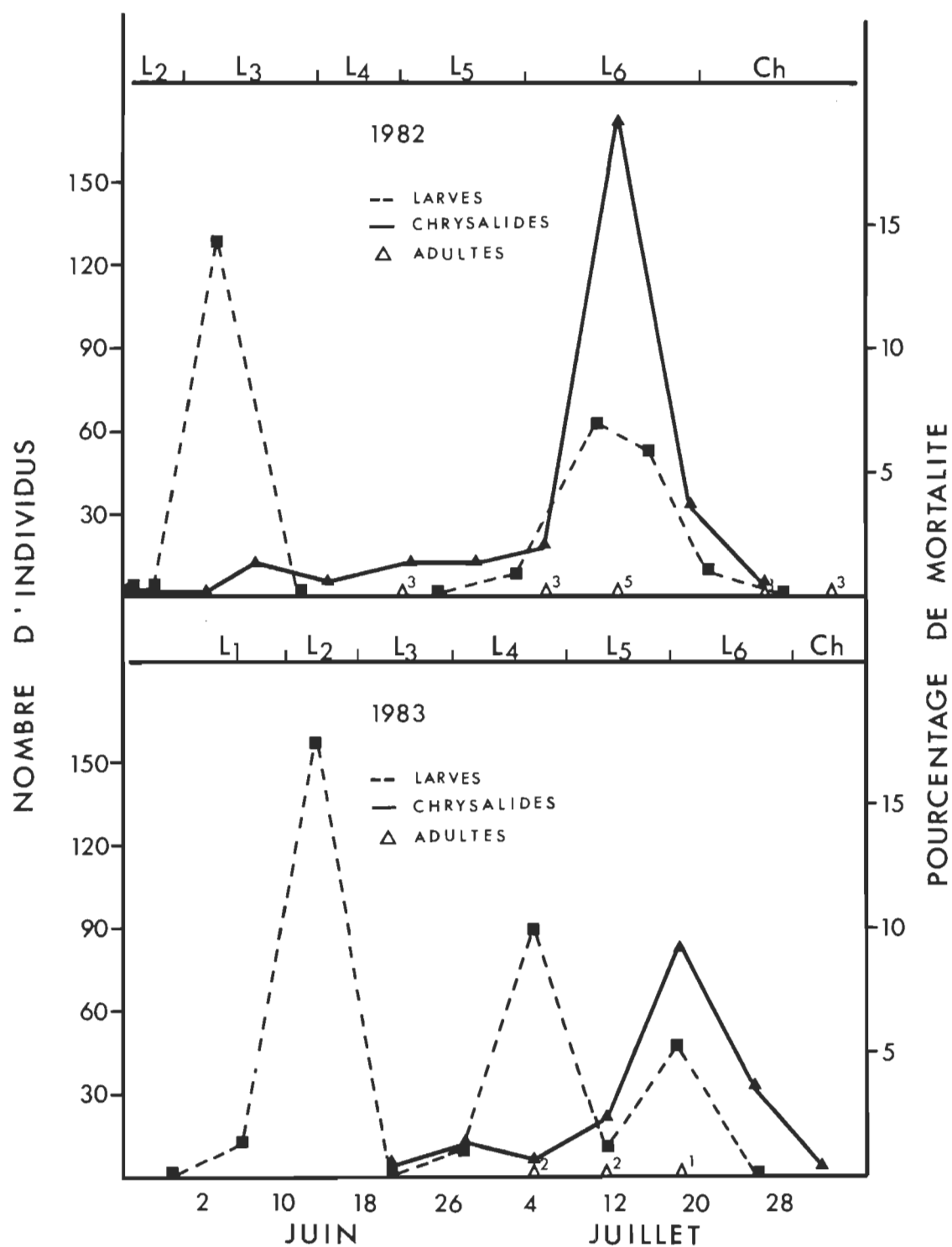


Figure 45: Phénologie des larves (exprimée en pourcentage de mortalité sur *L. dispar*), chrysalides et adultes (en nombre d'individus) d'*A. melanoscelus* en 1982 et 1983.

(Weseloh, 1976a). Cet auteur ajoute qu'une augmentation de la température réduit cet écart. *Apanteles melanoscelus*, étant originaire de la Sicile où le climat est plus chaud, serait donc mieux adapté aux régions chaudes méditerranéennes et ses populations au Québec (où les températures sont plus basses) seraient mal synchronisées avec *L. dispar*, réduisant ainsi son efficacité parasitaire. La mauvaise synchronisation du parasite paraît plus évidente en 1982 alors que près de 80 % des adultes capturés le sont lorsque le lépidoptère est au dernier stade larvaire et pratiquement inattaquable. En 1983, une meilleure synchronisation de la première génération permet aux adultes de se présenter alors que les stades IV et V de *L. dispar* sont dominants. La différence dans le nombre de parasites adultes capturés au cours des deux années d'études reflèterait davantage une activité de recherche d'hôtes potentiels plus intense en 1982, qu'une différence dans le nombre d'individus présents. En fait, un nombre semblable d'individus auraient exercés leur action au cours des deux années. D'ailleurs, les taux de parasitisme observés sous les abris artificiels (évalués à partir du nombre de cocons retrouvés) sont exactement les mêmes, soit 10,5 %. Le pic d'émergence des chrysalides étant décalé de neuf jours en 1983 (comparativement à 14 pour le développement larvaire de *L. dispar*), on peut supposer une meilleure synchronisation entre le parasite et la chenille mais probablement insuffisante pour modifier le taux de parasitisme.

On observe, en 1983, trois pics de parasitisme dans les chenilles de *L. dispar* alors qu'en 1982, seulement deux pics sont mis en évidence. Précisons qu'en 1982, les taux de parasitisme ont été évalués à partir de la dissection des larves récoltées. De plus, le taux de parasitisme du 3 juin

1982 a été estimé à partir d'un groupe témoin (34 larves) lors d'un test de prédation entrepris le 4 juin, les larves récoltées le 3 ayant été utilisées par inadvertance pour une étude sérologique étrangère à ce projet. Le second pic de parasitisme, qui coïncide avec l'apparition des adultes en 1983, n'est pas perçu au cours de 1982. Les récoltes étant faites sur une base hebdomadaire, la présence d'*A. melanoscelus*, à l'état d'oeuf et de larve de premier stade, pourrait nous avoir échappé. L'élevage des larves serait donc fortement recommandée pour établir le parasitisme d'*A. melanoscelus*.

Comme nous l'avons dit plus tôt, *A. melanoscelus* montre deux générations par année. L'apparition d'un troisième pic de parasitisme serait le résultat de l'action tardive de certaines femelles qui doivent alors trouver des chenilles de quatrième stade. D'ailleurs, on note l'importance moindre de ce pic par rapport au précédent alors que les larves de stade IV étaient particulièrement abondantes. De plus, nos résultats rejoignent ceux de Weseloh (1976a) qui mentionne qu'*A. melanoscelus* est plus efficace lors de sa première génération; en effet, même si très peu d'adultes sont alors présents, on observe un taux de parasitisme aussi élevé que pour la deuxième génération.

2- Stades affectés

En 1982, un sous-échantillonnage des larves mortes sous les papiers noirs, suite au parasitisme d'*A. melanoscelus* a permis de mettre en évidence les stades visés par le parasite au cours de ses deux générations et dont le tableau XLI fait état des résultats obtenus. On constate que les larves de deuxième stade sont les plus affectées par le parasitisme au cours

Tableau XLI: Stades larvaires de *L. dispar* affectés par *Apanteles melanoscelus* au cours de ses deux générations en 1982 (sous les abris artificiels).

Stade	1ère génération		2ième génération	
	#	%	#	%
I				
II	11	73,3	3	5,3
III	4	26,7	15	26,3
IV			28	49,1
V			10	17,5
VI			1	1,8

de sa première génération; cependant, près de 27 % des larves atteintes étaient des individus de troisième stade, indiquant une synchronisation plus ou moins adéquate entre les parasites et les chenilles. Ce manque de synchronisation est accentué à la deuxième génération alors que près de 20 % des larves sous-échantillonnées étaient des individus de cinquième ou sixième stades, qui ne sont habituellement pas affectés par le parasite. Néanmoins, c'est le quatrième stade qui est le plus touché par *A. melanoscelus* au cours de sa deuxième génération. Le stade larvaire précédent est également attaqué d'une façon importante mais par les femelles des deux générations.

Le tableau XLII rapporte les stades attaqués par *A. melanoscelus* en 1982 et 1983. Ces données proviennent des dissections faites en 1982 et des élevages réalisés en 1983. Encore une fois, on remarque l'importance des attaques sur les stades II, III et IV. Les taux de parasitisme moins élevés en 1982 pourraient être le résultat d'erreurs expérimentales dues à la dissection des larves. Néanmoins, on remarque une moins bonne synchronisation du parasite envers son hôte en 1982 comme en témoignent les taux de parasitisme observés sur les larves de cinquième et sixième stades de *L. dispar*. Enfin, comme Reardon et Podgwaite (1976), nous observons un taux de parasitisme très faible sur les jeunes larves de premier stade.

Tableau XLII: Taux de parasitisme par *A. melanoscelus* sur les différents stades larvaires de *L. dispar* en 1982 et 1983.

Stades	1982			1983		
	Nb. <i>L. dispar</i>	Nb. de larves parasitées	% parasitisme	Nb. <i>L. dispar</i>	Nb. de larves parasitées	% parasitisme
I	219	0	0	145	3	2,1
II ¹	116	9	7,8	66	10	15,2
III ²	169	6	3,6	93	5	5,4
IV	115	8	7,0	116	8	6,9
V	215	5	2,3	100	1	1,0
VI	234	3	1,3	110	0	0

1: une correction pour le nombre de parasites et le nombre de chenilles a été apportée pour ramener la taille de l'échantillonnage du 3 juin à n=100.

C- Le parasitisme de *Compsilura concinnata* (Diptera: Tachinidae)

L'introduction de *C. concinnata* aux Etats-Unis en 1908 est considérée comme une des plus bénéfiques ayant été faite (Burgess et Crossman, 1929; Reardon, 1981b). Ce parasite multivoltin (deux à quatre générations/année) dépose entre une et cinq larves directement à l'intérieur des chenilles (Hoy, 1976). Cet auteur ajoute que l'espèce s'est vite établie en Amérique et que sa dispersion fut rapide (40 kilomètres/année). Vingt ans après son introduction, *C. concinnata* montrait déjà une aire de distribution supérieure à celle de *L. dispar* (Schaffner, 1927), le parasite pouvant s'attaquer à plus de 200 hôtes différents (Webber et Schaffner, 1926). C'est d'ailleurs à cause de sa polyphagie que Clausen (1956) le considère comme le plus important parasite américain.

1- Phénologie de l'espèce

La phénologie des larves, chrysalides et adultes de *C. concinnata* en 1982 et 1983 est illustrée à la figure 46. Rappelons qu'en 1982, les taux de parasitisme dans les chenilles de *L. dispar* ont été évalués à partir de dissections. Les larves déposées par le parasite dans les chenilles sont d'une taille suffisante pour être détectées assez facilement. Par cette méthode, Bess (1961) rapporte avoir retrouvé *C. concinnata* dans 80 % des larves du lépidoptère pour une date donnée. La méthode des dissections s'avèrerait donc plus précise en ce qui concerne *C. concinnata* que pour *A. melanoscclus*. Cependant, il est possible que certains individus soient passés inaperçus particulièrement chez les jeunes larves où la dissection est plus difficile.

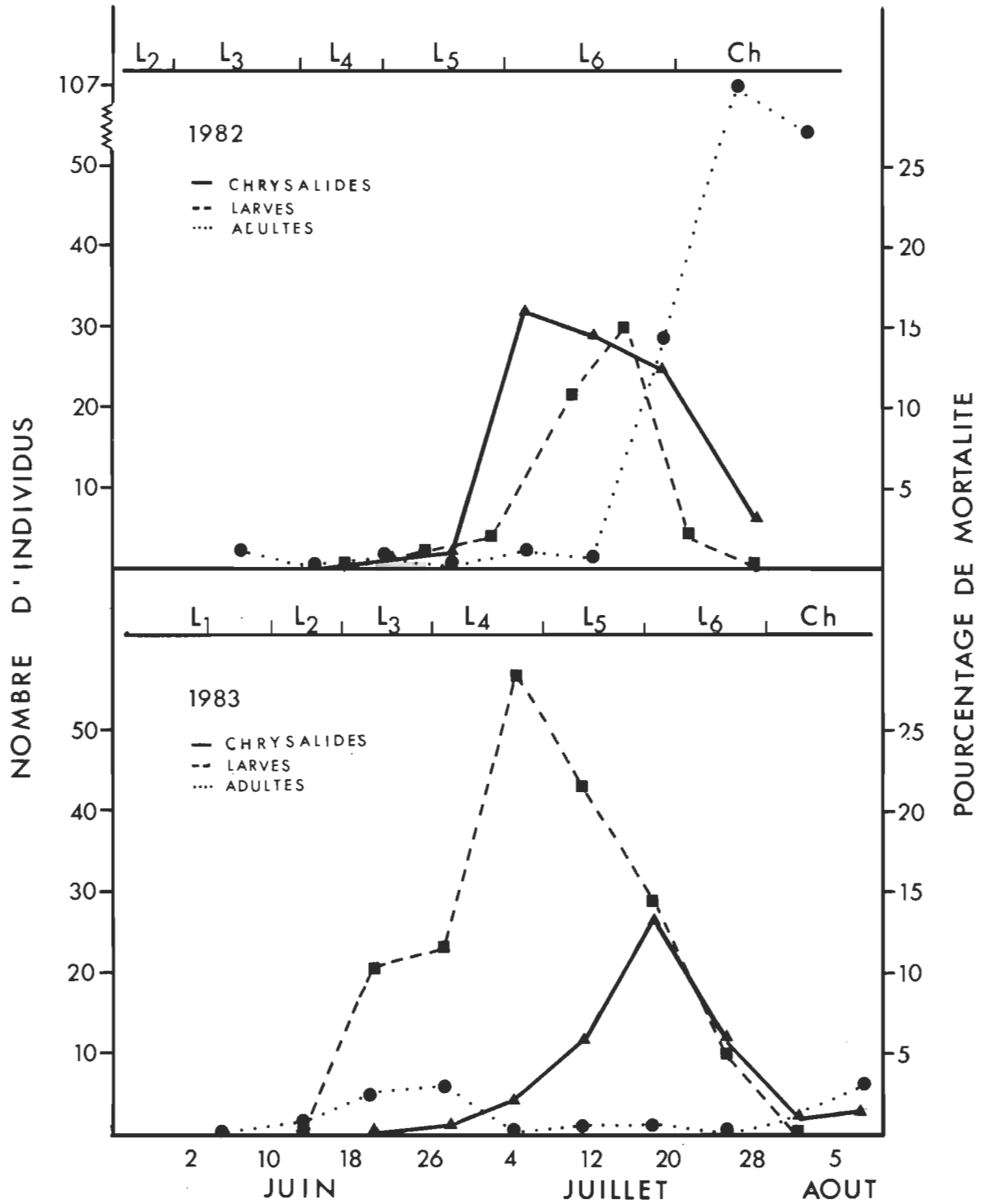


Figure 46: Phénologie des larves (exprimée en pourcentage de mortalité sur *L. dispar*), chrysalides et adultes (en nombre d'individus) de *C. concinnata* en 1982 et 1983.

forêts, *Malocosoma disstria* pourrait avoir été l'hôte alternatif le plus abondant et le plus intéressant pour *C. concinnata* dans le site étudié en 1982. En effet, les larves de *L. dispar* sont beaucoup plus petites que celles de *M. disstria* en juin. Il est connu que les diptères parasites de la famille des Tachinidae utilisent surtout leur vision pour localiser leurs hôtes (Leonard, 1981). Les larves de *L. dispar*, peu nombreuses et plus petites que celles de *M. disstria* dans le sous-couvert forestier, auraient été moins perceptibles pour *C. concinnata* et donc moins attaquées. En 1983, la population de *M. disstria* semble avoir régressée (une seule larve recensée en 320 observations sous les abris artificiels comparative-ment à 114 en 680 observations pour 1982) et les larves de *L. dispar* se retrouvent en grand nombre sous les abris artificiels dès leur quatrième stade. De plus, le pic de parasitisme (4 juillet) coïncide avec celui de la densité larvaire sous les ceintures de papier noir.

Le pic d'émergence des chrysalides est décalé de 13 jours en 1983 et coïncide avec celui du développement larvaire rapporté plus tôt (re: Chap. IV, p. 71). Même si les taux de parasitisme dans les larves sont diamétralement opposés en 1982 et 1983 le nombre de cocons retrouvés sous les papiers noirs est semblable. En fait, si on calculait les pourcentages de parasitisme à partir des relevés sous les abris artificiels, on obtiendrait 3,5 % en 1982 et 3,6 % en 1983. Ainsi, avec un taux de parasitisme dans les larves nettement supérieur en 1983, on obtient un taux réel de parasitisme semblable à celui de 1982. Un nombre important de larves du parasite n'auraient donc pu compléter leur développement en 1983. Il est possible qu'en 1983, une forte mortalité du parasite soit survenue dans les larves virosées de

L. dispar. En effet, la figure 38 indique que l'épizootie virale se développe surtout à partir du 9 juillet en 1982. Or, le pic d'émergence des chrysalides survient le 5 juillet. En 1983, l'épizootie s'intensifie dès le 4 juillet et l'émergence maximale des chrysalides ne se produit que le 18 juillet alors que 40 % des larves ont déjà péri par virose (fig. 39).

On constate également une grande différence dans l'émergence des adultes au cours des deux années d'études. Cet écart ne peut être attribué à *L. dispar* puisque le nombre de cocons observés sous les abris artificiels est semblable. On est porté à attribuer le pic d'émergence des adultes aux individus s'étant développés sur des hôtes alternatifs, notamment *M. disstria*. En 1983, *C. concinnata* aurait, en l'absence de *M. disstria*, surtout exercé son action sur *L. dispar* et comme nous venons de le voir, il semble qu'un grand nombre d'individus aient péri dans les chenilles virosées avant d'avoir complété leur développement, réduisant du même coup le nombre d'adultes.

2- Stades affectés

Le tableau XLIII présente les taux de parasitisme sur les différents stades de développement en 1982 et 1983. On constate que les deux premiers stades larvaires ne sont pas attaqués par *C. concinnata*. Ce dernier semble se présenter seulement en juin lorsque *L. dispar* est déjà au troisième stade larvaire. Cependant, en 1983, les premiers adultes apparaissent alors que le deuxième stade larvaire de *L. dispar* est dominant. Les petites larves peuvent être difficilement perceptibles par le parasite; de plus, elles se trouvent dans la cime des arbres à cause de leur phototaxie positive.

Tableau XLIII: Taux de parasitisme par *C. concinnata* sur les différents stades larvaires de *L. dispar* en 1982 et 1983.

Stades	1982			1983		
	Nb. <i>L. dispar</i>	Nb. de larves parasitées	% parasitisme	Nb. <i>L. dispar</i>	Nb. de larves parasitées	% parasitisme
I*	219	0	0	145	0	0
II*	116	0	0	66	0	0
III	169	1	0,6 ^a	93	11	11,8 ^b
IV	115	2	1,7 ^a	116	27	23,3 ^b
V	215	7	3,3 ^a	100	19	19,0 ^b
VI	234	20	8,5 ^b	110	8	7,3 ^b
CHRY.S.*	147	2	1,4	64	2	3,1

*: nombre de larves parasitées trop faible pour que le chi-carré soit valide.

a: les taux de parasitisme, pour chaque stade larvaire, avec des lettres différentes sont significativement différents par le chi-carré ($P < 0,001$).

Les taux de parasitisme obtenus pour les stades III, IV et V en 1982 et 1983 sont significativement différents selon un test de chi-carré ($P < 0,001$). On remarque une légère augmentation du taux de parasitisme à mesure que les chenilles se développent en 1982 pour atteindre un maximum au stade VI avec 8,5 % des chenilles attaquées. Ce taux est d'ailleurs semblable à celui obtenu en 1983 pour le même stade ($P > 0,75$). En 1983, c'est le quatrième stade larvaire qui est le plus fortement attaqué par le parasite, soit le stade le plus long et celui où les densités les plus fortes ont été enregistrées cette année-là.

D- Interactions VPN-parasites

L'apparition d'épizooties virales, telles que rapportées au cours des deux dernières années pour la population de *L. dispar* de Saint-Louis-de-France, peut affecter les populations de parasites de l'espèce. Ilsley et al. (1980) signalent que la mortalité larvaire de l'insecte due au VPN réduit considérablement la production de parasites dans les élevages. On peut penser qu'il en est de même en milieu naturel puisque les parasites, à l'état larvaire dans les chenilles, peuvent périr si l'infection virale détruit leur hôte avant qu'ils n'aient pu compléter leur développement.

La figure 47 illustre la relation entre le pourcentage de parasitisme d'*A. melanoscelus* (a et c) et de *C. concinnata* (b et d), et le pourcentage de larves virosées en 1982 et 1983. Comme nous l'avons vu plus tôt, les taux de parasitisme de *C. concinnata* mesurés par le nombre de cocons retrouvés sous les ceintures de papier noir sont sous-estimés. Considérant le pourcentage d'erreur comme constant d'un arbre à l'autre, la relation

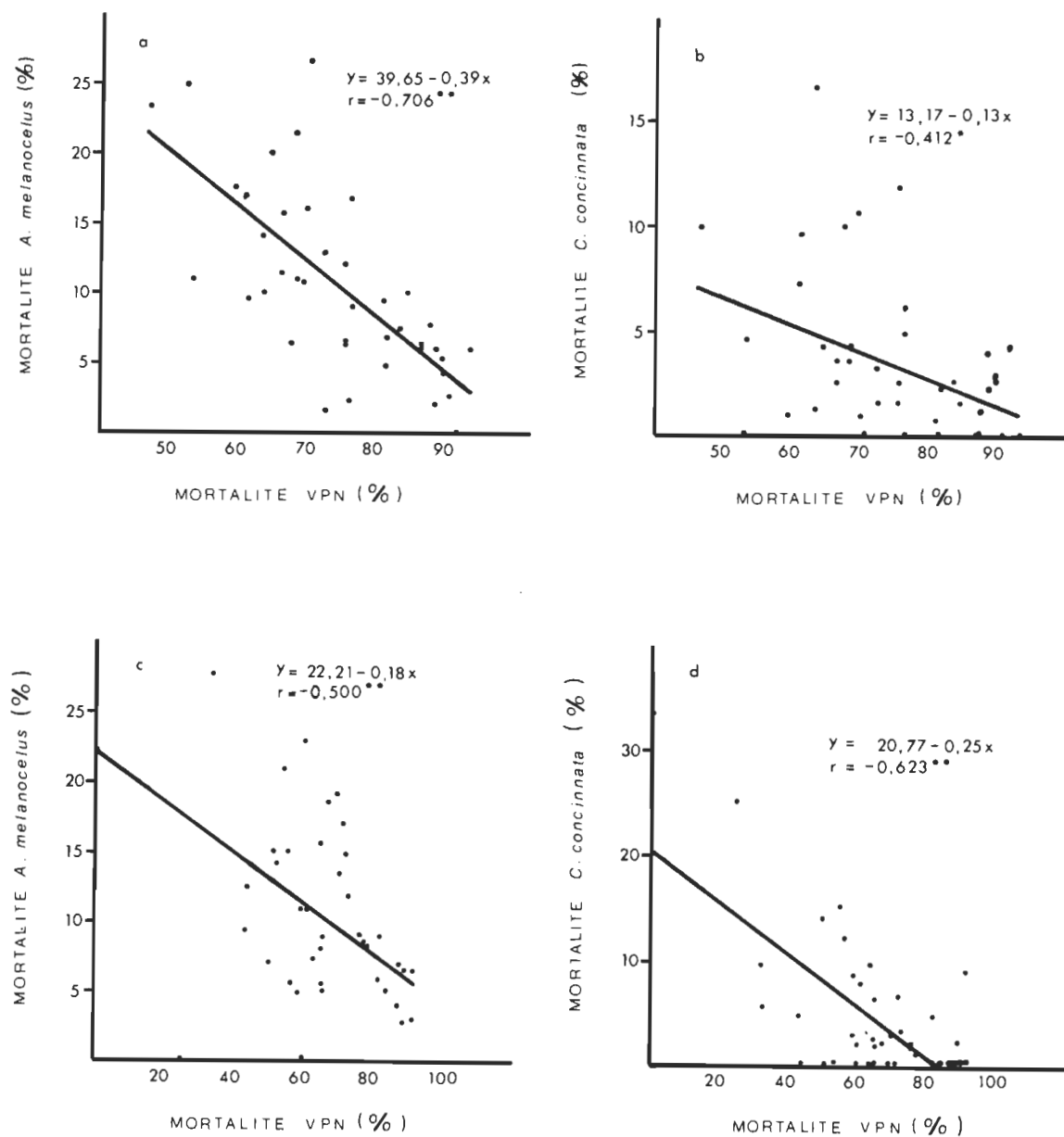


Figure 47: Relation entre le pourcentage de mortalité par deux parasites, *A. melanoscelus* et *C. concinnata*, et le pourcentage de larves virosées chez *L. dispar* en 1982 (a et b) et 1983 (c et d).

*: significatif à $P = 0,05$

** : significatif à $P = 0,001$.

avec le taux de virose chez *L. dispar* n'est donc pas affectée. Pour les parasites retenus au cours des deux années d'études, on obtient des relations négatives et significatives. De plus, le tableau XLIV indique que lorsqu'on élimine l'effet des autres facteurs de mortalité, la relation s'intensifie entre les deux variables et ce, chez les deux parasites. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer ce phénomène:

- 1- sur les arbres où le pourcentage de mortalité par virose est très élevé, il y aurait un plus grand nombre de parasites qui périraient dans les larves virosées.
- 2- les parasites sélectionneraient surtout les arbres où les larves seraient moins atteintes par l'infection virale.

Afin de vérifier ces hypothèses chaque larve retrouvée morte par virose dans les élevages de 1983 fut disséquée pour vérifier la présence d'éventuels parasites; le tableau XLV consigne les résultats. Plus de 35 % des larves de *C. concinnata* furent retrouvées dans des larves mortes virosées comparativement à 3,7 % pour *A. melanoscelus*. Si on ne considère que les individus de la seconde génération de ce dernier (ceux qui étaient présents lorsque l'épizootie virale a pris place), seulement 7,1 % des individus furent retrouvés dans les larves virosées. On retrouve donc un pourcentage cinq fois plus élevé d'individus dans les chenilles virosées chez *C. concinnata* que chez *A. melanoscelus*. Versoi et Yendo (1982) signalent la capacité d'*A. melanoscelus* de distinguer les larves saines des larves virosées après être entrées en contact avec elles.

Tableau XLIV: Coefficients de corrélation, pour *A. melanoscelus* et *C. concinnata*, entre leur taux de parasitisme et le taux de mortalité par virose de *L. dispar* en 1982 et 1983 et corrélation partielle en éliminant l'influence des autres facteurs de mortalité.

	1982		1983	
	r	r _{part}	r	r _{part}
<i>A. melanoscelus</i>	-0,71**	-0,83**	-0,50**	-0,78**
<i>C. concinnata</i>	-0,41*	-0,65**	-0,62**	-0,74**

*: significatif à P = 0,05.

**: significatif à P = 0,001.

Tableau XLV: Mortalité hebdomadaire des parasites dans les larves virosées

Date	<i>A. melanoscelus</i>			<i>C. concinnata</i>			Total		
	N ¹	n ²	%	N ¹	n ²	%	N ¹	n ²	%
30-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6-6	1	0	0	0	0	0	1	0	0
13-6	12	0	0	0	0	0	12	0	0
20-6	0	0	0	7	0	0	7	0	0
27-6	1	0	0	8	2	25,0	9	2	22,2
4-7	8	1	12,5	20	8	40,0	28	9	32,1
11-7	1	0	0	16	10	62,5	17	10	58,8
18-7	4	0	0	12	2	16,7	16	2	12,5
25-7	0	0	0	4	1	25,0	4	1	25,0
1-8	0	0	0	1	1	100,0	1	1	100,0
Total	27	1	3,7	68	24	35,3	95	25	26,3

1: Nombre de larves parasitées.

2: Nombre de parasites dans les larves virosées.

Ainsi, en 1983, dès que les premiers adultes apparaissent, on note une augmentation rapide du taux de parasitisme. Le pic survient le 4 juillet alors que le quatrième stade larvaire de *L. dispar* est dominant et l'émergence maximum des chrysalides en milieu naturel est observée 14 jours plus tard, le 18 juillet, soit le temps normalement requis pour le développement larvaire du parasite (Griffiths, 1976). Par contre, en 1982, on observe peu d'adultes en juin, un mois particulièrement pluvieux cette année-là (fig. 28). Ces conditions météorologiques n'auraient pas favorisé les déplacements aériens de *C. concinnata*. Même si le nombre d'adultes capturés est peu élevé, les taux de parasitisme dans les chenilles de *L. dispar* devraient être plus importants que ceux obtenus par la dissection des individus. Toutefois, cette erreur expérimentale ne justifie pas l'écart observé dans les taux de parasitisme entre les deux années. Une hypothèse pouvant expliquer ce phénomène serait la suivante: en 1982, il a été montré qu'à la suite des précipitations et basses températures du mois de juin, le comportement numérique des larves de *L. dispar* a été perturbé. En effet, les larves semblent affectées et restent dans la couronne des arbres. Or, *C. concinnata* exercerait surtout son action dans la strate inférieure des arbres (Tigner et al., 1974; Barbosa et al., 1975). La rencontre entre la chenille et le parasite ne serait survenue qu'en juillet lorsque les larves de sixième stade descendaient sous les abris artificiels. C'est à ce moment qu'on observe les taux de parasitisme les plus élevés mais déjà le pic d'émergence des chrysalides a eu lieu. Ainsi, la plupart de ces parasites n'auraient pu compléter leur développement. Le parasite aurait donc attaquer un ou des hôtes alternatifs en juin. La livrée des

Pour les deux espèces de parasites, malgré une relation similaire entre le taux de parasitisme et le taux de virose chez *L. dispar* les raisons expliquant ce phénomène semblent différentes. *A. melanoscelus* semble apte à localiser les arbres où se trouvent des larves saines, moins affectées par le virus alors que *C. concinnata* serait incapable de faire une telle distinction, attaquant des larves virosées où il ne pourra compléter son développement.

SYNTHESE ET CONCLUSION

Une synthèse de l'information présentée jusqu'ici s'impose afin de mieux cerner: 1^o) les facteurs limitant l'importance des dommages causés par *L. dispar* au Québec et 2^o) les facteurs favorisant son expansion.

A- Facteurs limitant l'importance des dommages causés par *L. dispar* au Québec.

La deuxième partie de ce travail a permis de connaître les facteurs naturels de contrôle de *L. dispar* à Saint-Louis-de-France. Pour mieux saisir l'importance et l'impact des différents agents régulateurs, une table de survie a été construite pour l'année 1982 (Tab. XLVI). Bien qu'un grand nombre de facteurs interviennent au cours d'une génération, un petit nombre d'entre eux peuvent avoir une action statistiquement significative sur l'évolution quantitative de la population; ce sont les facteurs clés tel qu'évoqués par Morris (1957). Pour comparer les stades de développement entre eux, la mortalité n'est pas exprimée en valeur absolue mais par un indice K qui exprime le logarithme du rapport de la densité de la population avant (A) et après (B) l'intervention des facteurs de mortalité.

Tableau XLVI: Table de survie de *L. dispar* en 1982.

Stades (x)	Survivants (lx)	Facteur de mortalité (dfx)	Nombre de morts (dx)	Quotient de mortalité (100qx)	K
Oeufs	400 ¹	T ⁰	304	76,0	
	96	Destruction	25,2	26,3	0,6198
	70,8	Oeufs non-fertilisés	0,4	0,5	0,1322
		Oeufs fertiles non-éclos	3,5	5,0	
			<u>333,1</u>		<u>0,0246</u> <u>0,7766</u>
L ₁ - L ₃	66,9	Dispersion éolienne et autres	57,1	85,4	
	9,8	Prédation	0,1	1,0	0,8342
		Parasitisme: <i>A. melanoscelus</i>	1,4	14,7	
			<u>58,6</u>		<u>0,0721</u> <u>0,9063</u>
L ₄ - L ₆	8,3	Prédation	0,1	1,6	
		Parasitisme: <i>A. melanoscelus</i>	0,8	9,0	
		<i>C. concinnata</i>	0,6	7,0	
		VPN	6,0	73,1	
		Indéterminé	0,4	5,2	
			<u>7,9</u>		1,3170
Chrysalides	0,4	Parasitisme: <i>C. concinnata</i>	0,01	2,5	
		VPN	0,06	14,5	
		Indéterminé	0,08	20,8	
			<u>0,15</u>		0,2041
Adultes	0,25	Rapport des sexes (64% mâles)	0,16	64	0,4437
Masses d'oeufs	0,09	-	-	-	-
Génération	-	-	399,91	99,98	3,6477

1: nombre moyen d'oeufs par masse.

On a donc :

$$K = \log \frac{A}{B} = \log A - \log B$$

L'analyse par les indices K révèle que la mortalité survenue aux stades larvaires IV à VI a été la plus importante en 1982, dans la détermination de la population résultante de *L. dispar*.

La mortalité chez les oeufs vient au troisième rang en importance dans la dynamique de cette population. La destruction des oeufs par les basses températures d'hiver s'avère le facteur décimant le plus important pour ce stade. Cependant, il ne peut être considéré comme un facteur clé puisqu'il détruit habituellement plus de 70 % des oeufs de l'espèce à tous les ans sous nos latitudes. De plus, même si le froid n'a tué apparemment aucun oeuf en 1983, la population a encore vu ses effectifs baisser.

La dispersion éolienne constitue le facteur le plus important dans la diminution de densité pour les stades I à III qui s'inscrivent au second rang en importance dans la dynamique de la population de Saint-Louis-de-France. Précisons toutefois que cette perte pour la population qui nous intéresse se traduit par un gain pour l'expansion de l'espèce. De plus, lorsque les populations québécoises de *L. dispar* fonctionneront en systèmes de sous-populations comme aux Etats-Unis, il faudra modifier notre conception du terme population. En effet, ce que nous considérons comme perte par dispersion éolienne pour la population de Saint-Louis-de-France constituerait alors un simple transfert d'individus visant à maintenir la population de toute la région à un niveau élevé.

La mortalité survenue chez les larves de stades IV à VI s'est avérée la plus importante dans la détermination de la population résultante de l'insecte. On peut qualifier ces stades de critiques pour l'espèce comme le signalent plusieurs auteurs (Campbell, 1967a, b; Campbell et al., 1977) même si déjà près de 98 % de la population initiale a été détruite.

Les prédateurs se sont montrés peu importants dans la régulation de la population étudiée. Nous avons vu que les arachnides semblent surtout s'attaquer aux larves de stades III et IV et que leurs taux de prédation sont relativement faibles. *C. bennetii* s'est avéré le prédateur le plus important en milieu naturel. Cependant, *D. tenebrosus* est l'arachnide ayant démontré le potentiel prédateur le plus intéressant en laboratoire. Son action en milieu naturel serait limitée par un attrait marqué envers les organismes plus mobiles, notamment les diptères. Le prédateur ayant démontré le potentiel le plus intéressant est certes le coléoptère *C. frigidum*. Sa présence, dès le 2 juin, sous les abris artificiels a retenu notre attention quant à son potentiel prédateur. Cependant, la faible densité du coléoptère enregistrée sous les papiers noirs et par le fait même, sa disponibilité réduite, nous a contraint à vérifier la réponse prédatrice de l'espèce en conditions expérimentales de laboratoire. Pour une même période d'étude en 1976, Crins (1980) observe de fortes populations de *C. frigidum* dans les forêts de l'Ontario, subissant de sévères défoliations occasionnées par l'arpenteuse de Bruce, *Operophtera bruceata* Hulst; bien que très abondant jusqu'à la mi-juin le calosome se fait rare par la suite, étant possiblement entré en dormance selon l'auteur. Nous avons observé le même phénomène en 1982, ce qui limiterait la période d'activité de ce prédateur.

De plus, il semble que *C. frigidum* ne puisse, par sa seule réponse fonctionnelle à la présence de proies abondantes et disponibles, vraiment contrôler de fortes populations de larves de *L. dispar*. Son agressivité devant ce lépidoptère l'amènerait à exercer un contrôle en début d'infestation, mais par la suite, son action prédatrice s'estomperait. Par ailleurs, ses activités dans le houppier ou sur le tronc des arbres, ajoutées à une phénologie synchrone avec celle des jeunes larves de *L. dispar* peuvent toujours affecter le potentiel de développement de cette espèce dès le début de la saison. A la lumière des expériences réalisées, *C. frigidum* jouerait sûrement un rôle dans le maintien d'une population endémique de *L. dispar*. Dans le contexte d'un programme de lutte intégrée contre *L. dispar* ce prédateur trouverait sûrement une niche alimentaire efficace et complémentaire aux autres approches de contrôle.

Les parasites semblent jouer un rôle important mais non déterminant dans la dynamique de l'espèce. Pour un, *A. melanoscelus* ne se concentrerait pas où les densités du défoliateur sont particulièrement fortes (Weseloh, 1973). Ticehurst et al. (1978) le considèrent comme le parasite le plus influent après la fin des épidémies. Nous avons soulevé la mauvaise synchronisation d'*A. melanoscelus* avec son hôte. Il semble qu'au Québec, à cause des températures moins élevées, le parasite soit davantage désynchronisé. Pour pallier à cette mauvaise synchronisation, Maskimovic et Sivcev (1980) déposent des oeufs de *L. dispar* dans les forêts infestées, après la première génération d'*A. melanoscelus*. Lorsque les adultes de la deuxième génération se présentent, ils trouvent donc des larves de deuxième stade de *L. dispar* en abondance; ils ont relevé des taux de

parasitisme atteignant 80 % avec cette méthode. Weseloh et Andreadis (1982) et Weseloh et al. (1983) rapportent l'utilisation de *Bacillus thuringiensis* à des doses sub-létales pour ralentir le développement des chenilles et favoriser le parasitisme d'*A. melanoscelus* lors de sa deuxième génération. Cette méthode aurait avantage à être utilisée au Québec. Enfin, signalons que plusieurs relâchés du parasite ont été effectués (Grimble, 1975; Weseloh et Anderson, 1975; Ticehurst et Fusco, 1976) mais que cette technique semble peu prometteuse à l'heure actuelle.

En ce qui concerne *C. concinnata*, il semble que son influence soit liée à la présence d'hôtes alternatifs. De plus, il serait surtout efficace à faible densité (Ticehurst et al., 1978; Weseloh, 1980b). Des relâchés ont donné des résultats médiocres (Blumenthal et al., 1979). Aussi, il semble incapable de discriminer les larves virosées des larves saines; un fort pourcentage de sa population périrait lors d'épizooties virales, ce qui n'est pas le cas pour *A. melanoscelus* qui distingue les larves virosées des larves saines après être entré en contact avec elles (Versoi et Yendol, 1982).

Au cours des stades IV à VI, les larves de *L. dispar* ont surtout été décimées par une épizootie virale. Le VPN aurait été en 1982 le facteur clé qui aurait conditionné l'évolution numérique de la population. Nous avons constaté en 1982 un comportement numérique inhabituel des larves de l'espèce après que le virus ait été activé, semble-t-il par des conditions météorologiques instables; un fort pourcentage de la population est alors demeuré dans la cime des arbres. Cet état de stress a aussi été constaté

par l'étude de la croissance de la capsule céphalique de l'espèce. En effet, après le premier stade larvaire, la croissance de la capsule céphalique tend vers la linéarité et ne respecte plus la règle de Dyar. De plus, il est possible que les oiseaux aient délaissé cette nourriture potentielle justement à cause de l'état de virose des larves, ces dernières pouvant possiblement dégager un mauvais goût.

En 1983, une seconde épizootie virale est survenue après que l'insecte eût atteint de fortes densités sous les abris artificiels. Il semble que ces rassemblements aient favorisé la propagation du virus dans la population. Ainsi, les épizooties pourraient être déclenchées de plusieurs façons et les hypothèses des différents auteurs, suggérées jusqu'ici, pourraient être valides pour chaque cas particulier sans pour autant être généralisées.

Le VPN de *L. dispar* s'est avéré sélectif envers les femelles de l'espèce comme le reconnaissait déjà Campbell (1963b). Le rapport des sexes chez les chrysalides a été significativement différent du ratio 50:50 au cours des deux années d'études et il semble que les chrysalides femelles aient aussi été plus touchées par l'action du virus que les chrysalides mâles.

Des traitements aériens expérimentaux avec le VPN ont été effectués aux Etats-Unis et ont donné de bons résultats (Wollam et al., 1978). De plus, le VPN de *L. dispar* n'aurait pas d'effets sur les mammifères (Lautenschlager et al., 1978) et les oiseaux (Lautenschlager et al., 1979). Il semble que les mammifères et les oiseaux transpor-

teraient même le VPN passivement (Lautenschlager et al., 1980). *Calosoma sycophanta* L. transporterait aussi le virus (Capinera et Barbosa, 1975); Raimo (1975) signale qu'*A. melanoscelus* pourrait transmettre le virus aux chenilles de *L. dispar*. On constate donc les possibilités immenses qu'offriraient les faunes prédatrices et parasitaires de *L. dispar* dans une lutte intégrée contre l'insecte.

L'utilisation du virus de ce type dans le contrôle des populations de *L. dispar* a été envisagée aux Etats-Unis (Podgwaite et Mazzone, 1981). Il existe même une préparation commerciale d'un VPN de *L. dispar* (Reuter Co.). Il nous faudrait cependant comparer notre souche à celles déjà existantes au point de vue de la virulence vis-à-vis son hôte naturel par des essais en laboratoire et sur le terrain. Il existe d'énormes différences dans la pathogénicité des différentes souches de VPN de *L. dispar* (Vasiljevic et Injac, 1973). Egalement, une caractérisation du génôme viral au moyen des enzymes de restriction compléterait cette comparaison avec les souches déjà connues.

La détermination des conditions bio-écologiques préalables au déclenchement d'une épizootie virale pourrait permettre une meilleure planification des opérations de contrôle; peut-être pourrions-nous tout au moins profiter d'un état de stress déclenché naturellement ou artificiellement dans les populations de *L. dispar* pour optimiser leur répression.

Enfin, signalons l'importance moindre de la mortalité aux stades chrysalides et adulte. Cependant, le rapport des sexes favorisant les mâles (résultat de l'épizootie virale) contribue d'une façon appréciable à la

diminution de la population. On observe donc un taux de mortalité de 99,98 % pour la génération.

B- Adaptations favorisant l'expansion de *L. dispar* au Québec

Au cours de cette étude, certaines adaptations comportementales et physiologiques favorisant l'expansion de *L. dispar* au Québec ont pu être identifiées. D'abord, une tendance des femelles de l'espèce à déposer leurs oeufs près du sol a été mis en évidence. Ce comportement, déjà rapporté par Sullivan et Wallace (1972) pour les populations du Québec, favoriserait la survie de l'insecte aux froides températures d'hiver. Ce comportement semble accentué lorsque la population atteint une faible densité et serait lié aux chicots comme substrats de ponte. Les chicots (branches mortes, châblis, arbres tombés) se trouvent souvent près du sol et fournissent des abris recherchés par les larves de *L. dispar*. Nous avons démontré, de même que d'autres auteurs (Bess et al., 1947; Campbell et al., 1975b, 1976; Campbell et Sloan, 1977b), que la survie des larves étaient supérieure dans de tels abris (re: Chap.II, p.57). Les femelles émergeant dans ces sites favoriseraient la survie de l'espèce et le maintien des populations en y déposant leurs oeufs. En effet, ces derniers profiteraient alors de la couverture de neige comme isolant. Cette adaptation comportementale de l'insecte lui permettrait donc de résister aux hivers rigoureux du Québec et ainsi maintenir un réservoir de population à basse densité lui permettant de rebâtir ses populations.

Une adaptation physiologique importante concernant l'éclosion des oeufs de l'espèce a également été identifiée. En nécessitant une accumulation deux fois moins importante d'unités thermiques que les populations améri-

caines pour éclore, *L. dispar* se présente environ 17 jours plus tôt en milieu naturel. L'espèce est donc en mesure de compétitionner avec les espèces déjà présentes dans le milieu. Cependant, cette éclosion précoce des oeufs de l'insecte ne modifie aucunement le déroulement et la durée du phénomène.

Enfin, nous avons vu que *L. dispar* sélectionne ses sites d'alimentation en fonction de plusieurs facteurs, même pour des essences préférentielles comme *Q. rubra* et *P. gradidentata*. Ainsi, la quantité de feuillage est un facteur impliqué dans cette sélection mais n'est pas l'unique facteur considéré par l'insecte. D'autres facteurs peuvent être important comme la présence d'abris pour les larves, la qualité nutritive du feuillage, etc. Une étude détaillée de la sélection des sites d'alimentation de l'espèce déterminerait d'une façon précise les facteurs impliqués dans cette sélection. Néanmoins, nous savons que l'insecte ne s'alimente pas au hasard. En plus de choisir certains hôtes préférentiels (Mauffette, 1981), l'insecte sélectionne d'une façon optimale, pour son développement et sa survie, les arbres les plus susceptibles de l'avantager.

Soulignons également la survie supérieure de l'insecte sur les arbres portant des abris artificiels, phénomène déjà rapporté par Bess et al. (1947) et Campbell et al. (1975b). Ces derniers l'attribue à une prédation élevée des chrysalides dans la litière par les petits mammifères. Or, nous avons vu que ces derniers étaient pratiquement absents du milieu étudié; d'autres agents régulateurs pourraient donc être impliqués dans ce phénomène.

En tant qu'envahisseur de nouveaux milieux, *L. dispar* doit s'adapter à des conditions climatiques plus difficiles ainsi qu'à la compétition de défoliateurs déjà établis. En fait, il s'agit pour l'espèce de la conquête d'une niche écologique. L'insecte semble s'adapter au Québec et les trois adaptations relevées dans cette étude le démontre. Jusqu'ici, l'espèce semble avoir rencontré des agents régulateurs efficaces, notamment un virus de type VPN. Cependant, si pour une raison ou pour une autre, ce dernier cessait son action régulatrice, nous pourrions vivre la situation qui prévaut aux Etats-Unis depuis plusieurs années. D'ailleurs malgré une mortalité de 99,98 % pour la génération de 1982, les densités larvaires observées en 1983 furent plus élevées que l'année précédente. Les capacités d'adaptation de ce lépidoptère établi au Québec depuis moins de 30 ans, en font donc un défoliateur potentiel important dont il faudra désormais se méfier et suivre l'évolution de ses populations sur une base annuelle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen, D.C. 1973. Review of some parasite/predator-prey interactions in the forest soil microcommunity. Proc. soil microcommunities conf. (1 st) Syracuse, New York, 18-20 october 1971. State Univ. New York, P. 218-226.
- Anderson, J.F. et W.E. Furniss. 1983. Epidemic of urticaria associated with first-instar larvae of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). J. Med. Entomol. 20 (2): 146-150.
- Baker, W.L. 1941. Effect of gypsy moth defoliation on certain forest trees. J. For. 39 (12): 1017-1022.
- Barbosa, P. 1978a. Host plant exploitation by the gypsy moth, *Lymantria dispar*. Entomol. Exp. et Appl. 24 (3): 228-237.
- Barbosa, P. 1978b. Distribution of an endemic larval gypsy moth population among various tree species. Environ. Entomol. 7 (4): 526-527.
- Barbosa, P. et J.L. Capinera. 1977. The influence of food on developmental characteristics of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). Can. J. Zool. 55 (9): 1424-1429.
- Barbosa, P. et J.L. Capinera. 1978. Population quality, dispersal and numerical change in the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). Oecologia 36 (2): 203-209.
- Barbosa, P., Capinera, J.L. et E.A. Harrington. 1975. The gypsy moth parasitoid complex in western Massachusetts: a study of parasitoids in areas of high and low density. Environ. Entomol. 4 (5): 842-846.
- Barbosa, P., Cranshaw, W. et J.A. Greenblatt. 1981. Influence of food quantity and quality on polymorphic dispersal behaviors in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. Can. J. Zool. 59: 293-296.
- Barbosa, P., Greenblatt, J., Withers, W., Cranshaw, W. et E.A. Harrington. 1979. Host plant preferences and their induction in larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar*. Ent. Exp. et Appl. 26: 180-188.
- Benoit, P., Laflamme, G., Bonneau, G. et R. Picher. 1982. Insectes et maladies des arbres Québec-1981. Forêt Conservation 48 (10): 19 pages.
- Bess, H.A. 1961. Population ecology of the gypsy moth *Porthetria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae). Bull. Conn. Agr. Exp. Stn. No. 646: 43 p.

- Bess, H.A., Spurr, S.H. et E.W. Littlefield. 1947. Forest site conditions and the gypsy moth. *Harvard Forest Bull.* 22: 1-56.
- Bjegovic, P. 1964a. The influence of low temperature on the last instar larvae of *Anastatus disparis* Ruschka. *Zast. Bilja.* 15 (77): 3-12.
- Bjegovic, P. 1964b. The dependence of the sex ratio of *Anastatus disparis* Ruschka on the phase of embryonic development of the host. *Zast. Bilja.* 15 (81): 569-576.
- Blanchette, P. 1983. Etude qualitative de la prédation des oiseaux sur une population de spongieuses, *Lymantria dispar*, au Cap-de-la-Madeleine, Québec. Séminaire de Baccalauréat non-publié. U.Q.T.R. 24 pages.
- Blumenthal, E.M., Fusco, R.A. et R.C. Reardon. 1979. Augmentative release of two established parasite species to suppress populations of the gypsy moth. *J. Econ. Entomol.* 72 (3): 281-288.
- Bourassa, J.P. 1981. La croissance de la capsule céphalique et du siphon respiratoire des formes larvaires d'*Aedes (Ochlerotatus) atropalpus* (Coquillett) (Diptera: Culicidae). *Can. J. Zool.* 59 (6): 1111-1114.
- Britton, W.E. 1935. The gypsy moth. *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull.* 375: 625-647.
- Brown, G.S. 1968. The gypsy moth, *Porthetria dispar* L., a threat to Ontario horticulture and forestry. *Proc. Entomol. Soc. Ont.* 98: 12-15.
- Brown, G.S. 1969. Establishment of the gypsy moth, *Porthetria dispar* L. in Canada. *Proc. Entomol. Soc. Ont.* 99: 12-13.
- Buckner, C.H. 1966. The role of vertebrate predators in the biological control of forest insects. *Ann. Rev. Entomol.* 11: 449-470.
- Burgess, A.F. 1899. An egg eating beetle. *Mass. State Bd. Agric.* 46th Annu. Rep. (1898), p. 475-477.
- Burgess, A.F. et C.W. Collins. 1917. The Genus *Calosoma*: including studies of seasonal histories, habits, and economic importance of American species north of Mexico and several introduced species. *U.S. Dep. Agric. Bull.* 417: 1-124.
- Burgess, A.F. et S.S. Crossman. 1929. Imported insect enemies of the gypsy moth and the brown-tail moth. *U.S. Dep. Agric. Tech. Bull.* 86. 147 p.
- Cakar, W. 1952. Some data about *Anastatus disparis* R., the egg parasite of the gypsy moth. *Zast. Bilja.* 9: 13-26.
- Cameron, E.A., McManus, M.L. et C.J. Mason. 1979. Dispersal and its impact on the population dynamics of the gypsy moth in the United States of America. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 52: 169-179.

- Campbell, R.W. 1961. Population dynamics of the gypsy moth. Ph. D. Thesis. University of Michigan.
- Campbell, R.W. 1963a. The role of disease and desiccation in the population dynamics of the gypsy moth *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). Can. Entomol. 95: 425-434.
- Campbell, R.W. 1963b. Some factors that distort the sex ratio of the gypsy moth *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). Can. Entomol. 95 (5): 465-474.
- Campbell, R.W. 1967a. Measuring age specific mortality factors of the gypsy moth. Proc. North Central Branch - Entomol. Soc. Amer. 22: 53-56.
- Campbell, R.W. 1967b. The analysis of numerical change in gypsy moth populations. For. Sci. Monogr. 15: 1-33.
- Campbell, R.W. 1973. Numerical behavior of a gypsy moth population system. For. Sci. 19 (3): 162-167.
- Campbell, R.W. 1974. The gypsy moth and its natural enemies. U.S. Dep. Agric. Inf. Bull. 381. IV. 27 p.
- Campbell, R.W. 1975. The bimodality of gypsy moth, *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) populations. J.N.Y. Entomol. Soc. 83 (4): 287-288.
- Campbell, R.W. 1976. Comparative analysis of numerically stable and violently fluctuating gypsy moth populations. Environ. Entomol. 5 (6): 1218-1224.
- Campbell, R.W. 1978. Some effects of gypsy moth density on rate of development, pupation time and fecundity. Ann. Entomol. Soc. Amer. 71 (3): 442-448.
- Campbell, R.W. 1981. Historical review. Chapitre 4, pp 65-86. Population dynamics of the gypsy moth. dans C.C. Doane et M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. Tech. Bull. 1584.
- Campbell, R.W. et J.D. Podgwaite. 1971. The disease complex of the gypsy moth. I. Major components. J. Invertebr. Pathol. 18 (1): 101-107.
- Campbell, R.W. et R.J. Sloan. 1977a. Natural regulation of innocuous gypsy moth populations. Environ. Entomol. 6 (2): 315-322.
- Campbell, R.W. et R.J. Sloan. 1977b. Release of gypsy moth populations from innocuous levels. Environ. Entomol. 6 (2): 323-330.

- Campbell, R.W. et R.J. Sloan. 1978a. Natural maintenance and decline of gypsy moth outbreaks. *Environ. Entomol.* 7 (3): 389-395.
- Campbell, R.W. et R.J. Sloan. 1978b. Numerical bimodality among North American gypsy moth populations. *Environ. Entomol.* 7 (5): 641-646.
- Campbell, R.W. et H.T. Valentine. 1972. Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth. U.S. Dep. Agric. For. Exp. Stn. For. Serv. Res. Paper NE-236. 331 p.
- Campbell, R.W., Hubbard, D.L. et R.J. Sloan. 1975a. Patterns of gypsy moth occurrence within a sparse and numerically stable population. *Environ. Entomol.* 4 (4): 535-542.
- Campbell, R.W., Hubbard, D.L. et R.J. Sloan. 1975b. Location of gypsy moth pupae and subsequent pupal survival in sparse, stable populations. *Environ. Entomol.* 4 (4): 597-600.
- Campbell, R.W., Sloan, R.J. et C.E. Biazak. 1977. Sources of mortality among late instar gypsy moth larvae in sparse populations. *Environ. Entomol.* 6 (6): 865-871.
- Campbell, R.W., Miller, M.G., Duda, E.J., Biazak, C.E. et R.J. Sloan. 1976. Man's activities and subsequent gypsy moth egg-mass density along the forest edge. *Environ. Entomol.* 5 (2): 273-276.
- Capinera, J.L. et P. Barbosa. 1975. Transmission of nuclearpolyhedrosis virus to gypsy moth larvae by *Calosoma sycophanta*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 68 (3): 593-594.
- Capinera, J.L. et P. Barbosa. 1976. Dispersal of first-instar gypsy moth larvae in relation to population quality. *Oecologia*. 26 (1): 53-64.
- Capinera, J.L. et P. Barbosa. 1977. Influence of natural diets and larval density on gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Orgyiidae), egg mass characteristics. *Can. Entomol.* 109 (10): 1313-1318.
- Cardinal, J.A. 1967. Lutte contre la spongieuse *Porthetria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) au Québec. *Phytoprotection* 48 (2): 92-100.
- Cardinal, J.A. et W.A. Smirnoff. 1973. Introduction expérimentale de la polyédrie nucléaire de *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) en forêt. *Phytoprotection*, 54: 48-50.
- Clausen, C.P. 1956. Biological control of insect pests in the continental United States. U.S. Dep. Agric. Tech. Bull. 1139. 151 p.
- Collins, C.W. 1917. Methods used in determining wind dispersion of the gypsy moth and some other insects. *J. Econ. Entomol.* 10 (1): 170-177.

- Collins, C.W. et W.L. Baker. 1934. Exploring the upper air for windborne gypsy moth larvae. J. Econ. Entomol. 27 (2): 320-327.
- Crins, W.J. 1980. Two aggregations of *Calosoma frigidum* (Coleoptera: Carabidae) in Ontario during 1976. Ent. News 91 (5): 155-158.
- DeGraaf, R.M. et D.G. Holland. 1978. Response of breeding birds to gypsy moth defoliation of an upland oak habitat. Trans. northeast Section. The Wildlife Soc. 35: 105-119.
- De Oliveira, D. et M. Durand. 1978. Head capsule growth in *Culex territans* walker. Mosq. News 38 (2): 230-233.
- Deshaies, A. Relations entre *Lymantria dispar* et son biotope. Mémoire de maîtrise en préparation. U.Q.T.R.
- Doane, C.C. 1967. Bioassay of nuclear-polyhedrosis virus against larval instars of the gypsy moth. J. Invertebr. Pathol. 9 (3): 376-386.
- Doane, C.C. 1969. Trans-ovum transmission of nuclear-polyhedrosis virus in the gypsy moth and the inducement of virus susceptibility. J. Invertebr. Pathol. 14 (2): 199-210.
- Doane, C.C. 1970. Primary pathogens and their role in the development of an epizootic in the gypsy moth. J. Invertebr. Pathol. 15 (1): 21-33.
- Doane, C.C. 1975. Infectious sources of nuclear polyhedrosis virus persisting in natural habitats of the gypsy moth. Environ. Entomol. 4 (3): 392-394.
- Doane, C.C. 1976a. Flight and mating behavior of the gypsy moth. *Dans Perspectives in forest entomology*. Academic Press. p. 127-136.
- Doane, C.C. 1976b. Ecology of pathogens of the gypsy moth. *Dans Perspectives in forest entomology*. Academic Press. p. 285-293.
- Dyar, H.G. 1890. The number of molts of lepidopterous larvae. Psyche. 5: 420-422.
- Etkind, P.H., Odell, T. M., Canada, A.T., Shama, S.K., Finn, A.M. et R. Tuthill. 1982. The gypsy moth caterpillar: A significant new occupational and public health problem. J. Occup. med. 24 (9): 659-662.
- Forbush, E.H. et C.H. Fernald. 1896. The gypsy moth. Wright and Potter printing Co., State Printers, Boston. 495 p.
- Fraval, A., Herard, F. et J. Jarry. 1978. Méthodes d'échantillonnage des populations de ponte de *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) en Mamora (Maroc). Ann. Zool. Anim. 10 (2): 267-279.

- Furuta, K. 1977. Evaluation of spiders, *Oxyopes seratus* and *O. badius* as a mortality factor of gypsy moth, *Lymantria dispar* and pine moth *Dendrolimus spectabilis*. Appl. Entomol. Zool. 12 (4): 313-324.
- Furuta, K. et C. Koizumi. 1975. The mortality factors of experimental populations of *Lymantria dispar* in a larch plantation and natural forest. J. Jap. For. Soc. 57 (12): 432-435.
- Gerardi, M.H. et J.K. Grimm. 1979. The history, biology, damage and control of the gypsy moth, *Porthetria dispar* (L.) Rutheford: Fairleigh Dickinson University Press; London: Associated University Presses. 233 p.
- Giese, R.L. et R.A. Casagrande. 1981. Egg development and diapause. Chapitre 4. pp. 145-150. Population dynamics of the gypsy moth. Dans C.C. Doane et M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Sci. Ed. Admin. Tech. Bull. 1584.
- Gogola, E. 1968. The width of the head capsule as related to the sex and the number of caterpillars in *Lymantria dispar* L. Biologia (Bravislava) 23 (8): 610-616.
- Griffiths, K.J. 1976. The parasites and predators of the gypsy moth: a review of the world literature with special application to Canada. Dep. Environ. Can. For. Serv., Sault Ste-Marie Ont. Report O-X-243. 92 p.
- Grimble, D.G. 1975. Releases of *Apanteles melanoscelus* for gypsy moth suppression. State Univ. of N.Y. Coll. of Environ. Sci. and for. Appl. For. Res. Inst. Res. Note 15. 6 p.
- Grison, P. 1955. Régression brusque de *Lymantria dispar* L. par l'action prédatrice de *Calosoma sycophanta* L. dans les suberaies corses. Rev. Zool. Agric. 54 (4-6): 51-56.
- Harrap, K.W. 1972. The structure of nuclear polyhedrosis viruses III. Virus assembly. Virology 50 (1): 133-139.
- Hébert, C. 1981. Observations préliminaires sur l'infestation de la spongieuse, *Lymantria dispar*, dans la région de Cap-de-la-Madeleine, Séminaire de Baccalauréat non-publié. U.Q.T.R. 65 pages.
- Higashiura, Y. 1980. Analysis of factors affecting bird predation on gypsy moth egg masses by using holling's disc-equation. Res. Popul. Ecol. 22 (1): 147-162.
- Howard, L.D. et W.F. Fiske. 1911. The importation into the United States of the parasites of the gypsy moth and the brown-tail moth. U.S. Bur. Entomol. Bull. 91. 344 p.
- Hoxie, R.P. et S.G. Wellso. 1974. Cereal leaf beetle instars and sex, defined by larval head capsule widths. Ann. Entomol. Soc. Am. 67: 183-186.

- Hoy, M.A. 1975a. Hybridization of strains of the gypsy moth parasitoid, *Apanteles melanoscelus*, and its influence upon diapause. *Ann. Entomol. Soc. Amer* 68 (2): 261-264.
- Hoy, M.A. 1975b. Forest and laboratory evaluations of hybridized *Apanteles melanoscelus* (Hym.: Braconidae), a parasitoid of *Porthetria dispar* (Lep.: Lymantriidae). *Entomophaga* 20 (3): 261-268.
- Hoy, M.A. 1976. Establishment of gypsy moth parasitoids in North America: An evaluation of possible reasons for establishment or non-establishment. Pages 215-223 dans J.F. Anderson and H.K. Kaya, eds. *Perspectives in forest entomology*. Academic Press, Inc. New York.
- Ilsley, C.J. Jr., Padhi, S.B., Chase, T. Jr., et A.H. McIntosh. 1980. Inactivation of nuclear polyhedrosis virus on egg surfaces of the gypsy moth, *Lymantria dispar*. Hatching efficiency and virus infection of treated eggs and second generation larval. *Ent. exp. et Appl.* 27: 201-203.
- Jobin, L. 1979. Tête-à-tête avec la spongieuse. *Forêt conservation* 46 (1): 11-14.
- Johnson, P.C., Mason, D.P., Radke, S.L. et T. Tracewskf. 1983. Gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae), egg eclosion degree-day accumulation. *Environ. Entomol.* 12: 929-932.
- Kaston, B.J. 1978. How to know the spiders (3e éd.). The pictured key nature series. Wn. C. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. 272 pages.
- Kegg, J.D. 1971. The impact of gypsy moth: repeated defoliation of oak in New Jersey. *J. For.* 69 (12): 852-854.
- Kegg, J.D. 1973. Oak mortality caused by repeated gypsy moth defoliations in New Jersey. *J. Econ. Entomol.* 66 (3): 639-641.
- Keler, S. 1934. Head measurements of the larvae of *Porthetria dispar* and Dyar's hypothesis. *Pol. Pismo. ent.* 12: 173-180.
- Lance, D. et P. Barbosa, 1981. Host tree influences on the dispersal of first instar gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). *Ecol. Ent.* 6: 411-416.
- Lance, D. et P. Barbosa, 1982. Host tree influences on the dispersal of late instar gypsy moth, *Lymantria dispar*. *OIKOS* 38: 1-7.
- Lautenschlager, R.A., Podgwaite, J.D. et D.E. Watson. 1980. Natural occurrence of the nucleopolyhedrosis virus of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) in wild birds and mammals. *Entomophaga* 25 (3): 261-267.
- Lautenschlager, R.A., Rothenbacher, H. et J.D. Podgwaite. 1978. Response of small mammals to aerial applications of the nucleopolyhedrosis virus of the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Environ. Entomol.* 7 (5): 676-684.

- Lautenschlager, R.A., Rothenbacher, H. et J.D. Podgwaite. 1979. Response of birds to aerial application of the nucleopolyhedrosis virus of the gypsy moth *Lymantria dispar*. Environ. Entomol. 8 (4): 760-764.
- Lebel, D. 1982. Plan de dispersion et considérations sur l'orientation des masses d'oeufs de *Porthetria dispar*, au Cap-de-la-Madeleine. Séminaire de Baccalauréat non-publié. U.Q.T.R. 61 pages.
- Leonard, D.E. 1966. Differences in development of strains of the gypsy moth *Porthetria dispar* (L.). Conn. Agric. Exp. Stn. Bull. 680: 1-31.
- Leonard, D.E. 1968. Sexual differential in time of hatch of eggs of gypsy moth. J. Econ. Entomol. 61 (3): 698-700.
- Leonard, D.E. 1970a. Intrinsic factors causing qualitative changes in populations of *Porthetria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). Can. Entomol. 102: 239-249.
- Leonard, D.E. 1970b. Feeding rhythm in larvae of the gypsy moth. J. Econ. Entomol. 63 (5): 1454-1457.
- Leonard, D.E. 1970c. Intrinsic factors causing qualitative changes in populations of the gypsy moth. Proc. Entomol. Soc. Ont. 100: 195-199.
- Leonard, D.E. 1971a. Population quality. Dans Toward integrated control. U.S. Forest Serv. Res. Pap. NE 194: 7-20.
- Leonard, D.E. 1971b. Airborne dispersal of larvae of the gypsy moth and its influence on concepts of control. J. Econ. Entomol. 64: 638-641.
- Leonard, D.E. 1972. Survival in a gypsy moth population exposed to low winter temperatures. Environ. Entomol. 1 (5): 549-554.
- Leonard, D.E. 1974. Recent developments in ecology and control of the gypsy moth. Ann. Rev. Entomol. 19: 197-229.
- Leonard, D.E. 1981. Biocology of the gypsy moth. pp 9-29. Dans C.C. Doane and M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. Tech. Bull. 1584.
- Leonard, D.E., Bierl, B.A. et M. Beroza. 1975. Gypsy moth kairomones influencing behavior of the parasitoids *Brachymeria intermedia* and *Apanteles melanoscelus*. Environ. Entomol. 4 (6): 929-930.
- Lewis, F.B. 1981. Gypsy moth nucleopolyhedrosis virus: Introduction. Chapitre 6.3 pp. 454-455. Microbials. Dans C.C. Doane and M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Sci. Ed. Admin. Tech. Bull. 1584.

- Long, D.B. 1953. Effects of population density on larvae of Lepidoptera. Trans. R. ent. soc. Lond. 104: 543-585.
- Madrid, F.J. et R.K. Stewart. 1981. The influence of some environmental factors on the development and behavior of the gypsy moth, (*Lymantria dispar* L.) in Quebec. Ann. Soc. Ent. Quebec 26: 191-211.
- Maksimovic, M. 1958. Some effects of the temperature upon diapause of the gypsy moth. Zast. Bilja. 41/42: 23-33.
- Maksimovic, M. 1978. Some research on the relation between the population densities of the gypsy moth and its natural enemies. Zast. Bilja. 29 (1/2): 127-139.
- Maksimovic, M. et I. Sivcev. 1980. A contribution to the investigation of the numerical increase of populations of natural enemies of gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) in forest. Plant Protection 31 (3): 229-238.
- Marshall, E. 1981. The summer of the gypsy moth. Science 213: 991-993.
- Mason, C.J. et M.L. McManus. 1981. Larval dispersal of the gypsy moth. Chapitre 4, pp. 161-202. Population dynamics of the gypsy moth Dans C.C. Doane and M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. Tech. Bull. 1584.
- Mauffette, Y. 1981. Larval feeding preferences and their consequences for the gypsy moth in southern Quebec. M. Sc. Thesis, McGill University, Montréal, Québec. 198 p.
- Metcalf, R.L. et W.H. Luckmann. 1982. Introduction to insect pest management. 2th edition. John Wiley et Sons, 577 p.
- Mihalache, G., Pirvescu, D., Caloianu, M. et T. Popescu. 1978. Les épidémies virales dans les peuplements infestés par le ravageur *Lymantria dispar* L. Plant Protection. No. 143-144. p. 15-27.
- Minott, C.W. 1922. The gypsy moth on cranberry bogs. U.S. Dep. Agric. Bull. 1093. 19 p.
- Moravskaya, A.S. 1973. The influence of adult nutrition on fecundity and length of adult life in *Anastatus disparis* (Hymenoptera: Eupelmidae), an egg parasite of the gypsy moth. Zool. Zh. 52 (12): 1809-1814.
- Morris, R.F. 1957. The interpretation of mortality data in studies on population dynamics. Can. Entomologist 89: 49-69.
- Morris, R.F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. Mem. Entomol. Soc. Can. 31: 332 p.

- Mosher, F.H. 1915. Food plants of the gypsy moth in America. U.S. Dep. Agric. Bull. 250. 39 p.
- Muesebeck, C.F.W. et S.M. Dohanian. 1927. A study in hyperparasitism with particular reference to the parasites of *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg). U.S. Dep. Agric. Bull. 1487. pp. 1-35.
- McLaine, L.S. 1925. The outbreak of the gypsy moth in southern Quebec. 17th Annu. Rep Quebec Soc. Protect. Plants. 1924-25: 32-34.
- McLaine, L.S. 1930. The gypsy moth outbreak in southern Quebec. J. Econ. Entomol. 23 (1): 38-41.
- McLaine, L.S. et S.H. Short. 1926. The gypsy moth situation in Quebec. 56th Annu. Rep. Entomol. Soc. Ont. 1925: 67-69.
- McManus, M.L. 1973. The role of behavior in the dispersal of newly hatched gypsy moth larvae. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Res. Pap. NE For. Stn. NE 267.
- McManus, M.L. et H.R. Smith. 1972. Importance of silk trails in diel behavior of late instars of gypsy moth. Environ. Entomol. 1 (6): 793-795.
- McManus, M.L. et C.J. Mason. 1983. Determination of the settling velocity and its significance to larval dispersal of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). Environ. Entomol. 12: 270-272.
- Nichols, J.D. 1962. The gypsy moth in Pennsylvania. Its history and eradication. Pa. Dep. Agric. Misc. Bull. 4404. 82 p.
- Noiseux, F. 1983. Les micro-mammifères jouent-ils un rôle dans le contrôle de la population de la spongieuse, *Lymantria dispar*, dans la région du Cap-de-la-Madeleine, Québec. Séminaire de Baccalauréat non-publié. U.Q.T.R. 15 pages.
- Nonveiller, G. 1959. Les prédateurs des pontes de *Lymantria dispar* constatés en Yougoslavie au cours de sa gradation de 1945-1950. Zast. Bilja. 52/53: 15-35.
- Odell, T.M. et P.H. Godwin. 1979. Attack behavior of *Parasetigena silvestris* in relation to host density and behavior. Ann. Entomol. Soc. Amer 72 (2): 281-286.
- Odell, T.M. et V.C. Mastro. 1980. Crepuscular activity of gypsy moth adults. Environ. Entomol. 9: 613-617.
- Philogene, B.J.R. et D.M. Benjamin. 1971. Temperature and photoperiod effects on the immature stages and adults of *Neodiprion swainei* (Hymenoptera: Diprionidae). Can. Entomol. 103: 1705-1715.

- Pimentel, D. et M. Shapiro. 1962. The influence of environment on a virus-host relationship. *J. Insect. Pathol.* 4: 77-87.
- Podgwaite, J.D. et H.M. Mazzone. 1981. Development of insect viruses as pesticides: the case of the gypsy moth (*Lymantria dispar*, L.) in North America. *Protection Ecology*, 3: 219-227.
- Podgwaite, J.D., Shields, K.S., Zerillo, R.T. et R.B. Bruen. 1979. Environmental persistence of the nucleopolyhedrosis virus of the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Environ. Entomol.* 8 (3): 528-536.
- Raimo, B. 1975. Infecting the gypsy moth, *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) with nucleopolyhedrosis virus vectored by *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg) (Hym.). *J.N.Y. Entomol. Soc.* 83 (4): 246-247.
- Reardon, R.C. 1976. Parasite incidence and ecological relationships in field populations of gypsy moth larvae and pupae. *Environ. Entomol.* 5 (5): 981-987.
- Reardon, R.C. 1981a. Past history-1900-1960. Chapitre 6.1 pp. 301-302. Parasites. Dans C.C. Doane, and M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Sci. Ed. Admin. Tech. Bull. 1584.
- Reardon, R.C. 1981b. Attempts before 1960. Chapitre 6.1, pp 348-351. Parasites. Dans C.C. Doane and M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Sci. Ed. Admin. Tech. Bull. 1584.
- Reardon, R.C. et J.D. Podgwaite. 1976. Disease - parasitoid relationships in natural populations of *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) in the northeastern United States. *Entomophaga*. 21 (4): 333-341.
- Rollinson, W.D., Lewis, F.B. et W.E. Walters. 1965. The successful use of nuclear-polyhedrosis virus against the gypsy moth. I. *Invert. Pathol.* 7 (4): 515-517.
- Schaffner, J.V.Jr. 1927. Dispersion of *Compsilura concinnata* Meig. beyond the limits of the gypsy moth and the brown-tail moth infestation. *J. Econ. Entomol.* 20 (5): 725-732.
- Semevskii, F.N. 1973. A study of the population dynamics of *Porthetria dispar* L. (Lep.) at low population densities. *Entomol. Obozr* 52 (1): 39-46.
- Short, S.H. 1926. The Henrysburg outbreak of the gypsy moth in Quebec 18th Annu. Rep. Que. Soc. Protect. Plants. 1925-26. 120-122.

- Smith, H.R. et R.A. Lautenschlager. 1978. Predators of the gypsy moth. U.S. Dep. Agric. Combined For. Pest. Res. Dev. Prog. Agric. Handbook 534: 72 p.
- Smith, K.M. 1967. Insect virology. Academic Press, N. York. 256 p.
- Smith, K.M. 1976. Virus-insect relationship. Longman, London. 291 p.
- Steinhaus, E.A. 1949. Principles of insect pathology. McGraw Hill, New York. 757 p.
- Steinhaus, E.A. 1958. Stress as a factor in insect disease. Proc. 10th Inter. Cong. Entomol. (Montréal, 1956), 4: 725-730.
- Sullivan, C.R. et D.R. Wallace. 1972. The potential northern dispersal of the gypsy moth, *Porthetria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) Can. Entomol. 104: 1349-1355.
- Summers, J.N. 1922. Effect of low temperature on the hatching of gypsy moth eggs. U.S. Dep. Agric. Bull. 1080. 14p.
- Teissier, G. 1936. La loi de Dyar et la croissance des arthropodes. Livre Jubilaire. E.L. Bouvier, Stat. Biol. de Roscoff: 335-342.
- Ticehurst, M. et R.A. Fusco. 1976. Release of three *Apanteles* spp against the gypsy moth in Pennsylvania. J. Econ. Entomol. 69 (3): 307-308.
- Ticehurst, M. et R. Reardon. 1975. Malaise trap: a survey tool for collecting the adult stage of gypsy moth parasitoids. Melsheimer Entomol. Serv. 18: 1-4.
- Ticehurst, M., Fusco, R.A., Kling, R.P. et J. Unger. 1978. Observations on parasites of gypsy moth in first cycle infestation in Pennsylvania in 1974-1977. Environ. Entomol. 7 (3): 355-358.
- Tigner, T.C. 1974. Gypsy moth parasitism in New York State. A manual for field personnel. State Univ. N.Y. Coll. Environ. Sci. For., Appl. For. Res. Inst. AFRI Res. Rep. 21: 34 p.
- Tigner, T.C., Palm, C.E. et C.E. Jackson. 1974. Gypsy moth parasitism under and outside burlap skirts at two heights. State Univ. N.Y. Coll. Environ. Sci. For., Appl. For. Res. Inst. AFRI Re. Rep. 20: 7 p.
- Tinsley, T.W. 1979. The potential of insect pathogenic viruses as pesticidal agents. Ann. Rev. Entomol. 24: 63-87.
- Turcek, F.J. 1948. Birds in an oak forest during a gypsy moth outbreak in South-Slovakia. Amer. Mid. Nat. 40 (2): 391-394.

- Van Sickle, D. et R.M. Weseloh. 1974. Habitat variables that influence the attack by hyperparasites of *Apanteles melanoscelus* cocoons. J.N.Y. Entomol. Soc. 82 (1): 2-5.
- Vasiljevic, L. 1958. Influence of the temperature oscillations in the nature upon the development of the polyhedry among gypsy moth. Zast. Bilja. 41/42: 57-66.
- Vasiljevic, L. 1961. Susceptibilité des chenilles du Bombyx disparate (*Lymantria dispar* L.) envers la polyedrie dans les diverses phases de gradation de leur développement dans la nature. Entomophaga. 6: 229-276.
- Vasiljevic, Z.L. et M. Injac. 1973. A study of gypsy moth viruses originating from different geographical regions. Plant Protection, 24: 169-186.
- Versoi, P.L. et W.G. Yendol. 1982. Discrimination by the parasite, *Apanteles melanoscelus*, between healthy and virus-infected gypsy moth larvae. Environ. Entomol. 11: 42-45.
- Wagner, T.L. et D.E. Leonard. 1980. Mortality factors of satin moth, *Leucoma salicis* (Lep.: Lymantriidae) in aspen forests in Maine. Entomophaga 25 (1): 7-16.
- Wallis, R.C. 1957. Incidence of polyhedrosis of gypsy moth larvae and the influence of relative humidity. J. Econ. Entomol 50 (5): 580-583.
- Webber, R.T. et J.V. jr. Schaffner. 1926. Host relations of *Compsilura concinnata* Meigen, an important tachinid parasite of the gypsy moth and the brown-tail moth. U.S. Dep. Agri. Bull. 1363. 32 p.
- Weseloh, R.M. 1973. Relationships of natural enemy field populations to gypsy moth abundance. Ann. Entomol. Soc. Amer. 66 (4): 853-856.
- Weseloh, R.M. 1974a. Relationships between different sampling procedures for the gypsy moth, *Porthetria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) and its natural enemies. Can. Entomol. 106: 225-231.
- Weseloh, R.M. 1974b. Host recognition by the gypsy moth larval parasitoid, *Apanteles melanoscelus*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 67 (4): 583-587.
- Weseloh, R.M. 1976a. Reduced effectiveness of the gypsy moth parasite *Apanteles melanoscelus* in Connecticut due to poor seasonal synchronization with its host. Environ. Entomol. 5 (4): 743-746.
- Weseloh, R.M. 1976b. Behavioral responses of the parasite, *Apanteles melanoscelus* to gypsy moth silk. Environ. Entomol. 5 (6): 1128-1132.
- Weseloh, R.M. 1977a. Mating behavior of the gypsy moth parasite, *Apanteles melanoscelus*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 70 (4): 549-554.

- Weseloh, R.M. 1977b. Effects on behavior of *Apanteles melanoscelus* females caused by modifications in extraction, storage and presentation of gypsy moth silk kairomone. *J. Chem. Ecol.* 3 (6): 723-735.
- Weseloh, R.M. 1978. Seasonal and spatial mortality patterns of *Apanteles melanoscelus* due to predators and gypsy moth hyperparasites. *Environ. Entomol.* 7 (5): 662-665.
- Weseloh, R.M. 1979. Competition among gypsy moth hyperparasites attacking *Apanteles melanoscelus*, and influence of temperature on their field activity. *Environ. Entomol.* 8 (1): 86-90.
- Weseloh, R.M. 1980a. Behavioral changes in *Apanteles melanoscelus* females exposed to gypsy moth silk. *Environ. Entomol.* 9: 345-349.
- Weseloh, R.M. 1980b. Host recognition behavior of the tachinid parasitoid, *Compsilura concinnata*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 593-601.
- Weseloh, R.M. 1981. *Apanteles melanoscelus* (Ratzeburg). Chapitre 6.1 pp. 399-402. Parasites. Dans C.C. Doane et M.L. McManus (eds.). The gypsy moth: research toward integrated pest management. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Ed. Admin. Tech. Bull. 1584.
- Weseloh, R.M. 1983. Population sampling method for cocoons of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) parasite, *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae) and relationship of its population levels to predator and hyperparasite - induced mortality. *Environ. Entomol.* 12: 1228-1231.
- Weseloh, R. M. et J.F. Anderson. 1975. Inundative release of *Apanteles melanoscelus* against the gypsy moth. *Environ. Entomol.* 4 (1): 33-36.
- Weseloh, R.M. et T.G. Andreadis. 1982. Possible mechanism for synergism between *Bacillus thuringiensis* and the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) parasitoid, *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75: 435-438.
- Weseloh, R.M., Andreadis, R.G., Moore, R.E.B. et J.F. Anderson. 1983. Field confirmation of a mechanism causing synergism between *Bacillus thuringiensis* and the gypsy moth parasitoid, *Apanteles melanoscelus*. *J. Invert. pathol.* 41: 99-103.
- Whittaker, R.H. et P.L. Marks. 1975. Methods of assessing terrestrial productivity pp. 55-118 Dans Lieth, H. et R.H. Whittaker (eds.) Primary productivity of the biosphere. Springer-Verlag, N.Y.
- Wollam, J.D. Yendol, W.G. et F.B. Lewis. 1978. Evaluation of aerially-applied nuclear polyhedrosis virus for suppression of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Res. Pop. NE-396. 8 p.

- Woods, T.A.D. 1960. Note on predation by *Calosoma frigidum* Kby. on *Operophtera bruceata* Hulst. Proc. Ent. Soc. Brit. Columbia 57: 57.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 620 p.
- Zecevic, D. 1972. Egg laying rhythm of gypsy moth females. (*Lymantria dispar* L.). Zast. Bilja. 23 (119/120). 231-237.
- Zecevic, D. 1976. Influence of population density on the number of male copulations and on female fertility in the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) Zast. Bilja. 27 (135): 17-27.