

Phénomène de résistance naturelle d'épinettes blanches à la tordeuse des bourgeons de l'épinette

Éric Bauce

Eric.bauce@sbf.ulaval.ca

Université Laval

Nathalie Carisey

Nathalie.carisey@ffg.ulaval.ca

Université Laval

Bruno Boulet

Bruno.boulet@mrnf.gouv.qc.ca

Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec

INTRODUCTION

La tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* (Clem), (TBE) est le plus important ravageur entomologique des forêts résineuses de l'est de l'Amérique du Nord. La dernière épidémie de tordeuses (1968-1990) a engendré des pertes d'environ 180 millions de mètre cube de bois (Boulet 2001) par mortalité et environ autant en perte de croissance. Depuis quelques années, une nouvelle épidémie se développe lentement dans diverses régions du Québec (Outaouais, Lac-Saint-Jean, Mauricie et Bois-Francs). Le développement de cette épidémie combinée à la conjoncture forestière présente de rareté de la ressource ligneuse est particulièrement inquiétant.

Pour pallier à la rareté croissance de ressource ligneuse, le nouveau régime forestier québécois de même que les approches préconisant le zonage fonctionnel du territoire forestier prévoient la mise en place de plantations d'essences à croissance rapide dont l'épinette blanche, un des arbres hôtes préférentiel de la TBE. Toutefois, d'un point de vue entomologique, cette stratégie est très risquée car de nombreuses théories indiquent que la croissance rapide des plantes ligneuses va de pair avec une faible résistance des arbres aux insectes. C'est le cas de la théorie de la vigueur des plantes de Price (1991) et de celle de la balance C/N de Bryant *et al* (1983). Ces théories sont d'ailleurs en accord avec plusieurs travaux sur la TBE (Bauce 1996, Herms et Mattson 1992) de même que sur d'autres insectes (Lunderstadt 1998, Gerhardt 1998).

Pour pallier au phénomène prévisible de faible résistance des épinettes à croissance rapide à la TBE, on peut envisager des pulvérisations d'insecticide biologique comme le Bt. Des études récentes (Bidon 2000; Bauce *et al.* 2002) ont cependant montré que les profils biochimiques du feuillage d'arbres en pleine vigueur réduisent l'efficacité des traitements au Bt et obligent l'utilisation de formulation à très forte concentration et des séquences d'arrosage multiples, ce qui est d'une part coûteux et d'autre part moins bien accepté d'un point de vue environnemental. L'utilisation de plant transgénique produisant des toxines de Bt est une autre avenue mais dans ce cas-ci c'est le phénomène de développement de résistance de l'insecte à la toxine qui est à craindre. En effet, les effets sublétaux de la toxine entraînent un ralentissement du développement de l'insecte et a pour conséquence que les insectes résistants s'accouplent entre eux car les populations locales ont déjà terminées leur développement au moment où les insectes résistants sont prêts à s'accoupler. Ce phénomène qui a récemment été observé dans les champs de soja en Caroline du Nord (Gould comm. Pers.) s'est traduit par une explosion d'insecte ravageur dans cette région en 1999. D'autre part, dans le cas des épinettes blanches transgéniques Bauce *et al* (soumis) ont montré que ces arbres possèdent des substances qui rendent inefficaces la toxine produit par le gène de Btk. Une avenue prometteuse consisterait à trouver des arbres possédant une résistance naturelle simple et préférentiellement multiple à l'insecte. Ces arbres pourraient être utilisés en plantation d'arbres naturellement résistants.

Des épinettes blanches apparemment résistantes à la TBE et possédant une bonne croissance annuelle ont été détectées dans une plantation d'épinettes à croissance rapide (test de provenance) d'environ 40 ans située dans une zone sévèrement infestée par la TBE (>50 larves / branche de 45cm) depuis 1999. Ces individus très peu défoliés sont éparpillés dans la plantation et entourés d'individus sévèrement défoliés depuis plusieurs années (Figure 1). Des excuvies de chrysalide ont été observées sur les arbres résistants sans toutefois noter des niveaux importants de défoliation (< 20%). Les travaux exploratoires que nous avons réalisés à l'été 2000 et 2001 ont montré que les arbres sains débourent presque 3 semaines après les arbres défoliés (Figure 2) et contiennent de très forts niveaux de monoterpènes comparativement aux arbres affectés. Plusieurs études ont montré, chez divers systèmes arbres-insectes, que la phénologie du débourrement est apte à influencer fortement les performances des défoliateurs (Lawrence *et al* 1997, Alfaro *et al* 2000, Virtanen et Neuvonen 1999, Ostaff *et al* 2000). D'autre part, les monoterpènes constituent d'importants composés de défense des plantes ligneuses contre les insectes (voir revue par Gershenson et Croteau 1991, Tiberi *et al* 1999). Dans le cas de la TBE, les monoterpènes ont été positivement corrélés avec la forte résistance des jeunes sapins baumiers comparativement aux arbres matures (Bauce *et al.* 1994). Quoi qu'il en soit, une multitude de facteurs pourraient expliquer la résistance apparente des épinettes saines que nous avons détectée.



Figure 1



Figure 2

La résistance d'une plante à un insecte est le résultat d'un ensemble de mécanisme d'antibiose et/ou de tolérance aux dégâts (Tollrian et Harvell 1999, Rosenthal et Berenbaum 1991). L'antibiose, pour sa part, peut résulter d'une multitude de facteurs de résistance allant des défenses mécaniques (Levin 1973, Burr et Clancy 1993) aux interactions complexes entre les allomones, les phéromones, l'accouplement, la ponte, les préférences alimentaires des larves et leur croissance (Ahmad 1983). La phénologie du débourrement (Ostaff *et al* 2000), la phénologie de la croissance des pousses (Lawrence *et al* 1997, Carroll 1999), la dureté du feuillage (Lawrence *et al* 1997) et les caractéristiques chimiques du feuillage (Bauce 1996, Bauce *et al.* 2001) constituent aussi des facteurs importants d'antibiose. De nombreux travaux ont montré que la qualité nutritive et allélochimique du feuillage consommé par les insectes phytophages influence plusieurs facettes de leur comportement et de leurs populations dont leur propension à s'alimenter (Albert et Bauce 1994), la survie des larves (Bauce *et al* 1994, Carisey et Bauce 1997), le comportement d'oviposition (Stadler 1974, Dodds 1996), le succès reproducteur (Delisle 1997), la fécondité (Carisey et Bauce 1997) et les performances des progénitures (Carisey et Bauce 2002, Clancy 1992). La qualité du feuillage influence aussi le succès des agents biotiques de contrôle (Benz 1987, Hare 1992, Schuler and Van Hemden 2000, Bauce *et al.* 2001) de même que la dynamique des populations de plusieurs espèces d'insectes phytophages (Mason et Paul 1999). En ce qui concerne les composés chimiques jouant un rôle prédominant dans l'alimentation et les performances des insectes phytophages, ceux-ci ont fait l'objet de revues de littérature exhaustive : tannins (Bernays 1981, Bernays *et al* 1989, Mueller *et al* 1999), terpènes

(Gershenzon et Croteau 1991, Tiberi et al. 1999), phénols (Mattson et Scriber 1987), azotes (Brodbeck et Strong 1989), nutriments (Slansky et Rodriguez 1987), eau (Mattson et Scriber 1987), sucres solubles (Dadd 1985). Certains de ces composés comme les tannins ont d'ailleurs été récemment impliqués comme facteur principal de résistance de certains génotypes de plantes aux insectes ravageurs (Veeranna 1998, Gruppe *et al* 1999, Schafellner *et al* 1999, Newton *et al* 1999).

Selon la théorie d'adaptation locale des insectes, l'hétérogénéité spatiale des caractéristiques reliées aux systèmes de défense, aux aspects nutritifs et aux traits phénologiques des plantes pérennes structure les populations entomologiques en groupes génétiquement distincts adaptés au phénotype de leur plante hôte (Edmunds et Alstad 1978, Karban 1989, Mopper et Strauss 1998). Dans un tel contexte il est non seulement important de cerner les mécanismes de résistance des épinettes blanches que nous avons trouvées mais aussi de déterminer dans quelle mesure la TBE serait en mesure de s'adapter à ces mécanismes. Cet aspect pourrait avoir une grande influence sur les stratégies de déploiement des arbres résistants à la TBE.

L'objectif principal des travaux de recherche proposés dans cette étude consiste à élucider le ou les mécanismes impliqués dans la résistance apparente d'épinettes blanches récemment trouvées dans une plantation fortement infestée par la TBE. Pour atteindre cet objectif nous posons l'hypothèse suivante : La phénologie du débourrement et les caractéristiques chimiques foliaires (nutritives et allochimiques pour les larves, allochimique pour les femelles adultes) permettent à ces épinettes de résister à la TBE.

Le deuxième objectif de cette étude consiste à tester l'hypothèse selon laquelle la TBE peut développer des mécanismes d'adaptation aux arbres apparemment résistants sélectionnés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le but d'élucider les facteurs de résistances impliqués dans la résistance apparente des épinettes blanches, des élevages de terrain, des élevages de laboratoire, des analyses chimiques foliaires, des analyses des caractéristiques phénologiques des arbres hôtes de même que des épreuves biologiques en laboratoire ont été réalisés. Des expériences de transfert réciproque de progéniture issue de parents récoltés sur arbre résistant et susceptible ont aussi été réalisées pour tester la capacité d'adaptation de la TBE aux arbres résistants.

Un total de 7 arbres résistants et 7 arbres susceptibles ont été sélectionnés pour les travaux d'élevage de terrain et les études de profil biochimique foliaire. En 2002 et 2003, deux cohortes de 20 larves par branche ont été installées sur chacun des arbres à divers moments avant le débourrement des arbres résistants (5 et 2 semaines en 2002, 2 et 4 semaines en 2003) et au moment du débourrement de ces mêmes arbres. Les branches utilisées étaient exemptes de population indigène compte tenu que des sacs de mousseline y ont été installés à l'automne précédent avant la ponte des insectes femelles. En 2003 et en 2004, des tests d'élevages réciproques ont été effectués à l'aide de progéniture provenant d'arbres susceptibles et résistants. Des accouplements effectués en laboratoire à partir d'insectes élevés sur le terrain ont permis d'obtenir des familles de TBE caractéristiques des deux types de population testées. Les membres de chacune des familles ont été répartis sur des arbres susceptibles et résistants (2 cohortes de 20 larves par origine de population de TBE (susceptible et résistant) par type d'arbre (susceptible et résistant) (Figure 3). Les performances biologiques des insectes (croissance, développement et survie) de même que les dégâts engendrés (% défoliation) ont été mesurés. La fécondité de même que la survie hivernale des insectes élevés en 2002 ont aussi été déterminées.



Figure 3

Les progénitures issues d'élevage sur le terrain ont aussi été élevées sur substrat artificiel de façon à comparer leur performance sur nourriture équivalente.

Les profils biochimiques des arbres étudiés (minéraux, composés secondaires et composés nutritifs) ont été analysés selon les méthodes décrites par Bauce (1996).

RÉSULTATS OBTENUS

Les élevages de terrain effectués en 2002, 2003 et 2004 ont permis de confirmer la forte résistance à la TBE des épinettes blanches sélectionnées. Sur les arbres résistants, les taux de défoliation étaient de 2 %, 25 % et 22 % en moyenne alors sur les susceptibles le taux moyen était de 65 %, 60 % et 70 % en 2002, 2003 et 2004 respectivement. En 2001, ces taux étaient de 7 % sur les résistants et de 70 % sur les susceptibles. Cette différence de défoliation n'est pas due au fait que les adultes femelles sélectionneraient de façon préférentielle les arbres susceptibles car les résultats de terrain de 2002 et de 2003 sur la distribution des œufs en fonction de la résistance des arbres montrent que la ponte est distribuée de façon assez uniforme sur les deux types d'arbre (415 et 365 œufs/branche de 45 cm chez les arbres résistants et 323 et 375 chez les susceptibles).

La résistance des épinettes sélectionnées est directement reliée aux effets délétères de celles-ci sur les larves de TBE. Les implantations d'insecte sur le terrain ont montré des taux de mortalité des larves implantées variant entre 94 % et 68 % sur les arbres résistants et entre 51 % et 30 % sur les susceptibles entre 2002 et 2004. Nos travaux nous ont permis de démontrer d'importantes différences entre les insectes issues d'arbre résistants et ceux provenant d'arbres susceptibles. En effet, les résultats des travaux d'élevage sur le terrain en réciprocity ont montré que même si les parents ont des fécondités similaires quelque soit leur origine alimentaire, les progénitures de TBE élevées sur arbre résistant ont des taux de survie hivernale deux fois plus élevés (90 %) que celles issues d'arbre susceptible (48 %). De plus, les progénitures provenant de parents élevés sur arbre résistants ont montré des performances biologiques (survie, développement, poids des chrysalides) supérieures à celles provenant de parents élevés sur arbres susceptibles quelque soit le type d'élevage (nourriture artificielle, feuillage d'arbre résistant, feuillage d'arbre susceptible). Ces résultats indiquent que les arbres résistants exercent une certaine pression de sélection sur l'insecte.

La forte quantité de monoterpène dans le feuillage d'arbres résistants (26 % à 30 % de plus que pour les arbres susceptibles) pourrait en partie expliquer le faible taux d'alimentation des larves sur ces arbres. Bauce *et al* (1994, 1996) ont déjà démontré une forte relation négative entre les taux de monoterpène foliaire et les taux d'alimentation des larves de TBE. Outre les différences quantitatives de composition monoterpénique foliaire, nous avons aussi détecté des différences de type qualitatif. En effet, contrairement aux arbres résistants, les arbres susceptibles ne contiennent pas de Bornéol et de D-3-carene.

Nos résultats d'élevage de terrain couplés aux analyses biochimiques foliaires indiquent que la résistance des épinettes serait reliée en partie à un contenu élevé en substances polyphénoliques (polyphénols totaux (+12 à +20 %, tannins condensés (+110 %)) qui semblent entraîner des forts niveaux de mortalité larvaire.

Des variations qualitatives ont aussi été détectées dans les profils phénoliques des arbres résistants et susceptibles. Ces résultats ont été confirmés suite à des épreuves biologiques en laboratoire à l'aide d'extraits polyphénoliques d'épinette incorporés dans une nourriture artificielle (Bauce et al. Soumis).

D'autre part, une expérience histologique à partir de larves nourries avec de la nourriture artificielle additionnée de substances polyphénoliques nous a permis de détecter d'importants dommages au système digestif causés par les polyphénols. Les variations quantitatives en polyphénols ne sont pas les seuls responsables de la résistance des épinettes car les effets délétères des variations quantitatives des polyphénols sur l'insecte tendent à plafonner avec la concentration (Bauce et al. soumis). Les variations quantitatives en polyphénol et les variations en monoterpènes semblent constituer un ensemble de paramètres qui confèrent à ces épinettes une bonne résistance à l'insecte.

Globalement, les épinettes résistantes ont des taux de composés secondaires de défense (polyphénols et monoterpènes) nettement plus élevés que les arbres susceptibles. Ces composés ont des impacts significatifs sur la mortalité et l'alimentation larvaire. Ces effets se traduisent par de très faibles niveaux de défoliation des arbres et ceci même en situation de population très élevée de TBE (60 L2/ br. 45 cm et +) et même si les arbres résistants offrent à l'insecte du feuillage à profil nutritif azoté plus élevé que les arbres susceptibles. En effet, au quatrième stade larvaire, lequel est assez bien synchronisé entre les résistants et les susceptibles, les taux d'azote sur les arbres résistants sont entre 20 % et 33 % supérieurs à ceux des arbres susceptibles. Cependant, le fait que cette différence s'estompe au sixième stade larvaire indique qu'elle est surtout due au débourrement tardif des arbres résistants (2 à 3 semaines plus tard que les susceptibles). Cette différence en composés azotés en début de développement larvaire pourrait, à première vue, expliquer le fait que les insectes sur arbres résistants ont des poids de chrysalide nettement supérieurs comparativement à ceux sur arbres susceptibles (femelles +22 % à +30 %, mâles +22 % à +33 %). Cependant, les vitesses de développement larvaire étant similaires dans les deux cas, il est peu probable que l'azote puisse expliquer ce résultat. Il est plus probable ici que les poids plus élevés des insectes évoluant sur arbres résistants soient le résultat d'une pression de sélection induite par une mortalité larvaire plus grande sur arbres résistants.

Les résultats des accouplements en laboratoire d'adultes récoltés sur les arbres étudiés ont montré que les femelles provenant d'arbres résistants (AR) et susceptibles (AS) produisent un nombre équivalent d'œufs (AR=56, AS=62), un nombre équivalent d'œufs stériles (AR=20, AS=19) et un nombre équivalent de larves de deuxième stade larvaire (L2) (AR=27, AS=27). L'absence de relation entre le poids des chrysalides et la fécondité des femelles renforce l'hypothèse de pression de sélection exercée par les arbres résistants selon laquelle seuls les insectes les plus performants survivraient sur les arbres résistants.

Une partie des larves F1 obtenues lors des accouplements a été transférée sur nourriture artificielle une fois leur diapause complétée pour vérifier cette hypothèse de pression de sélection exercée par les arbres résistants sur la TBE. Les résultats obtenus ont confirmé cette hypothèse. En effet, les taux de mortalité sur nourriture artificielle des larves issues de parents provenant d'arbre résistant (55 %) étaient nettement inférieurs à celles issues de parents provenant d'arbre susceptible (75 %) et ceci même si la nourriture artificielle était la même pour les deux groupes de larves. Les résultats des expériences de transfert réciproque effectués à partir de l'autre partie de la population F1 vont dans le même sens que notre hypothèse.

L'important décalage phénologique de trois semaines au niveau du débourrement entre les deux types d'arbre (débourrement tardif des arbres résistants) pourrait, à première vue, être considéré comme un élément important de résistance à la TBE. Ce phénomène a souvent été soulevé comme hypothèse de résistance apparente des épinettes noires à la TBE. Toutefois, nos résultats d'implantation de TBE à divers moments à partir de la sortie de diapause des larves de terrain (T1 : -5sem. avant débourrement AR, -2sem avant débourrement AS; T2 : -3sem avant débourrement AR, débourrement AS; T3 : débourrement AR, +3 sem après débourrement AS) indiquent que ce décalage phénologique ne contribue pas à la résistance des épinettes. Ces résultats concordent avec ceux de Lawrence *et al.* 1997 qui ont étudié les impacts du décalage phénologique sur la TBE de l'ordre de 3 semaines avant et 3 semaines après le débourrement de l'épinette blanche.

Nous avons aussi, dans le cadre de cette étude, étudié les interactions entre les polyphénols des épinettes blanches et le biopesticide Bt de façon à vérifier si on ne pouvait pas cumuler ces facteurs nuisant à l'insecte pour assurer une protection totale des arbres hôtes. Les résultats ont montré que cette approche n'est pas viable car les deux types de composé s'antagonisent de sorte que l'effet combiné des deux composés est moins délétère pour l'insecte que leurs effets individuels respectifs (Bauce et al soumis).

Durant cette étude, nous avons réussi à cloner par bouturage quelques candidats très résistants à l'insecte. Présentement nous avons réussi à obtenir quelques plants par bouturage qui ont développé avec succès un système racinaire. La résistance de ces plants demeure cependant à être vérifiée. En ce qui concerne le marcottage, nos travaux n'ont pas été fructueux. Nous avons, de plus, un stock de graines provenant d'arbres résistants croisés entre eux.

CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS

Ce projet de recherche a permis de sélectionner des épinettes blanches possédant des caractéristiques leur conférant une bonne résistance à la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Bien que ces épinettes se démarquent par une phénologie très tardive du débourrement, ce sont des critères de composition biochimique du feuillage qui semblent conférer à ces arbres une forte résistance à la TBE. Plusieurs groupes de composés secondaires (terpènes et polyphénols) sont impliqués dans ce phénomène de résistance. D'autres travaux seront requis pour identifier le ou les composés spécifiques impliqués.

La résistance de certains des plants étudiés a été particulièrement stable sur la période de trois ans durant laquelle l'étude a été conduite. Cependant, un suivi à plus long terme sera nécessaire pour s'assurer que cette résistance est stable dans le temps. Ceci est d'autant plus pertinent que certains plants ont montré une résistance variable dans le temps.

Au cours de la période d'étude, les populations de TBE ont montré des signes d'adaptation aux arbres résistants. Cependant l'insecte n'a pas été en mesure de s'adapter au point de contrer la résistance. Avant de déployer ces plants sur le terrain à grande échelle, la capacité d'adaptation de l'insecte devra être étudiée sur une plus longue période de façon à mettre en place des stratégies de déploiement de ces plants résistants.

Nous avons été en mesure de cloner quelques plants prometteurs qui pourraient être utilisés dans le futur dans le cadre des programmes de reboisement. La résistance de ces plants demeure cependant à être vérifiée.

REMERCIEMENTS

Ce projet de recherche a été financé par l'action concertée du MRNFQ-FQRNT et par le Conseil de recherche en science naturelle et en génie du Canada (subvention à la découverte à É. Bauce). Nous remercions toutes l'équipe du laboratoire d'entomologie forestière de l'Université Laval (M. Charest, R. Bérubé, D. Akkus, F. Saucier, K. Bédar, M. Kumbasli, P. Huron, C. Tremblay, E. Bélanger) de même que la direction de la conservation des forêts du Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec.

LITTÉRATURE CITÉE

Ahmad 1983. Academic Press 257pp. **Albert, P.J. et Bauce E. 1994.** Environmental Entomology 23 :645-653. **Alfaro et al. 2000.** Forest Ecology and Management 127 : 19-29. **Alonso et al. 2001.** Ecoscience 8 : 26-31. **Bauce, E. 1996.** The Forestry Chronichles 72 : 393-398. **Bauce, E et al 1994.** Oecologia 97 : 499-507. **Bauce et al 2001.** ISBN 0-662-86034-9. **Bauce et al. 2002.** Agricultural and Forest Entomology 4:57-70. **Bauce, E. et Carisey N., 1996.** Oecologia 105 : 126-131. **Bernays, E 1981.** Ecological Entomology 6 : 353-360. **Bernays et al. 1989.** Advances in Ecological Research 19 : 263-302. **Benz 1987.** Dans : Epizootiology of insect diseases. Pp. 177-214 Wiley NY. **Bidon, Y. 2000.** Thèse de doctorat. Université Laval. Québec Ca. **Boulet. 2001.** ISBN 0-662-86034-9. **Brodbeck et Strong. 1989.** Dans : Insect Outbreak. Academic Press 347-364. **Bryant, J.P et al. 1983.** Oikos 40 : 357-368. **Burr, KE, et Clancy KM. 1993.** Journal of Economic Entomology 86 : 93-99. **Carisey, N et Bauce ,E 1997.** Canadian Journal of Forest Research 27 :257-264. **Carisey, N. et Bauce E. 2002.** Bulletin of Entomological Research (sous presse). **Carroll, A. 1999.** The Canadian Entomologist 131 :659-669. **Clancy, K. 1992.** Ecological Entomology 17 : 189-197. **Dadd, 1985.** Dans : Comprehensive Insect Physiology Pergamon Press 313-390. **Delisle, J. 1997.** Functional Ecology 11 : 451-463. **Dodds, K et al. 1996.** Great Basin Naturalist 56 : 135-141. **Edmunds and Alstad 1978.** Science 199 : 941-945. **Falconer et Mackay 1996.** Introduction to quantitative genetics. Longman. Essex. **Feeny, P. 1970.** Ecology 51 : 565-581. **Gerhard, K. 1998.** Tree 13 : 88-95. **Gershenson et Croteau 1991.** Dans : Phytochemical Adaptation to Stress. Plenum Press pp 273-320. **Gruppe, A. et al. 1999.** Forest Ecology and Management. 121 : 113-121. **Han, E. et Bauce, E. 1997.** Environmental Entomology 26 : 307-310. **Han, E. et Bauce, E. 1998.** Ecological Entomology 23 : 160-167. **Han et Bauce 2000.** Rec. Res. Dev. Entomol. 3 : 43-54. **Hare 1992.** Effects of plant variations on herbivore-natural enemy interactions pp. 278-298. Univ. Chicago press Chicago. **Herms, D.A. et Mattson, W.J. 1992.** Quaterly Review of Biology 67 :283-335. **Horton et al 1991.** Environ. Entomol. 20 : 410-418. **Karban 1989.** Nature 340 : 60-61. **Lawrence, R et al 1997.** The Canadian Entomologist 129 :291-318. **Lamontagne et al. 2000.** Oecologia 124 : 318-331. **Levin. 1973.** Quartely Review of Biology 48 : 3-15. **Lunderstadt, L. 1998.** Journal of Applied Entomology 122 : 319-322. **Mason RR et Paul HG. 1999.** Forest Science 45 : 15-25. **Mattson, W et Scriber 1987.** Dans : Nutritional Ecology of Insects. Wileys and Sons 105-146. **Mopper**

and Strauss 1998. Genetic structure and local adaptation in natural insect population. Chapman and Hall NY. **Mueller.H et al. 1999.** Secondary-Plant-Products. Nottingham University Press UK. **Newton,AC. et al. 1999.** Agricultural and Forest Entomology 1 : 11-18. **Nienstaedt, H et King J.P. 1970.** Dans : FAO/IUFRO 2nd WCFTB. 61-80. **Ostaf, D. et al. 2000.** Journal of Animal Ecology 69 : 263-273. **Price , P.W. 1991.** Oikos 62 : 244-251. **Rosenthal and Berenbaum 1991.** Herbivores : their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press NY. **Rossiter 1998.** Dans : Mopper and Strauss pp 113-138. . Genetic structure and local adaptation in natural insect population. Chapman and Hall NY. **Schafellner, C. et al. 1999.** The Canadian Entomologist 131 : 373-385. **Schuler and Van Emden 2000.** Agric. and For. Entomol. 2 : 19-24. **Slansky et Rodriguez. 1987.** Nutritional Ecology of Insect. Wiley and Sons. **Stadler, 1974.** Entomologia Experimentalis et Applicata 17 : 176-188. **Thomas, AW. 1976.** CFS Information report M-X-60 : 8pp. **Tiberi,R. et al. 1999.** Phytoparasitica 27 : 263-272. **Tollrian and Harvell 1999.** The ecology and evolution of inducible defenses. Princetown University press. **Veeranna,R. 1998.** Insect Environment 4 : 5-6. **Virtanen, T. et Neuvonen, S. 1999.** Oecologia 120 : 92-101