



# **Captures de *Mythimna unipuncta* (Lépidoptères: Noctuidés) au Québec et influence de la température sur la biologie reproductive des femelles**

**Mémoire**

**Sandrine Lemaire-Hamel**

**Maîtrise en biologie végétale - avec mémoire**  
**Maître ès sciences (M. Sc.)**

Québec, Canada

**Captures de *Mythimna unipuncta*  
(Lépidoptères: Noctuidés) au Québec et  
influence de la température sur la biologie  
reproductive des femelles**

**Mémoire**

**Sandrine Lemaire-Hamel, agr.**

Sous la direction de :

Valérie Fournier, directrice de recherche

Julien Saguez, codirecteur

## Résumé

La légionnaire uniponctuée (*Mythimna unipuncta*, Haworth) est un papillon de nuit qui migre des États-Unis vers le Québec chaque printemps. La descendance de ces individus peut être la cause de défoliation importante dans les champs agricoles, particulièrement en grandes cultures. Ainsi, le Réseau d'avertissement phytosanitaire (RAP) québécois surveille l'arrivée des adultes mâles sur son territoire dans le but de prédire l'arrivée et la répartition des infestations de chenilles. Malheureusement, il n'y a pas toujours de lien entre les captures de papillons mâles et les dommages observés au champ. L'objectif de ce projet de maîtrise était d'acquérir de nouvelles connaissances sur l'arrivée de la légionnaire uniponctuée dans la province et d'étudier la biologie reproductive des femelles afin d'améliorer les prédictions faites par le RAP à l'égard de ce ravageur. Dans le cadre du premier volet, les adultes des deux sexes ont été capturés à l'aide de pièges alimentaires attractifs sur onze sites en 2018 et 2019, puis les femelles ont été disséquées pour déterminer leur statut reproducteur. Pour le deuxième volet de l'étude, 126 couples sexuellement matures -provenant d'élevages en laboratoire maintenus à 25°C- furent soumis à des températures constantes de 10, 17 et 25°C dans le but de tester l'influence de températures fraîches sur plusieurs traits reproducteurs des femelles, soit : la fécondité journalière et totale, le délai entre la formation du couple et la ponte, la période de ponte (nombre de jours entre le premier et le dernier jour de ponte), le nombre de jours de ponte, le pourcentage d'accouplement et la fréquence d'accouplement à vie. Les analyses ont révélé que les mâles migrent en même temps que les femelles, mais leur abondance ne représente toujours pas celle des femelles. De plus, les femelles de la légionnaire uniponctuée tolèrent mieux les températures fraîches (10-17°C) que les températures élevées (25°C).

## **Abstract**

The true armyworm (*Mythimna unipuncta*, Haworth) moth migrates to the province of Quebec each spring. The offspring of these individuals cause significant defoliation of agricultural fields such as corn crops. Thus, the Quebec's pest monitoring network (Réseau d'avertissement phytosanitaire, RAP) follows the arrival of adult males onto its territory in order to predict the arrival and distribution of caterpillar infestations. Unfortunately, there is not always a clear link between catches of male moths and field damage. The objective of this master's project was to acquire new knowledge on the arrival of the true armyworm moths and the reproductive biology of females to improve the accuracy of pest alerts made by the province's monitoring network. In the first part of the study, adults of both sexes were captured at eleven sites between 2018 and 2019 using feeding attractants, then, females were dissected to determine their reproductive status. For the second part of the study, 126 sexually mature couples -laboratory reared at 25 °C- were subjected to constant temperatures of 10, 17 and 25°C in order to test the influence of cool temperatures on female reproductive traits, namely: lifetime fecundity, daily fecundity, delay between couple formation and egg laying, oviposition period (number of days between the first and last days of oviposition), number of oviposition days inside the oviposition period, mating percentage and lifetime mating frequency. Analyses revealed that males migrate at the same time as females, but their abundance does not consistently represent that of females. In addition, females have a better tolerance for cooler temperatures (10-17°C) than warmer ones (25°C).

## Table des matières

RÉSUMÉ .....	III
ABSTRACT .....	IV
TABLE DES MATIÈRES.....	V
LISTES DES TABLEAUX .....	VII
LISTE DES FIGURES .....	VIII
REMERCIEMENTS .....	IX
AVANT-PROPOS.....	XI
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
<b>CHAPITRE I : ÉTAT DES CONNAISSANCES .....</b>	<b>2</b>
1.1. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE .....	3
1.2. MIGRATION .....	3
1.3. DOMMAGES .....	6
1.4. MÉTHODES DE DÉPISTAGES DES ADULTES .....	7
1.5. BIOLOGIE .....	8
1.5.1. <i>Œuf</i> .....	8
1.5.2. <i>Chenille</i> .....	9
1.5.3. <i>Chrysalide</i> .....	12
1.5.4. <i>Adulte</i> .....	13
1.5.5. <i>Degrés jours</i> .....	19
1.6. LUTTE CONTRE LA LÉGIONNAIRE UNIPONCTUÉE AU QUÉBEC .....	21
1.7. PROBLÉMATIQUE.....	22
1.8. OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE .....	23
1.8.1. <i>Objectif général</i> .....	23
1.8.2. <i>Objectif spécifique 1</i> .....	23
1.8.3. <i>Objectif spécifique 2</i> .....	24
1.9. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE .....	24
<b>CHAPITRE II : TRAPPING THE TRUE ARMYWORM <i>MYTHIMNA UNIPUNCTA</i> (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) IN QUEBEC (CANADA) TO ANALYSE SEX RATIOS AND FEMALE REPRODUCTIVE STATUS.....</b>	<b>25</b>
RÉSUMÉ .....	26
ABSTRACT .....	27
2.1. INTRODUCTION.....	28
2.2. MATERIALS AND METHODS .....	30
2.2.1. <i>Trapping Experiment</i> .....	30
2.2.2. <i>Female Reproductive Status</i> .....	31
2.2.3. <i>Statistical Analyses</i> .....	31
2.3 RESULTS .....	32
2.3.1. <i>Trapping Experiment</i> .....	32
2.3.2. <i>Female Reproductive Status</i> .....	34
2.4 DISCUSSION.....	35
2.5. CONCLUSION .....	42

2.6. ACKNOWLEDGEMENTS.....	43
2.7. REFERENCES.....	43
<b>CHAPITRE III: INFLUENCE OF TEMPERATURE ON FEMALE REPRODUCTIVE TRAITS OF THE TRUE ARMYWORM (<i>MYTHIMNA UNIPUNCTA</i>) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) .....</b>	<b>49</b>
RÉSUMÉ .....	50
ABSTRACT .....	51
3.1. INTRODUCTION.....	52
3.2. MATERIALS AND METHODS .....	54
3.2.1. <i>Insect Rearing</i> .....	54
3.2.2. <i>Laboratory Trials</i> .....	54
3.2.3. <i>Egg Mass</i> .....	55
3.2.4. <i>Reproductive Status of Females</i> .....	55
3.2.5. <i>Statistical Analyses</i> .....	55
3.3. RESULTS .....	56
3.3.1. <i>Egg Mass</i> .....	56
3.3.2. <i>Reproduction</i> .....	58
3.3.3. <i>Oviposition</i> .....	59
3.4. DISCUSSION.....	62
3.4.1. <i>Egg Mass</i> .....	62
3.4.2. <i>Reproduction</i> .....	63
3.4.3. <i>Oviposition</i> .....	65
3.5. CONCLUSION .....	66
3.6. ACKNOWLEDGEMENTS.....	67
3.7. REFERENCES.....	68
<b>CHAPITRE IV : CONCLUSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>74</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>79</b>
<b>ANNEXE I.....</b>	<b>88</b>
<b>ANNEXE II.....</b>	<b>92</b>
<b>ANNEXE III.....</b>	<b>93</b>

## Listes des tableaux

Table 1.1: Total <i>Mythimna unipuncta</i> specimens captured with feeding attractant. In 2018, moths were captured between May 14 and August 6, for 10 consecutive weeks. In 2019, moths were captured between May 20 and August 12, for 12 consecutive weeks. ....	32
Table 1.2: Results of GAMM to predict the abundance of male and female <i>Mythimna unipuncta</i> , retaining only the significant variables and interactions (at the p <0.05 level). p values (0) “***”, 0.001 “**”, and 0.01 “*” .....	33
Table 2.1: Total fecundity (egg count) of virgin females at three temperatures (10, 17 and 25°C). ....	61

## Liste des figures

Figure 1.1: The thick curves represent the GAMM predicted <i>Mythimna unipuncta</i> abundance values during the season. The dashed red curves are the male trap catches, while the solid black curves represent the female trap catches. The thin curves show the 95 % confidence intervals for the predicted male and female moth abundance.....	33
Figure 1.2: Boxplot of the number of spermatophores in the bursa copulatrix of <i>M. unipuncta</i> females captured in Quebec during the First Flight Period (before mid-July) and the Second Flight Period (after mid-July) of 2018 and 2019. The bold horizontal lines inside the white boxplots represent the median number of spermatophores, the red dots represent the mean number of spermatophores, the grey area around the boxplots represents data distribution and the black dots represent outliers. Lettered labels with different letters indicate a statistical difference according to Welch's t-test ( $p < 0.05$ ). (n = 71 for the FFP and n = 51 for the SFP). ....	35
Figure 2.1: Linear regressions between the number of eggs in an egg cluster and its mass (g) at three temperature treatments, i.e. 10, 17 and 25°C (n = 30 for each treatment). According to a contrast analysis, the slope and intercept of the 25°C treatment was significantly different from the 10 and 17°C treatments. ....	57
Figure 2.2: Number of spermatophores in the bursa copulatrix of <i>M. unipuncta</i> females maintained at constant temperature. Lettered labels indicate statistical difference according to Tukey's multiple comparison test ( $p < 0.05$ ). (n = 38 at 10°C, n = 42 at 17°C and n = 41 at 25°C)....	58
Figure 2.3: Boxplots of (A) total fecundity (g), (B) delay before the first oviposition (days), (C) oviposition period (days) and, (D) number of oviposition days of mated <i>M. unipuncta</i> maintained at three constant temperatures. Medians are represented by the midline of the white boxplots, means by the red dots, data distribution by the grey areas, and outliers by the black dots. Lettered labels indicate statistical difference according to Tukey's multiple comparison test ( $p < 0.05$ ) (n = 31 at 10°C, n = 34 at 17°C and n = 18 at 25°C). .....	60
Figure 2.4. Mean ( $\pm$ SE) daily fecundity of sexually mature <i>M. unipuncta</i> females exposed to three temperature treatments. The error bars represent the standard error. Pairwise comparisons of least-squares means found significant differences between the 10 and 17°C treatments at days 3 and 4 and between 10 and 25°C treatments at day 13 (n = 31 at 10°C, n = 34 at 17°C and n = 18 at 25°C). .....	62
Figure 3.1 : Appareil reproducteur d'une femelle de la légionnaire uniponctuée. La dissection n'a révélé aucun spermatophore dans la bourse copulatrice (bursa copulatrix) de la femelle, la femelle était donc vierge (Callahan and Chapin 1960). ....	88
Figure 3.2: Spermatophore d'un mâle de la légionnaire uniponctuée (retiré de la bouse copulatrice femelle) (Callahan and Chapin 1960).....	89
Figure 3.3: Appareil reproducteur d'une femelle de la légionnaire uniponctuée. La dissection a révélé la présence d'un spermatophore dans la bourse copulatrice (bursa copulatrix) de la femelle (Callahan and Chapin 1960). .....	90
Figure 3.4: Appareil reproducteur d'une femelle de la légionnaire uniponctuée. La dissection a révélé la présence de quatre spermatophores dans la bourse copulatrice (bursa copulatrix) de la femelle (Callahan and Chapin 1960). .....	91
Figure 4.1 Location of the eleven trapping sites in 2018 and 2019.....	92
Figure 5.1: Egg count of <i>Mythimna unipuncta</i> eggs, photographed to facilitate counting. Most eggs become brown when exposed to the isopropyl alcohol 70 % used for egg conservation. There are 109 eggs in this picture. ....	93

## Remerciements

Je veux commencer par remercier ma directrice de maîtrise, Valérie Fournier, ainsi que mon codirecteur de maîtrise, Julien Saguez. Ils m'ont tous deux accueillie dans leur laboratoire et m'ont fourni les ressources essentielles à la réalisation de mes expériences tout en me laissant beaucoup de liberté. Un gros merci pour leur support, leur aide et leurs commentaires lors de la préparation de mes présentations, de la rédaction de demandes de financement, de bourses, de rapports et, bien sûr, de mon mémoire. Merci à Frédéric McCune pour ses nombreuses interventions pertinentes lors de la rédaction du mémoire ainsi que pour son support technique et statistique. Un énorme merci à tous les étudiants et stagiaires qui ont travaillé sur mes projets : Rosalye Mongrain, Nina Rault, Dara Garrec, Gauthier Eckmann et Cyril Le Maux. Sans vous, je serais encore occupée à trier des chenilles et sexer des pupes.

Je dois aussi des remerciements à plusieurs personnes que j'ai côtoyées et qui ont été d'une aide précieuse à de nombreuses reprises. Vous avez tous apporté une aide inestimable et l'ordre dans lequel je mentionne vos noms ne reflète en rien mon niveau de gratitude, vous avez tous été essentiels à ma réussite.

Un merci spécial à mes amis qui ont accepté de venir m'aider alors que les étudiants n'étaient plus là et que je croulais sous la tâche : Adam Barrada, Charles-Étienne Ferland, Thomas Herr et Olivier Slupik, votre aide fut indispensable.

Merci à Sandra Flores-Mejia d'avoir généreusement répondu à mon flot constant de questions en début de maîtrise. Je remercie aussi Marc Fournier pour son généreux don de temps et le prêt de matériel. Merci à Mathieu Neau et à Isabelle Fréchette qui ont su répondre à mes questions et me donner accès aux données du RAP. Merci à Samara Driessen et Marie Bipubusa qui ont été très compréhensives lorsque je prenais mes fameux « jours de congé de rédaction ». Merci à Jeremy N. McNeil pour son temps, son expertise, ses précieux conseils ainsi que pour m'avoir permis de partir (et repartir) mon élevage de papillons. Je dois aussi mentionner Alain Labrecque pour tout le temps qu'il m'a accordé, son prêt de matériel et ses nombreuses réponses alors que je commençais à peine à réaliser des dissections : merci d'avoir parlé papillons avec moi.

Je tiens à remercier Michel Cusson et à Abdelmadjid Djoumad qui ont généreusement et patiemment ouvert les portes de leur laboratoire pour tenter d'identifier la « maladie

mystérieuse » qui ravageait mes élevages. En plus d'avoir passé de belles journées dans votre laboratoire, j'ai aussi beaucoup appris.

Merci également à Michel Cusson et Johanne Delisle qui ont accepté d'évaluer mon mémoire et qui, de par leurs commentaires constructifs, m'ont beaucoup aidé à l'améliorer. Merci à Gaétan Daigle et Alexis Latraverse pour leur précieuse aide lors de l'analyse statistiques des données. Merci à Karen Grislis et Renee Bongers pour leur aide inestimable avec la grammaire de mes textes en anglais.

Les données présentées sont issues du projet Prime-Vert CERO-1-17-1823 qui a été réalisé en vertu du volet 4 du programme Prime-Vert 2013-2018 et qui a bénéficié d'une aide financière du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ) par l'entremise de la Stratégie phytosanitaire québécoise en agriculture 2011-2021. Cette recherche a aussi reçu le soutien de Mitacs dans le cadre du programme Mitacs Accélération.

## **Avant-propos**

Les chapitres II et III de ce mémoire ont été rédigés en anglais sous forme de manuscrit dans le but de les soumettre pour publication dans des journaux scientifiques révisés par les pairs à la suite du dépôt final du mémoire. Les autres chapitres (I et IV) du mémoire ont été rédigés en français.

Tous les éléments nécessaires à la production de ce document, tels que l'élaboration des protocoles de recherche, la récolte et l'analyse des données, l'interprétation des résultats ainsi que la rédaction des textes, sont issus de la candidate. Les chapitres II et III ont été rédigés en collaboration avec Valérie Fournier (directrice, Ph. D., professeure-rechercheuse en entomologie à l'Université Laval), Julien Saguez (codirecteur, Ph. D., chercheur biologiste-entomologiste en biosurveillance au Centre de recherche sur les grains (CÉROM)) ainsi que Frédéric McCune (M. Sc., professionnel de recherche, Université Laval). Ceux-ci ont collaboré à la rédaction du mémoire par leurs corrections et suggestions qui ont permis de bonifier les textes.

## **Introduction générale**

Au Québec, parmi les grandes cultures, les graminées (avoine, blé, orge, maïs grain) s'étendent sur 600 kha et génèrent des recettes de plus de 770 M\$ par année (Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec 2019). La légionnaire uniponctuée, *Mythimna unipuncta* (auparavant nommée *Pseudaletia unipuncta*) (Haworth) (Lépidoptères : Noctuidés) s'attaque à ce groupe cultural et peut être la cause de dommages économiquement importants (La Financière agricole du Québec 2016; Malo 2017, 2018, 2019). Le printemps venu, l'adulte migre des États-Unis vers le sud-est du Canada (Doward 2018). En arrivant au Québec, les femelles pondent dans des champs agricoles. Bien qu'elles aient une préférence pour les graminées, les chenilles de la légionnaire uniponctuée sont polyphages, voraces et hautement mobiles. De par sa nature migrante, l'arrivée de l'insecte au Québec est soudaine, sa répartition géographique est aléatoire et la gravité des infestations de chenilles est donc hautement variable (Pedgley 1993). On compte une infestation majeure de l'insecte aux cinq à vingt ans (Guppy 1961). Il est ainsi impossible de prévoir la présence d'infestations de chenilles en se référant à l'historique des infestations ou bien aux caractéristiques du milieu.

Pour suivre l'arrivée et l'abondance de l'insecte sur son territoire, le Québec a mis en place un réseau de surveillance de la légionnaire basé sur l'utilisation de pièges munis de leurres qui attirent les papillons mâles en imitant les phéromones d'appel sexuelles émises par les femelles. En principe, ces pièges permettent de suivre la distribution des papillons migrants et de prévoir ainsi l'avènement d'épidémies de chenilles. Malheureusement, le réseau de surveillance a de la difficulté à faire le lien entre les captures de papillons mâles et les épidémies subséquentes de chenilles (Parent 2017; Parent et Rieux 2017; Parent et al. 2017).

Considérant que les femelles sont les génitrices des chenilles, le premier objectif de l'étude était de déterminer l'évolution saisonnière du rapport mâle : femelle des papillons migrateurs de la légionnaire uniponctuée ainsi que celle du rapport vierge : accouplée des femelles. Le deuxième objectif consistait à déterminer l'influence de la température sur divers traits liés à la reproduction et à la fécondité des femelles de la légionnaire uniponctuée.

## **Chapitre I : État des connaissances**

## 1.1. Répartition géographique

Cosmopolite, la légionnaire uniponctuée est présente sur le continent américain (p. ex., États-Unis, Canada, Mexique, Argentine) ainsi qu'en Europe (p. ex., Portugal, Espagne, Italie, France, Suisse) (Guppy 1961; Bues et al. 1986; Vieira et Pintureau 1994; Hächler et Brunetti 2002; Giudici et Villa 2004; Landolt et al. 2011a; Ramírez 2012; Goebel et al. 2013; González-Cabrera et al. 2013). L'insecte est ainsi connu sous d'autres noms communs, tels que la leucanie orbicole ou la noctuelle des graminées. L'hiver, la distribution géographique de la légionnaire uniponctuée est limitée par son incapacité à survivre au gel (Ayre 1985; Doward 2018).

Alors que les populations américaines, européennes et portugaises ne sont pas génétiquement séparées de manière distincte, certaines populations possèdent tout de même des caractéristiques biologiques et morphologiques qui les différencient les unes des autres (Taylor et Shields 1990a; Vieira et Pintureau 1994; McNeil et al. 2000; Fortier 2003; McNeil 2011). Par exemple, McNeil (2011) a constaté que la durée du développement (durée entre l'émergence de l'œuf et de la chrysalide), la masse de l'adulte à l'émergence, la surface des ailes, l'âge au premier appel, la durée reproductive ainsi que la fécondité totale diffèrent entre les femelles des Açores et celles de l'Amérique du Nord. Par conséquent, l'interprétation des résultats provenant d'une population autre que celle de notre population d'intérêt doit être faite avec prudence. Dans un contexte québécois, ceci souligne l'importance de réaliser des expériences sur des populations nord-américaines.

## 1.2. Migration

La légionnaire uniponctuée fut longtemps soupçonnée d'être une migrante saisonnière (McNeil, 1987 ; McNeil et al., 1994; Ayre et Lamb, 1990). L'insecte présente plusieurs caractéristiques en faveur de cette hypothèse. Premièrement, parce que la légionnaire uniponctuée est présente au Canada tous les étés, mais qu'aucun stade de l'insecte ne peut survivre à l'hiver sous nos latitudes, il fut suggéré que le papillon ne provenait pas du Canada (Fields et McNeil, 1984 ; Ayre, 1985, Doward 2018). Les adultes de la légionnaire uniponctuée apparaissent également de manière soudaine sur le territoire canadien au printemps, en nombre variable, ce qui est typique des insectes migrants (Breeland 1957; Sappington 2018). De plus, la maturité sexuelle de l'insecte est atteinte

quelques jours après l'émergence de l'adulte et son expression peut être retardée par des températures fraîches et une longue photopériode (semblables aux conditions automnales québécoises). Ceci appuie l'hypothèse du « oogenesis-flight syndrome », voulant que la légionnaire uniponctuée tarde le développement de son système reproducteur pour que ses propres ressources énergétiques soient d'abord utilisées en appui à un vol migratoire (Delisle et McNeil 1986, 1987a; Dumont 1989; McNeil 2011). En outre, parce que le potentiel reproducteur des femelles diminue lorsqu'elles sont soumises à des températures élevées, McNeil (1987) a émis l'hypothèse que la légionnaire uniponctuée quitte les basses latitudes où elle passe l'hiver (tel que le sud-est des États-Unis) pour échapper aux températures élevées rencontrées dans ces régions pendant l'été. Les données de McNeil (1987) suggèrent la présence de deux générations d'adultes de la légionnaire uniponctuée au Québec, une se immigrant du sud vers le nord au printemps, et une autre émigrant du nord vers le sud en automne. Finalement, l'espèce a un potentiel de vol élevé (Luo et al. 2002).

Ce n'est qu'en 2018 que Doward (2018) démontre que non seulement la légionnaire uniponctuée nord-américaine immigre vers le Canada au printemps, mais que la descendance de cette génération retourne vers les États-Unis à l'automne. En utilisant l'empreinte géographique naturelle des isotopes stables retrouvés dans la chitine des ailes de papillons, Doward (2018) a pu confirmer que des légionnaires uniponctuées capturées en Ontario en mai-juin provenaient probablement du centre des États-Unis, alors que celles capturées en juillet en Ontario et au Texas en septembre provenaient du nord des États-Unis ou du sud du Canada.

Les routes et les mécanismes sous-jacents à la migration de la légionnaire uniponctuée, tels l'effet des stimuli environnementaux sur le comportement migratoire, les stratégies d'orientation, l'altitude ou la vitesse de vol n'ont encore jamais été étudiés. Par contre, notre compréhension générale de la migration chez les Lépidoptères s'améliore progressivement et les connaissances accumulées s'appliquent probablement à la légionnaire uniponctuée. Il est maintenant reconnu que les noctuidés migrants volent généralement la nuit et se posent à l'aube (Chapman et al. 2015; Reynolds et al. 2017). En montant dans l'atmosphère au-dessus de leur couche limite de vol (zone près du sol où l'insecte peut contrôler son vol parce que sa vitesse de vol autonome est plus grande que celle du vent), les insectes migrants sont capables d'exploiter les courants aériens et

d'être ainsi rapidement transportés sur de longues distances (Chapman et al. 2011, 2015; Reynolds et al. 2017).

La distribution géographique ainsi que les dynamiques de populations des insectes migrants peuvent être affectées par une multitude de facteurs environnementaux, qu'ils soient favorables à l'insecte ou non (Menz et al. 2019). Il est par exemple reconnu que la répartition géographique des populations migrantes de la légionnaire d'automne (*Spodoptera frugiperda*) est hautement influencée par la chaîne de montagnes des Appalaches (Nagoshi et al. 2012). De plus, l'initiation, l'intensité et la terminaison du vol migratoire des insectes peuvent être affectées par plusieurs facteurs tels que : l'intensité lumineuse, la température de l'air, la vitesse et la direction du vent, les précipitations, les changements de pression barométrique (Delisle et McNeil 1987a; Reynolds et al. 2017; Knight et al. 2019; Becciu et al. 2019), l'humidité de l'air (Jiang et al. 2011), la pollution de l'air (Liu et al. 2020), ainsi que la photopériode (Delisle et McNeil 1986; Reynolds et al. 2017). Becciu et al. (2019) suggèrent ainsi que les insectes migrants sont capables de moduler leur vol en fonction de l'interaction entre les conditions atmosphériques et les caractéristiques géographiques du territoire. Effectivement, certaines études suggèrent que les insectes ont un certain contrôle sur leur processus migratoire. Par exemple, les papillons de nuit semblent sélectionner les courants d'air les plus chauds pour se déplacer (Reynolds et al. 2005). En outre, des travaux sur *Autographa gamma*, un autre noctuidé, ont démontré que cet insecte a non seulement la capacité de sélectionner des courants aériens de haute altitude se déplaçant dans la même direction que sa migration, mais qu'il est aussi capable de compenser, en partie, pour la dérive occasionnée par des courants aériens transversaux (Chapman et al. 2008). Le papillon *A. gamma* est ainsi capable de se déplacer sur 650 km en une seule nuit (Chapman et al. 2008). En revanche, la connaissance et la compréhension des signaux environnementaux (p. ex., vent, précipitations, température, topographie, infrastructures humaines) qui régulent la migration des insectes ont été peu étudiés (Becciu et al. 2019; Menz et al. 2019). Chez la légionnaire uniponctuée, la compréhension de ces facteurs permettrait sans doute de mieux prévoir ses mouvements migratoires, et éventuellement son arrivée massive au Québec.

### 1.3. Dommages

Au Québec, la légionnaire uniponctuée est considérée comme un ravageur secondaire (McNeil 1987) qui est toujours présent lors de la saison estivale. De plus, l'insecte n'est que sporadiquement la cause de dommages d'importance économique, soit aux cinq à 20 ans (Guppy 1961). Cette imprévisibilité dans la répartition et l'abondance de cet insecte est un trait caractéristique des espèces migratrices (Pedgley 1993). Les principales cultures endommagées par la légionnaire uniponctuée sont des graminées, telles que celles présentes dans les prairies et les pâturages ainsi que le maïs et les céréales (ex. blé, avoine) cultivés en grandes cultures. Très voraces, ce sont les chenilles du dernier (Davis et Satterthwaite 1916; Guppy 1961) ou des deux derniers (Breeland 1958; Rice et al. 1982) stades larvaires qui sont responsables de plus de 80 % de la défoliation des cultures et qui sont à même de causer des dommages d'importance économique (Breeland 1958; Rice et al. 1982). En effet, cinq chenilles de la légionnaire uniponctuée peuvent consommer au complet deux plants de maïs de 30 cm de haut (Breeland 1958). Par contre, pour plusieurs cultures, la chenille est la source de dommages économiquement importants surtout lors de ses derniers stades alors qu'elle est capable de couper et de consommer les jeunes pousses sous leur point de croissance (apex méristématique de la tige) (Salvatore et al. 2014; Batallas et al. 2020). Outre les pertes de rendement, la légionnaire uniponctuée diminue aussi la rentabilité des cultures par les coûts associés à son dépistage et aux traitements phytosanitaires.

Bien que l'impact économique de la légionnaire uniponctuée sur l'agriculture québécoise ne soit pas quantifié, les pertes importantes de rendement associées aux infestations de la légionnaire uniponctuée sont communément rapportées en Amérique du Nord et en Europe (Mulder 1984; Eizaguirre et al. 2000; Goebel et al. 2013; Sousa et al. 2013; Yarborough 2014). Par exemple, le Département de l'agriculture des États-Unis (USDA) rapportait qu'en 1969, la légionnaire uniponctuée avait coûté aux producteurs agricoles du Dakota du Sud plus de 2,2 M\$ en dommages culturaux (United States Department of Agriculture 1970).

Évidemment, tout facteur pouvant affecter la migration et la valeur reproductive des adultes peut avoir une influence sur la quantité de chenilles défoliatrices présentes sur un territoire et, ultimement, les dommages subséquents causés aux cultures. Par exemple, des facteurs abiotiques (température, pluviométrie, pression barométrique, etc.) (McNeil

1991; Pellegrino et al. 2013), la présence de prédateurs naturels (Guppy 1967; Guppy et Miller 1970; McNeil et Turgeon 1988; Costamagna et al. 2004; Rosa et Simões 2004) et les pathogènes (Harvey et Tanada 1985; Magnarelli et Andreadis 2004; Harrison et al. 2017, 2018) peuvent moduler la taille des populations de la légionnaire uniponctuée.

#### 1.4. Méthodes de dépistage des adultes

La surveillance et le dépistage des insectes nuisibles sont des aspects essentiels de tout programme de gestion intégrée (Barzman et al. 2015). La gestion intégrée des ennemis des cultures (aussi appelée lutte intégrée) prône une approche systémique qui combine de manière harmonieuse plusieurs stratégies de prévention et de lutte dans le but de réduire la pression du ravageur sous un seuil de dommage économique tout en réduisant l'utilisation des pesticides (Kogan 1998). Parmi les nombreux éléments de base de tout programme respectueux de l'environnement et de la santé, on retrouve entre autres : la connaissance de la biologie du ravageur et de ses ennemis naturels, la prévention, un choix adéquat de cultivars/variétés, la réalisation d'un dépistage fiable et l'utilisation appropriée de seuils d'intervention, etc.

Plusieurs techniques peuvent être utilisées pour capturer les adultes de la légionnaire uniponctuée. Une première méthode consiste à utiliser un piège lumineux. Ces pièges ont l'avantage d'attirer tous les individus de la légionnaire uniponctuée, sans discernement du sexe ou du statut biologique (reproducteur ou nutritionnel) de l'individu capturé. Cette technique, bien que hautement efficace, possède deux désavantages importants. Les pièges lumineux ne sont pas spécifiques (attirent plusieurs espèces) et ils nécessitent souvent une source d'électricité, ce qui freine leur utilisation à large échelle dans un contexte agricole.

Une seconde technique consiste à utiliser un attractif imitant de la nourriture. Par exemple, un attractif floral, composé d'un mélange à base de phénylacétaldéhyde, a été utilisé pour capturer les deux sexes de la légionnaire uniponctuée à Hawaii (Landolt et al. 2011a). Cet attractif floral est reconnu pour attirer, entre autres, plusieurs espèces de noctuidés (Tóth et al. 2010). Malheureusement, cette technique est peu spécifique et semble être relativement peu efficace (Landolt et al. 2011a). Un autre attractif alimentaire fut aussi développé à partir de l'odeur libérée par de la mélasse fermentée. En effet, l'évaporation combinée de 3-méthyl-1-butanol et d'acide acétique glacial est reconnue

pour attirer les deux sexes de la légionnaire uniponctuée, peu importe le statut reproducteur des adultes (Landolt et Higbee 2002). Comme pour l'attractif floral, ceurre capture plusieurs autres noctuidés.

Une troisième technique consiste en l'utilisation de leurres imitant les phéromones sexuelles de l'insecte. Au Québec, un réseau de surveillance provincial, le RAP (Réseau d'Avertissement Phytosanitaire), suit l'arrivée de la légionnaire uniponctuée sur son territoire grâce à l'utilisation de pièges munis d'attractifs sexuels. Ceux-ci ont l'avantage d'être plus sélectifs que les pièges lumineux et d'être largement distribués sur le marché et ce, à un coût abordable. Malheureusement, seuls les mâles de la légionnaire uniponctuée sont attirés par ces phéromones synthétiques. En effet, chez plusieurs lépidoptères, l'accouplement n'est possible que suite à l'émission de phéromones sexuelles par la femelle et à la réponse du mâle à celles-ci (Szendrei et Rodriguez-Saona 2010). Ainsi, seuls les mâles sexuellement matures sont attirés par ce type de piège. De plus, comme pour les attractifs alimentaires et floraux, la diffusion des composantes de ce piège implique la diffusion dans l'air d'un produit volatil. Par conséquent, l'efficacité du piège diminue lorsque les températures s'abaissent (ce qui est fréquent lors des nuits printanières québécoises). De plus, parce que la sensibilité des mâles aux phéromones sexuelles des femelles est influencée par la température, les pièges contenant des attractifs sexuels perdent leur efficacité lorsque les variations de température, à la hausse ou à la baisse, sont trop importantes (Turgeon et al. 1983a; Taylor et Shields 1990b).

## 1.5. Biologie

### 1.5.1. Œuf

Les œufs de la légionnaire uniponctuée sont sphériques et possèdent de fines arêtes parallèles qui vont d'un pôle à l'autre de l'œuf (Breeland 1957). Alors que Breeland (1957) a déterminé que les œufs mesurent entre 0,6 et 0,7 mm de diamètre, Guppy (1961) affirme plutôt qu'ils font en moyenne 0,54 mm. Cusson et McNeil (1989) ont pour leur part établi que les œufs matures sont de grosseur uniforme et qu'ils ont un diamètre de 0,59 mm. Svärd et McNeil (1994) ont démontré que les femelles élevées à températures constantes pondent des œufs d'environ 0,104 mg et que cette masse ne varie pas de manière significative dans le temps (les premiers œufs pondus par la femelle sont de la même grosseur que ceux pondus neuf jours plus tard). De plus, ils ont démontré que la masse d'un œuf n'est pas influencée de manière significative par le nombre

d'accouplements de la femelle. Lors de la ponte, les œufs de la légionnaire uniponctuée sont blanchâtres ou légèrement jaunâtres. Ils changent progressivement de couleur durant leur développement et deviennent orangés, puis gris foncé (Breeland 1957). Les œufs pondus, mais non fertilisés, restent blancs et ne produisent pas de chenilles. Lors d'expériences en laboratoire, Pond (1960) a déterminé que le sex-ratio des œufs est de 1:1.

Plusieurs auteurs rapportent l'influence de la température sur la durée d'incubation et la survie des œufs de la légionnaire uniponctuée. En plaçant des cages à l'extérieur, au Tennessee, Breeland (1957) a obtenu des durées d'incubation allant de trois jours (au milieu de l'été) à 24 jours (à la mi-avril). De son côté, Pond (1960) rapporte que des œufs maintenus à une température constante de 22°C éclosent après six jours d'incubation. Plus exhaustif, Guppy (1969) a exposé des œufs à des températures constantes de 10, 13, 17, 21, 25, 29 et 31°C et a obtenu des durées d'incubations de 47; 18,5; 10,4; 6; 4; 3,3; et 3,5 jours respectivement. De plus, il mentionne que le taux de développement des œufs n'est pas influencé par les variations de température. Il constate, de plus, un taux de survie élevé chez les œufs exposés à toutes les températures, excepté à 5°C, où aucun œuf n'a éclos. En outre, Ayre (1985) a rapporté que seulement 16 % des œufs ont survécu lorsqu'exposés à 0°C pendant deux semaines. Bues et al. (1987) ont, pour leur part, constaté que les œufs peuvent survivre à des températures de -5°C pendant dix jours. Ainsi, les œufs de la légionnaire uniponctuée ne survivraient pas à l'hiver québécois (Fields et McNeil 1984). Finalement, des températures élevées (p. ex. 30°C) peuvent aussi causer la mort des œufs (McNeil 1987). Ces derniers sont en outre sensibles à l'humidité de l'air, car un taux d'humidité relative bas peut empêcher l'éclosion des œufs (Breeland 1957; McNeil 1987). Enfin, quel que soit le taux d'humidité, < 13% des œufs éclosent à 30 C° (McNeil, 1987).

### 1.5.2. Chenille

À l'éclosion des œufs, les chenilles de la légionnaire uniponctuée consomment la coquille de leur œuf, puis s'agrègent les unes aux autres et restent ainsi inactives entre 12 à 30 heures (Guppy 1961). Lors du premier stade larvaire, les chenilles sont glabres, ont le corps blanc mais la tête brune foncée et elles mesurent environ 1,8 mm de long avec une capsule céphalique d'environ 0,34 mm de large (Breeland 1957). Suite à cette période de repos, elles partent à la recherche de nourriture. Le premier stade larvaire est

positivement phototaxique (se dirige vers la source de lumière). Sa première paire de propattes étant sous-développée, il se déplace vers le sommet des plants en pliant son corps pour avancer. En chemin, il consomme le limbe des jeunes feuilles, ne laissant que les nervures (Pond 1960). À ce stade, les chenilles ont la capacité de produire des fils de soie qui leur permettent de se balancer sous les feuilles, vraisemblablement pour échapper aux prédateurs ou tout simplement se disperser. Le deuxième stade larvaire est semblable au premier, mais la chenille possède une capsule céphalique de 0,57 mm de largeur et commence à développer des bandes plus foncées le long de son corps (Breeland 1957). Le troisième stade larvaire mesure en moyenne 11 mm de long et sa capsule céphalique a une largeur de 0,94 mm. À ce stade de développement, la chenille a déjà perdu sa phototaxie, sa démarche en boucle ainsi que sa capacité à produire de la soie. Ce stade larvaire consomme les feuilles à partir de leurs extrémités extérieures et possède des bandes longitudinales qui sont typiques des légionnaires uniponctuées (Breeland 1957). Pond (1960) rapporte un sex-ratio de 1:1 des chenilles au champ.

La couleur des trois derniers stades larvaires de la légionnaire uniponctuée (4 à 6) varie en fonction de l'alimentation, de l'âge ainsi que de l'état de santé des chenilles. Celles-ci sont toujours glabres, mais de couleur grisâtre ou verdâtre et sont marquées de deux bandes foncées le long de leur dos en plus de deux bandes orangées de chaque côté de leur corps. La capsule céphalique, beige pâle, est marquée d'un Y inversé brun foncé. Les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> stades larvaires mesurent respectivement 11, 18-21 et 30-35 mm de long avec des capsules céphaliques de 1,5; 2,3; et 3-3,5 mm de largeur. Nocturnes, les chenilles s'alimentent la nuit et elles se cachent dans les débris du sol pendant le jour. Ces stades larvaires peuvent consommer le feuillage d'un plant complet (Pond 1960). Cependant, des larves ont pu être observées à s'alimenter le jour, lorsque le ciel était couvert. Contrairement à certains Lépidoptères, les comportements de recherche de nourriture des chenilles de la légionnaire uniponctuée sont dictés par la photopériode et non par la présence de volatiles de plantes typiquement émis le jour (Shiojiri et al. 2011). Les derniers stades larvaires sont particulièrement mobiles et peuvent se déplacer d'un plant à l'autre. Lorsque les ressources du milieu sont épuisées, les chenilles adoptent un comportement gréginaire et se déplacent en masse vers une nouvelle source d'alimentation. C'est ce comportement qui leur a valu le nom de « légionnaire ». (Breeland 1957)

Les chenilles de la légionnaire uniponctuée sont polyphages. Malgré leur préférence marquée pour les graminées (mauvaises herbes, avoine, maïs, riz, fléole des prés, etc.), elles peuvent consommer une très grande variété d'espèces végétales (luzerne, soya, pommier, pomme de terre, laitue, etc.) (Breeland 1957; Bibolini 1970). De plus, les chenilles préfèrent s'alimenter de la plante qui leur procure les meilleures performances développementales. Ainsi, lorsque présentés à quatre céréales (blé de printemps, blé d'automne, orge de brasserie et orge fourragère), les derniers stades larvaires préfèrent consommer l'espèce qui leur permet un développement plus court ainsi qu'une chrysalide plus grosse, soit en l'occurrence, l'orge (Batallas et al. 2020). Lorsque soumises à des conditions de famine partielle, les larves peuvent avoir des comportements omnivores (Breeland 1957) et muer une septième fois. En effet, sous ces conditions, Pond (1960) a constaté un stade larvaire additionnel chez 86 % des femelles et 33 % des mâles. Sous l'effet de conditions adverses, les larves de lépidoptères font normalement un stade surnuméraire pour atteindre un poids critique au-delà duquel elles peuvent se métamorphoser, tel que démontré pour la première fois, chez le sphinx du tabac, *Manduca sexta* (Nijhout, 1975).

Comme pour les œufs, le développement des chenilles est influencé par la température. Guppy (1969) a démontré que sous des températures constantes de 10, 13, 17, 21, 25, 29 et 31°C, le développement des chenilles prend, en moyenne, 168; 76,7; 39,9; 25,5; 18,7; 16,3; et 18,8 jours, respectivement. De plus, à ces mêmes températures, 0, 91, 87, 90, 86, 66 et 0 % des larves ont pu former leur chrysalide. De surcroît, Guppy (1969) a démontré qu'élevés à 10°C, les jeunes stades larvaires se développent, mais meurent avant la mue. Fait intéressant, alors que les jeunes stades larvaires ne survivent pas à un passage de 22 à 10°C, des chenilles de quatrième stade ont plutôt eu un taux de survie très élevé. De manière complémentaire, Bues et al. (1987) ont établi que les chenilles ne survivent pas à des températures constantes de 8°C, mais qu'elles peuvent tolérer des températures de 11°C (malgré un taux de mortalité élevé chez les trois premiers stades larvaires). Les auteurs ont de plus déterminé que, bien que le seuil de développement des larves (à température constante) soit de 9-10°C, certaines larves peuvent se développer malgré des températures qui déclinent en fluctuant jusqu'à 6°C. De plus, Ayre (1985) a établi que le troisième stade larvaire est le stade qui survit le plus longtemps lorsqu'exposé à 0°C, soit jusqu'à huit semaines pour certains individus. Ces résultats appuient l'hypothèse selon laquelle les chenilles ne peuvent pas passer l'hiver

au Canada (Ayre 1985), mais passent plutôt l'hiver dans le sol aux États-Unis (p. ex., Tennessee) lors de leur 3-4<sup>e</sup> stade larvaire (Breeland 1958).

Les températures fraîches sont aussi la cause d'une 7<sup>e</sup> larvaire (Guppy 1961, 1969). Pond (1960) rapporte qu'à 18°C, les larves muent six fois, mais qu'à 16,7°C, seulement 52 % des chenilles survivent jusqu'à maturité et que parmi les survivantes, 71 % des chenilles muent une 7<sup>e</sup> fois (dont 86 % de femelles). Guppy (1969) relate quant à lui qu'à 13°C, environ 33 % des chenilles muent une 7<sup>e</sup> fois. Mukerji et Guppy (1970) avancent l'idée que ce stade larvaire additionnel est une conséquence d'un faible apport alimentaire causé par les basses températures, plutôt que l'effet direct de la température.

Alors que les températures basses ont un effet négatif sur la croissance des larves, les températures élevées peuvent aussi être néfastes. Tandis qu'entre 10 et 28°C l'augmentation de la température raccourcit le développement et augmente la taille des larves, des températures de 29 et 31°C s'avèrent généralement délétères pour les derniers stades larvaires (Guppy 1969). Ces températures élevées ont des effets négatifs sur l'alimentation des chenilles et peuvent de surcroît causer leur mort (Mulder et Showers 1986). Ainsi, selon Guppy (1969), la température optimale pour les larves de 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> stade larvaire se situe légèrement en dessous de 29°C, mais elle serait encore plus basse pour le 6<sup>e</sup> stade larvaire.

### 1.5.3. Chrysalide

Quelques jours avant la nymphose (formation de la chrysalide), les chenilles deviennent des prénymphes. À ce stade, elles cessent de s'alimenter, puis produisent une chambre nymphale, composée d'une mince couche de soie. La chambre nymphale, de forme ovale, est dissimulée sous des résidus végétaux dans le sol meuble, ou dans des interstices, lorsque le sol est plus dur. Bien que les chambres nymphales se retrouvent typiquement à environ 2,5 cm ou moins de profondeur, certaines ont déjà été observées à 5 cm (Breeland 1957).

Les chrysalides de la légionnaire uniponctuée sont très semblables à celles des autres noctuidés. Ambrées lorsqu'elles sont nouvellement formées, elles deviennent brun foncé avec le temps. Les chrysalides des deux sexes mesurent entre 13 et 17 mm de long (moyenne de 14,5 mm) pour environ 6 mm de large (Breeland 1957). À la suite de la nymphose, le sexe des individus est pour la première fois discernable. En effet, les

gonophores mâles et femelles sont visibles sur le segment terminal des chrysalides (au-dessus de l'anus) et se présentent différemment selon le sexe (Breeland 1958). Les chrysalides femelles sont de la même grosseur que celle des mâles (Fortier 2003).

Comme pour les stades de croissance précédents, la température influence le développement des chrysalides. Lorsqu'elles sont exposées à des températures constantes de 13, 17, 21, 25 et 29°C, les chrysalides prennent respectivement : 45,5; 24; 16,5; 11,5; et 8,8 jours pour se développer. Les chrysalides ne survivent pas à des températures constantes de 10 ou de 31°C (Guppy 1969). Par contre, les chrysalides peuvent temporairement survivre à des températures extrêmes. Certaines chrysalides ont, par exemple, survécu à 0°C pendant huit semaines (Ayre 1985) alors que d'autres ont survécu à -4°C pendant huit jours (Bues et al. 1987). Bues et al. (1987) ont aussi déterminé que le seuil de température minimale pour le développement des chrysalides est de 11°C. Contrairement à ce qui est observé chez les œufs et les adultes de la légionnaire uniponctuée, le taux d'humidité du milieu ne semble pas avoir d'influence sur la durée des stades larvaires ou la survie des chrysalides (Breeland 1958).

Des tests en laboratoire réalisés par Breeland (1957) suggèrent que les femelles émergent légèrement plus tôt que les mâles (une journée de différence maximum). L'émergence des adultes se produit généralement lors des trois premières heures de la scotophase (la nuit) (Cusson et McNeil 1989a). Un substrat humide est essentiel à l'émergence des papillons, car un environnement sec peut empêcher le papillon de se séparer des parois de la chrysalide et ainsi causer des déformations létales (observations personnelles). Suivant leur émergence, les papillons se suspendent afin d'étirer leurs ailes et d'assécher leur corps, ce qui prend environ trois heures (Breeland 1958).

#### 1.5.4. Adulte

Les ailes des adultes de la légionnaire uniponctuée ont une envergure maximale de 4 cm. Les ailes antérieures ont une extrémité pointue (Breeland 1957), sont de teinte brune variable (Brou Jr. et Brou 2020) et sont ponctuées de petites taches noires. Une tache blanche au centre de chaque aile antérieure permet d'identifier l'espèce. Cette tache est à l'origine du nom de l'espèce : légionnaire « uniponctuée ». Les adultes de la légionnaire uniponctuée peuvent être confondus avec ceux de l'espèce *Mythimna separata*. Lorsqu'ils ne sont pas dérangés, les adultes de la légionnaire uniponctuée sont quiescents le jour et

actifs dès le coucher du soleil (Breeland 1957). Identifier le sexe des adultes est possible grâce à l'observation de l'extrémité de l'abdomen où se trouve l'ovipositeur chez la femelle et les ptérygopodes (« *claspers* ») chez le mâle (Breeland 1957).

À l'émergence, les individus des deux sexes de la légionnaire uniponctuée sont sexuellement immatures. En effet, les mâles ne sont pas sensibles aux phéromones sexuelles des femelles (Turgeon et al. 1983a; McNeil 1987). Ces dernières ont de faibles concentrations d'hormone juvénile, des ovocytes très petits -donc immatures-, ne synthétisent pas de phéromones sexuelles et n'ont pas le comportement d'appel (Cusson et McNeil 1989a; McNeil et al. 2000). L'épisode d'appel de la femelle se produit lorsqu'elle est sexuellement mature. Lors de ce comportement, la femelle lève ses ailes légèrement au-dessus de son abdomen, extrude son ovipositeur, puis agite ses ailes, ce qui contribue à la diffusion de phéromones d'attractions sexuelles qu'elle produit dans le but d'attirer un mâle réceptif (Turgeon et McNeil 1982).

La maturité sexuelle des mâles et des femelles est atteinte quelques jours après leur émergence. Alors que Fortier (2003) avance que l'âge moyen de maturité sexuelle des mâles maintenus à une température constante de 25°C (16J:8N) est de six jours, Fitzpatrick et McNeil (1989) ont établi que les mâles élevés sous les mêmes conditions s'accouplent pour la première fois entre trois et 13 jours, la médiane étant de quatre jours. Breeland (1958) a, de son côté, déterminé que les femelles sont en moyenne sexuellement matures après quatre jours de vie adulte. L'âge minimal et maximal observé par Breeland (1957) était de deux et dix jours, respectivement. Turgeon et McNeil (1982) sont arrivés aux mêmes conclusions après avoir soumis des papillons à des températures constantes de 25°C (16J:8N).

Selon l'hypothèse du « oogenesis-flight syndrome », le vol et la reproduction seraient des activités énergétiquement coûteuses et il y aurait une association négative (compromis énergétique) entre la migration et la reproduction de l'insecte (Johnson 1969). Ainsi, le délai entre l'émergence des adultes et l'atteinte de la maturité sexuelle (diapause reproductive) permettrait de rendre disponible des ressources énergétiques nécessaires à la migration des individus. Ceci expliquerait pourquoi la reproduction de plusieurs espèces coïncide typiquement avec la fin de la migration (Menz et al. 2019). Bien que chez certains insectes ce modèle ne s'avère pas fondé (Tigreros et Davidowitz 2019), plusieurs études portant sur la légionnaire uniponctuée utilisent ce modèle comme point

de départ pour étudier la biologie reproductive de l'espèce (McNeil et al. 1996, 2000; McNeil 2011).

L'âge de la maturité sexuelle de la femelle varie en fonction de plusieurs facteurs environnementaux. En effet, pour une photopériode donnée (16J:8N), l'âge au premier appel suivant l'émergence des femelles décroît lorsque la température augmente, alors qu'il augmente significativement lorsque la température s'abaisse (Turgeon et McNeil 1983). De plus, lorsque soumises à une température constante, les femelles exposées à une courte photopériode (12J:12N et 10J:14N) amorcent leur premier appel plus tard que leurs celles soumises à une photopériode plus longue (14J:10N et 16J:8N) (Delisle et McNeil 1986). De surcroît, l'effet des facteurs combiné de la température et de la photopériode sur l'âge au premier appel est additif (Delisle et McNeil 1987a). Ainsi, comparativement à des femelles maintenues à des températures élevées (25°C) et exposées à une longue photopériode, celles soumises à des températures fraîches (10°C) et de courtes photopériodes (telles que celles rencontrées l'automne en Amérique du Nord) montrent un retard dans leur développement ovarien ainsi qu'une hausse de leurs réserves lipidiques (Delisle et McNeil 1987a; McNeil 1987; McNeil et Tobe 2001). À l'inverse, lorsque les femelles sont exposées à des températures plus élevées et une longue photopériode, elles amorcent rapidement leur phase reproductive (Delisle et McNeil 1987a). En outre, El Ouattassi (1991) a démontré que des femelles soumises à des températures cycliques appellent à un âge plus jeune que celles exposées à des températures constantes, alors que la température moyenne des deux traitements était la même. Par contre, les fluctuations de température n'ont pas influencé de manière significative le développement ovarien de ces femelles. Ceci est surprenant compte tenu que le développement ovarien des femelles, le comportement d'appel ainsi que la synthèse de la phéromone sexuelle sont fortement synchronisés (Cusson et McNeil 1989a).

L'arrivée de la maturité sexuelle chez les femelles de la légionnaire, caractérisée par la production de phéromones sexuelles, le développement ovarien ainsi que de l'initiation du comportement d'appel, est corrélée à la biosynthèse et à l'atteinte d'une concentration seuil de l'hormone juvénile (Cusson et McNeil 1989b, 1989a; Cusson et al. 1994b). Chez la légionnaire uniponctuée, des signaux environnementaux tels que ceux décrits dans le paragraphe précédent influencent le système nerveux central qui, en retour, déclenche la production de neuropeptides. Deux types de neuropeptides, les allatotropines (des

stimulants) et les allatostatines (des inhibiteurs) régulent l'activité des corps allates des femelles (McNeil et Tobe 2001). Ce sont les corps allates qui produisent, en plus ou moins grande quantité, l'hormone juvénile. Lorsque la légionnaire uniponctuée est jeune ou que la température est fraîche (10°C) et que la photopériode est courte, la concentration d'hormone juvénile dans l'hémolymphé des femelles est basse (Cusson et al. 1990, 1993). Dans ces conditions, l'atteinte de la maturité sexuelle est retardée de manière importante (jusqu'à deux semaines). Les femelles accumulent ainsi des lipides corporels et la vitellogenèse est retardée (McNeil et Tobe 2001). Selon l'hypothèse du « oogenesis-flight syndrome », cette diapause reproductive permettrait de rendre disponibles les ressources énergétiques nécessaires à la migration des femelles. À l'inverse, lorsque les femelles sont plus âgées et/ou que les conditions environnementales sont favorables (température élevée et longue photopériode), les corps allates produisent l'hormone juvénile en grande quantité. Cette hormone, lorsqu'elle dépasse une concentration seuil, permet la libération de PBAN (« *pheromone biosynthesis activating neuropeptide* »), des neuropeptides qui jouent un rôle hormonal en activant la biosynthèse de phéromones liées à la reproduction (McNeil et Tobe 2001). De telles conditions, stimulent la vitellogenèse, le développement ovarien ainsi que le comportement d'appel (McNeil et Tobe 2001). La production de l'hormone juvénile doit être continue pour que les fonctions reproductives des femelles soient maintenues (Cusson et al. 1994b).

L'accouplement se produit lorsque les deux sexes ont atteint l'âge de la maturité sexuelle. Lors de l'appel, la femelle libère des phéromones, majoritairement composées de (Z)-11-hexadecenyl acétate et de (Z)-11-hexadécène-1-ol (McDonough et al. 1980). Même si le mâle sexuellement mature est toujours sensible aux phéromones sexuelles de synthèse, sa sensibilité est accrue lors de la scotophase, en particulier dans la seconde moitié de la nuit – ce qui correspond au moment où les femelles ont leur comportement d'appel (Delisle et McNeil, 1986; Turgeon et al. 1983a). Contrairement aux femelles, les mâles n'émettent pas de phéromones sexuelles pour attirer les femelles. Par contre, grâce à leurs pinceaux androconiaux situés sous leur abdomen, les mâles libèrent un mélange d'acide acétique et de benzaldéhyde qui agit à courte distance. Ce mélange facilite l'acceptation du mâle par la femelle lors de l'accouplement (Fitzpatrick et McNeil 1988; Fitzpatrick et al. 1989). Le mâle ainsi attiré par les phéromones de la femelle accroche ses ptérygopodes à l'abdomen de la femelle et insère son endophallus dans celle-ci (Callahan et Chapin 1960; Capinera 2008; Eizaguirre et al. 2009). Ceci permet au mâle

de transférer un spermatophore dans la bourse copulatrice de la femelle. Le spermatophore est un tube chitineux qui contient les spermatozoïdes du mâle. Un seul spermatophore est transmis par accouplement (Fitzpatrick et McNeil 1989), lequel dure typiquement trois heures (Guppy 1961). Après l'accouplement, le mâle ne peut parfois plus rétracter son endophallus et est par conséquent incapable de se détacher de la femelle. Dans ce cas, le couple s'épuise et meurt éventuellement (Guppy 1961). Callahan et Chapin (1960) ont rapporté que 15 % des couples de la légionnaire uniponctuée restent ainsi accroché l'un à l'autre lors de la copulation et Breeland (1958) estime que le problème s'aggrave lorsque la température est élevée et que le taux d'humidité de l'air est bas.

Tout comme les mâles qui sont polygynes, les femelles sont polyandres, c'est-à-dire qu'elles peuvent s'accoupler plus d'une fois dans leur vie. La dissection des femelles permet de compter le nombre de spermatophores dans leur bourse copulatrice et ainsi de déterminer combien de fois celles-ci se sont accouplées (Annexe I). Le nombre d'accouplements qu'effectuent les mâles et les femelles varie selon les études. Selon Fitzpatrick et McNeil (1989), des mâles ayant quotidiennement accès à une nouvelle femelle vont s'accoupler en moyenne 5,8 fois (certains y étant parvenus jusqu'à 11 fois). Pourtant, selon Fortier (2003), lorsque des mâles (initialement vierges) sont présentés à trois femelles différentes lors de trois nuits consécutives, moins de 20 % des mâles vont s'accoupler une troisième fois. Svärd et McNeil (1994) ont pour leur part déterminé que, mises présence d'un nouveau mâle vierge à tous les quatre jours, les femelles ne s'accouplent en moyenne qu'une seule fois (maximum de 6 fois). De leur côté, McNeil et Tobe (2001) mentionnent plutôt une moyenne de 3-4 accouplements par femelle prélevée sur le terrain.

La période réfractaire des femelles -moment où celles-ci ne produisent plus de phéromones d'appel et ne sont donc plus réceptives à l'accouplement- est relativement courte chez la légionnaire uniponctuée. Après un accouplement, les femelles reprennent leur comportement d'appel dans les 24 à 48 h qui suivent (Fortier 2003). La taille du spermatophore et l'expérience reproductive du mâle (nombre d'accouplements précédents) n'ont pas d'influence sur la longueur de la période réfractaire des femelles (Fortier 2003).

Les femelles commencent à pondre la nuit suivant l'accouplement (Delisle et McNeil 1987a). Elles pondent typiquement leurs œufs dès le coucher du soleil (Breeland 1958; Guppy 1961). Les œufs sont pondus en groupes, soit en ooplaques (masses d'œufs). Les ooplaques varient en taille, mais sont composées, en moyenne, de 108 œufs qui sont typiquement pondus en 18 minutes (Breeland 1958). Les œufs sont maintenus ensemble par un liquide transparent, collant et relativement rigide une fois séché (Breeland 1958). Les femelles préfèrent pondre dans des endroits cachés ou des fentes serrées, tels que sur une vieille tige de maïs (Breeland 1958). Ainsi, lorsque présentées à du pois, du canola ou bien une graminée, les femelles préfèrent pondre sur la graminée, ce qui correspond aux préférences alimentaires des chenilles (Batallas et al. 2020). Par contre, les femelles ne choisissent pas systématiquement le site d'oviposition (la graminée hôte) qui offre les meilleures performances larvaires (mesurées par la masse de la chrysalide la plus élevée) pour leur descendance (Batallas et al. 2020). La période de ponte s'étale, en moyenne, entre 4,3 (Breeland 1958) et 8,7 jours (Guppy 1961).

En conditions de laboratoire, la fécondité (nombre d'œufs pondus) des femelles est influencée par plusieurs facteurs, tels que la disponibilité de la nourriture pour la femelle (Guppy 1961), le poids de la chrysalide (Mukerji et Guppy 1970) ainsi que la température et l'humidité (McNeil 1987). Comme les conditions d'élevage diffèrent d'une étude à l'autre, la fécondité varie en conséquence. La fécondité moyenne rapportée dans la littérature passe de 454 (Breeland 1958) à 941 (Pond 1960), à plus de 1 400 œufs pondus par femelle (Guppy 1961; Fortier 2003). Il va sans dire que la variabilité individuelle des femelles est un facteur qui influence grandement la fécondité totale. Ainsi, sous les mêmes conditions d'élevage, certaines femelles ne pondent que quelques centaines d'œufs alors que d'autres peuvent pondre jusqu'à 2 320 œufs (Callahan et Chapin 1960). Outre ce facteur, la température influence définitivement la fécondité. Lorsqu'exposées à 20, 25 ou 30°C, la fécondité totale moyenne de femelles maintenues en groupes était de 1 160, 1 335 et 801 œufs par femelle, respectivement (McNeil 1987). Ces résultats suggèrent que la température optimale des femelles, en ce qui a trait à leur fécondité, se situe près de 25°C.

La longévité des adultes varie grandement en fonction de facteurs tels que le sexe, le statut reproducteur, la température, la présence de nourriture, les conditions d'élevage, etc. Par exemple, au Tennessee (États-Unis), Breeland (1958) a ainsi déterminé que les mâles et les femelles adultes –élevés dans un insectarium extérieur- ont une durée de vie

moyenne de neuf et de dix jours, respectivement, avec un maximum de 21 jours. De son côté, Pond (1960) relate qu'au Nouveau-Brunswick (Canada), la durée de vie moyenne des mâles d'élevages maintenus à 22°C est aussi de neuf jours, mais que celle des femelles maintenues dans les mêmes conditions est plutôt de 18 jours. Guppy (1961) a, pour sa part, établi qu'en Ontario, la durée de vie moyenne des mâles et des femelles maintenus dans les cages à l'extérieur est de 16 jours. Enfin, Guppy (1961) a évalué que la durée de vie des mâles vierges est de 22,5 jours mais de 24,5 jours pour les femelles vierges. Fitzpatrick et McNeil (1989) ont, pour leur part, déterminé que les mâles vierges de laboratoire (25°C, 16J:8N) vivent significativement plus longtemps (autour de 24 jours) que les mâles accouplés (un peu plus de 14 jours). Finalement, la durée de vie des adultes est fortement réduite lorsqu'ils sont maintenus à 6°C (Ayre 1985) et ils ne survivent pas lorsque la température est de 0°C ou moins (Fields et McNeil 1984; Ayre 1985).

Comme les stades immatures (œufs, chenilles et chrysalides) de la légionnaire uniponctuée ont tous un sex-ratio de 1:1, il n'est pas étonnant que Breeland (1957) rapporte que son insectarium extérieur avait un sex-ratio qui se rapprochait de 1:1. Lorsque capturés sur une longue période grâce à des pièges lumineux, le sex-ratio d'individus sauvages se rapproche aussi de 1:1 (Breeland 1958; Callahan et Chapin 1960; McNeil 1987).

#### 1.5.5. Degrés jours

Plusieurs auteurs ont examiné l'influence de la température sur le développement des différents stades phénologiques de la légionnaire uniponctuée. En 1969, Guppy a déterminé que des régimes de températures alternés (variant par exemple entre 20 et 29°C ou bien entre 10 et 24°C) mais de photopériode constante (16L :8N) n'ont pas d'influence sur le taux de développement des œufs et des larves de la légionnaire uniponctuée. Il a ainsi établi que l'utilisation d'un système, basé sur les degrés-jours (DJ) (base 10), pouvait être utilisée pour suivre l'évolution du développement de la légionnaire uniponctuée en nature. Dans sa forme la plus simple, le système de degré-jours mesure l'accumulation journalière moyenne de température à partir d'une limite minimale (base) en dessous de laquelle l'insecte ne se développe pas. Pour ce faire, la moyenne de la température minimale et maximale atteinte lors de la journée est calculée, puis la base y est soustraite (Murray 2020). Ce système permet donc de prédire quel stade aura atteint un insecte en fonction de l'accumulation des DJ. Guppy (1969) a ainsi spécifié que,

lorsqu'élèvés à 25°C, la durée de développement des œufs, chenilles, chrysalides ainsi que la période de préoviposition des femelles nécessitent 63, 277, 165 et 70 DJ, respectivement, totalisant 505 DJ au moment de l'émergence et 575 DJ à la première ponte.

Malgré les résultats de Guppy (1969) obtenus à température constante de 25 °C, plusieurs auteurs ont tenté de modéliser le développement des légionnaires uniponctuées lorsqu'elles sont soumises à des températures fluctuantes, sans toutefois arriver à des conclusions harmonieuses. Ayre et Lamb (1990) ont tenté de prédire, sans succès, l'apparition de la deuxième génération de légionnaire uniponctuée au Manitoba en se basant sur l'accumulation moyenne des DJ (base 10°C) pendant neuf ans de captures par pièges lumineux. Les auteurs ont, de plus, calculé, qu'en moyenne, la deuxième génération apparaît 679 ( $\pm 200$ ) DJ après la première, ce qui est légèrement plus élevé que les résultats de Guppy (1969). De leur côté, Taylor et Shields (1990a) ont déterminé que le développement des œufs, chenilles et chrysalides de la légionnaire uniponctuée nord-américaine maintenue sous diverses températures nécessitent en moyenne 74,4; 342,6; et 237,3 DJ (base 9°C), respectivement. Cependant, Taylor et Shields (1990a) ont aussi démontré que, pour tous les stades de développement, plus la variation de température entre le jour et la nuit est importante, plus le développement de l'insecte est rapide. Ces derniers ont ainsi conclu que les modèles linéaires température/développement (tel qu'utilisé par le système de degrés-jours) sont inadéquats parce qu'ils surestiment la durée de développement d'un individu soumis à une grande variation de température. Taylor et Shields (1990a) ont ainsi élaboré un modèle biophysique non linéaire qui représenterait mieux le développement de la légionnaire uniponctuée lorsqu'elle est soumise à des températures qui fluctuent. Ces résultats pourraient expliquer pourquoi, en 2000, des chercheurs espagnols ont déterminé que le développement de la légionnaire uniponctuée au champ nécessite, en moyenne, 474 DJ (base 12°C) au printemps, 623 DJ l'été, mais seulement 357 DJ à l'automne (López et al. 2000). Selon les auteurs espagnols, lorsque placées à une température constante de 25°C, les légionnaires uniponctuées requièrent une accumulation de 572 DJ pour compléter une génération. Il faut cependant garder à l'esprit que les populations européenne et américaine de la légionnaire uniponctuée doivent être comparées avec prudence.

## 1.6. Lutte contre la légionnaire uniponctuée au Québec

La seule méthode de lutte préventive recommandée contre la légionnaire uniponctuée au Québec est l'utilisation de la technologie dite « Bt ». Les cultures Bt sont transgéniques et produisent au moins une protéine insecticide provenant de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (Bt) (Tabashnik et Carrière, 2017). La légionnaire uniponctuée n'est cependant pas contrôlée par la protéine Bt la plus commercialisée chez le maïs: CryA1(b) (Pérez-Hedo et al. 2012; López et al. 2017). En effet, les chenilles peuvent compléter leur développement même lorsqu'elles ingèrent des toxines Bt cristallines (Cry) (López et al. 2017). Par contre, la technologie «*vegetative insecticidal protein*» (Vip), est homologuée chez le maïs pour lutter contre la légionnaire uniponctuée. Toutefois, à ce jour, la technologie Bt Vip est uniquement disponible chez un nombre limité d'hybrides de maïs (Agri réseau 2021; Gouvernement du Québec 2021). Les producteurs cultivant du maïs non OGM (p. ex., certifié biologique), ou toute autre culture, ne peuvent donc pas avoir accès à cette technologie.

Depuis 1981, le RAP suit la distribution de la légionnaire uniponctuée entre les mois de mai et de juillet pour connaître la date d'arrivée et la distribution de l'insecte dans la province. Lorsque les pièges dépassent un seuil de capture de papillons mâles dans une région (10 adultes/piège/jour ou bien 100 adultes/piège dès le début de la saison estivale), le réseau recommande le dépistage des larves au champ pour cette région (Parent et al. 2015). Sous ces seuils, il est considéré qu'il n'y a pas assez d'individus pour causer des dommages économiquement significatifs. Ceci évite le dépistage systématique des larves et permet de restreindre l'effort de dépistage à une région et à une période donnée. Lors que les seuils sont dépassés, les intervenants du milieu agricole de la région sont alors avertis et à même de débuter le dépistage de chenilles dans les cultures de graminées. Comme la présence de papillons ne garantit pas la présence de larves aux champs, seul le dépistage des larves et l'utilisation de seuils économiques permet de savoir si une intervention est nécessaire (Parent et al. 2015). Lorsque la présence de chenilles est constatée, l'utilisation de seuils d'intervention spécifiques à la culture et à la saison est recommandée (Parent et al. 2015). Lorsque les seuils de chenilles sont atteints, plusieurs interventions sont possibles et celles-ci vont dépendre de plusieurs facteurs. Par exemple, le niveau de maturité de la culture, la taille des larves, la valeur de la culture, la date de la récolte, les coûts associés au traitement, la présence de mauvaises herbes, la présence d'ennemis naturels, les délais de récolte suite au traitement ainsi que la culture du champ

le plus proche peuvent influencer la décision (Ribeiro et al. 1996; Prasifka et al. 2011; Parent et al. 2015). En fonction de ces facteurs, le producteur pourra utiliser un insecticide homologué (SAgE pesticides 2021), effectuer une récolte hâtive ou décidera de ne pas intervenir.

Malgré un effort de recherche important, aucune méthode de lutte biologique (p. ex., utilisation de nématodes, parasitoïdes, virus, huiles essentielles) n'est à ce jour commercialisée contre la légionnaire uniponctuée, que ce soit de manière préventive ou curative (Guppy 1967; Harvey et Tanada 1985; Robert et al. 1987; McNeil et Turgeon 1988; Clark et al. 1994; Marino et Landis 1996; Oliveira et al. 1999; Rosa et al. 2002, 2010; Rosa et Simões 2004; Costamagna et al. 2004; Akhtar et al. 2008; Depalo et al. 2012; Sousa et al. 2013; Harrison et al. 2017). Ainsi, pour tous les producteurs qui n'utilisent pas la technologie Bt (Vip), le dépistage provincial des adultes par le réseau est l'option la plus économiquement rentable et écologiquement durable. Cette approche permet de dépister les chenilles de manière préventive et uniquement lorsque leur présence est probable. Ceci présente l'avantage de réduire les coûts associés au programme de dépistage des chenilles, d'intervenir de manière appropriée alors que la culture n'a pas encore subi de dommages importants et, surtout, de contribuer à dissuader l'utilisation préventive et systématique de pesticides.

## 1.7. Problématique

Malheureusement, le réseau de dépistage provincial de la légionnaire uniponctuée a de la difficulté à faire un lien entre les captures de papillons mâles et les dommages aux cultures. Ainsi, les pièges munis d'attractifs alimentaires de certaines régions capturent parfois beaucoup de mâles, sans toutefois que des dommages subséquents aux cultures ne soient observés. À l'inverse, certains sites n'enregistrent pas de captures de papillons mâles alors que des infestations sévères de chenilles sont observées au champ. Comme tout programme de lutte intégrée se base sur une bonne compréhension de la biologie de l'insecte, il est essentiel de mieux comprendre la biologie de la légionnaire uniponctuée pour la combattre de manière efficace, rentable et respectueuse de l'environnement.

Le manque de corrélation entre les captures d'insectes et les dommages aux cultures est un problème commun chez les espèces migratrices (Pedgley 1993). Divers facteurs peuvent expliquer ce manque de corrélation. Une piste plausible est le peu de connaissance sur la migration et la biologie reproductive des femelles. Alors que des

mâles sont capturés, ce sont les femelles qui sont la source des Chenilles défoliatrices. Ainsi, il serait important de confirmer si la quantité de mâles capturés par les pièges est représentative de celle des femelles. De plus, plusieurs facteurs affectant la capacité des femelles de produire une descendance viable sont toujours à élucider chez la légionnaire uniponctuée, ce qui est particulièrement pertinent parce qu'elles sont responsables de la génération potentiellement dommageable aux cultures. Alors que l'influence des températures élevées sur la fécondité des femelles est déjà établie (McNeil 1987), il est aujourd'hui pertinent d'explorer l'influence de basses températures (10 et 17°C) sur le potentiel reproducteur des femelles de la légionnaire uniponctuée, notamment dans un contexte de changements climatiques où les femelles migrantes seront de plus en plus soumises à des températures printanières extrêmes.

## 1.8. Objectifs et hypothèses de recherche

### 1.8.1. Objectif général

L'objectif principal de ce projet est d'améliorer les alertes faites par le réseau québécois de dépistage de la légionnaire uniponctuée par l'acquisition de nouvelles connaissances sur l'arrivée en territoire québécois de la légionnaire uniponctuée, ainsi que sur la biologie reproductive des femelles.

### 1.8.2. Objectif spécifique 1

Le premier volet de l'étude vise à déterminer dans quelles proportions les femelles de la légionnaire uniponctuée migrent par rapport à celles des mâles, ainsi que leur statut reproducteur lorsqu'elles arrivent au Québec.

Les hypothèses du premier volet sont :

- Hypothèse 1 : Les femelles et les mâles de la légionnaire uniponctuée arrivent au Québec dans les mêmes proportions.
- Hypothèse 2 : Les femelles américaines arrivent vierges sur le territoire québécois.

### 1.8.3. Objectif spécifique 2

Le deuxième volet de l'étude vise à déterminer l'influence de trois températures constantes sur la reproduction et la fécondité des femelles de la légionnaire uniponctuée en conditions contrôlées de laboratoire.

Les hypothèses du deuxième volet sont :

- Hypothèse 3 : Il existe une corrélation linéaire positive entre la masse (g) des ooplaques et le nombre d'œufs qu'elles contiennent, ce qui permet d'estimer adéquatement la fécondité d'une femelle en pesant les masses d'œufs.
- Hypothèse 4 : Une température fraîche (10°C) influence négativement la fécondité et la reproduction des femelles de la légionnaire uniponctuée.

## 1.9. Approche méthodologique

Pour tester ces hypothèses, 55 pièges munis d'attractifs de types « alimentaires » ont été utilisés entre les mois de mai et juillet sur cinq sites en 2018 et six sites en 2019. Ces pièges ont permis de capturer les deux sexes de la légionnaire uniponctuée et d'évaluer l'évolution du ratio mâle : femelle dans le temps ainsi qu'en fonction du site. La dissection de ces femelles a aussi servi à évaluer leur statut reproducteur. De plus, des tests réalisés sur 126 couples sexuellement matures en conditions contrôlées (chambres de croissance) ont permis de caractériser la masse des œufs de l'espèce en plus de tester l'influence de trois températures constantes (10, 17 et 25°C) sur plusieurs traits reproducteurs des femelles.

## **Chapitre II : Trapping the true armyworm *Mythimna unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae) in Quebec (Canada) to analyse sex ratios and female reproductive status**

Lemaire-Hamel, Sandrine, Frédéric McCune, Valérie Fournier and Julien Saguez

### **French title:**

Captures des mâles et des femelles de la légionnaire uniponctuée (*Mythimna unipuncta*) (Lépidoptères : Noctuidés) au Québec

**Key words:** *Pseudaletia unipuncta*, migration, feeding attractant, acetic acid, 3-methyl-1-butanol

## Résumé

Les réseaux de surveillance qui suivent l'arrivée et la dispersion de ravageurs migrateurs sur un territoire ne capturent typiquement que des mâles adultes. Un problème associé à cela est qu'il n'y a pas toujours de lien entre les captures de mâles et les dommages observés au champ. C'est le cas pour la légionnaire uniponctuée (*Mythimna unipuncta*, Haworth; Lépidoptère), un noctuidé qui immigre chaque printemps au Québec (Canada). Au cours des printemps et des étés 2018-2019, les deux sexes de la légionnaire uniponctuée ont été capturés sur onze sites québécois grâce à un attractif alimentaire. Nos résultats démontrent que : 1) les deux sexes immigront au Québec en même temps, mais arrivent dans des proportions variables dans le temps et dans l'espace; 2) toutes les femelles migrantes étaient accouplées au moment de leur capture. Les implications de ces résultats pour le programme québécois de surveillance de la légionnaire uniponctuée sont discutées.

## Abstract

Monitoring networks that follow the arrival and dispersal of migratory pests over a territory usually capture adult males. A known problem associated with this is that a link between trap catches and subsequent field damage cannot always be established. This is the case for the true armyworm (*Mythimna unipuncta*, Haworth; Lepidoptera: Noctuidae), a seasonal migrant that travels each spring towards the province of Quebec (Canada). During spring and summer of 2018 and 2019, both sexes of the true armyworm were caught on eleven sites distributed throughout the province of Quebec with feeding attractant. The results show that: 1) both sexes immigrate towards Quebec at the same time, but arrive in the province in variable proportions, both in time and space; 2) all migrant females had mated when they were caught. The implications of these results for the true armyworm monitoring network are discussed.

## 2.1. Introduction

Large-scale monitoring networks that follow the arrival of insects on a territory play an important role in managing migrant pests. Since their migration is aided by air masses and strong winds (Reynolds et al. 2017), migratory insect pest populations can suddenly arrive on a territory in a seemingly random distribution (Pedgley 1993). The aim of monitoring programs is to inform agronomists and producers of the distribution of the pest and its descendants, as well as to promote targeted scouting when an economic catch threshold is reached. In principle, this reduces the need for scouting, enabling producers in areas at risk to do so only when and where insect trap catches are high. Obviously, the ultimate objective is to protect crops while reducing pesticide use, thus benefiting business profitability as well as the environment. In Quebec (Canada), a provincial monitoring network follows, amongst other species, the evolution of spring and summer populations of the true armyworm, *Mythimna (Pseudaletia) unipuncta* (Haworth).

Various lure options, each with varying advantages and drawbacks, can be used to capture the true armyworm. Although light traps (McNeil 1987), floral lures (Landolt et al. 2011a) and feeding attractants (Landolt and Alfaro 2001; Landolt et al. 2011b) trap moths of both sexes, these techniques have traditionally been considered unsuited for large-scale monitoring of the arrival and distribution of migratory insect pests over a large territory. While light traps require electricity and are not species-specific, floral lures and feeding attractants can be costly and time consuming to assemble. On the other hand, synthetic pheromone baits have the advantage of selectivity, simplicity and low costs. Regrettably, in most moth species, only females produce sexual pheromones that attract males (Allison and Cardé 2016) and commercially available pheromone baits that can attract females are uncommon. Hence, Quebec's true armyworm pest-monitoring network is limited to trapping males (Dumont 1989).

The true armyworm is a seasonal migrant and agricultural pest that travels each spring and early summer from the Midwest, eastern and southern United States towards northerly latitudes (Mulder 1984; Hobson et al. 2018). This pest has been observed in several Canadian provinces such as southern Saskatchewan, Manitoba, Ontario, Quebec and New Brunswick (Ayre and Lamb 1990; Doward 2018). The moth undertakes this migration to avoid unsuitably hot American summer conditions (McNeil 1987). Once the adults reach their northern distribution range, females often lay their eggs in agricultural

fields. These eggs generate a polyphagous and highly mobile offspring that voraciously feed on various crops (Breeland 1958), although preferably grasses, such as corn (Guppy 1967). Even though the true armyworm is considered a secondary pest in the province of Quebec (McNeil 1987), due to the above-mentioned characteristics, the true armyworm causes major and unpredictable epidemics every 5 to 20 years (Guppy 1961) that can generate both yield and economic losses (Malo 2017).

Since the true armyworm cannot overwinter in Canada, it must undertake a southward fall migration before the arrival of freezing autumn temperatures (Fields and McNeil 1984; Doward 2018). This migration is possible because of variations in juvenile hormone titres that are modulated by low temperatures and short photoperiods (Turgeon and McNeil 1983; Delisle and McNeil 1987a, 1987b; Cusson et al. 1994a; Luo et al. 2002). Low juvenile hormone titres are responsible for the developmental delays of the reproductive system of these locally produced moths (Cusson et al. 1990, 1993; McNeil and Tobe 2001). This reproductive diapause allows the young moths to use their lipid reserves to travel back to the species' overwintering grounds, in the southern United States (Hobson et al. 2018). The same physiological process allows the true armyworm to accomplish its northward spring migration (Luo et al. 2002).

Unfortunately, the Quebec network that monitors the true armyworm's spring migrant population has had difficulty linking trap catches with subsequent field damage (Parent 2017; Parent and Rieux 2017; Parent et al. 2017). Thus, the absence of adult males in traps is not always associated with an absence of subsequent larval field damage, and *vice versa*. This is a common problem experienced by such monitoring networks (Pedgley 1993) that, in this case, could stem from the limited knowledge on the migration characteristics of the female true armyworm.

While most of the early work on the true armyworm focused on its ecology and reproductive physiology and behaviour (Turgeon and McNeil 1983; Delisle and McNeil 1987a, 1987b; Cusson et al. 1990, 1994a), little is known about the migration of the true armyworm females in Quebec. In fact, the only study that touched on the subject was conducted more than 30 years ago; it included the installation of light traps during nine consecutive years on one site in northern Quebec (Normandin, 48.8468, -72.5408) (McNeil 1987). These trap catches suggested that the evolution of male and female populations was similar throughout spring, summer and fall. This fuelled the notion that

male captures could be used as a leading predictor factor of larval outbreaks. Until now, the timing and distribution of the true armyworm's female migrant populations, compared to the male's, has never been investigated on a large geographical scale. The objectives of this two-year study were to assess the validity of this assumption, as well as evaluate the reproductive status of the female moths throughout the seasons. To do so, we used feeding attractants based on the odour chemistry of fermented molasses (Landolt and Alfaro 2001; Landolt and Higbee 2002) to trap both sexes of the true armyworm.

## 2.2. Materials and Methods

### 2.2.1. Trapping Experiment

In 2018, five sites, each equipped with five traps, were selected in the province of Quebec in different agricultural regions. These sites were chosen because the province's monitoring network had previously collected moths in abundance there and/or larval damage had been observed there. Sites were located in Saint-Hyacinthe (45.65687, -73.00277), Saint-Blaise-sur-Richelieu (45.222195, -73.353873), Shawville (45.61196, -76.51278), Saint-Mathieu-de-Beloeil (45.59278, -73.24389) and Sainte-Monique (46.150516, -72.550927). The 2018 trapping period lasted 10 consecutive weeks between May 14 and August 6. In 2019, the experiment was conducted on six sites located in Gatineau (45.550254, -75.402654), Saint-Eugène (45.78381, -72.72661), Lac-du-Cerf (46.329131, -75.488851), Saint-Mathieu-de-Beloeil (45.5804973, -73.2398378), Saint-Hyacinthe (45.60731, -72.94890) and Saint-Cyprien-de-Napierville (45.2244197, -73.4115877) (Appendix II). The 2019 trapping period extended from May 20 to August 12, for a total of 12 consecutive weeks. These trapping periods were chosen because they historically correspond with the arrival of migrating moths in the province. Only, two sites (Saint-Hyacinthe and Saint-Mathieu-de-Beloeil) were used in both 2018 and 2019.

The trapping experiment was adapted from Landolt and Higbee (2002). Universal moth traps (Unitrap, Distributions Solida Inc., Saint-Ferreol-les-Neiges, QC) were hung on 1.2 m stakes and placed along agricultural fields at least 10 metres apart. Each trap contained an insecticidal strip (Vaportape, Hercon Environmental, Emigsville, PA) and two 15 ml Falcon tubes (Fisher Scientific, Montréal, QC) with cotton balls inside. Five ml of acetic acid was added to one tube, and 5 ml of 3-methyl-1-butanol was added to the other. Each tube's cap was pierced with a single 3 mm diameter hole to allow the chemicals to evaporate and act as a feeding attractant. Every week, trap contents were collected and

tubes were replaced. True armyworm specimens were identified, separated by sex (Breeland 1958), counted and then stored at -20°C. Identification of true armyworm male specimens was confirmed by entomologists of the *Laboratoire d'expertise et de diagnostic en phytoprotection* of the Quebec Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (MAPAQ).

### 2.2.2. Female Reproductive Status

All female specimens collected were soaked overnight in a 10% potassium hydroxide solution to rehydrate them before dissection. The number of spermatophores in the bursa copulatrix was then counted to determine the number of times they had mated (Callahan and Chapin 1960). Furthermore, the female's abdomen was visually evaluated for its amount of fat tissue and its mature egg count. Dissection also confirmed species identification using bursa copulatrix characteristics.

### 2.2.3. Statistical Analyses

All analyses were performed using R statistical computing software, version 3.6.2 (R Core Team 2019). To evaluate the influence of the site, sex and date on moth captures (number of moths caught per day in a given trap), data were analyzed using a Generalized Additive Mixed Model (GAMM) zero-inflated Poisson model (mgcv package). This model was chosen because it enables the creation of a non-linear relationship composed of multiple inflection points (Wood 2006). Explanatory variables (fixed part of the model) were sex and date, and the GAMM was fitted to quantify the influence of the date on the number of moths captured. Since the true armyworm is migrant, moth abundance is not influenced by the previous year's catches. The eleven sites were therefore pooled regardless of the year, and trap number was used as a random factor. The number of moths caught per day in a given trap was obtained by dividing the weekly trap catches by the number of days between two trap surveys.

Finally, we used linear mixed effects models (lmerTest package) to represent the linear regression that estimates the evolution of the number of spermatophores in the bursa copulatrix of females during 2018 and 2019 (Cameron and Trivedi 1998). Trap number was used as a random factor and the number of spermatophores was log transformed to normalize data. For all models, normality and homoscedasticity were verified visually using residual plots as well as by Shapiro-Wilk test (shapiro.test function).

## 2.3 Results

### 2.3.1. Trapping Experiment

In total, 384 true armyworm moths were caught during the two years (193, in 2018 and 191, in 2019). All sites and traps combined, more than twice as many males were captured than females: 126 males and 67 females in 2018, and 136 males and 55 females in 2019 (Table 1.1). Other insect specimens (mostly Noctuidae) were also caught, but these captures will not be detailed in the present paper.

Table 1.1: Total *Mythimna unipuncta* specimens captured with feeding attractant. In 2018, moths were captured between May 14 and August 6, for 10 consecutive weeks. In 2019, moths were captured between May 20 and August 12, for 12 consecutive weeks.

		2018					2019					
		Saint-Hyacinthe	Saint-Blaise-sur-Richelieu	Shawville	Saint-Mathieu-de-Beloeil	Sainte-Monique	Gatineau	Saint-Eugène	Lac-du-Cerf	Saint-Mathieu-de-Beloeil	Saint-Hyacinthe	Saint-Cyprien-de-Napierville
Males	31	53	18	5	19	24	57	19	11	16	9	
Females	14	32	18	0	3	6	35	4	1	5	4	

Male trap catches were not consistently representative of female trap catches. Indeed, whereas during some periods male captures were representative of female's, statistically, more males than females were caught between May 25 and June 1 as well as between June 11 and June 28 (Figure 1.1). Male and female moth populations were both influenced by site and date. Therefore, the moths' sex ratios significantly varied from one week to another as well as from one site to the next (Table 1.2).

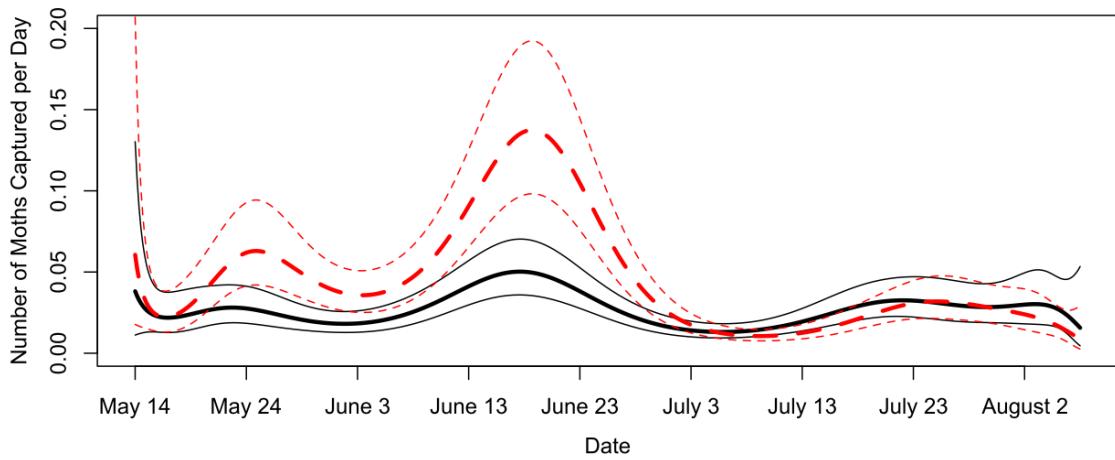


Figure 1.1: The thick curves represent the GAMM predicted *Mythimna unipuncta* abundance values during the season. The dashed red curves are male trap catches, while the solid black curves represent female trap catches. The thin curves show the 95% confidence intervals for the predicted male and female moth abundance. The large confidence intervals at the left end of the graph are caused by low number of capture sites in early May.

Table 1.2: Results of GAMM to predict the abundance of male and female *Mythimna unipuncta*, retaining only the significant variables and interactions (at the  $p < 0.05$  level). P-values : 0 “\*\*\*” 0.001 “\*\*” 0.01 “\*”.

#### Model components

<b>Parametric terms</b>	<b>d.f.</b>	<b>Chi 2</b>	<b>p-value</b>
Sex	1	7.278	0.00698***
Site	10	72.780	1.28e-11***
Sex x site	10	18.995	0.04033*
<b>Smooth terms</b>			
Date	9.2300	137.756	< 2e-16***
Sex x Date	4.6244	27.547	3.042e-05***

Figure 1.1 reveals that moth abundance can be divided into two flight periods, composed of three flight peaks. The first flight period (FFP) is composed of a first flight peak in late May as well as a second one in June. The second flight period (SFP) is composed of a lesser flight peak occurring after July 15. For eight of the 11 sites, no moths were captured after mid-July. In 2018, moths were captured on two sites during the last week of July, but in 2019 they were captured on one site during the first week of August. The sex ratio during the FFP was slightly above 3:1 but neared 1:1 during the SFP.

### 2.3.2. Female Reproductive Status

Dissections revealed that 82.7% of mated females had mature eggs in their abdomen, while none of the unmated females had mature eggs in their abdomen. Females with eggs in their abdomen had an egg count that varied from one to 150 and had an average of 20 eggs. Visual evaluation of females' fat tissue proved to be impossible because of the physical changes to the fat tissues brought on by the potassium hydroxide and, sometimes, mold. Thus, the number of spermatophores was the only information used for statistical analysis.

While all females captured during the FFP of 2018 ( $n= 50$ ) and 2019 ( $n=21$ ) were mated, respectively 59% and 24% of females captured during the SFP were virgins for 2018 ( $n=10/17$ ) and 2019 ( $n=8/34$ ). Considering all females, the log number of spermatophores in the females' bursa copulatrix significantly decreased during the season ( $F_{(1,103)} = 6.8889$ ,  $p = 0.009993$ ) (Figure 1.2) and was not affected by the site ( $F_{(9,79)} = 0.5439$ ,  $p = 0.838137$ ). On average, FFP females had 2.4 spermatophores and SFP females carried 1.4 spermatophores.

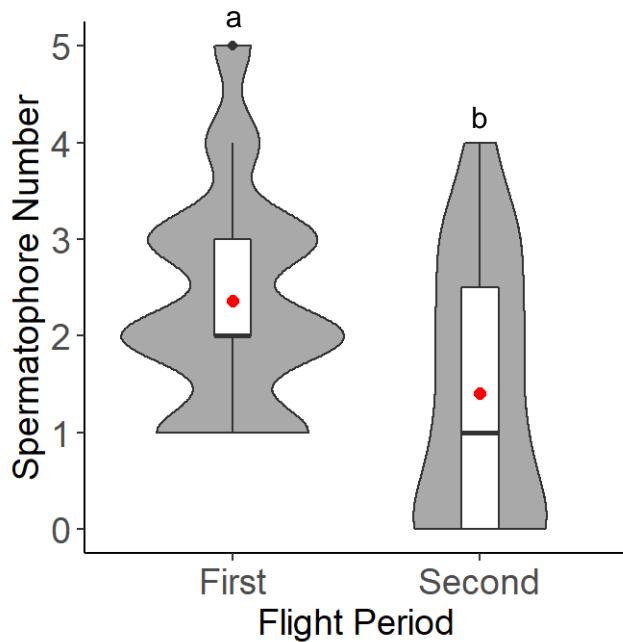


Figure 1.2: Boxplot of the number of spermatophores in the bursa copulatrix of *M. unipuncta* females captured in Quebec during the First Flight Period (before mid-July) and the Second Flight Period (after mid-July) of 2018 and 2019. The thick horizontal lines inside the white boxplots represent the median number of spermatophores, the red dots represent the mean number of spermatophores, the grey area around the boxplots represents data distribution and the black dots represent outliers. Different letters above the boxes indicate a statistical difference according to Welch's t-test ( $p < 0.05$ ). ( $n = 71$  for the FFP and  $n = 51$  for the SFP).

## 2.4 Discussion

This study presents the first conclusive evidence that true armyworm females migrate to Quebec at the same time as males, but in different ratios.

As expected, moth captures were distinctively different from one site to another, regardless of proximity of the sites, or -for the two sites that were used both in 2018 and 2019- the year. Such variability is an established characteristic of migrant pests which directly results from their annual migration process (Pedgley 1993). Multiple factors can explain these differences from one site to another. Although little is known of the true armyworm's migration process, its flight is likely broadly influenced by the landscape (Nagoshi et al. 2012) as well as extreme climatic events such as tornadoes and hurricanes

(Parmesan et al. 2000; Diez et al. 2012; Krauel et al. 2015; Knight et al. 2019) that are increasing in frequency with climate change (Cai et al. 2014). Therefore, the distribution and abundance of moths can seem erratic and unpredictable (Pedgley 1993). On a smaller scale, our trap catches could also have been influenced by plant volatiles that appeal to females. Many lepidopterans use plant volatiles to locate oviposition sites (Szendrei and Rodriguez-Saona 2010; Signoretti et al. 2012) or sources of food (Bruce 2000; Landolt and Higbee 2002; Landolt et al. 2011a).

Although acetic acid, one of the two components of our feeding attractant, is not volatile below 16-16.5°C, the near absence of captures in most sites during the first weeks of the experiment is likely due to the absence of moths in the environment, not to the lack of diffusion of the feeding attractant. For instance, at the Shawville site, temperatures dropped below 16°C on more than 76% of nights during the capture period (Agrométéo Québec, 2018). Nonetheless, moths were captured during this period. Furthermore, in 2018 and 2019, Quebec's monitoring network, which was using commercial sexual pheromones, started capturing moths at the same time we did (unpublished data). These commercial lures have a diffusion threshold of only 5°C (A. Ramsey-Rosselott, Scentry Biologicals, Inc., Montana, personal communication, 2020). Since the true armyworm is generally inactive below such temperatures (Ayre 1985; Taylor and Shields 1990) and advances its peak activity on cooler nights (Turgeon et al. 1983b), the monitoring network –and therefore our feeding attractants– should have been representative of actual moth populations arriving in Quebec.

Throughout the experiment, male captures were not consistently representative of the female captures, although the capture peaks were aligned. During the FFP (May – mid-July), the abundance of male moths was greater than that of females', whereas during the SFP (mid-July – August), the sex ratio approached 50:50. Although this explains why Quebec's monitoring network cannot always link larval damage to male captures, it is surprising. Indeed, between 1982 and 1985, McNeil (1987) caught both sexes of the true armyworm in Normandin using light traps, and although the moth's sex ratios varied weekly, female abundance was similar to males', during both the first and second flight periods. Furthermore, in 1957, in Tennessee, Breeland (1958) used light traps to capture 69.5% of females between March 11 and May 20, and 53.3% of females between June 3 and 24. Breeland's results suggest that the true armyworms arriving in Quebec stem from American populations that have at least as many females as males. According to Hobson

(2018), these moths are the source of Quebec's spring immigrants. One can therefore wonder why more males than females were captured during the FFP.

Many factors could influence the sex ratios in which the true armyworm arrives in Quebec. Firstly, fewer females than males could be leaving their overwintering grounds for a northbound spring migration. Since the United States has low densities of reproductively active populations throughout the year (Breeland 1958; McNeil 1987; Brou Jr. and Brou 2020), perhaps not all true armyworm moths undertake a spring migration. Although the physiological mechanisms behind the true armyworm's migration have been extensively studied (Delisle and McNeil 1987a; Cusson and McNeil 1989; McNeil 2011), the ecological and behavioural factors orchestrating migration have yet to be investigated (McNeil 2011; Chapman et al. 2015). Since the cues initiating take-off and migratory flight in physiologically primed insects are unknown, one could hypothesize that males and females could have different levels of sensitivity to those cues. For instance, barometric pressure, known to initiate insect takeoff (Reynolds et al. 2017), differently influences sexually mature males and females (Pellegrino et al. 2013). This suggests that barometric pressure could influence the true armyworm's flight (McNeil 2011) differently depending on the sex.

Secondly, the greater proportion of males caught during the FFP could be explained by the female's lower flight potential. Luo et al. (2002) reared the true armyworm at 23°C, under a short photoperiod of 12:12 (L: D), equivalent to the one found in March in Texas and known to slow the development of the reproductive system of both sexes (Delisle and McNeil 1987a). These authors established that while males' optimal flight potential is reached at 10 days old, females reach theirs at five days old. Furthermore, Luo et al. (2002) revealed that for females between five and 10 days old, ovarian development is linked to a decrease in their flight duration and speed. Males of the same age do not experience this decline.

Based on these observations, it is highly probable that the reproductive system of some females develops before they arrive in Quebec, when they are exposed to a favourable environment (Delisle and McNeil 1987a; Cusson et al. 1994), thus diminishing their flight potential. Even during migration, the moths' reproductive system's development is likely to be prompted by: 1) the cyclicity of the temperature (El Ouattassi 1991); 2) the increase of their thoracic temperature due to the muscular activity of flight (Heath and

Adams 1965) and 3) the lengthening of the photoperiod resulting from the advancing season and their ascension to higher latitudes (Delisle and McNeil 1987a). Indeed, Delisle and McNeil (1987a) showed that 10-day-old females maintained at 10°C in a 12:12 (L:D) regime (mimicking early spring temperatures in the United States) took an average of 4.4 days to initiate onset of reproductive activity after being transferred to a 25°C and 16:8 (L:D) regime (similar to summer conditions in Quebec). According to the oogenesis-flight syndrome hypothesis, for migrant insects, resource allocation between migration and reproduction is managed by delaying the onset of reproductive activities (oogenesis, copulation and oviposition) until after flight termination (Johnson 1969). Previous authors have found this hypothesis to be a useful starting point when approaching the topics of true armyworm migration and reproduction (McNeil et al. 1996, 2000; McNeil 2011). According to this hypothesis, females would halt their migration once their reproductive system has developed. Therefore, if conditions are ideal and their reproductive system is mature, females could stop before arriving in Quebec and lay their eggs in more southerly territories (e.g., the province of Ontario or the state of New York). Males, with a stronger flight potential and no oviposition urge, could continue their migration towards higher latitudes, such as Quebec. The important individual variability in the true armyworm's sexual maturation (Turgeon and McNeil 1982) could explain how some females reach Quebec.

The fact that no virgin female was captured before mid-July was surprising. The oogenesis-flight syndrome hypothesis suggests that at least some virgin females should have been captured. According to this hypothesis, migration and fecundity are alternate physiological states, and migration thus occurs before the onset of reproductive maturity (Johnson 1969; Rankin et al. 1986). While several exceptions to this have been found, most wing-monomorphic insects experience a negative association between migration and fecundity (Rankin et al. 1986; Tigreros and Davidowitz 2019). The true armyworm seems to belong to the latter category for two reasons. Firstly, researchers have linked ovarian development with a decline in flight distance and speed (Luo et al. 2002). Secondly, of the 7099 females caught in Normandin, an average of 3.2% were unmated when captured (McNeil 1987). This shows that at least some females can migrate to Canada while in reproductive diapause. In light of this, it is therefore likely that the mated females caught in our experiment arrived in Quebec while sexually immature, and mated after their arrival. The absence of virgin females during the FFP could be explained by a

rapid sexual maturation period causing the proportion of virgin females in the environment to be so small that it was not detected during our experiment because of our low capture numbers (only 122 females were captured). The delay between moth arrival and the beginning of oviposition is a useful piece of information for Quebec's monitoring program, because it affects the timing of larval outbreaks.

Considering the advanced reproductive status of females caught in the FFP, one could hypothesize that the focus on reproductive activities (mating and egg laying) would lead females to be uninterested by feeding, and therefore less responsive to feeding attractants. This implies that feeding attractants would regain their full potency during fall, when females are in reproductive diapause and focused on finding energetic resources for their upcoming migration. If accurate, it could explain why no virgin females were caught in early spring but were caught in the SFP. Unfortunately, no study investigates the efficacy of feeding attractants throughout the reproductive cycle of *Mythimna unipuncta*. However, the feeding attractants used in the present study appeared to have attracted gravid females, calling into question the previous hypothesis. Indeed, if females arrived in Quebec during their early sexual maturity and were insensitive to feeding stimuli, they would not initially be caught by our traps. Eventually, with fading reproductive urges, females would be trapped by our feeding attractants, thus creating a delay between male and female trap catches. On the contrary, our FFP females were trapped at the same time as males. Another element suggesting that *M. unipuncta* adult females of all reproductive status are responsive to feeding attractants, is that egg maturation is a continuous process that is sustained well after first mating and egg laying (Svärd et McNeil, 1994; McNeil et al., 2000), therefore requiring continuous energetic resources. It is therefore reasonable to suggest that females, having spent a vast amount of their energetic reserves during migration, are feeding during the reproductive phase of their life. Guppy (1961) mentioned that providing sugar water to *M. unipuncta* adult is required for egg production. Similar results were anecdotally observed with our laboratory rearing. Moths died when sugar solution was made unavailable (unpublished data). We conclude that it is therefore highly probable that females, in need of energy during their oviposition period, are sensitive to feeding attractants throughout their adult life. Nevertheless, the potency of these lures could vary as a result of female reproductive status.

Given the uncertainties associated with feeding attractants, one could wonder if light traps are a preferable trapping technique. Light is generally considered a strong stimulus that is seemingly unlinked to a biological function, and would hypothetically be more reliable than feeding attractants. Regrettably, studies comparing feeding attractants to blacklight traps for *M. unipuncta* are also absent in literature. When looking at other Noctuidae, such studies are either lacking or emphasize the need for species' specific and yearlong testing. For example, a study on *Mythimna convecta*, an Australian Noctuidae closely resembling *M. unipuncta*, compared the efficiency of light traps with feeding attractants (McDonald and Farrow 1990). Surprisingly, they trapped no moths with the light traps, which contradicted previous studies (Baker, 1978; McDonald et Smith, 1986). McDonald and Farrow attributed this to the seasonal reproductive status of the moth, suggesting that light traps are indeed not free of biological functions. We conclude that further tests are essential to answer this question with *M. unipuncta*.

The SFP is composed of locally produced females, descendants of the moths that migrated northward during spring. The fact that the SFP females were largely virgin, as well as the ca. 50:50 sex ratio during the SFP, indicate that these were locally produced moths. The natural sex ratio of eggs and larvae has been reported to be close to 50:50, both in laboratory rearing (Breeland 1958; Pond 1960, unpublished data) and in the field (Pond 1960). It is thus expected that any new, locally produced generation would be composed of as many males as females, as observed during the SFP. Furthermore, the SFP moths captured in Normandin between 1982 and 1985 also had a sex ratio close to 50:50 (McNeil 1987). Finally, the fact that true armyworms were captured in the expected ratios during the SFP further suggests that the feeding attractant used in this study (Landolt and Higbee 2002) attracts a representative number of true armyworm populations.

While SFP females were largely virgin, SFP males were not sexually mature either. From May 7 to July 23 (when true armyworm larvae cause the most damage), Quebec's monitoring network used traps containing commercial sexual attractants. Since sexually immature true armyworm males are not receptive to female sex pheromones (Steck et al. 1982; McNeil 1987), these traps only attract sexually mature males. Some of these traps were adjacent to ours. While our traps (containing feeding attractants) caught the SFP, the monitoring network's traps did not catch any males (unpublished data).

The dates of our flight periods differ from those reported in the literature. As previously mentioned, the only other instance where both sexes of the true armyworm were captured in Quebec was between 1982 and 1985, using light traps, in Normandin (48.8497, -72.5438) (McNeil 1987). In regard to the FFP, although our greatest capture peak (June) corresponds to McNeil's, the smaller and earlier one at the end of May occurred prior to McNeil's earliest captures. This could be explained by the fact that Normandin is at a higher latitude, therefore representing a longer flight for the spring moths. Another possible explanation is that with climate change, the true armyworm's overwintering grounds in the United States have been experiencing earlier springs (Cayan et al. 2001; Regonda et al. 2005), thus prompting migration at earlier dates (Obermeyer 2018). Whether or not the destination's environment is suitable for the development of the moths' offspring this early in the spring is dependent on the climate that spring, and the presence of food sources (ex. perennial crops). Our SFP (end of July and first week of August) occurred earlier than Normandin's (end of August – September). This difference could be explained by a combination of two factors: 1) our traps were located at a lower latitude than those in Normandin and; 2) with climate change, Quebec's temperature has increased over the last 30 years (Ouranos 2015). Both of these factors expose the larvae to warmer conditions, thus accelerating their development (Guppy 1969).

Although many of the SFP females in this experiment were virgin, their percentage was distinctly lower than those found by other researchers. In 2018, the SFP occurred during the last week of July and 59% of females were unmated. In 2019, the SFP occurred at the beginning of August and 24% of females were unmated ( $n = 51$ ). In contrast, on average, 99.5% of females caught between 1977 and 1985 in Normandin during the SFP (August – September) were unmated (maximum = 100% and minimum = 98.4%,  $n = 1825$ ) (McNeil 1987). Furthermore, of females caught in Washington (DC) in September and October 2000, ca. 80% were unmated ( $n = 100$ ) (Landolt and Higbee 2002).

The high mating percentage amongst the females captured in the present study could be explained by their early emergence date. The delay in the development of their reproductive system is caused by the additive effects of low temperatures and short days (as found during fall) (Delisle and McNeil 1986, 1987). Therefore, moths emerging in July and early August may not encounter the environmental cues postponing the development of their reproductive system and prompting migration. Between July 29 and August 5,

2019, while the SFP was observed in Saint-Eugène, the photoperiod was 14.5:9.5 (L: D) and an average temperature of 19.7°C was observed in Saint-Germain-de-Grantham's weather station (Gouvernement du Canada 2020), ca. 15 km from our traps. While Delisle and McNeil (1987a) only tested the influence of 10 and 25°C on the development of the true armyworm's reproductive system, such a photoperiod was found to induce sexual maturation (Delisle and McNeil 1987a). As a result, the environmental conditions at the end of July or in early August are likely to induce reproduction in the true armyworm. Depending on the weather that follows, the offspring of these locally produced moths could either: 1) initiate a southward migration as moths, or 2) be killed by the first winter frost as larvae or pupae (Fields and McNeil 1984; Hobson et al. 2018), thus leading to accidental dead end populations (McNeil 1987). Therefore, contrary to what had previously been assumed in Quebec, our trap catches suggest that the SFP is composed of adults that will not return to the United States.

Finally, since our trapping ended, at the latest, on August 12, we cannot be certain whether the moths caught in July and August truly represented the entire second flight, merely parts of it or whether a third flight period (revealing a third generation) in fact occurs. Based on the finding by Ayre and Lamb (1990) that the average degree-day accumulation cannot accurately predict the appearance of the second flight period, a longer trapping period (until first frost) would have been necessary to answer this question.

## 2.5. Conclusion

The fact that true armyworm sex ratios can vary from 1:1 to 5:1, without apparent logic or patterns, depending on the site or date, could explain why the Quebec monitoring network's male trap catches are not always correlated to crop damage. The network bases its alerts on male moth trap thresholds that may not represent the number of females present and likely to lay eggs on crops. Therefore, since the number of male moths caught during the FFP (the most damaging for crops) does not represent the number of females present in the environment, Quebec's monitoring network cannot infer where larval outbreaks will occur. On the other hand, since peak male arrivals are similar to those of the females, the trapping data collected by the network nonetheless provides valuable information about the timing of true armyworm arrival in Quebec. Thus, the monitoring network can continue to recommend valid dates for field scouting.

While capturing females could provide more reliable information on subsequent pest outbreaks, this practice could be extremely difficult to implement. Although, for some insects, commercial sexual attractants targeting females of a single species can be manufactured (Tóth et al. 2007), true armyworm males do not seem to produce pheromones to attract females (Fitzpatrick and McNeil 1988). Floral lures, feeding attractants and light traps can be effective for trapping females, but they have the disadvantages of not being species-specific, requiring more manipulations or power sources, thus rendering them inappropriate equipment for a monitoring program.

## 2.6. Acknowledgements

The data presented here are part of the Prime-Vert CERO-1-17-1823 project, which is being carried out under component 4 of the Prime-Vert 2013-2018 program and receives financial assistance from the Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (MAPAQ) through the 2011-2021 Quebec phytosanitary strategy for agriculture. This work was also supported by Mitacs through the Mitacs Accelerate program. Our thanks to Jeremy McNeil (University of Western Ontario), Gaétan Daigle (Laval University) and Alexis Latraverse (CÉROM Inc.) for their technical assistance. The authors also would like to thank their collaborators: Christine Rieux, agr. (MAPAQ); Brigitte Duval, agr. (MAPAQ); Caroline Leblanc (MAPAQ); Félix Moore (Club des services agroenvironnementaux de l'Outaouais); Lyne Labonté (Agrinove); Ann-Gabrielle Jutras, agr. (MAPAQ); Stéphanie Mathieu, agr. (MAPAQ); Geneviève Roy (Groupe pleine Terre); Jacques Gagnon, agr. (MAPAQ); and all the producers who agreed to install traps in their fields.

## 2.7. References

- Agrométéo Québec. 2018. Sommaire quotidien. Available from <http://www.agrometeo.org/indices/category/general> [accessed 3 January 2021].
- Allison, J.D., and Cardé, R.T. 2016. Variation in moth pheromones causes and consequences. In Pheromone communication in moths: evolution, behavior, and application. University of California press, Oakland. p. 401.
- Ayre, G.L. 1985. Cold tolerance of *Pseudaletia unipuncta* and *Peridroma saucia* (Lepidoptera: Noctuidae). Can. Entomol. 117(08): 1055–1060. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1171055-8.
- Ayre, G.L., and Lamb, R.J. 1990. Life histories, flight patterns, and relative abundance of nine cutworms (Lepidoptera: Noctuidae) in Manitoba. Can. Entomol. 122(6): 1059–1070. doi:10.4039/Ent1221059-11.
- Baker, G. R. 1978. Light trapping of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) at Rydalmer, New South Wales. J. ent. Soc. Aust. 18: 53-56.

- Breeland, S.G. 1958. Biological studies on the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth), in Tennessee (Lepidoptera: Noctuidae). J. Tennessee Acad. Sci. 33(4): 263–352.
- Brou Jr., V.A., and Brou, C.D. 2020. *Mythimna unipuncta* (Haworth, 1809) (Lepidoptera: Noctuidae) in Louisiana. South. Lepid. News: 42: 31–33. Available from [https://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/62463026/2020.\\_413.\\_Mythimna\\_unipuncta\\_Haworth\\_1809\\_Lepidoptera\\_\\_Noctuidae\\_in\\_Louisiana20200324-27271-1mucibw.pdf?response-content-disposition=inline%3Bfilename%3DMythimna\\_unipuncta\\_Haworth\\_1809\\_Lepidopter](https://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/62463026/2020._413._Mythimna_unipuncta_Haworth_1809_Lepidoptera__Noctuidae_in_Louisiana20200324-27271-1mucibw.pdf?response-content-disposition=inline%3Bfilename%3DMythimna_unipuncta_Haworth_1809_Lepidopter). [accessed 2 April 2020].
- Bruce, T.J. 2000. The olfactory basis for attraction of the Bollworm *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae) to host-plant flowers. Doctoral thesis, University of Greenwich, London, UK.
- Cai, W., Borlace, S., Lengaigne, M., Van Rensch, P., Collins, M., Vecchi, G., Timmermann, A., Santoso, A., McPhaden, M.J., Wu, L., England, M.H., Wang, G., Guiyardi, E., and Jin, F.F. 2014. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. Nat. Clim. Chang. 4(2): 111–116. Nature Publishing Group. doi:10.1038/nclimate2100.
- Callahan, P.S., and Chapin, J.B. 1960. Morphology of the reproductive systems and mating in two representative members of the family Noctuidae. *Pseudaletia unipuncta* and *Peridroma margaritosa*, with comparison to *Heliotis zea*. Ann. Entomol. Soc. Am. 53(June): 763–782.
- Cameron, A.C. and Trivedi, P.K. 1998. Regression Analysis of Count Data. In Second Edi. Cambridge University Press.
- Cayan, D.R., Kammerdiener, S.A., Dettinger, M.D., Caprio, J.M., and Peterson, D.H. 2001. Changes in the onset of spring in the Western United States. Bull. Am. Meteorol. Soc. 82(3): 399–415. doi:10.1175/1520-0477(2001)082<0399:CITOOS>2.3.CO;2.
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., and Wilson, K. 2015. Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. Ecol. Lett. 18(3): 287–302. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111/ele.12407). doi:10.1111/ele.12407.
- Cusson, M., and McNeil, J.N. 1989. Ovarian development in female armyworm moths, *Pseudaletia unipuncta*: its relationship with pheromone release activities. Can. J. Zool. 67(6): 1380–1385. doi:10.1139/z89-196.
- Cusson, M., McNeil, J.N., and Tobe, S.S. 1990. In vitro biosynthesis of juvenile hormone by corpora allata of *Pseudaletia unipuncta* virgin females as a function of age, environmental conditions, calling behaviour and ovarian development. J. Insect Physiol. 36(2): 139–146. doi:10.1016/0022-1910(90)90185-I.
- Cusson, M., Tobe, S.S., and McNeil, J.N. 1994. Juvenile hormones: Their role in the regulation of the pheromonal communication system of the armyworm moth, *Pseudaletia unipuncta*. Arch. Insect Biochem. Physiol. 25(4): 329–345. Wiley-Blackwell. doi:10.1002/arch.940250408.
- Cusson, M., Yagi, K.J., Tobe, S.S., and McNeil, J.N. 1993. Identification of release products of corpora allata of male and female armyworm moths, *Pseudaletia unipuncta*. J. Insect Physiol. 39(9): 775–783. doi:10.1016/0022-1910(93)90053-T.
- Delisle, J., and McNeil, J.N. 1987a. The combined effect of photoperiod and temperature on the calling behaviour of the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. Physiol. Entomol. 12(2): 157–164. doi:10.1111/j.1365-3032.1987.tb00736.x.
- Delisle, J., and McNeil, J.N. 1987b. Calling behaviour and pheromone titre of the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae) under different temperature and photoperiodic conditions. J. Insect physiol 33(5): 315–324.

- Diez, J.M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grosholz, E.D., Olden, J.D., Sorte, C.J.B., Blumenthal, D.M., Bradley, B.A., Early, R., Ibáñez, I., Jones, S.J., Lawler, J.J., and Miller, L.P. 2012. Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Front. Ecol. Environ.* 10(5): 249–257. doi:10.1890/110137.
- Doward, K. 2018. Migratory movements of the true armyworm (*Mythimna unipuncta*) (Haworth): An investigation using naturally occurring stable hydrogen isotopes. Master thesis, University of Western Ontario, London, Canada.
- Dumont, S. 1989. L'influence de l'âge et des conditions abiotiques sur la réponse des mâles à la phéromone sexuelle femelle chez *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera : Noctuidae). Université Laval, Québec.
- Fields, P.G., and McNeil, J.N. 1984. The overwintering potential of true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), populations in Québec. *Can. Entomol.* 116(12): 1647–1652. doi:10.4039/Ent1161647-12.
- La Financière agricole du Québec. 2016. Principales causes de dommages - Céréalière, maïs-grain et protéagineuses 2016 par cultures. Available from <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/16043/avis-dommages-causes-2016-cultures.pdf> [accessed 6 September 2019].
- Fitzpatrick, S.M., and McNeil, J.N. 1988. Male scent in lepidopteran communication: the role of male pheromone in mating behaviour of *Pseudaletia Unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Mem. Entomol. Soc. Canada* 120(S146): 131–151. doi:10.4039/entm120146131-1.
- Gouvernement du Canada. 2020. Environnement et changement climatique Canada. Available from [https://climat.meteo.gc.ca/historical\\_data/search\\_historic\\_data\\_f.html](https://climat.meteo.gc.ca/historical_data/search_historic_data_f.html) [accessed 2 March 2020].
- Guppy, J.C. 1961. Life history and behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae), in Eastern Ontario. *Can. Entomol.* 93(12): 1141–1153. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent931141-12.
- Guppy, J.C. 1967. Insect parasites of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), with notes on species observed in Ontario. *Can. Entomol.* 99: 94–106. doi:10.4039/Ent9994-1.
- Guppy, J.C. 1969. Some effects of temperature on the immature stages of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), under controlled conditions. *Can. Entomol.* 101(12): 1320–1327. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1011320-12.
- Heath, J.E., and Adams, P.A. 1965. Temperature regulation in the sphinx moth during flight. *Nature* 205(4968): 309–310. Nature Publishing Group. doi:10.1038/205309a0.
- Hobson, K.A., Doward, K., Kardynal, K.J., and McNeil, J.N. 2018. Inferring origins of migrating insects using isoscapes: a case study using the true armyworm, *Mythimna unipuncta*, in North America. *Ecol. Entomol.* 43(3): 332–341. doi:10.1111/een.12505.
- Johnson, C.G. 1969. Migration and dispersal of insects by flight. In *Migration and dispersal of insects by flight*. London, Methuen & Co. Ltd.
- Knight, S.M., Pitman, G.M., Flockhart, D.T.T., and Norris, D.R. 2019. Radio-tracking reveals how wind and temperature influence the pace of daytime insect migration. *Biol. Lett.* 15(7). doi:10.1098/rsbl.2019.0327.
- Krauel, J.J., Westbrook, J.K., and McCracken, G.F. 2015. Weather-driven dynamics in a dual-migrant system: Moths and bats. *J. Anim. Ecol.* 84(3): 604–614. doi:10.1111/1365-2656.12327.
- Landolt, P.J., Jang, E., Carvalho, L., and Pogue, M. 2011a. Attraction of pest moths (Lepidoptera: Noctuidae, Crambidae) to floral lures on the island of Hawaii. 43: 49–58.

- Landolt, P.J., Adams, T., Zack, R.S., and Crabo, L. 2011b. A diversity of moths (Lepidoptera) trapped with two feeding attractants. Ann. Entomol. Soc. Am. 104(3): 498–506. Oxford University Press (OUP). doi:10.1603/an10189.
- Landolt, P.J., and Alfaro, J.F. 2001. Trapping *Lacanobia subjuncta*, *Xestia c-nigrum*, and *Mamestra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae) with Acetic Acid and 3-Methyl-1-butanol in Controlled Release Dispensers. Environ. Entomol. 30(4): 656–662. Oxford
- Landolt, P.J., and Higbee, B.S. 2002. Both sexes of the true armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) trapped with the feeding attractant composed of acetic acid and 3 methyl-1-butanol. Florida Entomol. Soc. 85(1): 182-185.
- Luo, L., Johnson, S.J., Hammond, A.M., Lopez, J.D., Geaghan, J.P., Beerwinkle, K.R., and Westbrook, J.K. 2002. Determination and consideration of flight potential in a laboratory population of true armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 31(1): 1–9. doi:10.1603/0046-225X-31.1.1.
- Malo, M. 2017. Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Principales causes de dommages pour l'année d'assurance 2017 en date du 2 novembre 2017. In La Financière agricole du Québec. Québec. Available from <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/17077/demande-cerom-2017.pdf> [accessed 18 February 2018].
- Malo, M. 2018. Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Principales causes de dommages pour l'année d'assurance 2018 en date du 5 novembre 2018. Available from <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/18041/tableau-causes-dommages-2018.pdf> [accessed 6 September 2019].
- Malo, M. 2019. Principales causes de dommages - Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Année d'assurance 2019.
- McDonald, G., and Farrow, R.A. 1990. A comparison of trapping techniques for *Mythimna convecta* (Walker) (Lepidoptera : Noctuidae). Aust. J. Entomol. 29(2): 113-121. John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1111/j.1440-6055.1990.tb00331.x.
- McDonald, G. and Smith, A. M. 1986. The incidence and distribution of the armyworms *Mythimna convecta* (Walker) and *Persectania* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) and their parasitoids in major agricultural districts of Victoria, southeastern Australia. Bull. ent. Res. 76:199-210.
- McNeil, J.N. 1987. The true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*: a victim of the pied piper or a seasonal migrant? Insect Sci. Applic. 8: 591–597.
- McNeil, J.N. 2011. Studying the cost of migration: A comparison of *Pseudaletia unipuncta* populations from Canada and the Azores. Acoreana 7: 125–137.
- McNeil, J.N., Lafarge, M., Bédard, C., and Cusson, M. 1996. Juvenile hormone production and sexual maturation in true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae): A comparison of migratory and non-migratory populations. Arch. Insect Biochem. Physiol. 32(3–4): 575–584.
- McNeil, J.N., Miller, D., Lafarge, M., and Cusson, M. 2000. The biosynthesis of juvenile hormone, its degradation and titres in females of the true armyworm: A comparison of migratory and non-migratory populations. Physiol. Entomol. 25(2): 103–111. Wiley/Blackwell (10.1111). doi:10.1046/j.1365-3032.2000.00171.x.
- McNeil, J.N., and Tobe, S.S. 2001. Flights of fancy: Possible roles of allatostatin and allatotropin in migration and reproductive success of *Pseudaletia unipuncta*. Peptides 22(2): 271–277. doi:10.1016/S0196-9781(00)00379-X.
- Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. 2019. Profil sectoriel de l'industrie bioalimentaire au Québec - Édition 2019. In Institut de la statistique du Québec (ISQ) et ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ). Québec. Available from

- <https://statistique.quebec.ca/fr/fichier/profil-sectoriel-de-lindustrie-bioalimentaire-au-quebec-edition-2019.pdf> [accessed 8 January 2021].
- Mulder, P.G. 1984. Estimating economic thresholds of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) on field corn in Iowa. Doctoral thesis, Iowa State University, Iowa, United States.
- Nagoshi, R.N., Meagher, R.L., and Hay-Roe, M. 2012. Inferring the annual migration patterns of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the United States from mitochondrial haplotypes. *Ecol. Evol.* 2(7): 1458–1467. John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1002/ece3.268.
- Obermeyer, J. 2018, April 20. Black cutworm and armyworm moths active, regardless of harsh spring conditions. Available from <https://extension.entm.purdue.edu/newsletters/pestandcrop/article/black-cutworm-and-armyworm-moths-active-regardless-of-harsh-spring-conditions/> [accessed 13 March 2020].
- El Ouattassi, M. 1991. Comparaison du comportement pré-reproducteur chez une espèce migrante, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae) et une espèce indigène, *Mamestra configurata* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae) sous des conditions de températures constante et cyclique. Master Thesis, Université Laval, Québec, Canada.
- Ouranos. 2015. Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec. Partie 1 : Évolution climatique au Québec. Montréal, Québec.
- Parent, C. 2017. Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP) Grandes cultures, Avertissement No 18, 22 juin 2017. Available from <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95583/grandes-cultures-avertissement-no-18-22-juin-2017?s=1184&r=Légionnaire+uniponctuée> [accessed 18 February 2018].
- Parent, C., Fréchette, I., Labrie, G., Rieux, C., and Saguez, J. 2017. Grandes cultures, Avertissement No 22, 29 juin 2017 | Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP). Available from <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95660>.
- Parent, C., and Rieux, C. 2017. Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP) Grandes cultures, Avertissement No 13, 16 juin 2017. Available from <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95543/grandes-cultures-avertissement-no-13-16-juin-2017?s=1184&r=Légionnaire+uniponctuée> [accessed 18 February 2018].
- Parmesan, C., Root, T.L., and Willig, M.R. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 81(3): 443–450. doi:10.1175/1520-0477(2000)081<0443:IOEWAC>2.3.CO;2.
- Pedgley, D.E. 1993. Managing migratory insect pests—a review. *Int. J. Pest Manag.* 39(1): 3–12. doi:10.1080/09670879309371751.
- Pellegrino, A.C., Peñaflor, M.F.G.V., Nardi, C., Bezner-Kerr, W., Guglielmo, C.G., Bento, J.M.S., and McNeil, J.N. 2013. Weather forecasting by insects: modified sexual behaviour in response to atmospheric pressure changes. *PLoS One* 8(10): e75004. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0075004.
- Pond, D.D. 1960. Life history studies of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), in New Brunswick. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 53(5): 661–665. doi:10.1093/aesa/53.5.661.
- R Core Team. 2019. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.r-project.org/>.
- Rankin, M.A., McAnelly, M.L., and Bodenhamer, J.E. 1986. The oogenesis-flight syndrome revisited. In *Insect Flight*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 27–48. doi:10.1007/978-3-642-71155-8\_3.

- Regonda, S.K., Rajagopalan, B., Clark, M., and Pitlick, J. 2005. Seasonal cycle shifts in hydroclimatology over the western United States. *J. Clim.* 18(2): 372–384. doi:10.1175/JCLI-3272.1.
- Reynolds, D.R., Chapman, J.W., and Drake, V.A. 2017. Riders on the wind: The aeroecology of insect migrants. In *Aeroecology*. pp. 145–178. doi:10.1007/978-3-319-68576-2\_7.
- Signoretti, A.G.C., Peñaflor, M.F.G.V., and Bento, J.M.S. 2012. Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), female moths respond to herbivore-induced corn volatiles. *Neotrop. Entomol.* 41(1): 22–26. Springer. doi:10.1007/s13744-011-0003-y.
- Steck, W. f., Underhill, E.W., Bailey, B.K., and Chisholm, M.D. 1982. A 4-component sex attractant for male moths of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. *Ent. exp. appl.* 32: 302–304.
- Svärd, L., and McNeil, J. N. 1994. Female benefit, male risk: Polyandry in the true armyworm *Pseudaletia unipuncta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35(5): 319-326. doi:10.1007/BF00184421.
- Szendrei, Z., and Rodriguez-Saona, C. 2010. A meta-analysis of insect pest behavioral manipulation with plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* 134(3): 201–210. doi:10.1111/j.1570-7458.2009.00954.x.
- Taylor, P.S., and Shields, E.J. 1990. Flight thresholds of the armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 19(6): 1410–1417. doi:10.1093/ee/19.5.1410.
- Tigreros, N., and Davidowitz, G. 2019. Flight-fecundity tradeoffs in wing-monomorphic insects. In *Advances in Insect Physiology*. pp. 1–41. doi:10.1016/bs.aiip.2019.02.001.
- Tóth, M., Vuts, J., Szarukán, I., Juhász, I., and Manajlovics, F. 2007. Preliminary study of female-targeted semiochemical baits for the western corn rootworm in Europe. In *Journal of Applied Entomology*. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 416–419. doi:10.1111/j.1439-0418.2007.01158.x.
- Turgeon, J.J., and McNeil, J.N. 1982. Calling behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. *Entomol. Exp. Appl.* 31(4): 402–408. doi:10.1111/j.1570-7458.1982.tb03168.x.
- Turgeon, J.J., and McNeil, J.N. 1983. Modifications in the calling behaviour of *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), induced by temperature conditions during pupal and adult development. *Can. Entomologist* 115: 1015–1022. doi:10.4039/Ent1151015-8.
- Turgeon, J.J., McNeil, J.N., and Roelofs, W.L. 1983. Field testing of various parameters for the development of a pheromone-based monitoring system for the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 12(3): 891–894. doi:10.1093/EE/12.3.891.
- Wood, S.N. 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. In 1st Editio. Chapman & Hall/CRC.

## **Chapitre III: Influence of Temperature on Female Reproductive Traits of the True Armyworm (*Mythimna unipuncta*) (Lepidoptera: Noctuidae)**

Lemaire-Hamel, Sandrine, Frédéric McCune, Valérie Fournier and Julien Saguez

**French Title :** Influence de la température sur les caractères reproducteurs de la légionnaire uniponctuée (*Mythimna unipuncta*) (Lépidoptères : Noctuidés)

**Key words:** *Pseudaletia unipuncta*, egg size, daily fecundity, total fecundity, mating frequency, mating percentage, oviposition period

## Résumé

La légionnaire uniponctuée, *Mythimna unipuncta* Haworth, migre chaque printemps vers le Québec (Canada) afin d'échapper aux températures élevées de l'été américain. Avec les changements climatiques, sa date d'arrivée et les températures rencontrées à son arrivée pourraient changer, influençant en retour la physiologie reproductive des femelles. Dans le but d'explorer l'influence de températures fraîches sur la reproduction et la fécondité de *M. unipuncta*, nous avons investigué la corrélation entre le nombre d'œufs dans une ooplaque et leur masse (g). Ensuite, des couples sexuellement matures ont été formés et soumis à des températures constantes de 10, 17 et 25°C. Nos résultats démontrent que la température n'a pas influencé la fécondité à vie des femelles, mais que le traitement de 25 °C a influencé négativement la masse des œufs, le pourcentage et la fréquence d'accouplement en plus de raccourcir la période de ponte. Les résultats sont discutés dans un contexte de changements climatiques.

## Abstract

The true armyworm, *Mythimna unipuncta* Haworth, migrates every spring towards Quebec (Canada), to avoid high summer temperatures. Because of climate change, moths could arrive earlier in the province, and the temperatures encountered upon arrival could vary increasingly, possibly influencing the female's reproductive traits. In order to explore the influence of cool temperatures on the reproduction and fecundity of *M. unipuncta*, we investigated the correlation between the number of eggs in egg clusters and their mass (g). Next, sexually mature couples were formed and subjected to constant temperatures of 10, 17 or 25°C. Our results showed that although temperature did not influence the lifetime fecundity of *M. unipuncta*, high temperature negatively influenced egg mass, the couples' mating percentage and frequency as well as the females' oviposition period. Results are discussed in a context of climate change.

### 3.1. Introduction

The true armyworm, *Mythimna* (syn. *Pseudaletia*) *unipuncta* Haworth (Lepidoptera, Noctuidae), is a secondary pest in Quebec (Canada) that causes major and unpredictable outbreaks every 5-20 years (Guppy 1961). As for many other insects, this unpredictability is notably a consequence of its migratory nature (Pedgley 1993). *Mythimna unipuncta* overwinters in the south-eastern United States (Hobson et al. 2018), migrates northward every spring and arrives in Quebec between the end of May and mid-July (McNeil 1987). In Quebec, female moths lay their eggs, and the resulting larvae can generate economically important crop damage (Malo 2017). In the fall, these adult offspring return to the United States to overwinter (Hobson et al. 2018). *Mythimna unipuncta* is able to undertake this long migration because the development of its reproductive system is slowed down when the moth is exposed to a shorter photoperiod and cooler temperatures –such as those found in Quebec during the fall (Delisle and McNeil 1987a).

Amongst the multiple consequences of climate change, earlier spring thaws and a general increase in 1) temperatures and 2) occurrences of extreme meteorological events are to be expected (Cai et al. 2014; Obermeyer 2018). These changes will have an impact on insect biology (Parmesan et al. 2000; Roy and Sparks 2000; Hance et al. 2007; Ziska and McConnell 2016). In southern Quebec, where the majority of the province's agricultural lands are concentrated, an increase of 2-4°C in annual temperatures (for 2041-2070) as well as longer heat waves and warmer winters are expected (Ouranos 2015). Therefore, spring migratory moths will be exposed to a wider range of climate upon arriving in Quebec. Understanding how temperature impacts the reproductive traits of insects helps anticipate their future development and outbreaks.

A vast array of factors influence the biology of insects, but temperature is a particularly important mediator of phenotypic variation in these ectotherms (Fischer et al. 2004). In insects, the influence of temperature is non-linear; they have an optimal range of temperatures where the upper and lower limits are associated with lower reproductive performance (ex.: Leather (1994); Delisle et al. (2016); Xiang et al. (2018)). Because each species has an optimal temperature range (Carroll and Quiring 1993; Cheng et al. 2015; Xiang et al. 2018), it is important to study each species individually.

Many studies have examined the influence of temperature on *M. unipuncta*. Early work on the topic focused on the impact of temperature on egg maturation as well as larval and pupal development (Breeland 1958; Pond 1960; Guppy 1961, 1969; Bues et al. 1987; McNeil 1987; Ayre and Lamb 1990; Taylor and Shields 1990). Thereafter, the influence of temperature on various reproductive traits was explored, generating abundant literature on how temperature regulates the rate at which the reproductive system of both sexes of *M. unipuncta* develops (Delisle and McNeil 1987a; Cusson et al. 1990; El Ouattassi 1991; Dumont and McNeil 1992). It was also discovered that, as for many other lepidopterans (Allison and Cardé 2016), temperature influences the timing of mating in *M. unipuncta*. Indeed, on cold nights, females are known to call earlier (Delisle and McNeil 1987b), while males also shift their activity peak accordingly (Turgeon et al. 1983). Research also revealed that *M. unipuncta*'s oviposition seems to be possible at temperatures as low as 3.3°C (Breeland 1958), although the species' basal temperature is considered to be 9°C (Ayre and Lamb 1990). Furthermore, studies have shown that high temperatures (i.e. 30°C) have a negative influence on the reproductive success (Breeland 1958), total fecundity (lifetime number of eggs laid) and fertility (number of live offspring produced) of *M. unipuncta* (McNeil 1987).

Although the influence of temperature on the true armyworm is well documented, many of its effects on the moth's biology have yet to be tested. For instance, it has been demonstrated for other Lepidopterans that temperature influences male receptivity to female pheromones (Kanno and Sato 1979), mating duration (Cheng et al. 2015; Xiang et al. 2018), mating frequency (Henneberry and Clayton 1991; Simmons and Marti 1992), daily fecundity (Cheng et al. 2015) and adult longevity (Blomefield and Giliomee 2011). These factors are important because changes in the reproductive potential of lepidopteran females directly impact the production of offspring and therefore defoliation pressure in agricultural fields (Nakano 1977; Campbell et al. 1984). Furthermore, although the influence of lifetime constant temperature (McNeil 1987) as well as the shift from cold to warm temperatures have been explored for the true armyworm (Delisle and McNeil 1987a), the influence of exposure to cold on sexually mature females has never been studied. This can occur when, due to climate change, precocious sexually mature migrants (see chapter II) arrive in Quebec and experience cold temperatures (Obermeyer 2018).

To evaluate the influence of spring temperatures on the reproductive traits of sexually mature true armyworms, we first examined the relationship between the mass (g) of an

egg cluster and the number of eggs in the cluster, and if temperature influenced that relationship. Second, using this correlation, we investigated the following reproductive traits: total fecundity (total number of eggs laid); daily fecundity (number of eggs laid daily); oviposition period (number of days between the first and last days of oviposition); number of oviposition days (number of days on which eggs were laid during that oviposition period); oviposition delay after male and female pairing; mating percentage; and lifetime mating frequency.

### 3.2. Materials and Methods

#### 3.2.1. Insect Rearing

*Mythimna unipuncta* egg clusters were from Jeremy N. McNeil's laboratory rearing (Western University, London, ON, Canada). Prior to the beginning of the experiment, all developmental stages of *M. unipuncta* were reared at 25°C ( $\pm 0.5$ ), 70% relative humidity and a 16L: 8D regime in growth chambers (PGR-15, Conviron, Winnipeg, CAN). Larvae were individually reared on an artificial pinto bean diet (modified from Shorey and Hale 1965) in individual plastic cups ( $\approx 23$  mL). Pupae were sexed, placed on humid vermiculite and both sexes were held separately in different cages. Resulting adults were isolated by emergence date and fed a 20% sucrose solution *ad libitum*. All moths were 5 days old at the beginning of the experiment, because this is considered the average sexual maturation age for both males and females (Turgeon and McNeil 1982; Fitzpatrick and McNeil 1989).

#### 3.2.2. Laboratory Trials

Each couple was placed in a 1L glass Mason jar that was lidded with a screen and given access to a 20% sucrose solution *ad libitum* as well as a folded wax paper strip for the female to oviposit on. Trials were conducted in three different growth chambers (PGR-15, Conviron, Winnipeg, CAN) set for 70% relative humidity and a 16L: 8D photoperiod. Using a randomized block design, 14 couples were respectively exposed to 10, 17 and 25°C and trials were repeated three times between March 12 and July 10, 2019. In total, 126 couples were tested. The wax paper strips were collected daily and the egg clusters were weighed (NewClassic MS balance, Mettler Toledo, Columbus, Ohio,  $\pm 0.0001$ g) and conserved in isopropanol 70%. For each couple, the experiment ended when the female died or did not lay eggs for more than three consecutive days.

### 3.2.3. Egg Mass

The correlation between the number of eggs in a cluster and cluster mass (g) was determined in order to facilitate evaluation of female fecundity. To achieve this, for every treatment and repetition, 10 egg clusters were randomly selected and all of the eggs were counted (for a total of 90 egg clusters). Egg clusters that were clumped together and could not easily be counted were separated by rinsing them to remove the isopropanol, then soaked for five minutes in a 10% potassium hydroxide solution, after which they were shaken. To facilitate the egg count, egg clusters were put into a petri dish, photographed and later counted on that image (Appendix III).

### 3.2.4. Reproductive Status of Females

After being soaked overnight in a 10% potassium hydroxide solution to rehydrate tissues, the abdomen of all females was dissected to determine their mating status. To achieve this, the number of spermatophores (a chitinous tube containing spermatozoa) in the bursa copulatrix were counted (Callahan and Chapin 1960). Since a single spermatophore is transmitted per mating (Fitzpatrick and McNeil 1989), the number of spermatophores in the bursa copulatrix represents the number of times the female mated. Accordingly, a female without spermatophores was considered unmated (virgin).

### 3.2.5. Statistical Analyses

All analyses were performed using R, version 3.6.2 (R Core Team 2019), with  $\alpha = 0.05$ . The egg cluster data were fitted with a linear model using generalized least squares (nlme package). Homogeneity of variance and normality of the residuals were verified using quantile-quantile plots, Shapiro-Wilk normality test (stats package) and kurtosis (e1071 package). Data transformation was investigated with the boxcox function (MASS package). To account for the different variances of each level of the factor temperature, the varPower function (nlme package) was used. Posteriori contrasts were used to test if temperature influenced the global relationship (characterised by the intersects and slopes) between the cluster mass (g) and the number of eggs in each cluster.

To account for data overdispersion, the influence of temperature on the number of matings was fitted using a generalised linear mixed-effect model (lme4 package). Couples unable to detach themselves after mating were excluded from the statistical analysis of

the reproduction data because both individuals died before offspring could be produced. Homogeneity of variance, normality and the need for data transformation were assessed as described for the egg cluster data. Mating data were transformed by multiplying by 100 in order to avoid singularity from small values. Means were compared using the estimated marginal means method and Tukey's multiple comparison test (emmeans and multicomp packages).

The oviposition data were analyzed using a linear mixed effect model with temperature as the dependent variable and total fecundity (using egg mass (g) as well as egg mass (g) converted into egg count using the egg cluster data), delay before first oviposition, oviposition period, number of oviposition days and daily fecundity as independent variables. Couples that never mated or were unable to detach themselves after mating were excluded from the statistical analysis of the oviposition data. Homogeneity of variance, normality and the need for data transformation were assessed as described for the egg cluster data. Delay before first oviposition was square-root transformed. For the oviposition period and number of days of oviposition, the varIdent function (nlme package) was used to account for the different variances of each level of the temperature factor. Fecundity data were log transformed and the corCAR1 function (nlme package) was used to correct for normality. When the effect was significant, the means were again compared using the estimated marginal means method and Tukey's multiple comparison test (emmeans and multicomp packages). The influence of temperature on total fecundity of virgin females was not statistically investigated because there were too few data points for the 10 and 17°C treatments.

### 3.3. Results

#### 3.3.1. Egg Mass

For all treatments, a strong positive correlation was found between the number of eggs in a cluster and its mass (g), while temperature influenced the slope and intercept of that linear regression (Figure 2.1). The linear regressions of the 10 and 17°C treatments were not significantly different ( $F = 1.6427$ ,  $DF = 2.87$ ,  $p = 0.2073$ ), but the 25°C treatment was significantly different from the 10°C ( $F = 7.0769$ ,  $DF = 2.87$ ,  $p = 0.0014$ ) and 17°C treatments ( $F = 4.8330$ ,  $DF = 2.87$ ,  $p = 0.0102$ ). The average mass of a single egg was 0.1059 mg at 10°C, 0.1061 mg at 17°C and 0.0927 mg at 25°C.

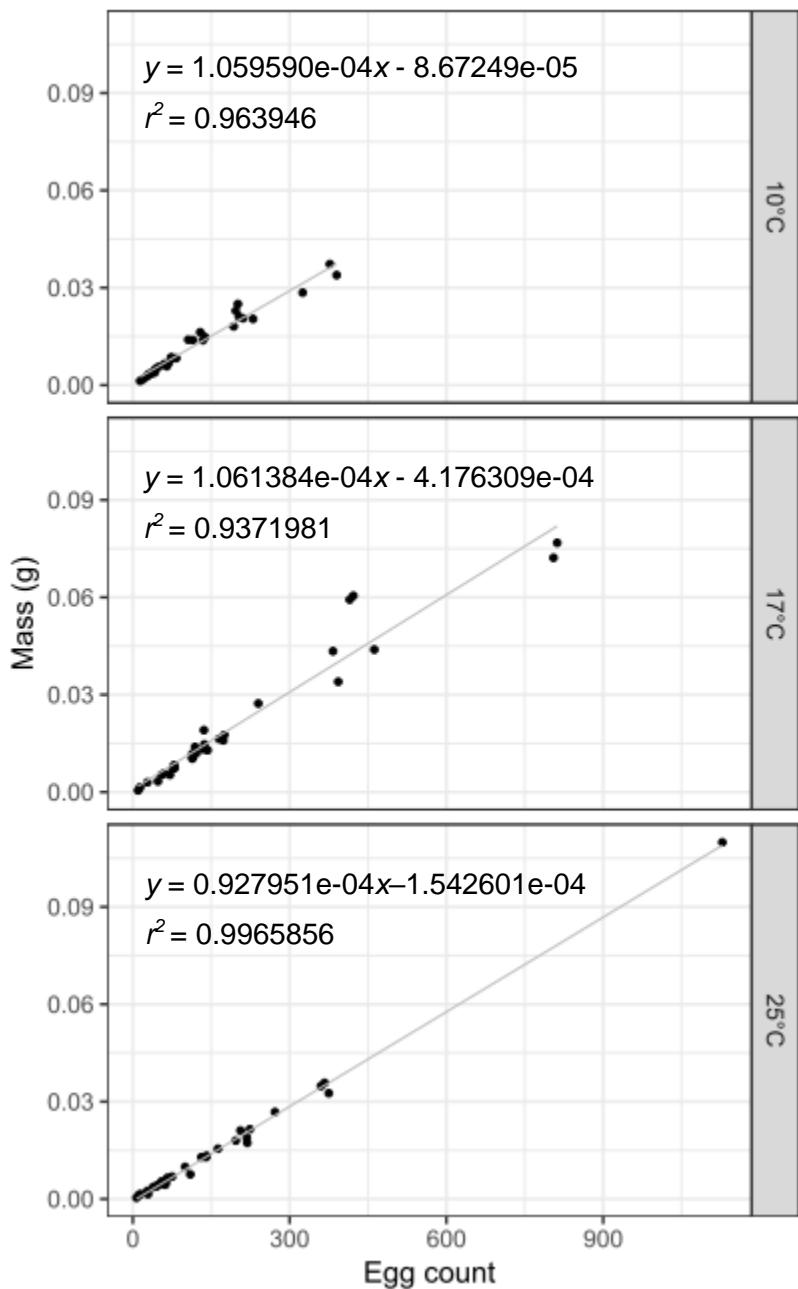


Figure 2.1: Linear regressions between the number of eggs in an egg cluster and its mass (g) at three temperature treatments, i.e. 10, 17 and 25°C ( $n = 30$  for each treatment). According to a contrast analysis, the slope and intercept of the 25°C treatment were significantly different from those of the 10 and 17°C treatments.

### 3.3.2. Reproduction

The 17°C treatment resulted in the highest moth mating ability (ability to transfer a spermatophore and detach at each mating). Dissections revealed that at 10°C, 16.7% of females never mated and 9.5% of the females mated but could not detach from the male after spermatophore transfer. At 17°C, only 19% of females never mated and all mated couples successfully detached. Finally, at 25°C, 54.8% of females never mated and 2.3% of couples could not separate once mating was over.

Temperature significantly influenced the number of spermatophores in the bursa copulatrix of females (Figure 2.2). The number of spermatophores per female was statistically lower for specimens exposed to 25°C than for those exposed to 10 and 17°C ( $\chi^2 = 0.456$ , DF = 2,  $p = 0.0001$ ). On average, females exposed to the 10, 17 and 25°C treatments mated respectively 1.1, 1.2 and 0.5 times. Interestingly, when virgin females were excluded from the analysis, temperature did not significantly influence the number of matings ( $\chi^2 = 5.456$ , DF = 2,  $p = 0.0654$ ).

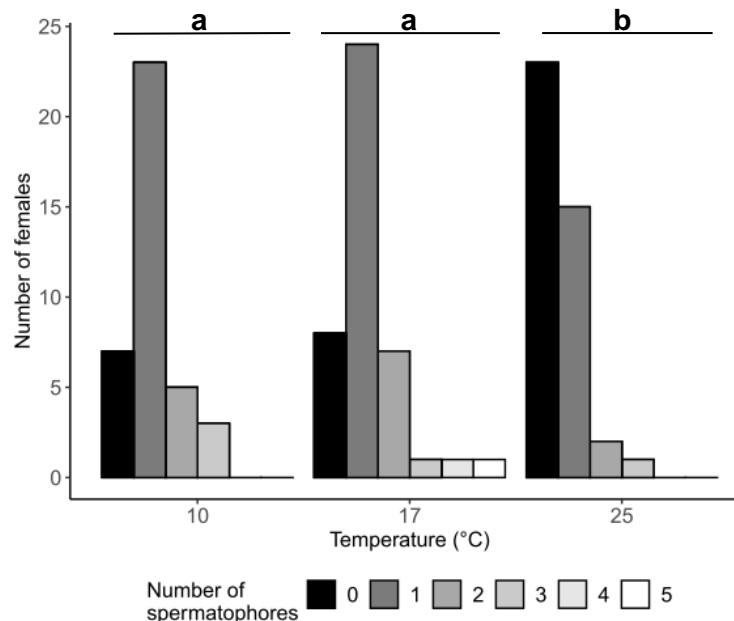


Figure 2.2: Number of spermatophores in the bursa copulatrix of *M. unipuncta* females maintained at constant temperature. Different letters above bars indicate a statistically significant difference according to Tukey's multiple comparison test ( $p < 0.05$ ). (n = 38 at 10°C, n = 42 at 17°C and n = 41 at 25°C, females that could not detach were excluded from the statistical analysis).

### 3.3.3. Oviposition

Temperature did not influence lifetime total fecundity when it was measured by the lifetime total egg mass (g) ( $F_{(2,4)} = 1.70987, p = 0.2906$ ). Since Figure 2.1 revealed that for a same egg mass (g) value, the egg count differs at different temperatures, all egg count information provided in this study is the result of fecundity (g) data converted using the regressions in Figure 2.1. As with total egg mass (g), temperature did not significantly influence the lifetime total number of eggs laid ( $F_{(2,4)} = 0.85291, p = 0.4915$ ) (Figure 2.3.A). On average, females laid a total of 1099 eggs at 10°C ( $\pm 392$  SD), 1264 eggs at 17°C ( $\pm 479$  SD), and 1148 eggs at 25°C ( $\pm 607$  SD).

Temperature did not influence the delay before first oviposition (days) ( $F_{(2,4)} = 0.95954, p = 0.4567$ ) (Figure 2.3.B). The average delay before first oviposition was 3.1, 1.8 and 2.2 days for the 10, 17 and 25°C treatments respectively.

Length of the oviposition period (number of days between the first and last days of oviposition) decreased with increasing temperature ( $F_{(2,4)} = 18.64675, p = 0.0094$ ) (Figure 2.3.C). The oviposition period was significantly longer at 10°C than at 17°C or 25°C. The average oviposition period was 13.0, 9.0 and 6.8 days for the 10, 17 and 25°C treatments, respectively. For all temperatures, at least one mated female did not lay eggs.

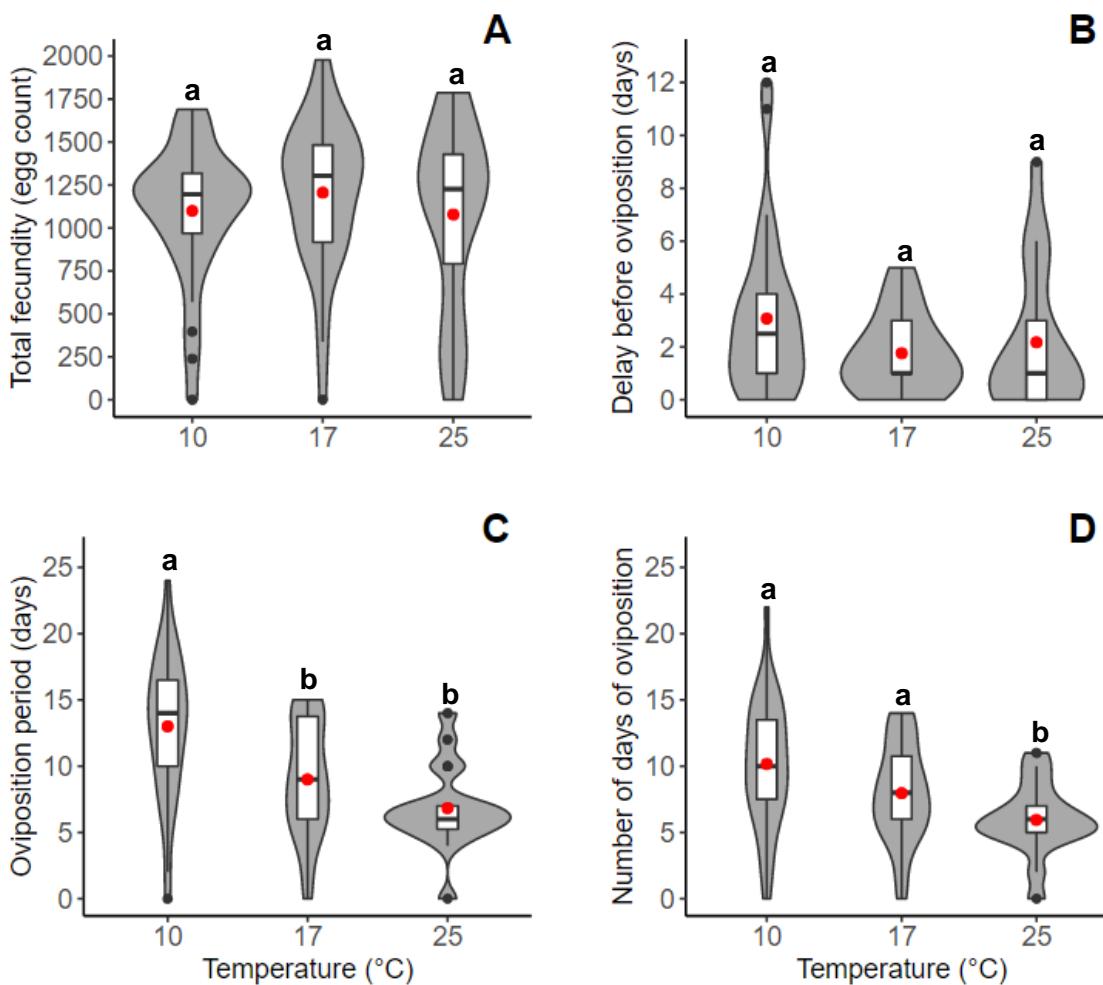


Figure 2.3: Boxplots of (A) total fecundity (g), (B) delay before the first oviposition (days), (C) oviposition period (days) and, (D) number of oviposition days of mated *M. unipuncta* maintained at three constant temperatures. Medians are represented by the midline of the white boxplots, means by the red dots, data distribution by the grey areas, and outliers by the black dots. Lettered labels indicate statistical difference according to Tukey's multiple comparison test ( $p < 0.05$ ) ( $n = 31$  at 10°C,  $n = 34$  at 17°C and  $n = 18$  at 25°C).

Temperature had a significant negative influence on the number of oviposition days ( $F_{(2,4)} = 12.20242$ ,  $p = 0.0198$ ) (Figure 2.3.D). Because it excludes days when the females did not lay eggs within the oviposition period, its values are smaller than or equal to the oviposition period. The average number of oviposition days was 10.1, 7.9 and 5.9 days for the 10, 17 and 25°C treatments, respectively. This represents 77.7, 87.8 and 86.8% of the oviposition period for the 10, 17 and 25°C treatments, respectively. Contrary to the oviposition period, the number of oviposition days for the 10°C treatment was only statistically different from the 25°C treatment, and not the 17°C treatment. This means that

the 10°C oviposition period comprises more days during which no egg laying occurred than the 17 and 25°C treatments.

On average, virgin females laid fewer eggs at 10°C than at 25°C or 17°C (Table 2.1). Furthermore, at 17 and 25°C, the virgin females with the highest fecundity laid as many eggs as the average mated females (1170 eggs).

Table 2.1: Total fecundity (egg count) of virgin females at three temperatures (10, 17 and 25°C).

	10°C	17°C	25°C
No. of females	7	8	23
Minimum	0	0	0
Average	73	694	783
Maximum	389	1474	1492
Standard deviation	143	436	482

For a given day, daily fecundity varied slightly, but significantly, because of temperature ( $F_{(40,1600)} = 1.966753$ ,  $p = 0.0003$ ). Since data variability was considerable, pair-wise comparisons of least-squares means on egg mass (g) as well as on egg count (egg mass converted by Figure 2.1 formulas) solely revealed statistical differences on days 3 and 4 between the 10 and 17°C treatments and on day 13 between the 10 and 25°C treatments (Figure 2.4). Moreover, on average, 80% of eggs were laid between days 2 and 15 at 10°C; days 2 and 8 at 17°C; and days 1 and 8 at 25°C.

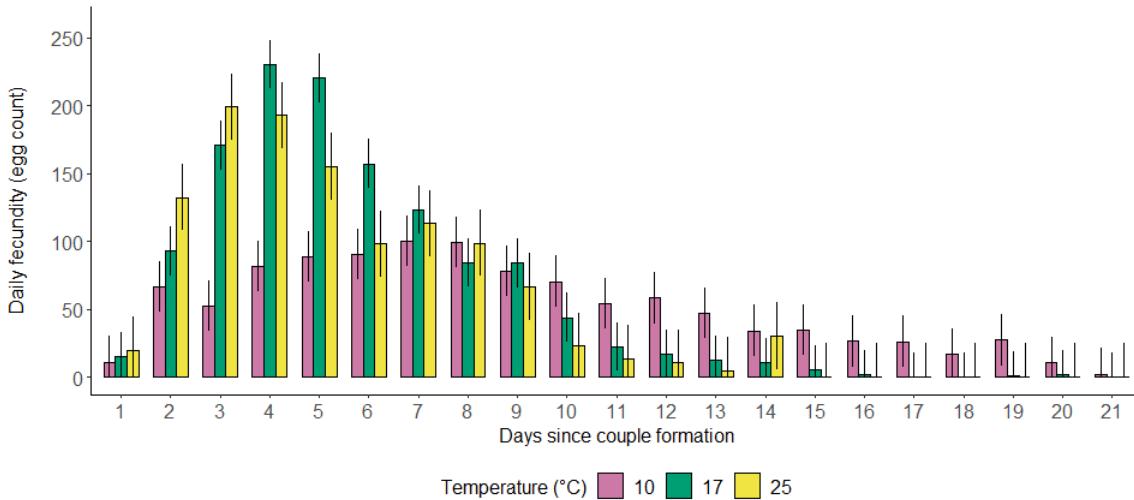


Figure 2.4. Mean ( $\pm$ SE) daily fecundity of sexually mature *M. unipuncta* females exposed to three temperature treatments. The error bars represent the standard error. Pairwise comparisons of least-squares means found significant differences between the 10 and 17°C treatments at days 3 and 4 and between 10 and 25°C treatments at day 13 ( $n = 31$  at 10°C,  $n = 34$  at 17°C and  $n = 18$  at 25°C).

### 3.4. Discussion

#### 3.4.1. Egg Mass

As expected, there was a strong linear correlation between the number of eggs in an egg cluster and its mass (g). Whilst Cusson and McNeil (1989) noted that eggs of the true armyworm are of constant diameter, laboratory trials by Svärd and McNeil (1994), conducted at 20°C and 65% relative humidity (RH), showed that egg weight is stable throughout the duration of oviposition and that an egg weighs between 0.098 and 0.107 mg. These results are slightly above the 0.093 mg/egg we obtained at 25°C but correspond to the 0.106 mg/egg obtained at 10 and 17°C.

Interestingly, the 25°C treatment significantly lowered the average egg mass. The egg size of many insects is known to be influenced by temperature (Ernsting and Isaaks 1997, 2000; Fischer et al. 2003, 2004; Seko and Nakasuiji 2006). Lower temperatures lead to bigger eggs while a trade-off between egg size and number of eggs produced has often been noted (Seko and Nakasuiji 2006). Although the mechanisms guiding this plastic response to temperature are not well understood (Ernsting and Isaaks 2000; Fox and Czesak 2000; Fischer et al. 2004), this response is extremely flexible because it is reversible (Fischer et al. 2003). This plasticity of response could also have ecological

advantages. Indeed, Fox and Czesak (2000) observed that larvae hatched from larger eggs generally perform better in low-quality environments through higher resistance to environmental stresses such as larval competition, starvation, desiccation and low temperatures.

Although the influence of temperature on egg size is statistically significant, it has little influence on the fecundity data. Indeed, the influence of temperature on an average total fecundity of 118.7 mg merely represents a difference of about 159 eggs. Albeit this 12% difference seems considerable, when egg mass (g) was converted into an egg count, the influence of temperature on the total or daily fecundity was still not significant.

Taken together, these results suggest that inferring the number of eggs in an egg cluster by weighing it is a valid technique, but that temperature should be taken into consideration, even though it yielded no statistical difference on the results. Nonetheless, two caveats should be addressed. Firstly, despite the fact that estimating egg numbers from the mass of egg cluster is a valid technique, the negative estimates of the origins deduced from the linear relationships are meaningless. This means that our linear regression should not be used to extrapolate beyond the range of tested values. Secondly, for many female insects, egg size decreases with female age (ex: Fox 1993, 1994; Braby 1994; McIntyre and Gooding 2000; Torres-Vila and Rodríguez-Molina 2002). Svärd and McNeil (1994) observed such a tendency with *M. unipuncta*, but did not find it to be statistically significant. Our strong coefficients of determination ( $r^2$ ) validate that this slight decrease in egg size associated with aging females does not challenge the legitimacy of the technique.

### 3.4.2. Reproduction

Surprisingly, the 25°C treatment had a negative influence on mating percentage; only 42.9% of females successfully mated at least once. Previous work determined that, between 20, 25 and 30°C (60% RH), 25°C yielded the highest mating percentage (88%) (McNeil 1987). Furthermore, high temperature negatively influenced the number of matings when virgin females were taken into consideration, but not when unmated females were excluded from the analysis. This indicates that temperature influences mating percentage, but not mating frequency for those that mated. Results therefore suggest that the mating capacity of couples is negatively influenced by high temperature (25°C). The influence of temperature on mating percentage has been established for many

Lepidopterans, although it is generally unexplained (ex. Rewat 1970; McNeil 1987; Cheng et al. 2015; Xiang et al. 2018). Knowing that the male's response to the female's sexual pheromones is influenced by temperature (Linn et al. 1988; McNeil 1991), Kanno and Sato (1979) hypothesised that the most favorable mating temperature is in fact determined by the male's optimal range of receptivity to the female's sexual pheromones. Unfortunately, the optimal range of receptivity is unknown for *M. unipuncta*. Nevertheless, the fact that mating percentage decreases at high temperatures concurs with McNeil (1987)'s hypothesis that *M. unipuncta* migrates northward in the spring to escape elevated North American summer temperatures.

In the present study, females mated, on average, fewer times than females caught in Quebec with feeding attractants between May and July 2018-2019 (see Chapter II). These wild females had mated, on average, 2.5 times ( $\pm 1.17$  SD) when they were captured. This difference could be due to the formation of monogamous couples, which is uncharacteristic in this polyandrous species. Svärd and McNeil (1994) previously noted that single matings were frequent when females were maintained with a single male. This could either suggest that females, or males, have the capacity to recognise and/or reject their partner (Fitzpatrick and McNeil 1988) or that females are capable of fertilizing all their eggs with a single, high quality spermatophore (Breeland 1958; Svärd and McNeil 1994). However, Fortier (2003) showed that the quality of spermatophores produced by males decreases with each mating and that males are limited in the number of spermatophores they can produce. Indeed, approximately 40% of males mated twice and < 20% of them mated three times (Fortier 2003). Therefore, the low number of spermatophores in this experiment could reflect the male's capacity to produce spermatophores, and not the female's calling behavior or "willingness to mate". On the other hand, one could hypothesize that wild females do not always meet virgin males, and are consequently presented with spermatophores of low quality, thus enticing females to mate again. Indeed, Fortier (2003) also demonstrated that females receiving low quality spermatophores show prolonged calling behavior. The author hypothesized that this translated the females' greater desire to remate in order to compensate for the low sperm quality. This would imply that females have the capacity to adjust their mating behaviour according to the quality of the spermatophores they receive. Knowing that spermatophore quality decreases after each mating (Fortier 2003) and that all of our male subjects were virgin and fed *ad libitum*, perhaps a single spermatophore of high quality could suffice to

fertilize all eggs produced (Breeland 1958). It is possible that a wild female has to mate multiple times with non-virgin wild males to achieve similar fertility.

The fact that virgin females produced between 0 and 1500 eggs in total invalidated Guppy (1961)'s hypothesis that virgin females would only lay a few eggs before dying.

### 3.4.3. Oviposition

The average total fecundity (total number of eggs laid), all temperatures combined (1170 eggs), corresponds to that found in the literature for laboratory rearing. Pond (1960) reported an average of 941 eggs (a minimum of 363 and a maximum of 1420), while McNeil (1987) counted an average of 1335 eggs laid per female and Fortier (2003) counted between 1500 and 1600 eggs per female.

Temperature did not have a significant influence on total fecundity, whether it was calculated with total egg mass (g) or number of eggs produced. This finding is surprising, because temperature influences fecundity for many other insect species (ex.: Carroll and Quiring 1993; Pervez and Pervez 2002; Cheng et al. 2015) and because it contradicts previous work conducted on *M. unipuncta* (McNeil 1987). When groups of *M. unipuncta* were submitted to temperatures of 20, 25 and 30°C (16L: 8D, 65% RH), results suggested that fecundity was highest at 25°C and that 30°C had a negative influence on fecundity (as well as fertility and mating success) (McNeil 1987). The absence of statistical difference in our results could, *inter alia*, be explained by the extensive variability within our data, perhaps caused by the many mated females that never laid eggs. We hypothesize that, unlike some insects that have a very narrow optimal temperature range (e.g., Cheng et al. 2015), *M. unipuncta*'s optimal temperature range could be very wide. This could explain the apparent lack of influence of temperature on the total fecundity of *M. unipuncta* females. Since *M. unipuncta* is a true seasonal migrant, resilience to low and medium temperatures (10-25°C), but not to high temperatures (30°C) (McNeil 1987), would be consistent with an evolutionary perspective. Natural selection associated with a northward spring migration would favor tolerance to cool spring temperatures, but not to hot summer temperatures. In *Agrotis ipsilon*, Showers (1997) also observed a broad spectrum of temperature tolerance and suggested that amongst the species' range of tolerance, a gradient of ranges of tolerance could exist within populations. The author argued that for every generation, this characteristic would favor the dispersal of some of the individuals (undergoing physiological stress), while promoting the establishment of

colonizing individuals (experiencing optimal temperatures). Although interesting, this hypothesis might not be appropriate for our experiment because laboratory-reared test subjects such as ours are known to develop low genetic diversity over time (Bush and Neck 1976; Mackauer 1976; Francuski et al. 2014).

Although temperature did not influence total fecundity, it affected the female's temporal pattern of oviposition through differences in daily oviposition. The oviposition distributions found in studies by Guppy (1961) and Svärd & McNeil (1994) broadly resemble those in the 17 and 25°C treatments. At these temperatures, daily oviposition was at its highest point on the second and third days and was followed by a gradual decrease with time, for a total oviposition period lasting from six to nine days. Statistical differences were only detected on the third, fourth and thirteenth days after couple formation, showing that the three temperature treatments had little influence on females' daily oviposition. Although not statistically different, the oviposition curve tended to be highest at 17°C, closely followed by 25°C, and was lowest at 10°C. This followed the mean total fecundity pattern: highest at 17°C (1264 eggs), intermediate at 25°C (1148 eggs) and lowest at 10°C (1099 eggs). At 10°C, the daily oviposition peak was considerably smaller as well as delayed (during days 6-8 instead of 3-5), and the oviposition period was significantly lengthened by an average of five days. The tendencies observed in our data correspond to findings with other Lepidoptera, for whom daily oviposition curves were flatter at low and high temperatures, and highest at intermediate temperatures (Carroll and Quiring 1993; Cheng et al. 2015). This tendency of cold temperatures to flatten the oviposition pattern has often been attributed to the physiological processes behind the conversion of the mother's resources into eggs and the maturation of eggs, both of which are highly dependent on temperature (Boggs 1986; Carroll and Quiring 1993; Papaj 2000; Jervis et al. 2005; Berger et al. 2008). Because the metabolic rate is highly influenced by temperature and determines the rate of almost all biological activities (Brown et al. 2004), we suggest that low temperatures may have slowed *M. unipuncta*'s metabolism, thus causing females to take more time to produce, mature and lay their eggs. Furthermore, knowing that ovarian development can be influenced by the female's diet (Papaj 2000) and that our specimens were fed *ad libitum* throughout the experiment, females exposed to low temperatures were likely provided with sufficient energetic resources to fulfill their reproductive potential and lay as many eggs as those exposed to warmer temperatures.

### 3.5. Conclusion

Taken together, our findings suggest that high temperatures would be more detrimental to the reproductive output of *M. unipuncta* than lower temperatures, which supports McNeil (1987)'s hypothesis that *M. unipuncta* migrates north in the spring to escape elevated summer temperatures. Therefore, in the context of climate change, extreme temperature drops shortly after the migrant's arrival in Quebec, would not be detrimental to female fitness. Conversely, extreme high temperatures –such as heat waves– could have adverse effects on the species' reproduction. Will females have the proclivity –and energetic resources– to migrate further north in search of cooler climates (Porter et al. 1991; Chen et al. 2011)? If not, should we expect a decrease in population, and thus a decrease in damage to agricultural crops associated with *M. unipuncta*?

Finally, since it is currently impossible to infer fertility (number of eggs generating a descendant) from fecundity (number of eggs laid) (Svärd and McNeil 1994; Fortier 2003), further tests examining moth fertility under field conditions would be pertinent to validate our laboratory results and further our understanding of moth fitness. Additionally, exposing females to 2-3 males (instead of one) could impact female oviposition outcome (Breeland 1958; Guppy 1961) and better mimic females' oviposition in the wild. Furthermore, field-testing is also useful because many environmental factors other than temperature can influence moth fitness. Indeed, rainfall (Rahman et al. 2019), strong winds (McNeil 1991), barometric pressure (Pellegrino et al. 2013) and relative humidity (McNeil 1987) are known to affect female reproductive traits. Ultimately, these findings will be essential for creating bioclimatic models for the species, especially in a context of climate change.

### 3.6. Acknowledgements

The data presented here are part of the Prime-Vert project "CERO-1-17-1823", which was carried out under component 4 of the Prime-Vert 2013-2018 program and which receives financial assistance from the Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (MAPAQ) through the 2011-2021 Quebec phytosanitary strategy for agriculture. *This work was also supported by Mitacs through the Mitacs Accelerate program. Many thanks to Gaétan Daigle (Laval University) and Alexis Latraverse (CÉROM Inc.) for their assistance with statistical analyses as well as Nina Rault and Dara Garrec for their technical assistance.*

### 3.7. References

- Allison, J.D., and Cardé, R.T. 2016. Variation in moth pheromones causes and consequences. In Pheromone communication in moths: evolution, behavior, and application. University of California press, Oakland. p. 401.
- Ayre, G.L., and Lamb, R.J. 1990. Life histories, flight patterns, and relative abundance of nine cutworms (Lepidoptera: Noctuidae) in Manitoba. Can. Entomol. 122(6): 1059–1070. doi:10.4039/Ent1221059-11.
- Berger, D., Walters, R., and Gotthard, K. 2008. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. Funct. Ecol. 22(3): 523–529. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111/j.1365-2435.2008.01392.x).
- Blomefield, T.L., and Giliomee, J.H. 2011. Effect of temperature on the oviposition, longevity and mating of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). African Entomol. 19(1): 42–60. Sabinet. doi:10.4001/003.019.0102.
- Boggs, C.L. 1986. Reproductive strategies of female butterflies: variation in and constraints on fecundity. Ecol. Entomol. 11(1): 7–15. John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1111/j.1365-2311.1986.tb00274.x.
- Braby, M.F. 1994. The significance of egg size variation in butterflies in relation to hostplant quality. Oikos 71(1): 119. doi: 10.2307/3546179.
- Breeland, S.G. 1958. Biological studies on the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth), in Tennessee (Lepidoptera: Noctuidae). J. Tennessee Acad. Sci. 33(4): 263–352.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., and West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85: 1771–1789.
- Bues, R., Poitout, S., Robin, J.C., and Anglade, P. 1987. Studies in controlled conditions of the thermal limits for the development of *Mythimna unipuncta* Haw. (Lep. Noctuidae). Acta Oecologica, Oecologia Appl. 8(1): 79–89.
- Bush, G.L., and Neck, R.W. 1976. Ecological genetics of the screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) and its bearing on the quality control of mass-reared insects. Environ. Entomol. 5(6): 821–826. doi:10.1093/ee/5.5.821.
- Cai, W., Borlace, S., Lengaigne, M., Van Rensch, P., Collins, M., Vecchi, G., Timmermann, A., Santoso, A., McPhaden, M.J., Wu, L., England, M.H., Wang, G., Guilyardi, E., and Jin, F.F. 2014. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. Nat. Clim. Chang. 4(2): 111–116. Nature Publishing Group. doi:10.1038/nclimate2100.
- Callahan, P.S., and Chapin, J.B. 1960. Morphology of the reproductive systems and mating in two representative members of the family Noctuidae. *Pseudaletia unipuncta* and *Peridroma margaritosa*, with comparison to *Heliotis zea*. Ann. Entomol. Soc. Am. 53(June): 763–782.
- Campbell, R.W., Torgersen, T.R., and Srivastava, N. 1984. Number and size of eggs in egg masses of the western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Entomol. 116(5): 657–661. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent116657-5.
- Carroll, A.L., and Quiring, D.T. 1993. Interactions between size and temperature influence fecundity and longevity of a tortricid moth, *Zeiraphera canadensis*. Oecologia 93(2): 233–241. Springer-Verlag. doi:10.1007/BF00317676.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Shiu, H.J., Holloway, J.D., Benedick, S., Chey, V.K., Barlow, H.S., and Thomas, C.D. 2011. Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming. Glob. Ecol. Biogeogr. 20(1): 34–45. John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00594.x.

- Cheng, Y., Wang, K., Sappington, T.W., Luo, L., and Jiang, X. 2015. Response of reproductive traits and longevity of beet webworm to temperature, and implications for migration. *J. Insect Sci.* 15(1): 154. Narnia. doi:10.1093/jisesa/iev135.
- Cusson, M., and McNeil, J.N. 1989. Ovarian development in female armyworm moths, *Pseudaletia unipuncta*: its relationship with pheromone release activities. *Can. J. Zool.* 67(6): 1380–1385. doi:10.1139/z89-196.
- Cusson, M., McNeil, J.N., and Tobe, S.S. 1990. In vitro biosynthesis of juvenile hormone by corpora allata of *Pseudaletia unipuncta* virgin females as a function of age, environmental conditions, calling behaviour and ovarian development. *J. Insect Physiol.* 36(2): 139–146. doi:10.1016/0022-1910(90)90185-I.
- Delisle, J., Bernier-Cardou, M., and Laroche, G. 2016. Reproductive performance of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria*, as a function of temperature and population origin. *Entomol. Exp. Appl.* 161(3): 219–231. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111). doi:10.1111/eea.12469.
- Delisle, J., and McNeil, J.N. 1987a. The combined effect of photoperiod and temperature on the calling behaviour of the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. *Physiol. Entomol.* 12(2): 157–164. doi:10.1111/j.1365-3032.1987.tb00736.x.
- Delisle, J., and McNeil, J.N. 1987b. Calling behaviour and pheromone titre of the true armyworm *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae) under different temperature and photoperiodic conditions. *J. Insect physiol* 33(5): 315–324.
- Doward, K. 2018. Migratory movements of the true armyworm (*Mythimna unipuncta*) (Haworth): An investigation using naturally occurring stable hydrogen isotopes. The University of Western Ontario.
- Dumont, S., and McNeil, J.N. 1992. Responsiveness of *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae) males, maintained as adults under different temperature and photoperiodic conditions, to female sex pheromone. *J. Chem. Ecol.* 18(10): 1797–1807. Springer-Verlag. doi:10.1007/BF02751104.
- Ernsting, G., and Isaaks, A. 1997. Effects of temperature and season on egg size, hatching size and adult size in *Notiophilus biguttatus*. *Ecol. Entomol.* 22(1): 32–40. Blackwell Publishing Ltd. doi:10.1046/j.1365-2311.1997.00040.x.
- Ernsting, G., and Isaaks, A. 2000. Ectotherms, temperature, and trade-offs: Size and number of eggs in a carabid beetle. *Am. Nat.* 155(6): 804–813. doi:10.1086/303361.
- La Financière agricole du Québec. 2016. Principales causes de dommages - Céréalière, maïs-grain et protéagineuses 2016 par cultures. Available from <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/16043/avis-dommages-causes-2016-cultures.pdf> [accessed 6 September 2019].
- Fischer, K., Bot, A.N.M., Brakefield, P.M., and Zwaan, B.J. 2003. Fitness consequences of temperature-mediated egg size plasticity in a butterfly. *Funct. Ecol.* 17(6): 803–810. John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1111/j.1365-2435.2003.00798.x.
- Fischer, K., Bot, A.N.M., Zwaan, B.J., and Brakefield, P.M. 2004. Genetic and environmental sources of egg size variation in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Heredity* (Edinb). 92(3): 163–169. Nature Publishing Group. doi:10.1038/sj.hdy.6800382.
- Fitzpatrick, S.M., and McNeil, J.N. 1988. Male scent in lepidopteran communication: the role of male pheromone in mating behaviour of *Pseudaletia Unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Mem. Entomol. Soc. Canada* 120(S146): 131–151. doi:10.4039/entm120146131-1.
- Fitzpatrick, S.M., and McNeil, J.N. 1989. Lifetime mating potential and reproductive success in males of the true armyworm. *Funct. Ecol.* 3(1): 37–44.
- Fortier, A.-M. 2003. Stratégie reproductive du mâle chez les souches migrante et non migrante de la légionnaire uniponctuée, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera:

- Noctuidae). Master thesis, Université Laval, Quebec, Canada.
- Fox, C.W. 1993. The influence of maternal age and mating frequency on egg size and offspring performance in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Oecologia* 96(1): 139–146. doi:10.1007/BF00318042.
- Fox, C.W. 1994. The influence of egg size on offspring performance in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. *Oikos* 71(2): 321. doi:10.2307/3546280.
- Fox, C.W., and Czesak, M.E. 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 45(1): 341–369. Annual Reviews. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.341.
- Francuski, L., Djurakic, M., Ludoški, J., Hurtado, P., Pérez-Bañón, C., Ståhl, G., Rojo, S., and Milankov, V. 2014. Shift in phenotypic variation coupled with rapid loss of genetic diversity in captive populations of *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae): Consequences for rearing and potential commercial use. *J. Econ. Entomol.* 107(2): 821–832. doi:10.1603/ec13243.
- Guppy, J.C. 1961. Life history and behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae), in Eastern Ontario. *Can. Entomol.* 93(12): 1141–1153. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent931141-12.
- Guppy, J.C. 1969. Some effects of temperature on the immature stages of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), under controlled conditions. *Can. Entomol.* 101(12): 1320–1327. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1011320-12.
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., and Boivin, G. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 52(1): 107–126. Annual Reviews. doi:10.1146/annurev.ento.52.110405.091333.
- Henneberry, T.J., and Clayton, T.E. 1991. Tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae): Temperature effects on mating, oviposition, egg viability, and moth longevity. *J. Econ. Entomol.* 84(4): 1242–1246. Narnia. doi:10.1093/jee/84.4.1242.
- Hobson, K.A., Doward, K., Kardynal, K.J., and McNeil, J.N. 2018. Inferring origins of migrating insects using isoscapes: a case study using the true armyworm, *Mythimna unipuncta*, in North America. *Ecol. Entomol.* 43(3): 332–341. doi:10.1111/een.12505.
- Jervis, M.A., Boggs, C.L., and Ferns, P.N. 2005. Egg maturation strategy and its associated trade-offs: A synthesis focusing on Lepidoptera. *Ecol. Entomol.* 30(4): 359–375. doi:10.1111/j.0307-6946.2005.00712.x.
- Kanno, H., and Sato, A. 1979. Mating behaviour of the rice stem borer moth, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae): II. Effects of temperature and relative humidity on mating activity. *Appl. Entomol. Zool.* 14(4): 419–427. Japanese Society of Applied Entomology and Zoology. doi:10.1303/aez.14.419.
- Leather, S.R. 1994. The effect of temperature on oviposition, fecundity and egg hatch in the pine beauty moth, *Panolis flammea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Entomol. Res.* 84(4): 515–520. doi:10.1017/S0007485300032752.
- Linn, C.E., Campbell, M.G., and Roelofs, W.L. 1988. Temperature modulation of behavioural thresholds controlling male moth sex pheromone response specificity. *Physiol. Entomol.* 13(1): 59–67. Wiley/Blackwell (10.1111/j.1365-3032.1988.tb00909.x).
- Mackauer, M. 1976. Genetic problems in the production of biological control agents. *Annu. Rev. Entomol.* 21(1): 369–385. doi:10.1146/annurev.en.21.010176.002101.
- Malo, M. 2017. Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Principales causes de dommages pour l'année d'assurance 2017 en date du 2 novembre 2017. In La Financière agricole du Québec. Québec. Available from <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/17077/demande-cerom-2017.pdf> [accessed 18 February 2018].

- Malo, M. 2018. Cultures céréalier, maïs-grain et protéagineuses - Principales causes de dommages pour l'année d'assurance 2018 en date du 5 novembre 2018. Available from <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/18041/tableau-causes-dommages-2018.pdf> [accessed 6 September 2019].
- Malo, M. 2019. Principales causes de dommages - Cultures céréalier, maïs-grain et protéagineuses - Année d'assurance 2019.
- McIntyre, G.S., and Gooding, R.H. 2000. Egg size, contents, and quality: Maternal-age and -size effects on house fly eggs. *Can. J. Zool.* 78(9): 1544–1551. doi:10.1139/z00-086.
- McNeil, J.N. 1987. The true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*: a victim of the pied piper or a seasonal migrant? *Insect Sci. Applic.* 8: 591–597.
- McNeil, J.N. 1991. Behavioral ecology of pheromone-mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps. *Annu. Rev. Entomol* 36: 407–437.
- Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. 2019. Profil sectoriel de l'industrie bioalimentaire au Québec - Édition 2019. In Institut de la statistique du Québec (ISQ) et ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ). Québec. Available from <https://statistique.quebec.ca/fr/fichier/profil-sectoriel-de-lindustrie-bioalimentaire-au-quebec-edition-2019.pdf> [accessed 8 January 2021].
- Nakano, K. 1977. A numerical index of defoliation pressure: Definition and application. *Japanese J. Ecol.* 27(4): 253–261. doi:10.18960/seitai.27.4\_253.
- Obermeyer, J. 2018, April 20. Black cutworm and armyworm moths active, regardless of harsh spring conditions. Available from <https://extension.entm.purdue.edu/newsletters/pestandcrop/article/black-cutworm-and-armyworm-moths-active-regardless-of-harsh-spring-conditions/> [accessed 13 March 2020].
- El Ouattassi, M. 1991. Comparaison du comportement pré-reproducteur chez une espèce migrante, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae) et une espèce indigène, *Mamestra configurata* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae) sous des conditions de températures constante et cyclique. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, Canada.
- Ouranos. 2015. Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec. Partie 1 : Évolution climatique au Québec. Montréal, Québec.
- Papaj, D.R. 2000. Ovarian Dynamics and Host Use. *Annu. Rev. Entomol.* 45(1): 423–448. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.423.
- Parent, C. 2017. Réseau d'avertissemens phytosanitaires (RAP) Grandes cultures, Avertissement No 18, 22 juin 2017. Available from <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95583/grandes-cultures-avertissement-no-18-22-juin-2017?s=1184&r=Légionnaire+uniponctuée> [accessed 18 February 2018].
- Parent, C., Fréchette, I., Labrie, G., Rieux, C., and Saguez, J. 2017. Grandes cultures, Avertissement No 22, 29 juin 2017 | Réseau d'avertissemens phytosanitaires (RAP). Available from <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95660>.
- Parent, C., and Rieux, C. 2017. Réseau d'avertissemens phytosanitaires (RAP) Grandes cultures, Avertissement No 13, 16 juin 2017. Available from <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95543/grandes-cultures-avertissement-no-13-16-juin-2017?s=1184&r=Légionnaire+uniponctuée> [accessed 18 February 2018].
- Parmesan, C., Root, T.L., and Willig, M.R. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 81(3): 443–450. doi:10.1175/1520-0477(2000)081<0443:IOEWAC>2.3.CO;2.

- Pedgley, D.E. 1993. Managing migratory insect pests—a review. *Int. J. Pest Manag.* 39(1): 3–12. doi:10.1080/09670879309371751.
- Pellegrino, A.C., Peñaflor, M.F.G.V., Nardi, C., Bezner-Kerr, W., Guglielmo, C.G., Bento, J.M.S., and McNeil, J.N. 2013. Weather forecasting by insects: modified sexual behaviour in response to atmospheric pressure changes. *PLoS One* 8(10): e75004. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0075004.
- Pervez, O., and Pervez, A. 2002. Influence of temperature on age-specific fecundity of the ladybeetle *Micraspis discolor* (Fabricius). *Insect Sci. its Appl.* 22(1): 61–65. doi:10.1017/s174275840001506x.
- Pond, D.D. 1960. Life history studies of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), in New Brunswick. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 53(5): 661–665. doi:10.1093/aesa/53.5.661.
- Porter, J.H., Parry, M.L., and Carter, T.R. 1991. The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agric. For. Meteorol.* 57(1–3): 221–240. doi:10.1016/0168-1923(91)90088-8.
- R Core Team. 2019. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.r-project.org/>.
- Rahman, M.M., Zalucki, M.P., and Furlong, M.J. 2019. Diamondback moth egg susceptibility to rainfall: effects of host plant and oviposition behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 167(8): 701–712. Blackwell Publishing Ltd. doi:10.1111/eea.12816.
- Rewat, R.R. 1970. Sterility and abnormal copulation behaviour in *Agrotis infusa* (Boisd) (Agrotidae: Lepidoptera) in relation to high temperature. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 67(3): 596–597.
- Roy, D.B., and Sparks, T.H. 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Glob. Chang. Biol.* 6(4): 407–416. Wiley/Blackwell (10.1111). doi:10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x.
- Seko, T., and Nakasuiji, F. 2006. Adaptive significance of egg size plasticity in response to temperature in the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperiidae). *Popul. Ecol.* 48(2): 159–166. doi:10.1007/s10144-006-0253-4.
- Shorey, H.H., and Hale, R.L. 1965. Mass-rearing of the larvae of nine noctuid species on a simple artificial medium. *J. Econ. Entomol.* 58(3): 522–524. Oxford University Press. doi:10.1093/jee/58.3.522.
- Showers, William B. 1997. Migratory Ecology of the Black Cutworm. Annual review of entomology. Vol. 42 42: 393–425. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.393>.
- Simmons, A.M., and Marti, O.G. 1992. Mating by the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): frequency, duration, and effect of temperature. *Environ. Entomol.* 21(2): 371–375. doi:10.1093/ee/21.2.371.
- Svärd, L., and McNeil, J.N. 1994. Female benefit, male risk: Polyandry in the true armyworm *Pseudaletia unipuncta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35(5): 319–326. doi:10.1007/BF00184421.
- Taylor, P.S., and Shields, E.J. 1990. Development of the armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) under fluctuating daily temperature regimes. *Environ. Entomol.* 19(5): 1422–1431. doi:10.1093/ee/19.5.1422.
- Torres-Vila, L.M., and Rodríguez-Molina, M.C. 2002. Egg size variation and its relationship with larval performance in the Lepidoptera: The case of the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Oikos* 99(2): 272–283. *Oikos*. doi:10.1034/j.1600-0706.2002.990207.x.
- Turgeon, J.J., and McNeil, J.N. 1982. Calling behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. *Entomol. Exp. Appl.* 31(4): 402–408. doi:10.1111/j.1570-7458.1982.tb03168.x.

- Turgeon, J.J., McNeil, J.N., and Roelofs, W.L. 1983. Field testing of various parameters for the development of a pheromone-based monitoring system for the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 12(3): 891–894. doi:10.1093/EE/12.3.891.
- Xiang, Y.Y., Zhang, X.W., and Xu, G.M. 2018. The timing of calling and mating in *Heterolocha jinyinhuaphaga* and the influence of environmental determinants. J. Insect Behav. 31(3): 334–346. Springer US. doi:10.1007/s10905-018-9682-0.
- Ziska, L.H., and McConnell, L.L. 2016. Climate change, carbon dioxide, and pest biology: Monitor, mitigate, manage. J. Agric. Food Chem. 64(1): 6–12. doi:10.1021/jf506101h.

## **Chapitre IV : Conclusion générale**

Ce projet de maîtrise, qui portait sur la légionnaire uniponctuée (Lepidoptera : Noctuidae), a permis d'approfondir nos connaissances sur l'arrivée de ce papillon migrant au Québec ainsi que sur la biologie reproductive des femelles. Pour la première fois, l'arrivée printanière des deux sexes de la légionnaire uniponctuée fut suivie de manière simultanée dans plusieurs régions québécoises. Pour ce faire, des attractifs de type « alimentaire » (c.-à-d. basés sur les molécules dégagées par de la mélasse fermentée) furent utilisés pour la première fois au Québec. De plus, ce projet est le premier à se pencher sur l'influence de températures fraîches (10°C) sur la biologie reproductive de femelles sexuellement matures de la légionnaire uniponctuée. Ainsi, des couples sexuellement matures ont été placés dans des chambres de croissance maintenues à des températures constantes de 10, 17 ou 25°C, permettant ainsi l'évaluation de plusieurs variables reproductrices.

Le projet avait pour objectif principal d'améliorer les alertes faites par Réseau d'avertissement phytosanitaire (RAP) - Grande cultures grâce à l'acquisition de nouvelles connaissances sur la légionnaire uniponctuée. Le projet était divisé en deux volets. Le premier volet avait pour objectifs d'évaluer dans quelles proportions les femelles migrent par rapport aux mâles et de déterminer quel était le statut reproducteur de ces femelles lors de leur capture. Le deuxième volet visait à établir, en conditions de laboratoire, l'influence de trois températures (10, 17 et 25°C) sur la reproduction et la fécondité des femelles. Le projet a atteint son objectif principal ainsi que ses deux objectifs spécifiques.

La première hypothèse était que les femelles de la légionnaire uniponctuée arrivent au Québec dans les mêmes proportions que les mâles (50 : 50). Cette hypothèse fut invalidée. En effet, les résultats ont démontré que les femelles migrent au même moment que les mâles, mais dans des proportions qui varient dans le temps et l'espace. Ainsi, le réseau de dépistage de la légionnaire uniponctuée québécois ne peut pas se baser que sur des données de captures de papillons mâles pour extrapoler des informations sur l'abondance de femelles -et donc de chenilles- sur un territoire. Par contre, puisque l'arrivée des mâles signale l'arrivée des femelles (mais dans des proportions inconnues), le RAP peut toutefois utiliser son réseau de pièges qui ne capturent que des mâles pour conseiller les intervenants du milieu agricole quant aux dates optimales de dépistage des chenilles.

La deuxième hypothèse était que les femelles provenant des États-Unis arrivaient vierges sur le territoire québécois. Cette hypothèse fut elle aussi invalidée. La dissection des femelles capturées a révélé que toutes celles capturées avant le 15 juillet s'étaient accouplées au moins une fois avant leur capture. Comme l'accouplement et la ponte sont deux processus synchronisés chez les femelles de cette espèce, nous avons pu conclure que les femelles sont prêtes à pondre lorsqu'elles arrivent au Québec, ou bien qu'elles le deviennent très rapidement suite à leur arrivée. Ainsi, lorsque le Réseau d'avertissement phytosanitaire (RAP) québécois recommande une date de dépistage des chenilles suite à la capture de papillons adultes, il ne doit pas ajouter un délai additionnel entre les captures et la ponte pour prendre en compte la maturation du système reproducteur des femelles migratrices. Comme les femelles pondent dès qu'elles arrivent, seules les durées de développement des œufs et des premiers stades larvaires doivent être considérées.

La troisième hypothèse était qu'il est possible d'estimer avec justesse le nombre d'œufs pondus par une femelle de la légionnaire uniponctuée en mesurant la masse (g) d'une ooplaque. La présente étude a pu confirmer cette hypothèse, mais a permis de découvrir que la température a un effet significatif sur la taille des œufs qui sont pondus. Le maintien de femelles sexuellement matures à 25°C a entraîné la ponte de plus petits œufs que chez des femelles maintenues à 17 ou 10°C.

La quatrième hypothèse était que les températures plus fraîches (10°C) auraient une influence négative sur la fécondité et la reproduction des femelles de la légionnaire uniponctuée. Cette hypothèse fut aussi invalidée. Les résultats indiquent que les femelles ont de meilleures performances reproductives lorsque les températures sont basses (10°C) que lorsqu'elles sont plus élevées (25°C). En effet, le pourcentage et la fréquence d'accouplement étaient significativement plus bas lorsque les températures étaient plus élevées. De plus, malgré l'absence d'influence de la température sur la fécondité totale, les femelles maintenues à 10°C ont eu tendance à avoir une fécondité journalière plus basse, mais leur période de ponte était plus longue. La température influence donc la valeur reproductive ainsi que le patron de distribution des pontes des femelles. Pour le RAP, ceci suggère que, contrairement aux températures élevées, les baisses de températures subites au printemps ne contribuent pas à diminuer les risques d'infestations de chenilles dans les champs agricoles.

Finalement, les résultats du deuxième volet du projet de maîtrise suggèrent aussi qu'il serait pertinent de réviser les conditions d'élevage de l'insecte. En effet, une température constante de 25°C est actuellement le standard pour l'élevage de cet insecte. Pourtant, nos résultats démontrent que, chez les adultes, la température associée à la valeur reproductive la plus haute se situe probablement en dessous de 25°C. Des tests additionnels seraient toutefois nécessaires pour déterminer les conditions d'élevage optimales des adultes de la légionnaire uniponctuée.

Bien que ce projet de maîtrise ait permis de répondre à son objectif premier, certains aspects de l'étude auraient pu être améliorés. En premier lieu, le premier volet de l'étude aurait pu être bonifié en rallongeant la période de captures. Les dates d'installation des pièges avaient été choisies pour capturer les papillons qui génèrent les chenilles qui causent le plus de dommages dans les champs agricoles, soit ceux qui concernent le plus le RAP. Pourtant, rallonger la période de capture aurait permis de déterminer le nombre réel de générations de la légionnaire uniponctuée au Québec et donc d'obtenir plus d'information sur l'évolution des populations de l'insecte. En second lieu, le deuxième volet de l'étude aurait pu être enrichi par l'évaluation de la fertilité (nombre de chenilles produites) en plus de la fécondité (nombre d'œufs produits). En effet, il y a chez la légionnaire uniponctuée une relation complexe entre la fertilité, le nombre d'accouplements, l'âge des femelles (Svärd et McNeil 1994; Fortier 2003) et le nombre de mâles auxquels la femelle est exposée (Breeland 1958; Guppy 1961). La fertilité est probablement aussi influencée par la température (Delisle et al. 2016). Il n'est donc pas possible de déduire la fertilité des femelles du deuxième volet de l'étude à partir des résultats de fécondité.

Ainsi, les résultats du deuxième volet qui est consacré à l'influence de la température sur la biologie reproductive des femelles doivent être interprétés avec circonspection et ne pas être directement appliqués dans un contexte de champ. En plus des points mentionnés ci-dessus, l'expérience ne prend pas en compte le fait que la migration a une influence négative sur le rendement reproductif des femelles (Gunn et al. 1989; McNeil 2011). En effet, les insectes doivent utiliser leurs réserves lipidiques pour alimenter leur migration printanière (Jiang et al. 2011), et ont ainsi probablement un potentiel reproducteur plus bas, particulièrement si ils ne peuvent pas trouver des sources de nectar en quantité suffisante (Gunn et al. 1989). Effectivement, alors que les femelles de la légionnaire uniponctuée peuvent produire plus de 1500 œufs en conditions de

laboratoire (Breeland 1958; Guppy 1961; McNeil 1987), des femelles capturées par des pièges lumineux au Nouveau-Brunswick ont chacune produit moins de 400 œufs viables (Pond 1960). Par conséquent, la valeur reproductrice et ainsi le potentiel de dommages associé à la progéniture d'une femelle migratrice de la légionnaire uniponctuée sont susceptibles d'être surestimés par la présente étude.

Finalement, pour mieux représenter la réalité du terrain, il serait pertinent de réaliser des tests comparables à ceux du deuxième volet, mais en champ, en plaçant une femelle vierge dans un dispositif de cagettes contenant plusieurs mâles vierges ou bien qui permettrait aux mâles sauvages d'y pénétrer et de s'accoupler avec les femelles. Ceci permettrait d'évaluer l'accouplement sur le terrain tout en évaluant l'effet de diverses conditions météorologiques (p. ex. températures, pression barométrique, force des vents, pluie, etc.) sur la fertilité (nombre de chenilles produites) journalière et totale des femelles.

En somme, ce projet a permis d'améliorer notre compréhension de deux aspects auparavant inexplorés de la légionnaire uniponctuée : 1. l'arrivée des femelles sur le territoire québécois par rapport à celle des mâles ainsi que; 2. la biologie reproductive de femelles sexuellement matures exposées à de faibles températures. Ces résultats vont permettre au RAP de nuancer son interprétation des résultats de captures de son réseau de pièges et ainsi d'ajuster les recommandations qu'il émet aux intervenants du milieu agricole.

## Bibliographie

- Agri réseau. 2021. Maïs/Caractères Bt disponibles au Canada. Disponible à l'adresse: <https://www.agrireseau.net/phytoprotection/documents/99885/maiscaracteres-bt-disponibles-au-canada> [consulté le 11 avril 2021].
- Akhtar, Y., Yeoung, A.Y.-R., et Isman, A.M.B. 2008. Comparative bioactivity of selected extracts from Meliaceae and some commercial botanical insecticides against two noctuid caterpillars, *Trichoplusia ni* and *Pseudaletia unipuncta*. *Phytochem Rev* 7: 77–88. doi:10.1007/s11101-006-9048-7.
- Ayre, G.L. 1985. Cold tolerance of *Pseudaletia unipuncta* and *Peridroma saucia* (Lepidoptera: Noctuidae). *Can. Entomol.* 117(08): 1055-1060. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1171055-8.
- Ayre, G.L., et Lamb, R.J. 1990. Life histories, flight patterns, and relative abundance of nine cutworms (Lepidoptera: Noctuidae) in Manitoba. *Can. Entomol.* 122(6): 1059-1070. doi:10.4039/Ent1221059-11.
- Barzman, M., Bärberi, P., Birch, A.N.E., Boonekamp, P., Dachbrodt-Saaydeh, S., Graf, B., Hommel, B., Jensen, J.E., Kiss, J., Kudsk, P., Lamichhane, J.R., Messéan, A., Moonen, A.C., Ratnadass, A., Ricci, P., Sarah, J.L., et Sattin, M. 2015. Eight principles of integrated pest management. doi:10.1007/s13593-015-0327-9.
- Batallas, R.E., Rossato, J.A.S., Mori, B.A., Beres, B.L., et Evenden, M.L. 2020. Influence of crop variety and fertilization on oviposition preference and larval performance of a generalist herbivore, the true armyworm, *Mythimna unipuncta*. *Entomol. Exp. Appl.* 168: 266-278. Blackwell Publishing Ltd. doi:10.1111/eea.12894.
- Becciu, P., Menz, M.H.M., Aurbach, A., Cabrera-Cruz, S.A., Wainwright, C.E., Scacco, M., Ciach, M., Pettersson, L.B., Maggini, I., Arroyo, G.M., Buler, J.J., Reynolds, D.R., et Sapir, N. 2019. Environmental effects on flying migrants revealed by radar. *Ecography* (Cop.). 42(5): 942-955. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111). doi:10.1111/ecog.03995.
- Bibolini, C. 1970. Appearance and injuriousness of *Mythimna unipuncta* Hw. (Lep. - Noctuidae) in Versilia and references to its world importance in plant pathology. *Frustula Entomol.* 10(4): 38.
- Breeland, S.G. 1957. The Armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth), and its natural enemies. University of Tennessee, Knoxville.
- Breeland, S.G. 1958. Biological studies on the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth), in Tennessee (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Tennessee Acad. Sci.* 33(4): 263-352.
- Brou Jr., V.A., et Brou, C.D. 2020. *Mythimna unipuncta* (Haworth, 1809) (Lepidoptera: Noctuidae) in Louisiana. *South. Lepid. News*: 42: 31-33. Disponible à l'adresse: [https://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/62463026/2020\\_413.\\_Mythimna\\_unipuncta\\_Haworth\\_1809\\_Lepidoptera\\_\\_Noctuidae\\_in\\_Louisiana20200324-27271-1mucibw.pdf?response-content-disposition=inline%3Bfilename%3DMythimna\\_unipuncta\\_Haworth\\_1809\\_Lepidopt.](https://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/62463026/2020_413._Mythimna_unipuncta_Haworth_1809_Lepidoptera__Noctuidae_in_Louisiana20200324-27271-1mucibw.pdf?response-content-disposition=inline%3Bfilename%3DMythimna_unipuncta_Haworth_1809_Lepidopt.) [consulté le 2 avril 2020].
- Bues, R., Poitout, S., Anglade, P., et Robin, J.C. 1986. Cycle évolutif et hibernation de *Mythimna* (Syn. *Pseudaletia*) *unipuncta* Haw. (Lep. Noctuidae) dans le sud de la France. *Acta oecologica. Oecologia Appl.* 7(2): 151-166.
- Bues, R., Poitout, S., Robin, J.C., et Anglade, P. 1987. Studies in controlled conditions of the thermal limits for the development of *Mythimna unipuncta* Haw. (Lep. Noctuidae). *Acta Oecologica, Oecologia Appl.* 8(1): 79-89.
- Callahan, P.S., et Chapin, J.B. 1960. Morphology of the reproductive systems and mating

- in two representative members of the family noctuidae. *Pseudaletia unipuncta* and *Peridroma margaritosa*, with comparison to *Heliotis zea*. Ann. Entomol. Soc. Am. 53(June): 763-782.
- Capinera, J.L. 2008. Armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae). Dans Capinera J.L. (eds) Encyclopedia of Entomology. Springer, Dordrecht. p. 294-297. doi:[https://doi.org.acces.bibl.ulaval.ca/10.1007/978-1-4020-6359-6\\_10342](https://doi.org.acces.bibl.ulaval.ca/10.1007/978-1-4020-6359-6_10342).
- Chapman, J.W., Klaassen, R.H.G., Drake, V.A., Fossette, S., Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Reynolds, A.M., Reynolds, D.R., et Alerstam, T. 2011. Animal orientation strategies for movement in flows. doi:10.1016/j.cub.2011.08.014.
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., Mouritsen, H., Hill, J.K., Riley, J.R., Sivell, D., Smith, A.D., et Woiwod, I.P. 2008. Wind selection and drift compensation optimize migratory pathways in a high-flying moth. Curr. Biol. 18(7): 514-518. doi:10.1016/j.cub.2008.02.080.
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., et Wilson, K. 2015. Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. Ecol. Lett. 18(3): 287-302. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111). doi:10.1111/ele.12407.
- Clark, S.M., Luna, J.M., Stone, N.D., et Youngman, R.R. 1994. Generalist predator consumption of armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and effect of predator removal on damage in no-till corn. Environ. Entomol. 23(3): 617-622. doi:10.1093/ee/23.3.617.
- Costamagna, A.C., Menalled, F.D., et Landis, D.A. 2004. Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* in agricultural landscapes. Basic Appl. Ecol. 5(4): 347-355. doi:10.1016/j.baae.2004.04.009.
- Cusson, M., et McNeil, J.N. 1989a. Ovarian development in female armyworm moths, *Pseudaletia unipuncta*: its relationship with pheromone release activities. Can. J. Zool. 67(6): 1380-1385. doi:10.1139/z89-196.
- Cusson, M., et McNeil, J.N. 1989b. Involvement of juvenile hormone in the regulation of pheromone release activities in a moth. Science (80-. ). 243(4888): 210-212. doi:10.1126/science.243.4888.210.
- Cusson, M., McNeil, J.N., et Tobe, S.S. 1990. In vitro biosynthesis of juvenile hormone by corpora allata of *Pseudaletia unipuncta* virgin females as a function of age, environmental conditions, calling behaviour and ovarian development. J. Insect Physiol. 36(2): 139-146. doi:10.1016/0022-1910(90)90185-I.
- Cusson, M., Yagi, K.J., Tobe, S.S., et McNeil, J.N. 1993. Identification of release products of corpora allata of male and female armyworm moths, *Pseudaletia unipuncta*. J. Insect Physiol. 39(9): 775-783. doi:10.1016/0022-1910(93)90053-T.
- Cusson, M., Yu, C.G., Carruthers, K., Wyatt, G.R., Tobe, S.S., et McNeil, J.N. 1994. Regulation of vitellogenin production in armyworm moths, *Pseudaletia unipuncta*. J. Insect Physiol. 40(2): 129-136. doi:10.1016/0022-1910(94)90084-1.
- Davis, C.J., et Satterthwaite, A.F. 1916. Life history studies of *Cirphis unipuncta*, the true armyworm. J. Agric. Resour. 6: 799-812.
- Delisle, J., Bernier-Cardou, M., et Laroche, G. 2016. Reproductive performance of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria*, as a function of temperature and population origin. Entomol. Exp. Appl. 161(3): 219-231. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111). doi:10.1111/eea.12469.
- Delisle, J., et McNeil, J.N. 1986. The effect of photoperiod on the calling behaviour of virgin females of the true armyworm, *Pseudaletia Unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). J. Insect Physiol. 32(3): 199-206. doi:10.1016/0022-1910(86)90059-4.

- Delisle, J., et McNeil, J.N. 1987. The combined effect of photoperiod and temperature on the calling behaviour of the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. Physiol. Entomol. 12(2): 157-164. doi:10.1111/j.1365-3032.1987.tb00736.x.
- Depalo, L., Dindo, M.L., et Eizaguirre, M. 2012. Host location and suitability of the armyworm larvae of *Mythimna unipuncta* for the tachinid parasitoid *Exorista larvarum*. BioControl 57(4): 471-479. doi:10.1007/s10526-011-9422-2.
- Doward, K. 2018. Migratory movements of the true armyworm (*Mythimna unipuncta*) (Haworth): An investigation using naturally occurring stable hydrogen isotopes. The University of Western Ontario.
- Dumont, S. 1989. L'influence de l'âge et des conditions abiotiques sur la réponse des mâles à la phéromone sexuelle femelle chez *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera : Noctuidae). Université Laval, Québec.
- Eizaguirre, M., López, C., et Sans, A. 2000. Vuelos de la defoliadora de maíz, pastos y céspedes, *Mythimna (Pseudaletia) unipuncta* (Haworth) en la zona de Lleida. Boletín Sanid. Veg. Plagas 26(2): 255-260.
- Eizaguirre, M., López, C., Sans, A., Bosch, D., et Albajes, R. 2009. Response of *Mythimna unipuncta* males to components of the *Sesamia nonagrioides* pheromone. J. Chem. Ecol. 35(7): 779-784. doi:10.1007/s10886-009-9662-0.
- Fields, P.G., et McNeil, J.N. 1984. The overwintering potential of true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), populations in Québec. Can. Entomol. 116(12): 1647-1652. doi:10.4039/Ent1161647-12.
- La Financière agricole du Québec. 2016. Principales causes de dommages - Céréalière, maïs-grain et protéagineuses 2016 par cultures. Disponible à l'adresse: <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/16043/avis-dommages-causes-2016-cultures.pdf> [consulté le 6 septembre 2019].
- Fitzpatrick, S.M., et McNeil, J.N. 1988. Male scent in lepidopteran communication: the role of male pheromone in mating behaviour of *Pseudaletia Unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). Mem. Entomol. Soc. Canada 120(S146): 131-151. doi:10.4039/entm120146131-1.
- Fitzpatrick, S.M., et McNeil, J.N. 1989. Lifetime mating potential and reproductive success in males of the true armyworm. Funct. Ecol. 3(1): 37-44.
- Fitzpatrick, S.M., McNeil, J.N., et Miller, D. 1989. Age-specific titer and antennal perception of acetic acid, a component of male *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) hairpencil secretion. J. Chem. Ecol. 15(2): 641-648. doi:10.1007/BF01014707.
- Fortier, A.-M. 2003. Stratégie reproductive du mâle chez les souches migrante et non migrante de la légionnaire uniponctuée, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera : Noctuidae). Mémoire de maîtrise, Université Laval, Quebec, Canada.
- Giudici, M., et Villa, B. 2004. The armyworm *Mythimna unipuncta* (Haworth) found on rice in Italy. Dans Challenges and opportunities for sustainable rice-based production systems. Édité par A. Ferrero et F. Vidotto. Torino, Italy. Disponible à l'adresse: [https://www.researchgate.net/profile/Francesco\\_Vidotto/publication/264874823\\_CH\\_ALLEGES\\_AND OPPORTUNITIES\\_FOR\\_SUSTAINABLE\\_RICE-BASED\\_PRODUCTION\\_SYSTEMS/links/540d88a70cf2d8daaacb2ca6.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Francesco_Vidotto/publication/264874823_CH_ALLEGES_AND OPPORTUNITIES_FOR_SUSTAINABLE_RICE-BASED_PRODUCTION_SYSTEMS/links/540d88a70cf2d8daaacb2ca6.pdf) [consulté le 14 février 2018].
- Goebel, F.-R., Willink, E., Uraichuen, S., Ganeshan, S., et Samson, P.R. 2013. Recent advances and new challenges for sugarcane pest management: A review of the 2011 entomology workshop. Disponible à l'adresse: <https://pdfs.semanticscholar.org/ae7/54143fd1a714737e9fe77397b46be25b9e21.pdf> [consulté le 13 février 2018].
- González-Cabrera, J., García, M., Hernández-Crespo, P., Farinós, G.P., Ortego, F., et Castañera, P. 2013. Resistance to Bt maize in *Mythimna unipuncta* (lepidoptera: Noctuidae) is mediated by alteration in cry1ab protein activation. Insect Biochem.

- Mol. Biol. 43(8): 635-643. Elsevier Ltd. doi:10.1016/j.ibmb.2013.04.001.
- Gouvernement du Québec. 2021. Culture OGM - Maïs grain Bt. Disponible à l'adresse: [http://www.ogm.gouv.qc.ca/utilisation\\_actuelle/resistance\\_insectes/mais\\_grain.html](http://www.ogm.gouv.qc.ca/utilisation_actuelle/resistance_insectes/mais_grain.html) [consulté le 14 février 2018].
- Gunn, A., Gatehouse, A.G., et Woodrow, K.P. 1989. Trade-off between flight and reproduction in the African armyworm moth, *Spodoptera exempta*. Physiol. Entomol. 14(4): 419-427. doi:10.1111/j.1365-3032.1989.tb01111.x.
- Guppy, J.C. 1961. Life history and behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae), in Eastern Ontario. Can. Entomol. 93(12): 1141-1153. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent931141-12.
- Guppy, J.C. 1967. Insect parasites of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), with notes on species observed in Ontario. Can. Entomol. 99: 94-106. doi:10.4039/Ent9994-1.
- Guppy, J.C. 1969. Some effects of temperature on the immature stages of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (lepidoptera: noctuidae), under controlled conditions. Can. Entomol. 101(12): 1320-1327. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1011320-12.
- Guppy, J.C., et Miller, C.D.F. 1970. Identification of cocoons and last-instar larval remains of some hymenopterous parasitoids of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta*, in eastern Ontario. Can. Entomol. 102(10): 1320-1337. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1021320-10.
- Hächler, M., et Brunetti, R. 2002. Appearance of a new pest, *Pseudaletia (Mythimna, Cirphis) unipuncta* Haw. (Lepidoptera: Noctuidae), in the Magadino plain (Ticino). Rev. Suisse d'Agriculture 34(5): 211-215. Disponible à l'adresse: <https://www.cabi.org/isc/abstract/20023190576> [consulté le 10 mars 2020].
- Harrison, R.L., Mowery, J.D., Rowley, D.L., Bauchan, G.R., Theilmann, D.A., Rohrmann, G.F., et Erlandson, M.A. 2018. The complete genome sequence of a third distinct baculovirus isolated from the true armyworm, *Mythimna unipuncta*, contains two copies of the lef-7 gene. Virus Genes 54(2): 297-310. Springer New York LLC. doi:10.1007/s11262-017-1525-0.
- Harrison, R.L., Rowley, D.L., Mowery, J.D., Bauchan, G.R., Theilmann, D.A., Rohrmann, G.F., et Erlandson, M.A. 2017. The complete genome sequence of a second distinct betabaculovirus from the true armyworm, *Mythimna unipuncta*. PLoS One 12(1). doi:10.1371/journal.pone.0170510.
- Harvey, J., et Tanada, Y. 1985. Characterization of the DNAs of five baculoviruses pathogenic for the armyworm, *Pseudaletia Unipuncta*. J. Invertebr. Pathol. 46(2): 174-179. doi:10.1016/0022-2011(85)90146-6.
- Jiang, X., Luo, L., Zhang, L., Sappington, T.W., et Hu, Y. 2011. Regulation of migration in *Mythimna separata* (Walker) in China: A review integrating environmental, physiological, hormonal, genetic, and molecular factors. Environmental Entomology, 40(3), p. 516-533. doi:10.1603/EN10199.
- Johnson, C.G. 1969. Migration and dispersal of insects by flight. Dans Migration and dispersal of insects by flight. London, Methuen & Co. Ltd.
- Knight, S.M., Pitman, G.M., Flockhart, D.T.T., et Norris, D.R. 2019. Radio-tracking reveals how wind and temperature influence the pace of daytime insect migration. Biol. Lett. 15(7). doi:10.1098/rsbl.2019.0327.
- Kogan, M. 1998. Integrated pest management: Historical perspectives and contemporary developments. Annu. Rev. Entomol. 43: 243-270. doi:10.1146/annurev.ento.43.1.243.
- Landolt, P.J., et Higbee, B.S. 2002. Both sexes of the true armyworm (lepidoptera:

- noctuidae) trapped with the feeding attractant composed of acetic acid and 3 methyl-1-butanol. Florida Entomol. Soc. 85(1): 182-185.
- Landolt, P.J., Jang, E., Carvalho, L., et Pogue, M. 2011. Attraction of pest moths (Lepidoptera: Noctuidae, Crambidae) to floral lures on the island of Hawaii. 43: 49-58.
- Liu, Y., Wooster, M.J., Grosvenor, M.J., Lim, K.S., et Francis, R.A. 2020. Strong impacts of smoke polluted air demonstrated on the flight behaviour of the painted lady butterfly (*Vanessa cardui* L.). Ecol. Entomol.: een.12952. Blackwell Publishing Ltd. doi:10.1111/een.12952.
- López, C., Muñoz, P., Pérez-Hedo, M., Moralejo, M., et Eizaguirre, M. 2017. How do caterpillars cope with xenobiotics? The case of *Mythimna unipuncta*, a species with low susceptibility to Bt. Ann. Appl. Biol. 171(3): 364-375. doi:10.1111/aab.12380.
- López, C., Sans, A., et Eizaguirre, M. 2000. Flights of the armyworm moth, *Mythimna (Pseudaletia) unipuncta* (Haworth), in the area of Lleida, Spain. Boletín Sanid. Veg. Plagas 26(2): 255-259.
- Luo, L., Johnson, S.J., Hammond, A.M., Lopez, J.D., Geaghan, J.P., Beerwinkle, K.R., et Westbrook, J.K. 2002. Determination and consideration of flight potential in a laboratory population of true armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 31(1): 1-9. doi:10.1603/0046-225X-31.1.1.
- Magnarelli, L.A., et Andreadis, T.G. 2004. An epizootic of nuclear polyhedrosis virus in armyworms (*Pseudaletia unipuncta*) in Connecticut. Northeast. Nat. 11(1): 75-80. doi:10.1656/1092-6194(2004)011[0075:AEONPV]2.0.CO;2.
- Malo, M. 2017. Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Principales causes de dommages pour l'année d'assurance 2017 en date du 2 novembre 2017. Dans La Financière agricole du Québec. Québec. Disponible à l'adresse: <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/17077/demande-cerom-2017.pdf> [consulté le 18 février 2018].
- Malo, M. 2018. Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Principales causes de dommages pour l'année d'assurance 2018 en date du 5 novembre 2018. Disponible à l'adresse: <https://www.fadq.qc.ca/fileadmin/fr/acces-information/18041/tableau-causes-dommages-2018.pdf> [consulté le 6 septembre 2019].
- Malo, M. 2019. Principales causes de dommages - Cultures céréalières, maïs-grain et protéagineuses - Année d'assurance 2019.
- Marino, P.C., et Landis, D.A. 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. Source Ecol. Appl. 6(1): 276-284. Disponible à l'adresse: <http://www.jstor.org/stable/2269571> [consulté le 9 mars 2018].
- McDonough, L.M., Kamm, J.A., et Bierl-Leonhardt, B.A. 1980. Sex pheromone of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae). J. Chem. Ecol. 6(3): 565-572. doi:10.1007/BF00987668.
- McNeil, J.N. 1987. The true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*: a victim of the pied piper or a seasonal migrant? Insect Sci. Applic. 8: 591-597.
- McNeil, J.N. 1991. Behavioral ecology of pheromone-mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps. Annu. Rev. Entomol 36: 407-437.
- McNeil, J.N. 2011. Studying the cost of migration: A comparison of *Pseudaletia unipuncta* populations from Canada and the Azores. Acoreana 7: 125-137.
- McNeil, J.N., Lafarge, M., Bédard, C., et Cusson, M. 1996. Juvenile hormone production and sexual maturation in true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae): A comparison of migratory and non-migratory populations. Arch. Insect Biochem. Physiol. 32(3-4): 575-584.
- McNeil, J. N., Cusson, M., Delisle, J. & Tobe, S. S. Hormonal control of sexual behaviour in moths that migrate in response to predictable or unpredictable habitat

- deterioration. dans Perspectives in Comparative Endocrinology (éd. Davey, K.G., Peter, R.E., Tobe, S. S.) 464-468 (National Research Council of Canada, **1994**).
- McNeil, J.N., Miller, D., Laforge, M., et Cusson, M. 2000. The biosynthesis of juvenile hormone, its degradation and titres in females of the true armyworm: A comparison of migratory and non-migratory populations. *Physiol. Entomol.* 25(2): 103-111. Wiley/Blackwell (10.1111). doi:10.1046/j.1365-3032.2000.00171.x.
- McNeil, J.N., et Tobe, S.S. 2001. Flights of fancy: Possible roles of allatostatin and allatotropin in migration and reproductive success of *Pseudaletia unipuncta*. *Peptides* 22(2): 271-277. doi:10.1016/S0196-9781(00)00379-X.
- McNeil, J.N., et Turgeon, J.J. 1988. Primary parasitoids of the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera : Noctuidae), in Québec. *Rev. d'entomologie du Québec* 32: 8.
- Menz, M.H.M., Reynolds, D.R., Gao, B., Hu, G., Chapman, J.W., et Wotton, K.R. 2019. Mechanisms and consequences of partial migration in insects. *Front. Ecol. Evol.* 7. Frontiers Media S.A. doi:10.3389/fevo.2019.00403.
- Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. 2019. Profil sectoriel de l'industrie bioalimentaire au Québec - Édition 2019. Dans Institut de la statistique du Québec (ISQ) et ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ). Québec. Disponible à l'adresse: <https://statistique.quebec.ca/fr/fichier/profil-sectoriel-de-lindustrie-bioalimentaire-au-quebec-edition-2019.pdf> [consulté le 8 janvier 2021].
- Mukerji, M.K., et Guppy, J.C. 1970. A quantitative study of food consumption and growth in *Pseudaletia unipuncta* (lepidoptera: noctuidae). *Can. Entomol.* 102(09): 1179-1188. Cambridge University Press. doi:10.4039/Ent1021179-9.
- Mulder, P.G. 1984. Estimating economic thresholds of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) on field corn in Iowa. Thèse doctorale, Iowa State University, Iowa, United States.
- Mulder, P.G., et Showers, W.B. 1986. Defoliation by the armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on field corn in Iowa. *J. Econ. Entomol.* 79(2): 368-373. Disponible à l'adresse: <https://www.cabi.org/isc/abstract/19860536047> [consulté le 10 mars 2020].
- Murray, M.S. 2020. Using degree days to time treatments for insect pests. Disponible à l'adresse: [https://digitalcommons.usu.edu/extension\\_curall/978/](https://digitalcommons.usu.edu/extension_curall/978/).
- Nagoshi, R.N., Meagher, R.L., et Hay-Roe, M. 2012. Inferring the annual migration patterns of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the United States from mitochondrial haplotypes. *Ecol. Evol.* 2(7): 1458-1467. John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1002/ee.3.268.
- Nijhout, H.F. 1975. A threshold size for metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L.). *Biol. Bull.* 149: 214-225.
- Oliveira, L., Melo, R., et Tavares, J. 1999. Host age of *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae) and parasitic capacity of *Glyptapanteles militaris* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 28(3): 513-517. doi:10.1093/ee/28.3.513.
- El Ouattassi, M. 1991. Comparaison du comportement pré-reproducteur chez une espèce migrante, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae) et une espèce indigène, *Mamestra configurata* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae) sous des conditions de température constante et cyclique. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, Canada.
- Parent, C. 2017. Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP) Grandes cultures, Avertissement No 18, 22 juin 2017. Disponible à l'adresse: <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95583/grandes-cultures-avertissement-no-18-22-juin-2017?s=1184&r=Légionnaire+uniponctuée> [consulté le 18 février 2020].

2018].

- Parent, C., Clément, M.-F., Roy, M., et Labrie, G. 2015. La légionnaire uniponctuée: Identification, Dépistage et Stratégie d'intervention. Disponible à l'adresse: [https://www.agrireseau.net/rap/documents/90139/bulletin-d\\_information-no-17-12-juin-2015?s=2432&page=1](https://www.agrireseau.net/rap/documents/90139/bulletin-d_information-no-17-12-juin-2015?s=2432&page=1) [consulté le 12 février 2018].
- Parent, C., Fréchette, I., Labrie, G., Rieux, C., et Saguez, J. 2017. Grandes cultures, Avertissement No 22, 29 juin 2017 | Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP). Disponible à l'adresse: <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95660>.
- Parent, C., et Rieux, C. 2017. Réseau d'avertissements phytosanitaires (RAP) Grandes cultures, Avertissement No 13, 16 juin 2017. Disponible à l'adresse: <https://www.agrireseau.net/rap/documents/95543/grandes-cultures-avertissement-no-13-16-juin-2017?s=1184&r=Légionnaire+uniponctuée> [consulté le 18 février 2018].
- Pedgley, D.E. 1993. Managing migratory insect pests—a review. *Int. J. Pest Manag.* 39(1): 3-12. doi:10.1080/09670879309371751.
- Pellegrino, A.C., Peñaflor, M.F.G.V., Nardi, C., Bezner-Kerr, W., Guglielmo, C.G., Bento, J.M.S., et McNeil, J.N. 2013. Weather forecasting by insects: modified sexual behaviour in response to atmospheric pressure changes. *PLoS One* 8(10): e75004. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0075004.
- Pérez-Hedo, M., López, C., Albajes, R., et Eizaguirre, M. 2012. Low susceptibility of non-target Lepidopteran maize pests to the Bt protein Cry1Ab. *Bull. Entomol. Res.* 102(6): 737-743. doi:10.1017/S0007485312000351.
- Pond, D.D. 1960. Life history studies of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), in New Brunswick. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 53(5): 661-665. doi:10.1093/aesa/53.5.661.
- Prasifka, J.R., Bradshaw, J.D., Lee, S.T., et Gray, M.E. 2011. Relative feeding and development of armyworm on switchgrass and corn, and its potential effects on switchgrass grown for biomass. *J. Econ. Entomol.* 104(5): 1561-1567. doi:10.1603/EC10304.
- Ramírez, J.F. 2012. Modelación espacial del gusano soldado (*Mythimna unipuncta*) en el cultivar de maíz, en tres municipios del estado de México, en el 2008. *Boletín del Mus. Entomol. la Univ. del Val.* 13(1): 1-15. Disponible à l'adresse: [http://entomologia.univalle.edu.co/boletin/1Ramirez\\_Davila.pdf](http://entomologia.univalle.edu.co/boletin/1Ramirez_Davila.pdf) [consulté le 2 avril 2020].
- Reynolds, D.R., Chapman, J.W., et Drake, V.A. 2017. Riders on the wind: The aeroecology of insect migrants. *Dans Aeroecology*. p. 145-178. doi:10.1007/978-3-319-68576-2\_7.
- Reynolds, D.R., Chapman, J.W., Edwards, A.S., Smith, A.D., Wood, C.R., Barlow, J.F., et Woiwod, I.P. 2005. Radar studies of the vertical distribution of insects migrating over southern Britain: the influence of temperature inversions on nocturnal layer concentrations. *Bull. Entomol. Res.* 95(3): 259-274. doi:10.1079/ber2004358.
- Ribeiro, C., Simões, N., et Brehélin, M. 1996. Insect immunity: The haemocytes of the armyworm *Mythimna unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae) and their role in defence reactions. *In vivo* and *in vitro* studies. *J. Insect Physiol.* 42(9): 815-822. doi:10.1016/0022-1910(96)00048-0.
- Rice, S.E., Grigarick, A.A., et Way, M.O. 1982. Relationship of larval density and instars of *Pseudaletia unipuncta* to rice leaf feeding. *Environ. Entomol.* 11(3): 648-651.
- Robert, P.-C., Blaisinger, P., Bouchery, Y., Simonis, M.-T., Kienlen, J.-C., Muckensturm, B., Riss, B., et Pflieger, D. 1987. Influence de la bisabolangélone, un antiappétant sesquiterpénoïde, sur le développement des Chenilles de *Mythimna* (*Pseudaletia*) *unipuncta* Haw. (Lepidoptera, Noctuidae). *EDP Sci.* 7(3): 167-174. Disponible à

l'adresse: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00884981/document> [consulté le 12 février 2018].

- Rosa, J.S., Cabral, C., et Simões, N. 2002. Differences between the pathogenic processes induced by *Steinerinema* and *Heterorhabditis* (Nemata: Rhabditida) in *Pseudaletia unipuncta* (Insecta: Lepidoptera). *J. Invertebr. Pathol.* 80(1): 46-54. doi:10.1016/S0022-2011(02)00038-1.
- Rosa, J.S., Mascarenhas, C., Oliveira, L., Teixeira, T., Barreto, M.C., et Medeiros, J. 2010. Biological activity of essential oils from seven Azorean plants against *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Appl. Entomol.* 134(4): 346-354. doi:10.1111/j.1439-0418.2009.01483.x.
- Rosa, J.S., et Simões, N. 2004. Evaluation of twenty-eight strains of *Heterorhabditis bacteriophora* isolated in Azores for biocontrol of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Biol. Control* 29(3): 409-417. doi:10.1016/j.biocontrol.2003.07.004.
- SAgE pesticides. 2021. SAgE pesticides. Disponible à l'adresse: <https://www.sagepesticides.qc.ca/> [consulté le 26 mars 2018].
- Salvatore, A.R., Isas, M., Del, M.L., Zossi, S., Willink, E., et Gastaminza, G.A. 2014. Green cane harvest effect on *Pseudaletia unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae abundance and losses caused by this pest in Tucumán, Argentina. *Sugar Tech* 16(3): 223-226. Springer India. doi:10.1007/s12355-013-0273-2.
- Sappington, T.W. 2018. Migratory flight of insect pests within a year-round distribution: European corn borer as a case study. *J. Integr. Agric.* 17(7): 1485-1505. doi:10.1016/S2095-3119(18)61969-0.
- Shiojiri, K., McNeil, J.N., et Takabayashi, J. 2011. Do host plant volatiles influence the diel periodicity of caterpillar foraging of all species attacking the same host plant. *J. Plant Interact.* 6(2-3): 121-123. doi:10.1080/17429145.2011.557307.
- Sousa, R.M.O.F., Rosa, J.S., Oliveira, L., Cunha, A., et Fernandes-Ferreira, M. 2013. Activities of apiaceae essential oils against armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (lepidoptera: Noctuidae). *J. Agric. Food Chem.* 61(32): 7661-7672. doi:10.1021/jf403096d.
- Svärd, L., et McNeil, J.N. 1994. Female benefit, male risk: Polyandry in the true armyworm *Pseudaletia unipuncta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35(5): 319-326. doi:10.1007/BF00184421.
- Szendrei, Z., et Rodriguez-Saona, C. 2010. A meta-analysis of insect pest behavioral manipulation with plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* 134(3): 201-210. doi:10.1111/j.1570-7458.2009.00954.x.
- Tabashnik, Bruce E., et Yves Carrière. 2017. Surge in insect resistance to transgenic crops and prospects for sustainability. *Nature Biotechnology* 35 (10): 926-35. <https://doi.org/10.1038/nbt.3974>.
- Taylor, P.S., et Shields, E.J. 1990a. Development of the armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) under fluctuating daily temperature regimes. *Environ. Entomol.* 19(5): 1422-1431. doi:10.1093/ee/19.5.1422.
- Taylor, P.S., et Shields, E.J. 1990b. Flight thresholds of the armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 19(6): 1410-1417. doi:10.1093/ee/19.5.1410.
- Tigreros, N., et Davidowitz, G. 2019. Flight-fecundity tradeoffs in wing-monomorphic insects. *Dans Advances in Insect Physiology.* p. 1-41. doi:10.1016/bs.aiip.2019.02.001.
- Tóth, M., Szarukán, I., Dorogi, B., Gulyás, A., Nagy, P., et Rozgonyi, Z. 2010. Male and female noctuid moths attracted to synthetic lures in Europe. *J. Chem. Ecol.* 36(6): 592-598. doi:10.1007/s10886-010-9789-z.

- Turgeon, J.J., et McNeil, J.N. 1982. Calling behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta*. Entomol. Exp. Appl. 31(4): 402-408. doi:10.1111/j.1570-7458.1982.tb03168.x.
- Turgeon, J.J., et McNeil, J.N. 1983. Modifications in the calling behaviour of *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), induced by temperature conditions during pupal and adult development. Can. Entomol. 115: 1015-1022. doi:10.4039/Ent1151015-8.
- Turgeon, J.J., McNeil, J.N., et Roelofs, W.L. 1983. Responsiveness of *Pseudaletia unipuncta* males to the female sex pheromone. Physiol. Entomol. 8(3): 339-344. doi:10.1111/j.1365-3032.1983.tb00366.x.
- United States Department of Agriculture. 1970. The Armyworm Situation in the U.S. - 1969. Coop. Econ. Insect. Rep. 20(8): 95-98. Disponible à l'adresse: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/100197#page/124/mode/2up> [consulté le 31 mai 2020].
- Vieira, V., et Pintureau, B. 1994. Comparaison biologique de trois populations de *Mythimna unipuncta* (Haworth) (Lep., Noctuidae) originales de trois îles des Açores. Bol. da Soc. Port. Entomol. 144(V-12): 301-312.
- Yarborough, D. 2014. Wild Blueberry Crop Statistics. Disponible à l'adresse: <http://maine.edu/blueberries/factsheets/statistics-2/statistics> [consulté le 13 février 2018].

## Annexe I

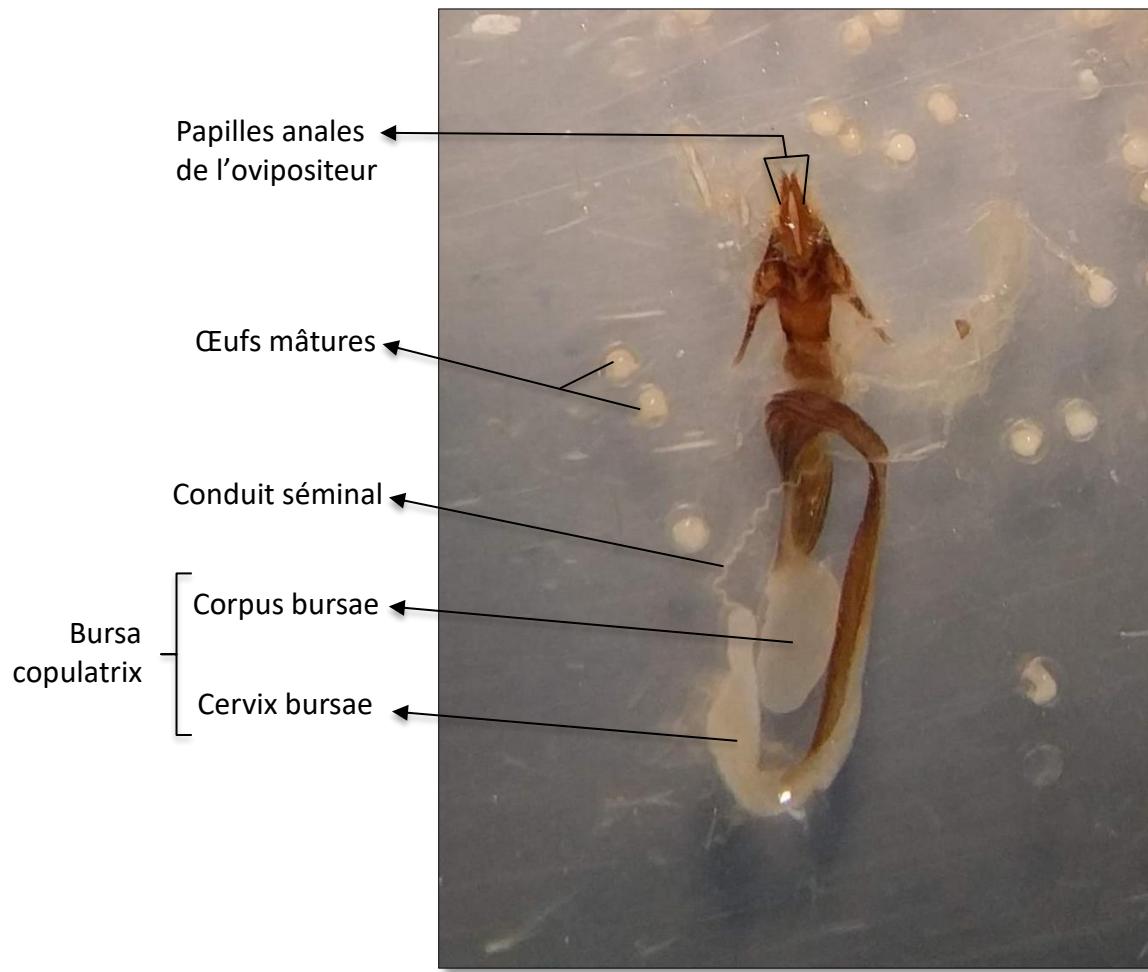


Figure 3.1 : Appareil reproducteur d'une femelle de la légionnaire uniponctuée. La dissection n'a révélé aucun spermatophore dans la bourse copulatrice (bursa copulatrix) de la femelle, la femelle était donc vierge (Callahan and Chapin 1960).



Figure 3.2: Spermatophore d'un mâle de la légionnaire uniponctuée (retiré de la bouse copulatrice femelle) (Callahan and Chapin 1960).

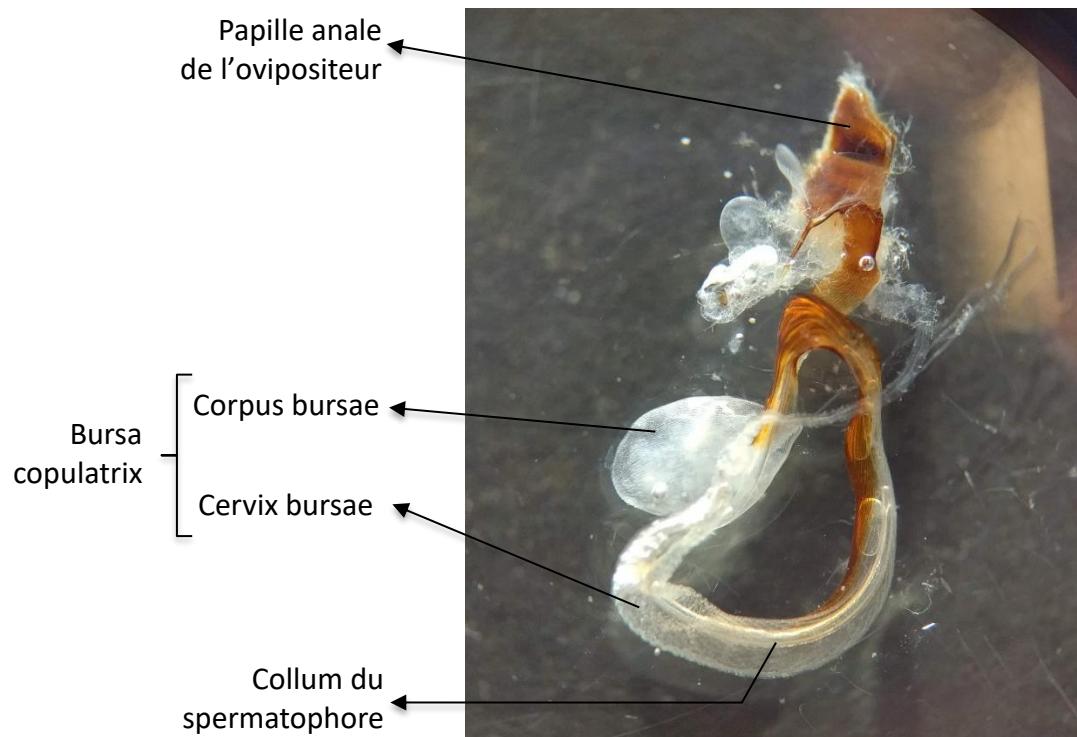


Figure 3.3: Appareil reproducteur d'une femelle de la légionnaire uniponctuée. La dissection a révélé la présence d'un spermatophore dans la bourse copulatrice (bursa copulatrix) de la femelle (Callahan and Chapin 1960).

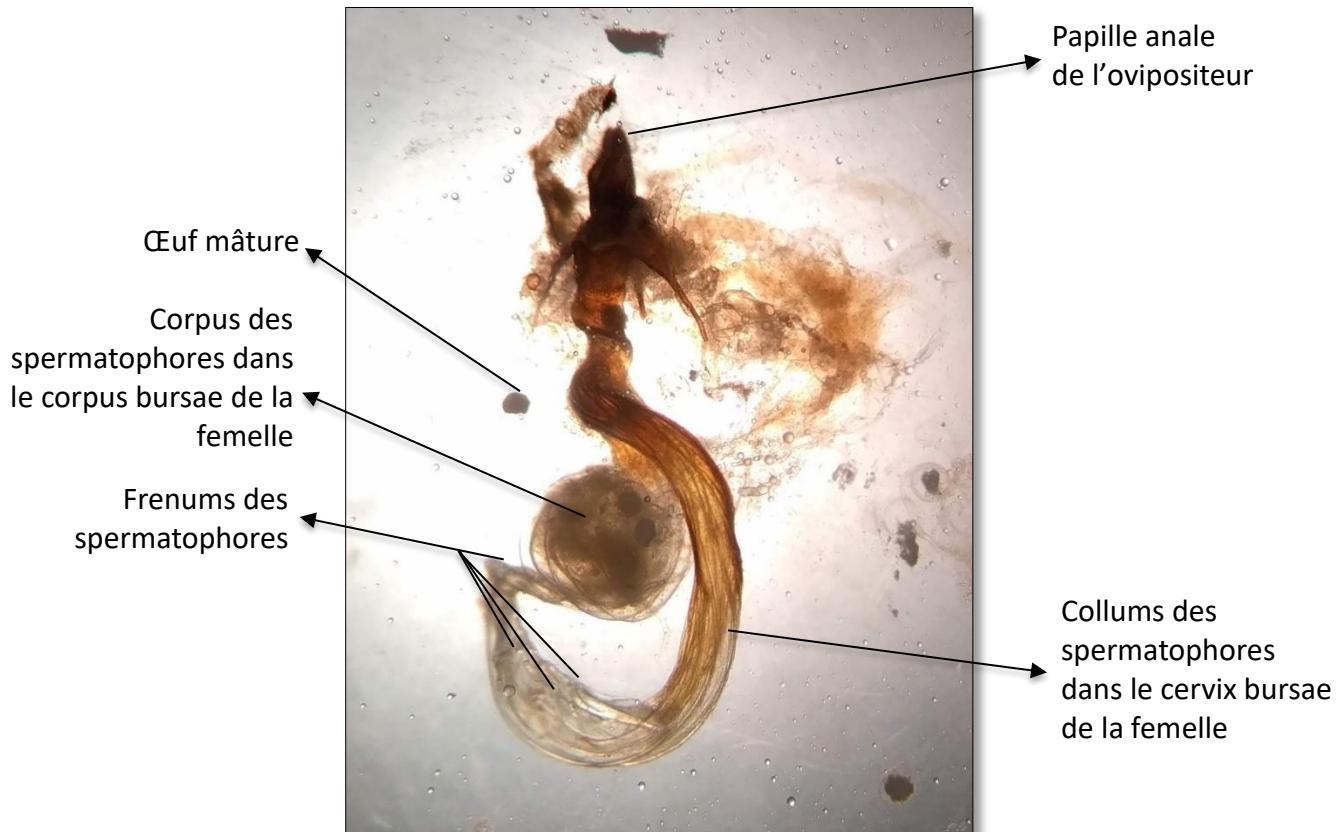


Figure 3.4: Appareil reproducteur d'une femelle de la légionnaire uniponctuée. La dissection a révélé la présence de quatre spermatophores dans la bourse copulatrice (bursa copulatrix) de la femelle (Callahan and Chapin 1960).

## Annex(e) II

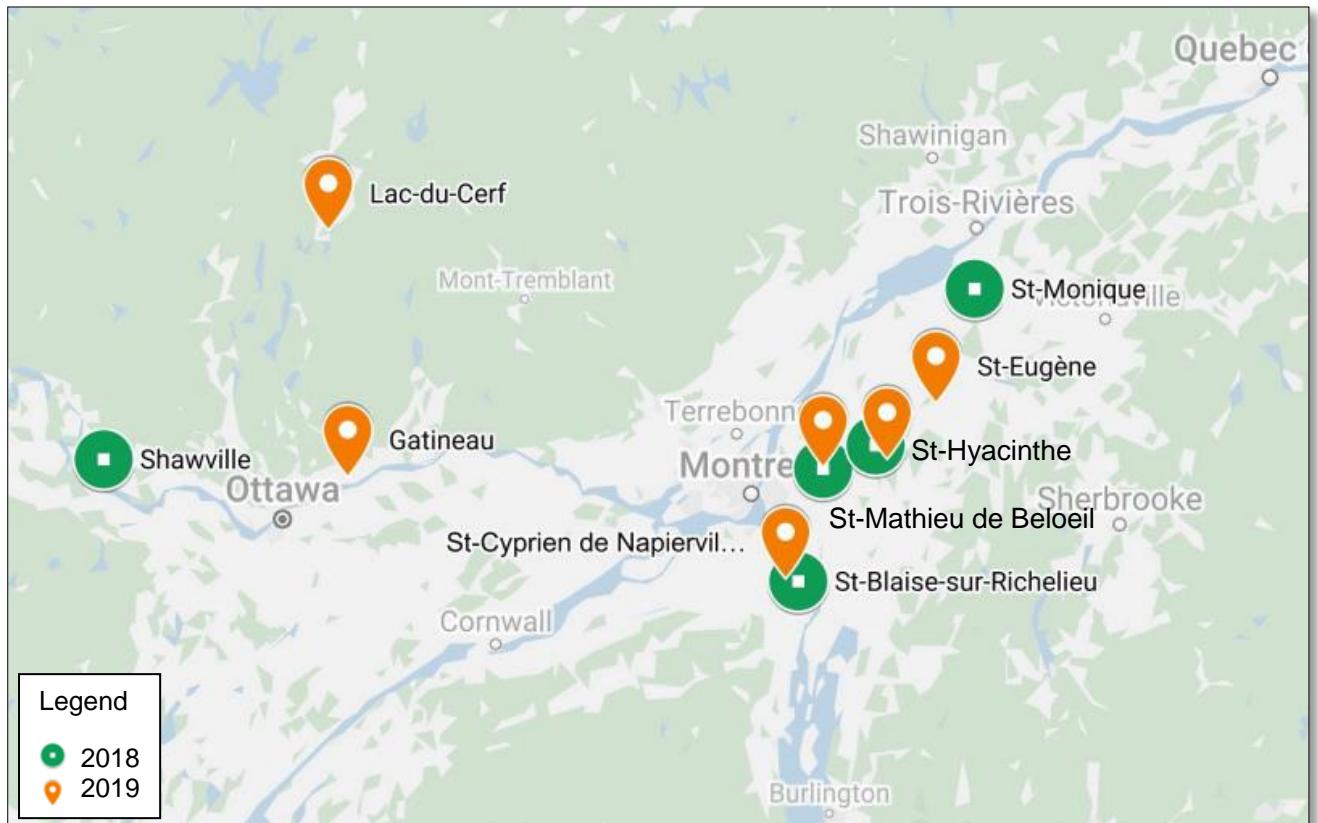


Figure 4.11 Location of the eleven trapping sites in 2018 and 2019.

## Annex(e) III



Figure 5.12: Egg count of *Mythimna unipuncta* eggs, photographed to facilitate counting. Most eggs become brown when exposed to the isopropyl alcohol 70 % used for egg conservation. There are 109 eggs in this picture.