

DAVID MARCHAND

**STRATÉGIES DE PONTE ET D'ALIMENTATION
LARVAIRE CHEZ LA PYRALE DE LA
CANNEBERGE, *ACROBASIS VACCINII*
(LEPIDOPTERA: PYRALIDAE)**

Thèse
présentée
à la Faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de Philosophiae Doctor (Ph. D.)

Département de biologie
FACULTÉ DES SCIENCES ET GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

MAI 2003

Résumé

Chez les espèces d'insectes dont le développement larvaire nécessite plusieurs hôtes, la survie larvaire peut être dépendante à la fois du comportement d'oviposition des femelles et du comportement de recherche des larves. La présente thèse porte sur l'étude de ces deux comportements et leurs possibles impacts sur la performance larvaire de la pyrale de la canneberge, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), une espèce dont chaque larve a besoin de plusieurs fruits de canneberge, *Vaccinium oxycoccos* (Ericaceae), pour compléter son développement.

Dans un premier temps, j'ai démontré que les femelles en laboratoire pondent significativement plus souvent sur les plus gros fruits disponibles; la taille des larves sortant du premier fruit choisi par la femelle étant proportionnelle à la taille de ce fruit. Cependant, sur le terrain, cette préférence n'a pas été observée et mon étude met en évidence que la période d'oviposition survient tôt dans la saison, dès l'apparition des premiers fruits; ceci impliquant une faible variabilité dans la taille des sites de ponte disponibles. Cette étude démontre également une distribution hétérogène des fruits de canneberge en nature et une variabilité importante dans la production annuelle de fruits entre mes deux années d'étude. Le fait que les fruits puissent être rares certaines années serait une raison conduisant les femelles à accepter les fruits de plus faible qualité (fruits de petite taille). Ainsi, cette étude démontre une plasticité dans le comportement d'oviposition chez *A. vaccinii*, les femelles ne devenant sélectives que lorsque les conditions sont favorables (telles que celles en laboratoire).

Dans un deuxième temps, mon étude du comportement d'alimentation des larves a démontré l'induction du rougissement des fruits après l'attaque par une larve. Cette modification peut constituer un indice dissuadant les conspécifiques de se diriger vers des fruits déjà occupés et représente un moyen de réduire la compétition intraspécifique larvaire. Cette étude démontre également la capacité des larves à tenir compte de la taille des fruits et de la distance à parcourir pour atteindre les hôtes. Les larves *A. vaccinii* présentent une plasticité comportementale en accordant une importance variable à chacun de ces différents facteurs (taille du fruit, couleur du fruit et distance entre les fruits) selon le

contexte, ceci leur permettant de maximiser la recherche de nourriture tout en réduisant les risques de compétition intraspécifique et de prédation.

Abstract

In insect species whose larvae need several hosts to complete their development, larval survival is usually dependent on both the choice of oviposition sites by females and the food searching behaviour of larvae. In this thesis, I studied oviposition behaviour and larval foraging behaviour and their possible impacts on larval fitness in the cranberry fruitworm, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), a species in which each larva must feed on several fruits of the cranberry, *Vaccinium oxycoccos* (Ericaceae), to complete its development.

Firstly, I demonstrated that females, under laboratory conditions, exhibit a significant preference for the largest fruit available when choosing oviposition sites; larvae leaving these maternally selected large fruits were significantly larger than those larvae leaving smaller fruits. In the field, however, this preference based on fruit size was not observed. This lack of preference in nature may be due, in part, to the fact that the oviposition period of *A. vaccinii* is relatively early during the summer when cranberry fruits are still small and when there is little variation in the size of fruits available. I also found a heterogeneous distribution of hosts in patches of varying fruit densities, and a large variability in fruit production between the two years of my study. The fact that, in any given year, hosts may be rare may be a reason why females accept relatively low-quality hosts (i.e., relatively small fruits). Thus, this study demonstrates a behavioural plasticity in *A. vaccinii*, females selecting largest fruits only when environmental conditions are good (such as in our laboratory conditions).

A second study on larval feeding behaviour demonstrated that green cranberry fruit become red following attacks by *A. vaccinii* larvae. This host modification (fruit colour) may be a cue used by conspecific larvae to avoid already infested fruits, thus reducing the risk of intraspecific competition. I also showed that *A. vaccinii* larvae are able to take into account two other factors - fruit size and distance between hosts - in their choice of fruit. Larvae of *A. vaccinii* show behavioural plasticity when choosing fruit in that they accord a different degree of importance to each factor (fruit size, fruit colour and distance between

fruit) depending on the context. This plasticity allows the larvae to maximise foraging efficiency while minimising intraspecific competition and predation risk.

Avant-Propos

Les trois articles de cette thèse ont été ou seront publiés avec, à titre de co-auteur, le professeur J. N. McNeil. Le chapitre II sera soumis à la revue *Ecological Entomology*. Le chapitre III a été accepté pour publication dans la revue *Animal Behaviour*. Le chapitre IV sera soumis à la revue *Journal of Insect Behaviour*.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier deux personnes, Jeremy McNeil et Lalita Acharya qui ont été, pour moi, une grande source d'inspiration aussi bien dans l'élaboration de mon projet que dans la rédaction de cette thèse. Il est toujours intéressant lorsque l'on commence des études supérieures d'avoir des « modèles à suivre » et Jeremy et Lalita constituent pour moi ce type de modèle scientifique car ils ont su faire preuve de beaucoup d'enthousiasme, de rigueur (ah, la fameuse rigueur scientifique !!!) et de patience lors de mes nombreuses interrogations concernant ce projet de doctorat. Bien sûr, j'ai du apprendre à m'adapter à leur fameux « English sense of humour », et à ne pas être trop susceptible lorsqu'ils me faisaient des commentaires sur les premières versions de mes articles, mais leur logique était, je l'avoue, implacable. Je voudrais aussi remercier Jeremy pour la façon dont il conçoit son rôle de directeur de thèse. Merci Jeremy pour nous laisser libre d'aller où nos idées nous mènent et merci de nous rattraper quand elles nous mènent tout droit dans le mur. Merci aussi pour la rapidité et la qualité des corrections de nos manuscrits lorsque l'on pense que tu dois n'avoir que cela à faire et que l'on doit le remettre à notre comité deux jours plus tard. Merci enfin pour tes bouteilles de vin et les plats « just spicy enough » que nous avons partagés.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon comité, à savoir Michel Cusson, Cyrille Barrette et Guy Boivin pour leurs commentaires constructifs suite à la lecture de la version initiale de ma thèse. Je veux dire un merci spécial à Michel qui a agi en tant que prélecteur de cette thèse, qui a toujours su être très disponible et qui m'a continuellement encouragé tout au long de ce doctorat. Mes remerciements vont également à Gaétan Daigle pour son aide dans les analyses statistiques de ce projet.

Je veux aussi souligner la collaboration dans le projet « lutte contre la pyrale de la canneberge » de l'Association des Producteurs de canneberge du Québec. Ces producteurs m'ont laissé mettre en place des dispositifs expérimentaux dans les tourbières sauvages avoisinant leurs champs de culture. Un grand merci particulièrement à Michel Pilote pour les longues discussions que l'on a eu ensemble sur l'utilité pour des producteurs d'investir

dans les connaissances fondamentales sur la biologie des insectes ravageurs afin de développer des techniques de lutte efficaces et non polluantes.

Je voulais aussi remercier les techniciens de laboratoire et les étudiants d'été qui sont passés dans le laboratoire pour travailler sur « le projet canneberge ». Alain, Marjorie, Louis-Philippe, Marie-Josée, Chantal, Isabelle, Marianne, Gaëlle, Stéphane, Yann, Bruno, Marie-France, un gros merci à vous pour votre rigueur et les longues heures passées, entre autres, à mesurer des fruits de canneberge.

Enfin, je veux remercier ma famille pour son soutien indéfectible même si certains de ses membres trouvent quand même « bizarre » de passer autant de temps à étudier le comportement de « ces maudites bibittes ».

Table des matières

Résumé.....	ii
Abstract.....	iv
Avant-Propos.....	vi
Remerciements.....	vii
Table des matières.....	ix
Liste des tableaux.....	xi
Liste des figures.....	xii
Chapitre I Introduction.....	1
Références.....	12
Chapitre II Is random oviposition the best strategy in an unpredictable environment? A case study of the cranberry fruitworm, <i>Acrobasis vaccinii</i> (Lepidoptera: Pyralidae).....	20
Résumé.....	21
Abstract.....	22
Introduction.....	23
Methods.....	25
Results.....	29
Discussion.....	31
Acknowledgments.....	34
References.....	35
Chapitre III Avoidance of intraspecific competition via host modification in a grazing, fruit-eating insect.....	45
Résumé.....	46
Abstract.....	47
Introduction.....	48
Methods.....	50
Results.....	53
Discussion.....	55
Acknowledgments.....	58
References.....	59
Chapitre IV Maximising foraging efficiency: Distance, size and colour of fruit influence foraging behaviour of cranberry fruitworm larvae, <i>Acrobasis vaccinii</i> (Lepidoptera: Pyralidae).....	66
Résumé.....	67
Abstract.....	68
Introduction.....	69
Methods.....	71
Results.....	74
Discussion.....	76
Acknowledgments.....	78
References.....	79

Chapitre V Discussion générale	86
Références	93

Liste des tableaux

Chapitre II

Table 1: Fruit patch characteristics and fruit infestation by <i>A. vaccinii</i> as a function of location.....	44
---	----

Chapitre III

Table 1: Effect of colour and host type on foraging by <i>A. vaccinii</i> larvae.	63
--	----

Chapitre IV

Table 1: Effect of fruit size and fruit colour on foraging behaviour of <i>A. vaccinii</i> larvae...	83
Table 2: Effect of fruit size and distance to travel on foraging behaviour of <i>A. vaccinii</i> larvae.....	84
Table 3: Results of ANOVA for the effect of fruit state on fruit size.....	85

Liste des figures

Chapitre II

- Figure 1: Effect of the “mating age” of *A. vaccinii* females on their choice of fruit size during their reproductive life (NS and * indicate not significant and significant differences between treatments, respectively). 38
- Figure 2: Relationship between size of fruit selected as oviposition sites by *A. vaccinii* females and three larval variables estimated when larvae left the fruit, a) residence time, b) wet mass, and c) head capsule width. 39
- Figure 3: Phenology of the cranberry *V. oxycoccos* in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec in a) 2000, and b) 2001. 40
- Figure 4: Rate of growth of the cranberry fruit *V. oxycoccos* and percentage of eggs laid during the oviposition period of *A. vaccinii* in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec in a) 2000, and b) 2001. 41
- Figure 5: Proportion of eggs laid on large fruits as a function of median size of fruit per quadrant in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec. 42
- Figure 6: Percentage of fruit selected for oviposition sites by *A. vaccinii* females as a function of the density of fruit in patches in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec. 43

Chapitre III

- Figure 1: Mean optical density (\pm s.e.) of *V. oxycoccos* fruits as a function of attack treatment. Values above the bars indicate the number of fruits tested for each treatment. Bars with different letters are significantly different (ANOVA followed by an LSD test; $P < 0.05$). 64
- Figure 2: Percentage of *A. vaccinii* larvae remaining on/in host for > 1 h as a function of host type. NS indicate non-significant statistical difference between green treatments (chi-square test: $\chi^2_1 = 0.03$, $P = 0.87$) and between red treatments ($\chi^2_1 = 0.06$, $P = 0.80$). *** indicates a statistical difference between green treatments and red treatments ($\chi^2_1 = 13.29$, $P = 0.0003$). Numbers above the bars indicate the number of larvae that made initial contact within each treatment. 65

Chapitre IV

- Figure 1: Effect of larval fruit choice on the number of fruits a larva needs to complete its development. 82

Chapitre I

Introduction

La capacité de sélectionner un endroit propice au bon développement de sa progéniture affecte le succès reproducteur d'un individu (Bell, 1991). Chez les insectes, le choix de cet environnement est d'autant plus important que les soins parentaux des œufs et/ou des jeunes sont rares (Price, 1997) et que les juvéniles, après l'éclosion, sont relativement peu mobiles (Bell, 1991). Par conséquent, la première nourriture à laquelle la progéniture aura accès, sera généralement l'hôte sur lequel la femelle a pondu ses œufs. Dans ces conditions, une corrélation étroite devrait exister entre la préférence des femelles pour certains sites de ponte et la performance larvaire sur les plantes choisies par les femelles (hypothèse préférence/performance). Pourtant, une faible corrélation a été observée chez bon nombre d'espèces étudiées (voir Mayhew, 1997).

Cette théorie de l'oviposition optimale ("optimal oviposition theory"; i.e., hypothèse préférence/performance), avec les facteurs biotiques et abiotiques l'influençant, a longtemps été (et est encore) considérée comme la principale théorie expliquant le choix du site de ponte par les femelles. Récemment, il a été proposé d'intégrer dans les modèles de sélection de site d'oviposition la théorie de la recherche optimale ("optimal foraging theory"; Scheirs et De Bruyn, 2002). Dans la mesure où la nourriture des adultes peut influencer leur fécondité (voir Scheirs *et al.*, 2000 et références citées), cette théorie prédit que les adultes phytophages devraient préférer se nourrir sur des hôtes leur permettant de maximiser leur fécondité totale (i.e., performance des adultes; Stephen et Krebs, 1986). L'intégration de ces deux théories dans les modèles écologiques permet ainsi de prendre en compte à la fois les facteurs affectant la performance larvaire et ceux influençant la performance des adultes. Cette approche est importante dans la mesure où un décalage dans le temps et/ou dans l'espace peut survenir entre la présence des hôtes préférés par les adultes et celle des hôtes permettant une meilleure performance larvaire; ce qui peut amener à l'établissement d'un compromis entre la performance des adultes et celle de leur progéniture (Krebs et Davies, 1997). Cette nouvelle approche a ainsi permis de mieux

comprendre la sélection de l'hôte par les femelles et de déterminer qu'une femelle peut avoir un choix de site de ponte tout à fait adaptatif tout en étant une "mauvaise mère" (i.e., ne pond pas sur les hôtes sur lesquels la performance de sa progéniture est maximisée; Scheirs *et al.*, 2000; Mayhew, 2001). L'impact de la performance des adultes sur le choix du site de ponte diffère selon le mode de vie des individus et doit vraisemblablement être plus important chez les espèces dont les individus se nourrissent durant le stade adulte (synovigéniques) que chez les espèces qui ne le font pas (protoovigéniques) (Scheirs et De Bruyn, 2002).

Des facteurs autres que la nourriture des adultes peuvent influencer la fécondité des femelles et, en ce sens, peuvent aussi affecter le choix du site d'oviposition des femelles, à la fois chez les espèces synovigéniques et protoovigéniques. De manière générale, le comportement d'oviposition des femelles répond à deux objectifs: pondre un maximum d'œufs le plus rapidement possible et placer ses œufs dans un environnement idéal. Dans un environnement hétérogène (i.e., variation dans la qualité des hôtes et dans les risques de prédation et/ou de compétition), on voit s'établir un compromis entre ces deux objectifs dans la mesure où placer sa progéniture dans un environnement idéal peut amener la femelle à éviter des sites de pontes défavorables ce qui a pour conséquence d'augmenter le temps nécessaire pour pondre tous ses œufs. Dans ce cas, placer ses œufs dans un environnement idéal peut ne pas être adaptatif pour une femelle puisque cela augmente ses risques de mortalité avant d'avoir pondu tous ses œufs. En ce sens, être une "mauvaise mère" peut aussi être adaptatif et une femelle peut avoir avantage à pondre une partie de ses œufs sur des sites moins favorables pour sa progéniture lorsque son espérance de vie diminue (Roitberg *et al.*, 1992). Ainsi, des femelles deviennent moins sélectives en pondant sur des hôtes déjà infestés (i.e., augmentation du risque de compétition intraspécifique de la progéniture) lorsque le temps depuis leur dernière ponte augmente (Roitberg et Prokopy, 1983) ou lorsque la pression atmosphérique chute, signe annonciateur d'un front orageux (Roitberg *et al.*, 1993). De la même façon, la dépense énergétique associée à la phase de recherche d'hôtes peut avoir des répercussions négatives sur la fécondité des femelles (p. ex. Inglesfield et Begon, 1983). Il n'est pas surprenant dans ce cas de constater que les femelles ont tendance à rester plus longtemps dans un même agrégat d'hôtes (i.e., réduction

du temps de recherche et des dépenses énergétiques associées) quand la distance entre les agrégats augmentent (Roitberg et Prokopy, 1982).

Chez les insectes, les femelles déterminent généralement la qualité des hôtes en utilisant des indices perçus à distance (p. ex. les indices visuels tels que la couleur et la forme de l'hôte; les indices chimiques volatiles émis par une plante) et au contact de l'hôte (p. ex. les indices tactiles tels que la taille et la morphologie de l'hôte; les indices chimiques de contact) (Stadler, 2002). La qualité nutritionnelle d'un hôte est l'un des principaux facteurs intervenant dans le choix du site d'oviposition, dans la mesure où elle affecte la performance larvaire (p. ex. les apports en hydrocarbures et en azote d'une plante hôte; Thompson et Pellmyr, 1991; Ohgushi, 1992). Ceci est d'autant plus important que la valeur nutritive de l'hôte peut influencer directement le succès reproducteur des individus en affectant la survie des larves (Awack et Leather, 2002) mais aussi leurs capacités reproductrices une fois devenues adultes (chez les femelles; p. ex. Carrière, 1992; chez les mâles; p. ex. Delisle et Bouchard, 1995; Delisle et Hardy, 1997). D'autre part, la qualité et/ou la quantité de nourriture larvaire peut avoir un effet sur la qualité et la quantité de substance chimique émise par un individu durant le stade adulte. Cet effet peut être direct dans la mesure où ces composés chimiques sont souvent formés à partir de dérivés des plantes dont les larves se nourrissent. Par exemple, la phéromone sexuelle des individus peut varier en qualité et quantité en fonction de la plante hôte sur laquelle les individus se sont nourris durant le stade larvaire (chez les femelles; McNeil et Delisle, 1989; chez les mâles, voir Conner *et al.*, 1981; Boppré et Schneider, 1982; Boppré, 1986 et références citées); ceci ayant bien sûr des répercussions sur leurs capacités à trouver un partenaire sexuel, et donc sur leur succès reproducteur. De la même façon, la qualité de la nourriture larvaire des individus peut affecter leur capacité à transmettre des défenses chimiques à leur progéniture (p. ex. Conner *et al.*, 1981; Boppré et Schneider, 1985; Dussourd *et al.*, 1991).

La qualité nutritionnelle de l'hôte peut également affecter indirectement le taux de mortalité des herbivores. Par exemple, un faible taux d'azote dans une plante peut diminuer le taux de croissance larvaire (Feeny, 1970; Rausher, 1981; Taylor, 1989); cet impact négatif semblant parfois ne pas être compensé par une augmentation du taux d'alimentation

larvaire (Taylor, 1989, voir aussi Simpson et Simpson, 1990 et références citées pour une revue des possibles mécanismes de compensation). Si en elle-même cette croissance plus lente ne conduit pas inévitablement à une augmentation du taux de mortalité des herbivores, elle a néanmoins pour conséquence une exposition prolongée aux prédateurs (Feeny, 1970; Rausher, 1981; Raupp et Denno, 1983; Bernays, 1997; Williams, 1999). De plus, la quantité de nourriture larvaire peut indirectement influencer la quantité de substance chimique produit par un individu adulte. Par exemple, une plus faible quantité de nourriture larvaire conduit à une réduction de la taille des femelles, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae). Ces petites femelles vont par la suite avoir tendance à moins se nourrir durant le stade adulte, ceci pouvant avoir comme conséquence une moins grande production de phéromone épидéictique (i.e., phéromone d'espace) chez les petites que chez les grosses femelles (Quiring et McNeil, 1984a). Dans ce cas, la capacité à réduire les risques de compétition intraspécifique pour sa progéniture sera diminuée chez les petites femelles.

Le choix du site de ponte des femelles peut également être influencé par la présence d'ennemis naturels (hypothèse "enemy-free space"; Denno *et al.*, 1990; Biere *et al.*, 2002). La prise en compte de ce facteur dans le comportement d'oviposition est d'autant plus important que, chez les insectes, la prédation est l'un des principaux facteurs de mortalité larvaire (Bernays, 1997). La distribution idéale d'une population d'herbivores pour une utilisation optimale de la ressource alimentaire (i.e., "ideal free distribution" prédisant une relation linéaire positive entre le nombre d'herbivores et la densité de ressources disponibles) peut ainsi être affectée par la pression exercée par les prédateurs. La préférence de certains herbivores pour des refuges (i.e., niches sans prédateurs; "enemy-free space") présentant un apport alimentaire de moins bonne qualité et/ou quantité suggère que la ressource alimentaire peut être moins importante que les ennemis naturels dans la distribution des herbivores dans l'environnement (Williams *et al.*, 2001 et références citées). Dans le même contexte, un site présentant une moins bonne qualité nutritionnelle peut néanmoins être préféré dans la mesure où il procure à l'herbivore des moyens de défense face à des prédateurs. Ces défenses peuvent être d'ordre mécanique. Par exemple, les larves du papillon de nuit *Omphalocera munroei* (Lepidoptera: Pyralidae) préfèrent se

nourrir de vieilles feuilles de leur hôte, l'Asiminier (Annonaceae), même si leurs contenus en azote et en eau sont plus faibles que ceux des jeunes feuilles (Damman, 1987). Cette préférence est cependant avantageuse car la plus grande rigidité des vieilles feuilles permet aux larves de construire un abri et donc de réduire leurs risques de prédation.

Certaines larves acquièrent des défenses chimiques contre leurs prédateurs en séquestrant des métabolites secondaires de leurs plantes hôtes. L'acquisition de ces défenses chimiques peut, dans certains cas, devenir le principal facteur pris en compte dans le choix d'un site de ponte par une femelle. Par exemple, les larves de *Neodiprion sertifer* (Hymenoptera: Diprionidae), présentent un taux de croissance plus faible sur les pins ayant une forte concentration d'acides résineux (diterpenoïdes) (Björkman *et al.*, 1997). Cependant, en présence de leurs ennemis naturels, cette forte concentration de métabolites secondaires leur confère un moyen de défense efficace. Ainsi, dans un environnement où les risques de prédation sont élevés, le choix du site de ponte des femelles ne doit pas tenir compte uniquement de la qualité nutritionnelle de l'hôte mais également de la présence ou non de prédateurs (Thompson et Pellmyr, 1991) pour maximiser la survie larvaire. C'est ainsi que les femelles de *N. sertifer*, en ayant une préférence pour les pins à forte concentration de diterpenoïdes, augmentent le taux de survie de leur progéniture (Björkman *et al.*, 1997) du fait qu'elles diminuent leur risque de prédation. L'acquisition de défenses chimiques durant le développement larvaire peut également constituer les défenses des adultes (Berenbaum, 1993; Nishida, 2002). L'exemple le plus célèbre pour illustrer ce phénomène est sans conteste celui du papillon monarque, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Danaidae), dont les larves acquièrent leurs défenses chimiques de leur plante hôte, l'asclépiade (Asclepiadaceae) (Malcom et Brower, 1989; Malcom, 1991). Les cardenolides, glycosides cardiaques de l'asclépiade, séquestrés au stade larvaire, réduisent le risque de prédation des larves et, plus tard, celui des adultes monarques.

La compétition entre les larves pour une ressource alimentaire est aussi un facteur important pouvant affecter le "fitness" d'une femelle et de sa progéniture dans la mesure où elle augmente généralement le taux de mortalité des stades immatures. L'incidence de la compétition peut être directe dans le cas de compétition d'interférence (i.e., des individus

bloquant l'accès à la ressource alimentaire, le facteur limitant, aux autres individus; p. ex. le cannibalisme; Price, 1997). Elle peut également être indirecte (i.e., compétition d'exploitation où la ressource alimentaire est partagée entre les compétiteurs) et induire une réduction de la taille, du poids et de la fécondité des descendants (p. ex. Podoler, 1973; Quiring et McNeil, 1984b,c) et une augmentation de la mortalité larvaire (Quiring et McNeil, 1984d). Dans ce contexte, les risques de compétition larvaire sont également un paramètre pouvant être pris en compte par les femelles au moment de choisir un site de ponte (p. ex. Craig *et al.*, 2000).

En détectant la présence d'œufs conspécifiques grâce à des indices chimiques (i.e., phéromone de marquage épидéictique; voir Nufio et Papaj, 2001 et références citées), visuels (p. ex. Rausher, 1979; Shapiro, 1981; Williams et Gilbert, 1981; Nufio et Papaj, 2001) et /ou tactiles (Takasu et Hirose, 1988), une femelle peut éviter de pondre dans les sites déjà visités et ainsi réduire le risque de mortalité de sa progéniture. Indiquer la présence de ses œufs est aussi un avantage car, sans empêcher la ponte des autres femelles sur le même hôte, cela représente un indice qui généralement les "dissuade" de déposer leurs œufs à cet endroit. Malgré les propriétés hydrosolubles des phéromones épидéictiques (Quiring et McNeil, 1984b; Averill et Prokopy, 1987; Hurter *et al.*, 1987), ce marquage confère à la femelle un avantage dans la mesure où (1) le taux de re-rencontre d'un hôte par une femelle chute après 24 heures (Roitberg et Prokopy, 1987), et (2) 24 heures d'efficacité du marquage est suffisant pour conférer un avantage pour les premières progénitures pondues sur un hôte en cas de compétition intraspécifique (p. ex. Quiring et McNeil, 1984b). Cette brièveté dans l'efficacité de la substance de marquage est aussi perçue comme un avantage dans la mesure où elle réduit la période durant laquelle cette marque chimique constitue un indice pour des ennemis naturels (Roitberg et Prokopy, 1987).

On voit donc se dessiner un ensemble de facteurs (i.e., réserves énergétiques à la fois au stade larvaire et chez les adultes, conditions climatiques, risques de prédation et de compétition) pouvant influencer le choix du site de ponte des femelles et subséquemment leur succès reproducteur; l'interaction entre certains de ces facteurs pouvant expliquer une mauvaise corrélation de la relation "préférence/performance". Outre ces facteurs pouvant

affecter la performance larvaire, une mauvaise corrélation peut également être expliquée par le fait que la plante permettant une meilleure performance larvaire est rare dans l'environnement (p. ex. Williams, 1983; Williams *et al.*, 1983). Enfin, un hôte, défavorable au développement larvaire, peut être nouveau dans l'environnement, et la sélection naturelle n'a pas eu assez de temps pour favoriser les femelles qui évitent cette espèce hôte (voir Thompson et Pellmyr, 1991).

Le choix du site de ponte par les femelles peut affecter le développement des stades immatures de façon plus ou moins importante selon le mode de vie des espèces. Chez les espèces dites "parasites" (i.e., celles complétant leur développement dans un seul hôte; Thompson, 1982), seule la femelle choisira la nourriture de sa progéniture et, en ce sens, aura un effet majeur sur le développement larvaire. Par opposition, chez les espèces dites "grazer" (i.e., celles dont le développement larvaire nécessite plusieurs hôtes), le choix de nourriture exercé par la larve va également affecter son développement. Chez les espèces "grazer", le choix du site de ponte reste cependant primordial dans la mesure où il peut avoir un effet sur la survie des œufs et du (des) premier(s) stade(s) larvaire(s) (Thompson, 1988; Thompson et Pellmyr, 1991). Par conséquent, même chez les espèces "grazer", le choix du site de ponte par les femelles peut affecter la performance de leur progéniture (définie à partir des mesures du taux de survie des larves, de leur taux de croissance et de leur fécondité et leur fertilité une fois devenues adultes; Singer, 1986). Pour les espèces "grazer", il est donc nécessaire d'étudier aussi les facteurs influençant la recherche de nourriture des larves; cette étude permettant d'évaluer l'importance d'une corrélation étroite "préférence-performance" sur le succès reproducteur des femelles d'une espèce donnée.

Durant les phases de recherche de nourriture, les larves augmentent généralement leur risque de prédation du fait de leur plus grande visibilité (Bell, 1991) et de leurs dépenses énergétiques (pouvant aller parfois jusqu'à la mort de l'individu si celui-ci ne trouve pas de source de nourriture assez rapidement; Damman, 1991). La recherche de nourriture par les larves peut ainsi être limitée par la qualité de la nourriture et la pression de prédation. Elle peut également être influencée par des conditions climatiques telles que

la température ambiante; ces différents facteurs pouvant interagir ensemble (Stamp, 1993). Par exemple, à une température de 30°C, le taux de croissance des larves d'*Hemileuca lucina* (Lepidoptera: Saturniidae) est plus élevé sur les jeunes feuilles (meilleur apport nutritionnel) que sur les vieilles feuilles de leur hôte *Spiraea latifolia* (Rosacea). Cependant cet avantage apporté par une meilleure qualité nutritionnelle des jeunes feuilles n'apparaît plus à 20°C (i.e., durant les journées froides et nuageuses; Stamp et Bowers, 1990). Les prédateurs peuvent également, dans ce contexte, influencer indirectement le taux de croissance des larves. Ainsi, les larves *H. lucina* ayant détecté la présence de prédateurs, se dirigent vers l'intérieur de la plante (zones ombragées) où le taux de croissance est plus faible [i.e., température corporelle plus froide (25°C vs. 30°C lorsque les larves se chauffent au soleil), moins bonne qualité des feuilles (i.e., vieilles feuilles)] mais où les risques de prédation sont plus faibles (Stamp et Bowers, 1991). Il est intéressant de noter que, dans ce cas (voir aussi Damman, 1987), il apparaît que la pression exercée par les prédateurs (effet "top-down") est plus forte que celle exercée par la qualité de la plante hôte (effet "bottom-up"). L'importance relative de ces deux effets dans la co-évolution plante-herbivore reste cependant encore controversée (voir Bernays et Graham, 1988 et les réponses à la suite de cet article dans le numéro spécial d'Ecology, Vol. 69). La compétition pour une même ressource alimentaire est aussi un facteur important pouvant influencer la réponse comportementale des larves; l'influence de ce facteur pouvant parfois être du même ordre que celle de la prédation. Ainsi, les larves de demoiselle *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae) ne sélectionnent pas préférentiellement les sites à plus haute densité de végétation, sites où le risque de prédation est pourtant plus faible mais où les interactions agressives entre les larves conspécifiques augmentent (Elkin et Baker, 2000).

La sélection naturelle favorise les individus qui maximisent leur gain énergétique (i.e., qualité et quantité de la nourriture) tout en réduisant leurs risques de mortalité (p. ex. la prédation, la compétition). Les individus qui utilisent des indices (chimiques et/ou visuels) pour déterminer la qualité de l'hôte et la présence de prédateurs et de compétiteurs, et qui sont capables d'adapter leur réponse (i.e., plasticité de la réponse comportementale) en fonction de l'importance de ces facteurs devraient par conséquent être favorisés. De plus, la distance parcourue entre les sites de nourriture et la vitesse de déplacement

(pouvant être affectées par l'état de satiété et la taille des individus; Jones, 1977) vont affecter le risque de prédation et, donc, le taux de survie larvaire (voir Stamp et Wilkens, 1993 et références citées). Dans ce contexte, on peut émettre l'hypothèse selon laquelle la perception d'indices à distance sera un avantage car elle permettra une prise de décision avant de se déplacer vers une source de nourriture, ceci contribuant à une réduction des déplacements (i.e., réduction des dépenses énergétiques et diminution des risques de prédation) vers des sites défavorables. Or, très peu d'études jusqu'à ce jour ont abordé le possible impact d'indices à distance sur la survie larvaire. Selon les quelques études réalisées sur ce sujet, il apparaît que les larves en quête de nourriture se déplacent au hasard et évaluent la qualité d'un hôte seulement à son contact (Cain 1985; Cain *et al.*, 1985). Des études complémentaires apparaissent nécessaires pour tester cette hypothèse. Pour ce faire, l'étude des espèces frugivores dont le développement larvaire nécessite plusieurs fruits pourrait être appropriée pour les raisons suivantes. Premièrement, pour les larves qui mangent à l'intérieur des fruits, les risques de prédation et les dépenses énergétiques sont relativement faibles dans l'hôte mais augmentent durant les déplacements entre les fruits (Serrano *et al.*, 2001). Par conséquent, on distingue très clairement, chez ces espèces, deux phases durant le développement larvaire, et les individus limitant les périodes passées à l'extérieur des fruits devraient présenter une meilleure survie. Dans ce cas, détecter à distance des indices chimiques/visuels indiquant la présence d'hôtes dans l'environnement permettrait aux larves de se diriger directement vers des fruits (et possiblement évaluer leur qualité) et ainsi réduire la période d'exposition aux prédateurs. Deuxièmement, les larves se déplaçant vers les hôtes offrant une plus grande quantité de nourriture (p. ex. les fruits de plus grande taille) pourraient ainsi réduire le nombre de fruits nécessaires pour compléter leur développement et, donc, le nombre de périodes à l'extérieur des fruits. Par conséquent, choisir à distance leur hôte en fonction de leur taille (ou d'indices chimiques variant en quantité et/ou qualité au cours de développement phénologique de l'hôte) permettrait aux larves d'augmenter leur taux de survie. Enfin, la perception à distance de la présence d'une larve conspécifique à l'intérieur d'un fruit permettrait aux larves en quête de nourriture d'éviter d'entrer en compétition. Les larves seraient, dans ce cas, avantagées dans la mesure où elles éviteraient de rentrer en compétition d'interférence. En cas de compétition d'exploitation, ne pas se diriger vers un fruit où une larve se trouve déjà serait également un

avantage car il éviterait de partager la ressource alimentaire et, de ce fait, réduirait l'exposition aux prédateurs après avoir quitté prématurément ce fruit. On voit donc, dans ce contexte écologique, que les larves frugivores qui perçoivent différents indices chimiques et/ou visuels leur permettant de choisir les meilleurs fruits (en terme de qualité et/ou de quantité) à distance, limiteront les risques de prédation et de compétition et auront, par conséquent, un meilleur taux de survie. Il est donc nécessaire d'étudier ces phénomènes pour mieux comprendre les stratégies de recherche de nourriture durant le développement larvaire et les facteurs pouvant influencer cette recherche (p. ex. les facteurs influençant la perception d'un indice chimique ou visuel à longue distance). D'autre part, la connaissance des différents signaux associés aux risques de mortalité (prédation et compétition) et de qualité de nourriture pourrait également déterminer leur importance relative sur la réponse comportementale des larves. Ceci pourrait ainsi contribuer à évaluer l'influence relative des effets "top-down" et "bottom-up" dans la théorie de recherche optimale.

Dans cette thèse, j'aborde deux principaux thèmes de l'écologie des espèces d'insectes frugivores dites "grazer". En premier lieu, je présente les résultats d'une étude du comportement de ponte des femelles en relation avec la performance larvaire afin de définir certains paramètres influençant la relation "préférence – performance" chez ces espèces (chapitre II). Le deuxième thème abordé est celui du comportement de recherche de nourriture par les larves en fonction de la quantité de nourriture et des risques de mortalité larvaire (p. ex. la prédation et la compétition intraspécifique) (chapitres III et IV). Cette étude a été réalisée en utilisant comme modèle biologique la pyrale de la canneberge, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), l'un des principaux ravageurs des fruits de la canneberge, *Vaccinium oxycoccos* (Ericaceae). *A. vaccinii* est une espèce univoltine dont les larves ont besoin de manger plusieurs fruits pour compléter leur développement (Averill, 1995).

De façon plus précise, le chapitre II porte sur les résultats d'études réalisées en laboratoire afin de déterminer si, dans des conditions favorables (p. ex. la présence de nombreux fruits, l'absence de prédateur, la réduction des dépenses énergétiques associées aux déplacements pour trouver des hôtes), il existait une relation positive entre la

préférence du site de ponte des femelles *A. vaccinii* et la performance larvaire. Parallèlement à ces expériences, des études sur le terrain ont été mises en place afin de décrire le comportement de ponte des femelles en nature et de déterminer les facteurs pouvant affecter le choix de sites de ponte par les femelles *A. vaccinii*.

Le chapitre III est consacré aux résultats d'une étude portant sur les indices signalant la présence d'une larve dans un fruit et sur l'utilisation de ces indices par les larves lors de leur recherche de nourriture pour éviter la compétition intraspécifique.

Le chapitre IV se veut une suite logique du chapitre III et porte sur une série d'expériences qui ont été mises en place pour évaluer l'importance de différents facteurs pouvant être directement reliés à la quantité de nourriture (i.e., taille du fruit), aux risques de prédation (i.e., distance à parcourir), et à la compétition intraspécifique (i.e., couleur du fruit). Dans ce chapitre, la réponse comportementale des larves a été étudiée selon l'interaction de ces différents facteurs afin d'évaluer l'importance relative de la quantité de nourriture, de la prédation et de la compétition dans le choix du fruit par les larves.

Références

- Averill, A. L. 1995. Biology and management of direct fruit pests in cranberry. Dans *1995 Status Report Ocean Spray Cranberries*, Univ. of Mass. Cranberry Experiment Station.
- Averill, A. L., et Prokopy, R. J. 1987. Residual activity of oviposition-detering pheromone in *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) and female response to infested fruit. *Journal of Chemical Ecology*, **13**, 167-177.
- Awmack, C. S., et Leather, S. R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, **47**, 817-844.
- Bell, W. J. 1991. Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. Chapman and Hall, London.
- Berenbaum, M. R. 1993. Sequestered plant toxins and insect palatability. *Food Insects Newsletter*, **6**, 1-10.
- Bernays, E. A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, **22**, 121-123.
- Bernays, E., et Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, **69**, 886-892.
- Biere, A., Elzinga, J. A., Honders, S. C., et Harvey, J. A. 2002. A plant pathogen reduces the enemy-free space of an insect herbivore on a shared host plant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **262**, 2197-2204.
- Björkman, C., Larsson, S., et Bommarco, R. 1997. Oviposition preferences in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defence against natural enemies. *Oikos*, **79**, 45-52.

- Boppré, M. 1986. Insects pharmacophagously utilizing defensive plant chemicals (pyrrolizidine alkaloids). *Naturwissenschaften*, **73**, 17-26.
- Boppré, M., et Schneider, D. 1982. Insects and pyrrolizidine alkaloids. *Proc. 5th int. Symp. Insect-Plant Relationships*, 373-375.
- Boppré, M., et Schneider, D. 1985. Pyrrolizidine alkaloids quantitatively regulate both scent organ morphogenesis and pheromone biosynthesis in male *Cretonotos* moths (Lepidoptera: Arctiidae). *Journal of Comparative Physiology A*, **157**, 569-577.
- Cain, M. L. 1985. Random search by herbivorous insects: a simulation model. *Ecology*, **66**, 876-888.
- Cain, M. L., Eccleston, J., et Kareiva, P. M. 1985. The influence of food plant dispersion on caterpillar searching success. *Ecological Entomology*, **10**, 1-7.
- Carrière, Y. 1992. Host plant exploitation within a population of a generalist herbivore, *Choristoneura rosaceana*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **65**, 1-10.
- Conner, W. E., Eisner, T., Vander Meer, R. K., Guerrero, A., et Meinwald, J. 1981. Precopulatory sexual interaction in an arctiid moth (*Uthetheisa ornatrix*): role of a pheromone derived from dietary alkaloids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **9**, 227-235.
- Craig, T. P., Itami, J. K., Shantz, C., Abrahamson, W. G., Horner, J. D., et Craig, J. V. 2000. The influence of host plant variation and intraspecific competition on oviposition preference and offspring performance in the host races of *Eurosta solidaginis*. *Ecological Entomology*, **25**, 7-18.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology*, **68**, 88-97.
- Damman, H. 1991. Oviposition behaviour and clutch size in a group-feeding pyralid moth, *Omphalocera munroei*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 193-204.

- Delisle, J., et Bouchard, A. 1995. Male larval nutrition in *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae): an important factor in reproductive success. *Oecologia*, **104**, 508-517.
- Delisle, J., et Hardy, M. 1997. Male larval nutrition influences the reproductive success of both sexes of the Spruce Budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Functional Ecology*, **11**, 451-463.
- Denno, R. F., Larsson, S., et Olmstead, K. L. 1990. Role of enemy-free space and plant quality in host plant selection by willow beetles. *Ecology*, **71**, 124-137.
- Dussourd, D. E., Harvis, C. A., Meinwald, J., et Eisner, T. 1991. Pheromonal advertisement of a nuptial gift by a male moth *Uthetheisa ornatix*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **88**, 9224-9227.
- Elkin, C. M., et Baker, R. L. 2000. Lack of preference for low-predation-risk habitats in larval damselflies explained by costs of intraspecific interactions. *Animal Behaviour*, **60**, 511-521.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51**, 565-581.
- Hurter, J., Boller, E. F., Städler, E., Blattmann, B., Buser, H. R., Bosshard, N. U., Damm, L., Kozłowski, M. W., Schöni, R., Raschdorf, F., Dahinden, R., Schlumpf, E., Fritz, H., Richter, W. J., et Schreiber, J. 1987. Oviposition-detering pheromone in *Rhagoletis cerasi* L.: Purification and determination of the chemical constitution. *Experientia*, **43**, 157-164.
- Inglesfield, C. et Begon, M. 1983. The ontogeny and cost of migration in *Drosophila subobscura* Collin. *Biological Journal of the Linnean Society*, **15**, 259-278.
- Jones, R. E. 1977. Search behaviour: a study of three caterpillar species. *Behaviour*, **60**, 237-259.

- Krebs, J. R., et Davies, N. B. 1997. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4th edn. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Malcom, S. 1991. Cardenolide-mediated interactions between plants and herbivores. Dans *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites I: the chemical participants*, Édité par G. A. Rosenthal, M. R. Berenbaum, Academic Press, San Diego. pp 251-296.
- Malcom, S., et Brower, L. P. 1989. Evolutionary and ecological implications of cardenolide sequestration in the monarch butterfly. *Experientia* 45: 284-295.
- Mayhew, P. J. 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, **79**, 417-428.
- Mayhew, P. J. 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 165-167.
- McNeil, J. N., et Delisle, J. 1989. Are host plants important in pheromone-mediated mating systems of Lepidoptera? *Experientia* **45**, 236-240.
- Nishida, R. 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **47**, 57-92.
- Nufio, C. R., et Papaj, D. R. 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **99**, 273-293.
- Ohgushi, T. 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. Dans: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Édité par M. D. Hunter, O., T., and Price, P. W., Academic Press, San Diego. pp. 199-241.
- Podoler, H. 1973. Effects of intraspecific competition in the indian meal-moth (*Plodia interpunctella* Hübner) (Lepidoptera: Phycitidae) on populations of the moth and its parasite *Nemeritis canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Animal Ecology*, **43**, 641-651.

- Price, P. W., 1997. Insect ecology. 3rd edition. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Quiring, D. T., et McNeil, J. N. 1984a. Intraspecific larval competition reduces efficacy of oviposition-detering pheromone in the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae). *Environmental Entomology*, **13**, 675-678.
- Quiring, D. T., et McNeil, J. N. 1984b. Intraspecific competition between different aged larvae of *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae): advantages of an oviposition-detering pheromone. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 2192-2196.
- Quiring, D. T., et McNeil, J. N. 1984c. Influence of intraspecific larval competition and mating on the longevity and reproductive performance of females of the leaf miner *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 2197-2200.
- Quiring, D. T., et McNeil, J. N. 1984d. Exploitation and interference intraspecific larval competition in the dipteran leaf miner, *Agromyza frontella* (Rondani). *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 421-427.
- Raupp, M. J., et Denno, R. F. 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. Dans *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, Édité par R. F. Denno, and M. S. McClure, Academic Press, New York. pp 91-124.
- Rausher, M. D. 1979. Egg recognition: its advantage to a butterfly. *Animal Behaviour*, **27**, 1034-1040.
- Rausher, M. D. 1981. Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: the role of predation, nutrition, and plant chemistry. *Ecological Monographs*, **51**, 1-20.
- Roitberg, B. D., et Prokopy, R. J. 1982. Influence of intertree distance on foraging behaviour of *Rhagoletis pomonella* in the field. *Ecological Entomology*, **7**, 437-442.

- Roitberg, B. D., et Prokopy, R. J. 1983. Host deprivation influence on response of *Rhagoletis pomonella* to its oviposition deterring pheromone. *Physiological Entomology*, **8**, 69-72.
- Roitberg, B. D., et Prokopy, R. J. 1987. Insects that mark host plants: An ecological, evolutionary perspective on host-marking chemicals. *BioScience*, **37**, 400-406.
- Roitberg, B. D., Sircom, J., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. M., et Mangel, M. 1993. Life expectancy and reproduction. *Nature*, **364**, 108.
- Roitberg, B. D., Mangel, M., Lalonde, R. G., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. M., et Vet, L. 1992. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioral Ecology*, **3**, 156-165.
- Scheirs, J., et De Bruyn, L. 2002. Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant-insect research. *Oikos*, **96**, 187-191.
- Scheirs, J., De Bruyn, L., et Verhagen R. 2000. Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **267**, 2065-2069.
- Serrano, J. M., Delgado, J. A., Lopez, F., Acosta, F. J., et Fungairino, S. G. 2001. Multiple infestation by seed predators: the effect of loculate fruits on intraspecific insect larval competition. *Acta Oecologica*, **22**, 153-160.
- Shapiro, A. M. 1981. The pierid red-egg syndrome. *The American Naturalist*, **117**, 276-294.
- Simpson, S. J., et Simpson, C. L. 1990. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. Dans: *Insect-plant interactions. Vol. II*. Édité par E. A. Bernays, CRC Press Inc., Florida. pp 111-160.

- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. Dans: *Insect-plant interactions*, Édité par J. R. Miller, and T. A. Miller, Springer-Verlag, New York. pp. 65-94.
- Stadler, E. 2002. Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects. Dans: *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Édité par M. Hilker, and T. Meiners, Blackwell Publishing, Berlin. pp171-204.
- Stamp, N. E. 1993. A temperate region view of the interaction of temperature, food quality, and predators on caterpillar foraging. IDans: *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*, Édité par N. E. Stamp, and T. M. Casey, Chapman & Hall, New York. pp 478-508.
- Stamp, N. E., et Bowers, M. D. 1990. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. *Ecology*, **71**, 1031-1039.
- Stamp, N. E., et Bowers, M. D. 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia*, **88**, 325-330.
- Stamp, N. E., et Wilkens, R. T. 1993. On the cryptic side of life: Being unapparent to enemies and the consequences for foraging and growth of caterpillars. Dans: *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*, Édité par N. E. Stamp, and T. M. Casey, Chapman & Hall, New York. pp 283-330.
- Stephen, D. W., et Krebs, J. R 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Takasu, K., et Hirose, Y. 1988. Host discrimination in the parasitoid *Ooencyrtus nezarae*: the role of the egg stalk as an external marker. *Entomologia experimentalis et applicata*, **47**, 45-48.
- Taylor, M. F. J. 1989. Compensation for variable dietary nitrogen by larvae of the salvinia moth. *Functional Ecology*, **3**, 407-416.

- Thompson, J. N. 1982. *Interaction and coevolution*. New York: Wiley.
- Thompson, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **47**, 3-14.
- Thompson, J. N., et Pellmyr, O. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **36**, 65-89.
- Williams, I. S. 1999. Slow-growth, high mortality - a general hypothesis, or is it? *Ecological Entomology*, **24**, 490-495.
- Williams, I. S., Jones, T. H., et Hartley, S. E. 2001. The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. *Ecological entomology*, **26**, 204-211.
- Williams, K. S. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plant. III. Oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia*, **56**, 336-340.
- Williams, K. S., et Gilbert, L. E. 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science*, **212**, 467-469.
- Williams, K. S., Lincoln, D. E., et Ehrlich, P.R. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plant. II. Maternal and host plant effects on larval growth, development, and food-use efficiency. *Oecologia*, **56**, 330-335.

Chapitre II

**Is random oviposition the best strategy in an
unpredictable environment?**

**A case study of the cranberry fruitworm, *Acrobasis
vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae)**

Résumé

Chez les insectes, les stades immatures ayant une capacité de déplacement limitée, le choix du site d'oviposition par les femelles peut être crucial pour la survie larvaire. La sélection des hôtes par les femelles devrait exprimer une préférence pour les sites présentant une grande valeur nutritive et/ou un faible risque de prédation et de compétition. En laboratoire, lorsqu'elles ont le choix, les femelles de *A. vaccinii*, espèce dont les larves sont frugivores, préfèrent pondre sur les plus gros fruits disponibles. Un tel comportement de ponte assure à la progéniture d'obtenir un maximum de ressource énergétique avant de se déplacer vers une autre source de nourriture. Cependant, ce comportement n'a pas été observé dans les conditions naturelles. Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que la période de ponte d'*A. vaccinii* commence très tôt dans la saison, avant que la fructification de la canneberge ne soit complétée. Pondre ses œufs sur les premiers fruits disponibles peut être un avantage pour les femelles dans la mesure où ce comportement augmente la probabilité qu'elles pondent sur des fruits libres d'œufs conspécifiques. Ceci est particulièrement important dans la mesure où de sévères conditions climatiques peuvent limiter la floraison et/ou la fructification, et que les hôtes peuvent ainsi devenir rares. Je propose que, dans un environnement imprévisible tel que les tourbières sauvages à canneberge, pondre sur les premiers fruits (i.e., petits fruits dans le cas de la canneberge) est une stratégie appropriée pour maximiser le succès reproducteur des femelles.

Abstract

In insects, where immature stages have limited mobility to forage, the choice of oviposition sites by females may be crucial for offspring performance. The selection of sites by females should reflect a preference for oviposition sites with high nutritional value and/or low risks of predation and competition pressure. Under laboratory conditions, females of *A. vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), a species whose larvae feed on cranberry fruit, chose larger fruits significantly more often than smaller fruits as oviposition sites. Such behaviour ensures that neonate larvae have access to maximum resources and will be as large as possible when moving to the next fruit. However, there was no evidence of such an oviposition preference in the field (natural bogs). These results may be explained by the fact that the oviposition period for *A. vaccinii* begins early in the cranberry season, before fructification is completed, leading to potential competition among females for the first fruits present in the environment. Laying eggs on the first fruit available may be advantageous since this behaviour increases the probability that females oviposit on fruits that are not infested with other eggs. This is particularly true in environments where severe climatic conditions induce limited flowering/fruit formation and where hosts are thus rare. We propose that, in unpredictable environments, oviposition on the first hosts available (i.e., small fruits in the case of the cranberry fruitworm) is an appropriate strategy for maximising female fitness in grazer frugivorous species.

Introduction

In many insect species, the choice of oviposition sites by females may be crucial for offspring performance (i.e., growth, survival and reproduction; Singer 1986) since immature stages are usually limited in their ability to move to another food source (Bell, 1991). In this context, a strong correlation between the choice of a host by females and larval performance may be expected, particularly for “parasitic” species in which larvae complete their development on hosts chosen by females (Thompson and Pellmyr, 1991). Even in phytophagous grazer species, where larvae require several hosts to complete their development (Thompson, 1982) and where performance depends in large part on the larvae’s foraging behavior, female oviposition choice may still be of importance. For instance, the selection of oviposition sites, as a function of host size and density, could affect development of the first larval instars (Thompson, 1988; Thompson and Pellmyr, 1991) and significantly affect subsequent survival when larvae leave the maternally selected hosts.

For frugivorous grazer larvae, energy expenditure and the risk of predation are relatively low when larvae are inside fruit but increase as they move between hosts (Serrano *et al.*, 2001). Larvae may use several cues such as the colour and size of fruit, as well as the distance between fruits, to minimise both foraging time and the number of fruits required to complete larval development (Marchand and McNeil, in prep.). However, to our knowledge, no detailed studies have examined whether female frugivorous grazer species select fruits that increase larval energy intake and/or reduce the risk of mortality for offspring. To explore this question, we studied the cranberry fruitworm, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae). In natural bogs, an ecosystem where many lepidopteran larvae are subject to predation by spiders (Bardwell and Averill, 1996), different sized cranberry (*Vaccinium oxycoccos*) fruits are heterogeneously distributed in patches of varying densities. *A. vaccinii* females usually lay one egg on the calyx of a fruit; having fed on the fruit chosen by the female, the larva must exploit several fruits to complete its development

(Lasota, 1990). We hypothesised that females would lay their eggs on the largest fruit available to maximise energy intake by their offspring. This choice should result in an inverse relationship between the size of the larva leaving the initial fruit and the incidence of predation, as larger larvae do not only move faster, thus reducing their exposure time to predators, but should also be better at defending themselves when encountering natural enemies.

In commercial cranberry bogs, the number of large fruits is quite limited at the beginning of the adult flight period; yet the number of multiply attacked fruits is low (unpublished observations). Consequently, we hypothesised that females use chemical (i.e., oviposition deterring pheromone, ODP; see Nufio and Papaj, 2001 and refs therein), visual (e.g., Rausher, 1979; Shapiro, 1981; Williams and Gilbert, 1981; Nufio and Papaj, 2001) and/or mechanical (Takasu and Hirose, 1988) cues to avoid fruits already bearing an egg. Such behaviour would increase larval fitness by reducing intraspecific competition, for when several neonate *A. vaccinii* larvae enter the same fruit cannibalism occurs (personal observation). We also hypothesised that the density of fruit patches influences the oviposition behaviour of *A. vaccinii*. By laying their eggs in high-density fruit patches females could reduce the distance their offspring have to travel between fruits, thereby reducing energy expenditure and lowering the risk of predation during larval foraging.

In this study, we tested, under laboratory conditions, whether *A. vaccinii* females (i) lay their eggs on the largest fruit available, and (ii) avoid laying their eggs on fruit already containing an egg. In addition, we studied the oviposition patterns of *A. vaccinii* in a natural bog by examining egg distribution as a function of the phenology and the spatial distribution of cranberry fruits.

Methods

Insect rearing

Acrobasis vaccinii individuals were obtained by holding infested fruits, collected during the summer in a natural bog near Notre Dames de Lourdes (Quebec), until the diapausing prepupae left their hosts and spun cocoons. The cocoons were then allowed to overwinter in plastic boxes placed under moss in natural bogs. In May, cocoons were moved to growth chambers and subjected to a gradual, increasing temperature regime (15 days at 10°C, 15 days at 15°C, and then at 25°C until adult emergence). Adults were held at 20°C, 16L:8D, 80% R.H., the standard conditions for all subsequent experiments.

We placed all newly-emerged females into individual plastic containers (10 cm long and 4.5 cm in diameter, covered with gauze on the top, and containing a sugar-water food source) with a virgin male. Each night we observed the couples every 15 minutes during the last four hours of the scotophase (the normal period of mating: personal observation), using a flashlight covered with a Kodak no. 29 Wratten red gelatine filter. Upon completion of mating, the couples were separated, the age at which the females had mated was recorded, and the females were set aside for use in the laboratory experiments.

Laboratory experiments

1) Effect of fruit size and age of mating on the selection of oviposition site

Twenty-one newly mated females were placed in individual plastic boxes (7 cm high and 20 cm in diameter) containing an 8% sugar solution, and provided with 60 new, randomly chosen, unattacked fruits. These fruits were collected from natural bogs just prior to the onset of any assay and carefully inspected under a dissecting microscope to ensure that they did not harbour eggs.

After 24 h all fruits were removed, measured, and the presence or absence (as well as the number) of eggs on each fruit was recorded. This procedure was repeated until the

female died. For each day*female combination, we categorized fruits as being either large or small depending on whether their size was larger or smaller than the median size (i.e., diameter) of fruits present in the plastic box. We then determined, for each female, the proportion of large and small fruits chosen as hosts over her lifetime.

A posteriori, we examined the effect of age of mating on the selection of oviposition sites to determine if *A. vaccinii* females that mated later in life were less selective than those mating soon after emergence. We categorized the females as being either “young mated” (mated within the first 2 days following emergence; 1.5 ± 0.14 ($X \pm SE$), $N=14$) or “old mated” (mated at least four days after emergence; 8.86 ± 1.37 ($X \pm SE$), $N=7$). The “two days” threshold was chosen because the median age of first calling (i.e., age of sexual maturity) in *A. vaccinii* is 2.5 days (Marchand and McNeil, unpublished data). We then compared the size of fruits selected for oviposition by the females in each age category.

2) Avoidance of oviposition on fruit with egg(s)

We examined host choice by placing a mated female in a plastic container with 100 similar sized fruit (50 controls and 50 with one egg each) for 24h. This was repeated with 10 different mated females. The eggs on the “attacked” fruit had been laid in the 24-hour period prior to the experiment. It was assumed that if there was an ODP it would still be active within this time-frame, based on the results of previous studies on ODPs (e.g., Quiring and McNeil, 1984a; Averill and Prokopy, 1987).

3) Effect of fruit size on larval development

Seventy-eight fruits of differing size (from 3 to 8 mm in diameter), each with one egg, were maintained in individual plastic cups at 20°C, 16L:8D, 80% R.H. Once the larva had emerged and entered the fruit, we added a second fruit to the cup. Observations were made daily to determine the relationship between fruit size and residence time. When the larva entered the second fruit, we froze it. We subsequently dissected out the caterpillar, let it thaw for three hours, and then measured its wet mass and head capsule width.

*Field experiments*1) Relationship between host plant phenology and oviposition period of *A. vaccinii*

To determine the oviposition period of *A. vaccinii* as a function of host plant phenology, we collected and counted all flowers and berries in 10 randomly selected quadrants (30 x 30 cm) in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec, in 2000 and 2001, and examined them for the presence of *A. vaccinii* egg(s). Sampling started once we captured the first *A. vaccinii* males in pheromone traps in the natural bog (indicating the beginning of mating period). Berries were classified as either “fruit-set” or “fruit” based on their diameter (< or \geq 3 mm in diameter, respectively), as 3 mm has been suggested as the lower threshold for egg laying in the cranberry fruitworm (McBride Ginnety and Edgar, 1996).

2) Effect of fruit size and fruit density on the distribution of eggs in the field

Using the 2001 data, we first determined if the percentage of fruits with eggs varied as a function of fruit density within a quadrant. Then, for each day*quadrant combination, we categorised fruits as being either “large” or “small” depending on whether they were larger or smaller than the median size of fruits present in each quadrant (the fact that median fruit size varied with time of the season was taken into account in our analysis). For each quadrant, we determined the proportion of eggs laid on large and small fruits.

3) Effect of fruit growth on the incidence of fruit infestation by *A. vaccinii*

Early in the 2001 season, we noted that plants growing in very sunny areas at the edge of the bog appeared to have higher fruit densities per patch than those within the bog. We conducted an experiment to determine if these patches served as preferential oviposition sites for *A. vaccinii* females at the beginning of the season when fruits are still rare within the bog. On 22 June, 2001, the beginning of the oviposition period that year, all fruits in 15 randomly selected 30 x 30 cm quadrants (nine in the bog’s interior and six on the edge of the bog) were picked from stems and brought back to the laboratory. We recorded the number of fruits, the diameter of each fruit, percentage of fruit with egg(s),

and the number of eggs per fruit in each quadrant. We compared these variables between fruit from quadrants located at the edge and inside the bog.

Statistical Analysis

For our laboratory experiments, a Student's t-test was used to compare the proportion of eggs laid on large and small fruits, and differences in the proportion of large fruit chosen as oviposition sites by young and old mated females were analysed with a Wilcoxon test. Differences in the number of eggs laid on fruit with or without eggs were assessed using a paired t-test. The relationship between the size of the fruit chosen as oviposition sites and each of the three larval development parameters (i.e., head capsule width, wet mass and residence time in the first fruit) were analysed with ANOVA (GLM procedure).

For our field experiments, a logit model was used to compare the proportion of eggs laid on large and small fruits; fruit size categories were determined as a function of the median fruit size in each quadrant. The model was adjusted using the macro glimmix from SAS institute (SAS, 1999). The relationship between the levels of infestation and fruit density was analysed with ANOVA (GLM procedure). Differences in the number of fruits, mean fruit diameter, the percentage of fruits with egg(s) and the number of eggs per fruit between quadrant locations (i.e., interior of the bog versus edge of the bog) were compared with a Student's t-test (data on the number of fruits per quadrant were log-transformed to fulfill the assumption of normality). All analyses were conducted with the aid of SAS 8.01 (SAS, 1999).

Results

Laboratory experiments

Under controlled laboratory conditions, *A. vaccinii* females have an overall lifetime preference for relatively large fruits as oviposition sites (57.8% vs. 42.19 %; $t_{20} = 4.49$, $p = 0.0002$). However, this preference was only evident in females that mate soon after emergence ($t_{13} = 5.57$, $p < 0.0001$) and not in those mating later in life ($t_6 = 1.08$, $p = 0.32$; Fig. 1). Theoretically, females mating at an older age following emergence have less time to lay their full egg complement. Thus, the absence of size-related choice for oviposition sites may be the result of females accepting lower-quality hosts as their life expectancy decreases (Roitberg *et al.*, 1992, 1993). There was no evidence that females discriminate between control fruit and those with a conspecific egg present since we did not observe statistical difference in the percentage of attacked fruits between the two treatments (i.e., $\bar{x} \pm \text{s.e.} = 45.56 \pm 3.81$ for control fruit, and 55.44 ± 3.81 for fruit with an egg; Paired t-test, $t_{10} = 1.18$, $p = 0.27$).

Residence time and post-eclosion larval growth, as measured by wet mass or head capsule width, were positively correlated to the size of the fruit on which the egg was laid (residence time, $F_{1,77} = 17.5$, $P < 0.0001$; mass, $F_{1,71} = 39.87$, $P < 0.0001$; head capsule width, $F_{1,73} = 49.49$, $P < 0.0001$; Fig. 2). Our results indicate that larvae may be forced to leave an initial small host while still in the 1st instar compared with the 4th instar if they start development in a larger fruit (instars estimated from head capsule width; Marchand and McNeil, unpublished).

Field experiments

In both years, the oviposition period started before fruits >3mm in diameter were available in the bog (Figs. 3 and 4); as a result, the first *A. vaccinii* eggs were laid on fruit sets and flowers. Egg development takes about a week at 20°C (Marchand and McNeil, unpublished data), suggesting that the majority of eggs were laid during a two-week period (June 26 to July 10 in 2000; Fig. 4a and June 18 to July 1 in 2001; Fig. 4b) when the only

available fruits were quite small ($\bar{x} \pm \text{s.e.}$ from 3.4 ± 0.4 on June 26 to 4.7 ± 0.9 on July 10 in 2000 and from 3.5 ± 0.1 on June 28 to 4.7 ± 0.1 on July 1 in 2001). This may explain why, under field conditions in 2001, we observed no evidence that fruit size was important in female choice. There was no significant difference in the proportion of large and small fruits with eggs during the season as the median size of fruits increased ($t_{63} = -1.14$; $p = 0.26$, Fig. 5). Furthermore, the proportion of fruits with eggs did not vary significantly with the density of fruit within a quadrant ($\bar{x} \pm \text{s.e.} = 21.9 \pm 1.4$; $F_{1,68} = 1$, $p = 0.32$; Fig. 6).

There were significantly more fruits per patch and the mean fruit size was significantly greater at the edge of the bog than in the bog's interior (Table 1). This pattern could explain the significantly higher percentage of fruits with eggs, as well as the number of eggs per fruit in patches located on the edge of the bog (Table 1).

Discussion

The positive relationship between fruit size and the size of the larva when leaving the maternally selected fruit confers at least two advantages to progeny of *A. vaccinii* females selecting larger fruit as oviposition sites. Firstly, larger larvae move faster, thereby reducing their risks of starvation and predation when travelling between food patches (Jones, 1977; Cain *et al.*, 1985). Secondly, larger individuals generally have an advantage in situations where there is intraspecific competition for resources (e.g., Quiring and McNeil, 1984b). Under controlled laboratory conditions *A. vaccinii* females showed a weak but significant preference for larger fruits as oviposition sites; however this preference was not witnessed in the field. Thus, host size appears to be a low ranking criterion in the selection of oviposition sites by *A. vaccinii* under normal ecological conditions, as demonstrated by the fact that the very earliest eggs found in both years of the study were on host flowers and fruit sets.

One possible explanation for the absence of female choice for larger fruits under field conditions is the ephemeral nature, both on spatial and temporal (within and between years) scales, of the host plant and the rather short oviposition period of *A. vaccinii*. The wild cranberry, *V. oxycoccos*, is a Nordic species with high among-year differences in berry yield because of highly variable weather conditions (Tokarev, 1993). This variability is seen in our own data; based on random sampling within the same bog over two years, the number of fruits per quadrant in 2000 was twice that observed in 2001 (Fig. 3). In addition, inter-patch variability for a given year is illustrated by the apparent larger number of fruits (at the end of June and July) than flowers (in mid-June) per quadrant in 2001 (Fig. 3b). Furthermore, at the beginning of the oviposition period very few fruits >3mm in diameter are available in the field, and at any given point in the oviposition period there is not much variation in fruit size. Clearly, females could delay the onset of oviposition until larger fruits become available but there would be costs associated with such a strategy. The resorption of eggs/embryos could extend female longevity until larger hosts became available (see Awmack and Leather, 2002 and ref. therein), but this would negatively impact on overall fecundity by reducing the number of eggs available to lay in the future.

Females could also retain chorionated eggs but such retention might result in a lower level of hatching once the eggs are laid. Furthermore, any delay in oviposition would increase the risks of mortality through factors such as predation before the onset of reproduction. Lastly, delaying oviposition to wait for larger fruits would not necessarily be advantageous because these fruits may already be occupied by larvae, which also show a preference for larger hosts (Marchand and McNeil, in prep.). Thus, in environments where hosts are patchily distributed, and may be rare, random oviposition may be the most appropriate strategy for increasing female performance, since the avoidance of low-quality hosts (i.e., small fruits) may reduce overall female reproductive output, even if small fruits may not be the optimal site for her progeny.

Diaz-Fleischer et Aluja (2003) recently demonstrated that females of an *Anastrepha* parasitic dipteran species exhibit plasticity in oviposition behaviour. When females are egg limited (i.e., exhausting their supply of eggs before they die, Rosenheim, 1996) they discriminate between hosts, but when they are time-limited (Sevenster *et al.*, 1998) they do not. This behavioural plasticity in oviposition behaviour also appears to exist in the cranberry fruitworm. Under favourable laboratory conditions (i.e., predator free, high fruit availability, reduced travel time and energy expenditure to move between fruits), *A. vaccinii* females are egg-limited and show preference for the largest fruits that would increase offspring performance. In contrast, in the field the spatial distribution and potential rarity of cranberry fruit results in *A. vaccinii* females adopting a time-limited strategy, resulting in the absence of or reduced discrimination in the selection of oviposition sites (Sevenster *et al.*, 1998).

Females did not distinguish between fruits with or without eggs in the laboratory, and in the field we occasionally observed up to nine eggs per fruit. These data suggest that *A. vaccinii* females do not produce an oviposition deterring pheromone (ODP), despite the fact that this species possesses the ecological attributes characteristic of species producing ODPs (Roitberg and Prokopy, 1987). Despite the apparent lack of discrimination among oviposition sites, the probability of intraspecific competition, at least for the initial fruit, should be low given that in the bog the majority of infested fruits had only one egg.

We know that under ideal laboratory conditions *A. vaccinii* females generally lay <20 eggs per night (Marchand and McNeil, unpublished data), and in the field we observed no relationship between fruit density within a patch and the proportion of fruits with eggs (Fig. 6). This suggests that females are unable to increase their oviposition rate when they encounter a patch with large numbers of fruits, providing additional support to the idea that ovipositing *A. vaccinii* females are time-limited. We propose that a limited daily oviposition rate, together with a distribution of fruits in patches of varying fruit densities, contribute to a low probability of females laying multiple eggs on the same fruit. Thus, even though this species does not possess an egg detection system (e.g., ODP) there would not be a high degree of intraspecific larval competition in the initial fruit selected by the female. In addition, if females are feeding on nectar, then limited local flower resources may favour movement between patches, further reducing the probability of laying multiple eggs on the same fruit. However, the efficiency of such a random oviposition strategy with respect to intraspecific larval competition for the initial fruit is dependent on the growth pattern of hosts. For example, early in the season the frequency of fruits with more than one egg was considerably higher in the few phenologically advanced patches with larger fruit densities at the edge of the bog than within the bog itself (Table 1). Clearly, additional studies are required to examine the effect of patch size, and phenology on the choice of oviposition site by *A. vaccinii* females.

Acknowledgments

We thank Gaétan Daigle for help in statistical analysis. Thanks to Lalita Acharya for helpful comments on earlier versions of the manuscript. This research was supported by research grants to DM from la Bourse Richard-Bernard du Département de biologie de l'Université Laval and to JNM from NSERC and l'Association des producteurs de canneberges du Québec.

References

- Averill, A. L., and Prokopy, R. J. 1987. Residual activity of oviposition-detering pheromone in *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) and female response to infested fruit. *Journal of Chemical Ecology*, **13**, 167-177.
- Awmack, C. S., and Leather, S. R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, **47**, 817-844.
- Bardwell, C. J., and Averill, A. L. 1996. Effectiveness of larval defenses against spider predation in cranberry ecosystems. *Environmental Entomology*, **25**, 1083-1091.
- Bell, W. J., 1991. *Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources*. Chapman and Hall, London.
- Cain, M. L., Eccleston, J., and Kareiva, P. M. 1985. The influence of food plant dispersion on caterpillar searching success. *Ecological Entomology*, **10**, 1-7.
- Diaz-Fleisher, F., and Aluja, M. 2003. Behavioural plasticity in relation to egg and time limitation: the case of two fly species in the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Oikos*, **100**, 125-133.
- Jones, R. E. 1977. Search behaviour: a study of three caterpillar species. *Behaviour*, **60**, 237-259.
- Lasota, J. A. 1990. IPM in cranberries. In: *Monitoring and Integrated Management of Arthropod Pests of Small Fruit Crops*. Edited by N. J. Bostanian, L. T. Wilson, and T. J. Dennehy,. Andover, Hampshire: Intercept Ltd. pp. 283-292.
- Marchand, D., and McNeil, J. N. Maximising foraging efficiency: Distance, size and colour of fruit influence foraging behaviour of cranberry fruitworm larvae, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae). in prep.

- McBride Ginnety, S., and Edgar, R. K. 1996. Fruit size, flight and egg laying activity in the cranberry fruitworm moth, *Acrobasis vaccinii* (Riley). *CRANBERRIES, The National Cranberry Magazine*, **60**, 10-14.
- Nufio, C. R., and Papaj, D. R. 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **99**, 273-293.
- Quiring, D. T., and McNeil, J. N. 1984a. Intraspecific competition between different aged larvae of *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae): advantages of an oviposition-detering pheromone. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 2192-2196.
- Quiring, D. T., and McNeil, J. N. 1984b. Exploitation and interference intraspecific larval competition in the dipteran leaf miner, *Agromyza frontella* (Rondani). *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 421-427.
- Rausher, M. D. 1979. Egg recognition: its advantage to a butterfly. *Animal Behaviour*, **27**, 1034-1040.
- Roitberg, B. D., and Prokopy, R. J. 1987. Insects that mark host plants: An ecological, evolutionary perspective on host-marking chemicals. *BioScience*, **37**, 400-406.
- Roitberg, B. D., Mangel, M., Lalonde, R. G., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. M., and Vet, L. 1992. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioral Ecology*, **3**, 156-165.
- Roitberg, B. D., Sircom, J., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. M., and Mangel, M. 1993. Life expectancy and reproduction. *Nature*, **364**, 108.
- Rosenheim, J. A. 1996. An evolutionary argument for egg limitation. *Evolution*, **50**, 2089-2094.
- SAS Institute 1999. *version 8.01*. Cary, North Carolina: SAS Institute.

- Serrano, J. M., Delgado, J. A., Lopez, F., Acosta, F. J., and Fungairino, S. G. 2001. Multiple infestation by seed predators: the effect of loculate fruits on intraspecific insect larval competition. *Acta Oecologica*, **22**, 153-160.
- Sevenster, J. G., Ellers, J., Driessen, G. 1998. An evolutionary argument for time limitation. *Evolution*, **52**, 1241-1244.
- Shapiro, A. M. 1981. The pierid red-egg syndrome. *The American Naturalist*, **117**, 276-294.
- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In: *Insect-plant interactions*. Edited by J. R. Miller, and T. A. Miller, Springer-Verlag, New York. pp. 65-94.
- Takasu, K., and Hirose, Y. 1988. Host discrimination in the parasitoid *Ooencyrtus nezarae*: the role of the egg stalk as an external marker. *Entomologia experimentalis et applicata*, **47**, 45-48.
- Thompson, J. N. 1982. *Interaction and coevolution*. Wiley, New York.
- Thompson, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **47**, 3-14.
- Thompson, J. N., and Pellmyr, O. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **36**, 65-89.
- Tokarev, P. 1993. Fruitings dynamics of the cranberry under optimum ecological and phytocoenotic conditions on the Segezha mire reserve, southern Karelia. *Aquilo Ser Botanica*, **31**, 79-82.
- Williams, K. S., and Gilbert, L. E. 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science*, **212**, 467-469.

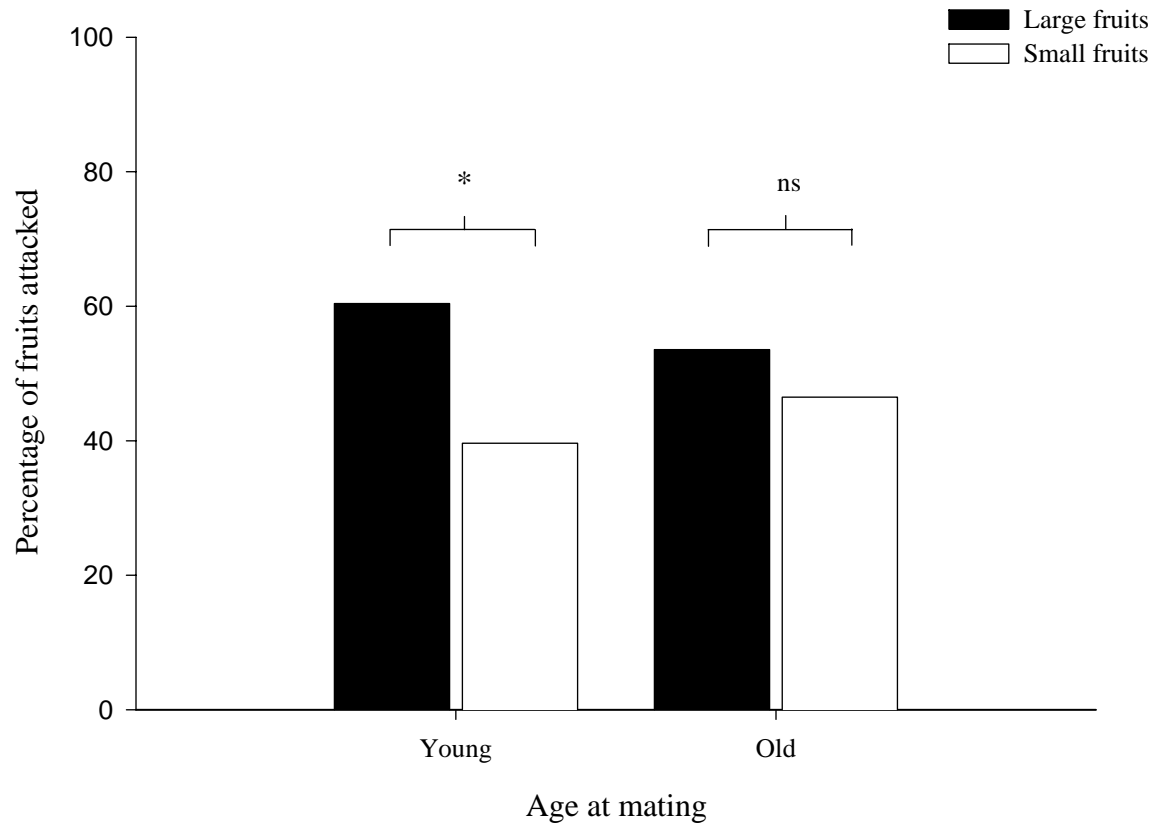


Figure 1: Effect of the “mating age” of *A. vaccinii* females on their choice of fruit size during their reproductive life (NS and * indicate not significant and significant differences between treatments, respectively).

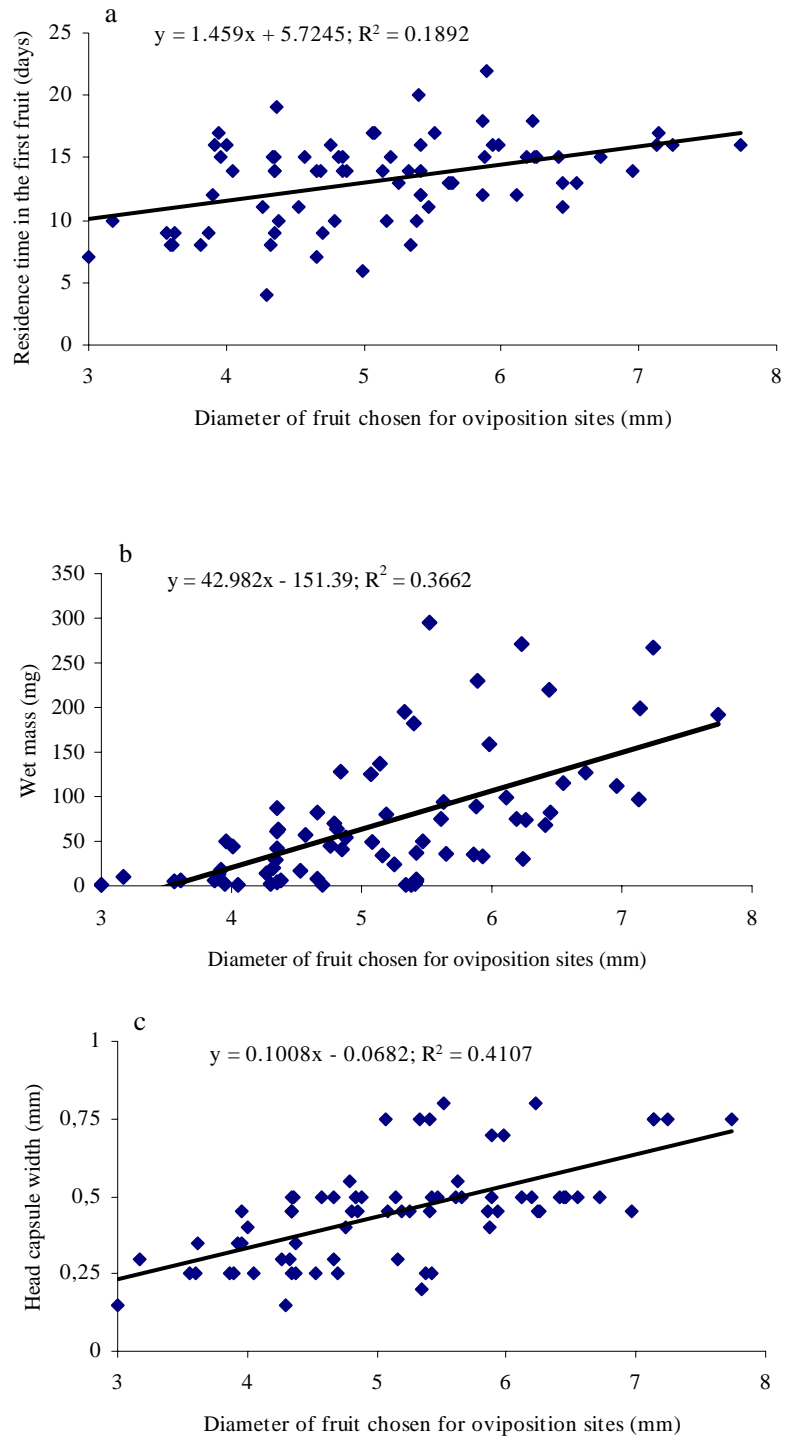


Figure 2: Relationship between size of fruit selected as oviposition sites by *A. vaccinii* females and three larval variables estimated when larvae left the fruit, a) residence time, b) wet mass, and c) head capsule width.

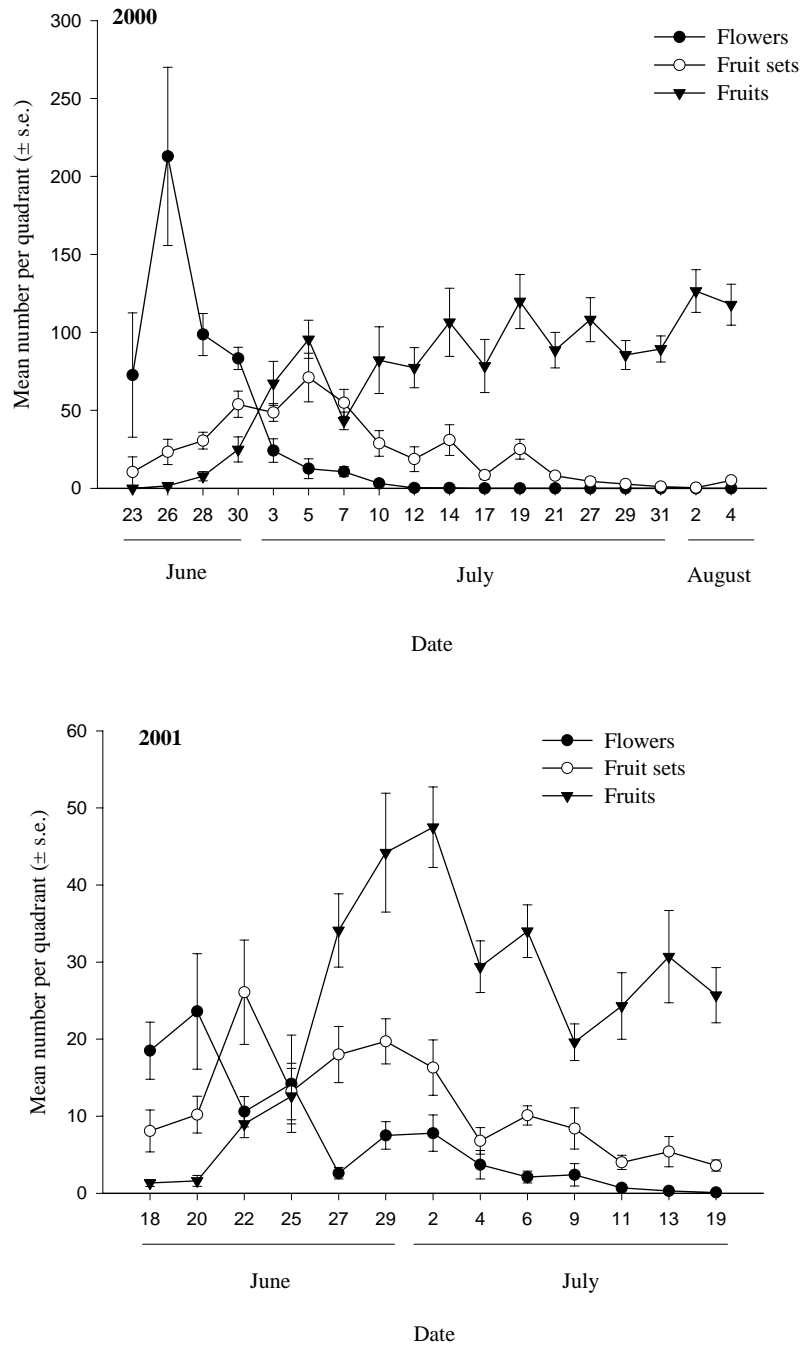


Figure 3: Phenology of the cranberry *V. oxycoccos* in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec in a) 2000, and b) 2001.

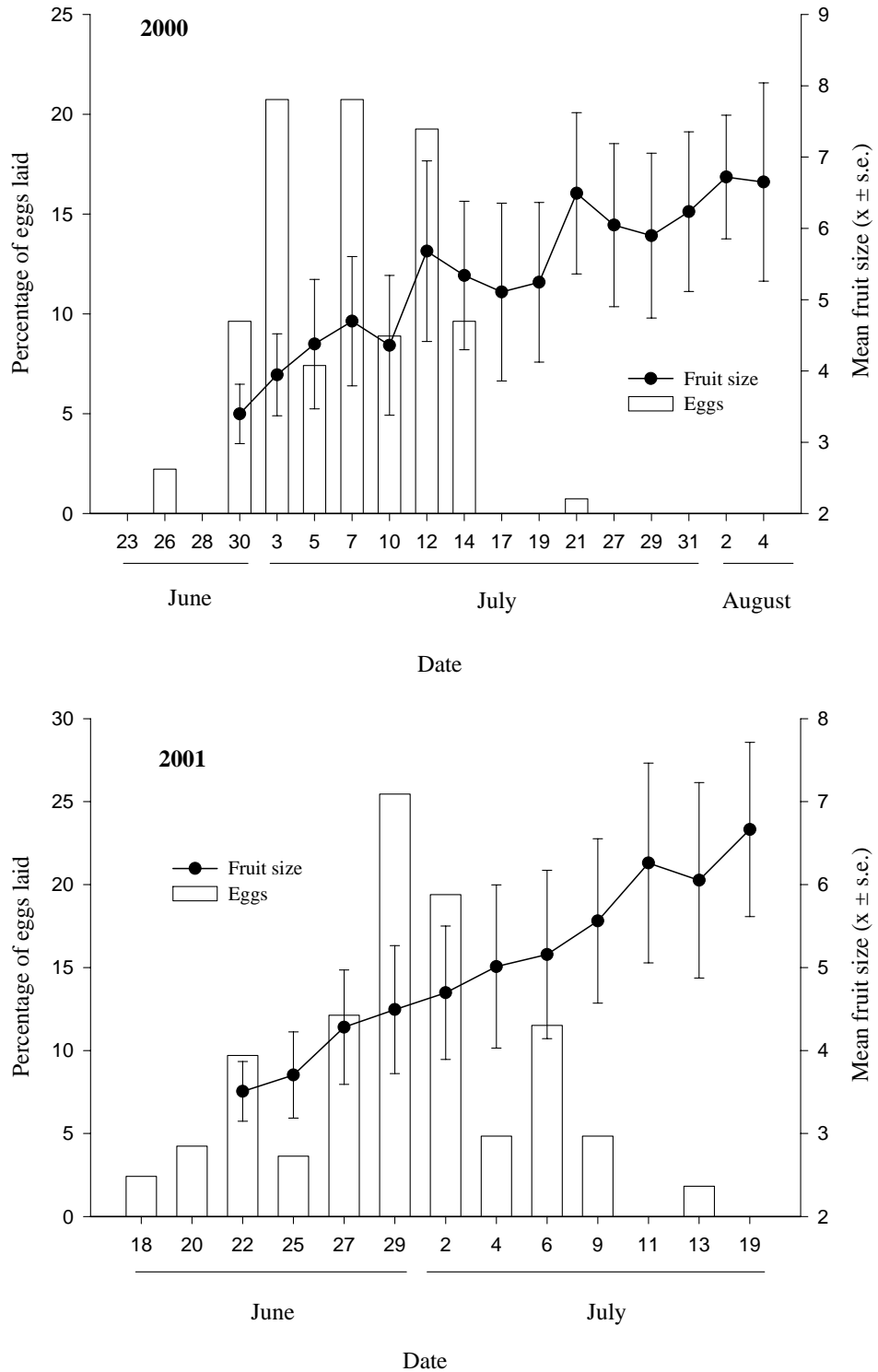


Figure 4: Rate of growth of the cranberry fruit *V. oxycoccus* and percentage of eggs laid during the oviposition period of *A. vaccinii* in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec in a) 2000, and b) 2001.

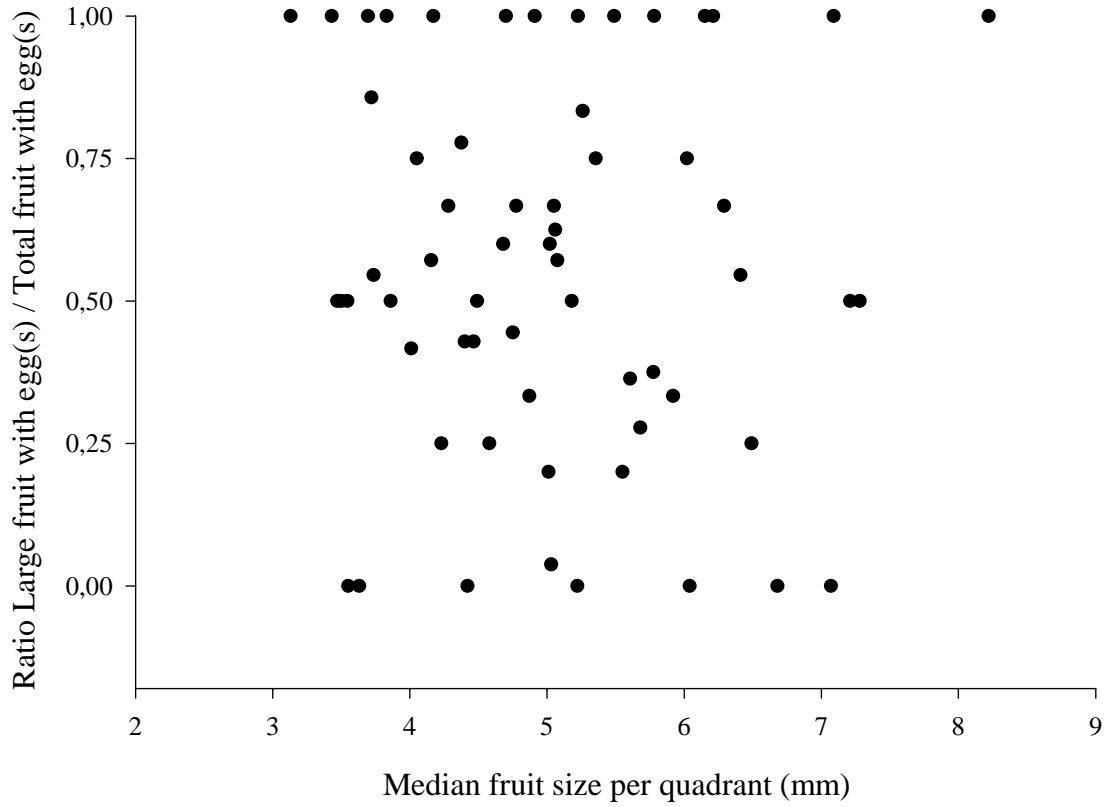


Figure 5: Proportion of eggs laid on large fruits as a function of median size of fruit per quadrant in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec.

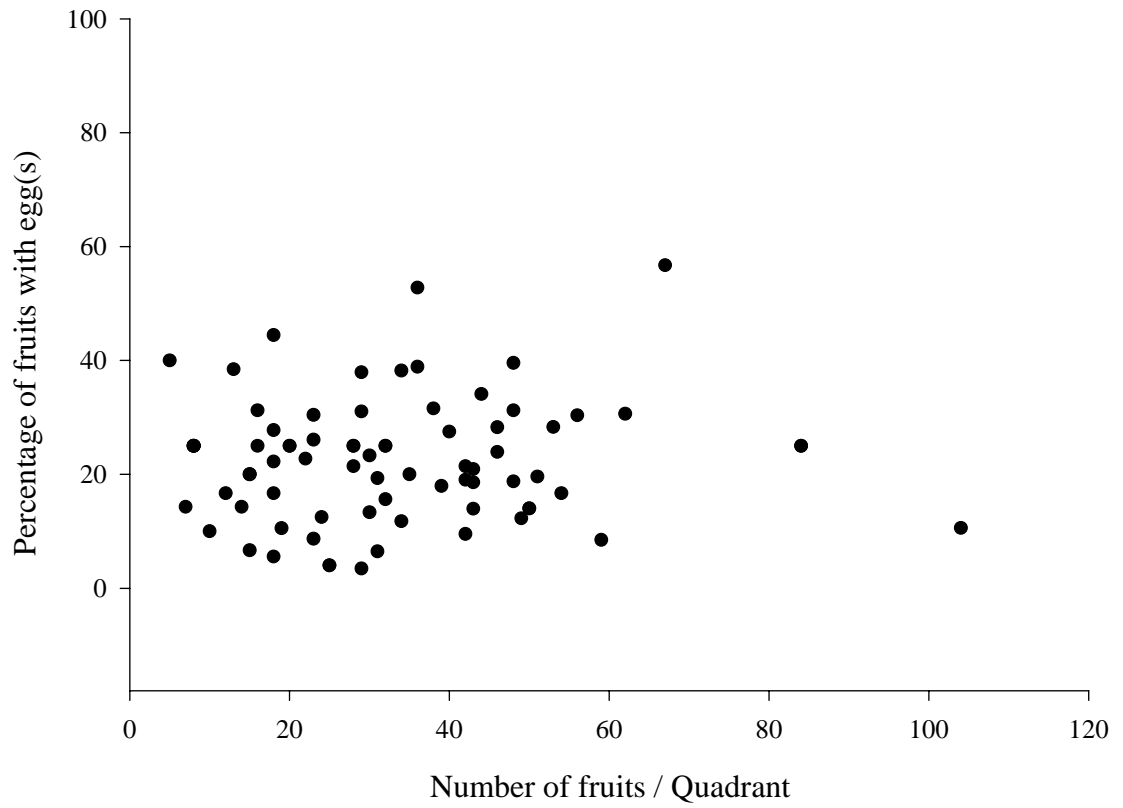


Figure 6: Percentage of fruit selected for oviposition sites by *A. vaccinii* females as a function of the density of fruit in patches in a natural bog near Notre Dame de Lourdes, Quebec.

Table 1: Fruit patch characteristics and fruit infestation by *A. vaccinii* as a function of location.

	In Bog ^a	Edge of bog ^a	Statistic	P
Number of Fruits / Patch	10 ± 1.64	112.8 ± 24.8	t ₁₃ = 7.84	< 0.001
Mean diameter of fruits (mm)	3.6 ± 0.04	3.8 ± 0.02	t ₅₁₃ = 3.69	0.0002
% of fruit with egg (s)	7.39 ± 3.05	20.98 ± 6.08	t ₁₃ = 2.21	< 0.05
Number of eggs per fruit	1	1.35 ± 0.11	t ₅ = 3.21	0.02

^a = mean ± s.e.

Chapitre III

Avoidance of intraspecific competition via host modification in a grazing, fruit-eating insect

Résumé

Les insectes herbivores, lors de l'alimentation, peuvent induire des changements physico-chimiques des plantes. Dans ce chapitre, nous mettons en évidence le fait qu'une modification de la plante hôte, suite à l'attaque d'un insecte, peut être associée à une réduction de la compétition intraspécifique entre les herbivores. Nous démontrons que les larves de la pyrale de la canneberge, *Acrobasis vaccinii*, induisent, en s'alimentant, une modification de la couleur – de vert à rouge – des fruits de leurs hôtes, la canneberge *Vaccinium oxycoccos*. Ce changement est associé à une augmentation significative de la concentration d'anthocyanine dans les fruits. D'autre part, la couleur des fruits de canneberge affecte le comportement larvaire de recherche de nourriture et d'acceptation des hôtes, dans la mesure où les larves de la pyrale de la canneberge s'orientent vers, et acceptent, les fruits verts significativement plus souvent que les fruits rouges. Nos expériences suggèrent également que le rougissement d'un fruit, induit par une larve, peut aussi réduire l'exploitation, par les larves conspécifiques, des autres fruits verts entourant le fruit attaqué.

Abstract

Insects feeding on plants may induce chemical and physical changes in the host. Here, we present evidence of host plant modification following an insect attack that may be associated with a reduction in intraspecific competition for food. We demonstrate that feeding by larvae of the cranberry fruitworm, *Acrobasis vaccinii*, induces a change in fruit colour – from green to red – of cranberry fruits (*Vaccinium oxycoccos*), associated with a significant increase in the concentration of anthocyanin. Host fruit colour affects larval foraging behaviour and food acceptance, as significantly more cranberry fruitworm larvae are attracted to, and accept, green rather than red fruits. Our experiments suggest that fruit reddening also prevents exploitation by conspecific larvae of other green fruits adjacent to the attacked fruit.

Introduction

Intraspecific competition is a major selective force in the evolution of behavioural strategies (Krebs and Davies, 1997). Competition with conspecifics may be active (interference competition where competitors limit access of other individuals to necessary resources), or passive (exploitation competition where the limited resource is shared among all individuals). A reduction of fitness can result from both types of competition (see Price, 1997 and refs therein), as survivors may be smaller and have lower fecundity and/or mating success (e.g., Quiring and McNeil, 1984; Averill and Prokopy, 1987; Andersen and McNeil, 2001).

In insects, intraspecific larval competition can be reduced by female oviposition behaviours, such as varying the number of eggs laid as a function of food quantity (e.g., Damman, 1991) and avoiding hosts where conspecific eggs or larvae are already present (Nufio and Papaj, 2001 and refs therein). The avoidance of occupied sites may be mediated by an oviposition deterring pheromone (e.g., Prokopy, 1972; McNeil and Quiring, 1983). For species in which larvae must feed on several hosts to complete their development [a "grazer" species based on Thompson's definition (1982)], larval behaviours may also play an important role in avoiding intraspecific competition (e.g., the use of epidietic pheromones, Corbet, 1971).

In order to avoid intraspecific competition, individuals often search for other food patches, an activity that may increase the risk of predation (Bell, 1991), and be energetically costly (sometimes resulting in the death of individuals; Damman, 1991). Thus, leaving host patches where competition for food is high may also result in a decrease in fitness. For grazers that feed inside fruit, predation risk and energy costs are lower when the larvae are within a fruit (Serrano *et al.*, 2001). Therefore, avoiding previously infested fruit and indicating one's own presence in a host would be effective strategies to reduce intraspecific competition, as well as the risk of mortality (resulting from reduced food intake and predation) when larvae move between fruits.

Host modification in response to herbivory, such as induced volatile emissions by plants (Baldwin and Preston; 1999 and refs therein) or, to a lesser extent, changes in the skin colour of fruit or leaves (e.g., Schread, 1971 after Krischik *et al.*, 1989; Henneman and Papaj, 1999; Stone *et al.*, 2001) has already been documented. However, to our knowledge no studies have indicated that these host changes are used as long distance cues by insect larvae to avoid intraspecific larval competition.

We hypothesised that intraspecific competition in grazer larvae feeding on fruit may be reduced through long distance visual cues resulting from host modification following a larval attack. To test this hypothesis, we studied the larval behaviour of the cranberry fruitworm, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), a univoltine fruit-eating grazer species. We had two reasons for expecting anti-competition behaviours in this species. First, each larva must eat five to seven cranberry (*Vaccinium oxycoccos*) fruits to complete development (Lasota, 1990), thus at high densities (Brodel and Roberts, 1984), intraspecific competition can be frequent. Second, infested fruits turn red prior to the normal date of maturation at a time when uninfested ones remain green (Brodel and Roberts, 1984). This apparent precocious maturation of infested fruit suggests that *A. vaccinii* larvae may induce a modification in fruit colour (and chemistry) following attack. This colour change could serve as a signal for conspecifics that fruit has already been attacked and thus reduce potential intraspecific competition. In addition, avoiding previously attacked fruits may reduce the time spent foraging and potentially reduce the incidence of predation, as many lepidopteran larvae in this ecosystem are subject to attack by spiders (Bardwell and Averill, 1996).

This study was undertaken to test (i) whether attacks by *A. vaccinii* larvae induce changes in cranberry fruit, and (ii), if so, whether such modifications are detected by conspecific larvae and affect their choice of fruit.

Methods

Insect rearing

We obtained *A. vaccinii* cocoons from infested fruits collected in the field. Cocoons containing the diapausing prepupae were held in plastic boxes placed under moss in natural bogs for the winter. In May, cocoons were moved to growth chambers and subjected to a gradual, increasing temperature regime (15 days at 10°C, 15 days at 15°C, and then at 25°C) until adult emergence. Adults were held at 20°C, 16L:8D, 80% R.H., the standard conditions for all subsequent experiments. Once-mated females were provided with cranberries, obtained from a natural bog, as oviposition sites. Fruits with eggs were maintained in individual plastic cups, and each larva had continuous access to fruit to complete its development.

Experiments

(1) Induction of changes in fruit colour by larval attacks, and analysis of anthocyanin concentration

Multiple stems of *V. oxycoccos* were maintained in one large plastic container. Green fruits of a similar size (~ 7 mm in diameter) attached to these stems were used in this experiment. Twenty-two third-instar larvae were individually placed on top of a green fruit collected from a natural bog and observed continuously until they entered the fruit, while 24 other fruits were used as a control (no larvae present, i.e., “not attacked”). Ten others were pricked once, to the depth of the centre of the fruit, with a pin (< 1 mm in diameter) to determine whether a single mechanical injury similar to the initial hole of a larva triggered a change in fruit colour. All fruit were numbered (1 to 56) by placing a sticker on the stem. The proportion of the skin becoming red (as compared to the standard red coloration of mature fruit) was estimated for each fruit every two days over a 10-day period by an observer who knew only the fruit number but not the treatment it received. At the end of the experiment the volume of each fruit was measured and then it was frozen. To measure anthocyanin concentration, each fruit was individually homogenised in 7 ml of methanol

containing 1% HCl, filtered through Whatman n° 1 paper and the filtrate centrifuged at 4000 g for 10 min (see Craker, 1971). The optical density of each supernatant was read at 525 nm using a Milton Roy spectrophotometer, model Spectronic 1001 Plus, and data were expressed per ml of solvent and mm³ of fruit.

(2) Effect of visual and chemical cues of the host on larval foraging behaviour

Four different treatments were used to test the effect of visual (colour) and chemical cues of the host on larval foraging behaviour, with individual larvae being placed on a filter paper, 4 cm in front and equidistant from two hosts that were 2 cm apart. Treatment 1 (green vs. red fruit), and treatment 2 (green vs. red plastic bead) were set up to test for any effect of host colour on fruit choice by larvae. Treatments 3 (green fruit vs. green plastic bead), and 4 (red fruit vs. red plastic bead) were used to test for any influence of chemical cues on larval fruit choice. Beads and fruits were both 8 mm in diameter. We chose beads from the available stock by visual inspection, choosing those that we judged were the closest in colour to that of mature (red) and immature (green) cranberry fruits (Munsell colour values were: red bead 5R (red) 4/12 where the numbers refer to notations of hue, value (i.e., lightness or darkness) and chroma, respectively; red fruit 5R 4/12; green bead 10 GY (green/yellow) 6/10; green fruit 5 GY 6/8; Munsell, 1967). When larvae did not move directly toward hosts or left the experimental arena, they were scored as having made no choice. When larvae touched one of the fruits or beads, the duration of time spent on (or in) the host was recorded. The host was considered acceptable if the larva remained on or inside it for one hour.

(3) Protection of green fruits adjacent to red fruit

In light of the results of the first two experiments, we conducted another one to test if the red coloration of attacked fruit may prevent attack of adjacent, unattacked (green) fruits by conspecific larvae. To test this hypothesis, we gave larvae a choice between two groups of three green fruits, one group with a red fruit placed directly in front, the other with a green fruit placed in front.

Statistical Analysis

Differences in anthocyanin concentration among treatments were compared with ANOVA and an *a posteriori* LSD test, following rank transformation before analysis to correct for heteroscedasticity. Data on host choice were analysed using a chi-square goodness-of-fit test, and data on time spent on host by larvae were analysed using chi-square tests for partitioned contingency tables (Siegel and Castellan, 1988). For treatment(s) where reddening of fruit skin was estimated, the effect of time on fruit reddening was analysed with ANOVA (Mixed procedure on SAS 8.01) and *a posteriori* polynomial contrasts (SAS, 1999).

Results

Effect of Larval Attack on the Colour of Cranberry Fruit (Experiment 1)

We detected no change in colour of control or mechanically damaged fruit over the 10-day test period. However, in the treatment with larvae, all fruits changed colour, with between 10 and 100% of the skin surface becoming red within 10 days. The mean proportion of skin surface that became red was significantly different from zero within 48 h (11% vs. 0; Least Squares Means: $t_{84} = 6.20$, $P < 0.0001$), and increased linearly with time thereafter (ANOVA: $F_{1,84} = 62$, $P < 0.0001$) with a rate of change in colour of 5.5 % per day. The fact that fruits in the control group remained green suggests that colour change was induced by larval attack and not by volatiles produced from neighbouring attacked fruit.

Anthocyanin concentration in fruits varied among treatments (ANOVA: $F_{2,53} = 68.91$, $P < 0.001$; Fig. 1), and was significantly lower in the control fruits than in fruit attacked by larvae or damaged with a pin. The concentration of anthocyanin was significantly higher in fruits attacked by larvae than in those subjected to mechanical damage (Fig. 1).

The lack of colour change and weak increase of anthocyanin concentration in pricked fruits may be due to the short duration of the mechanical damage at the beginning of the ten-day period and/or the absence of chemicals in insect saliva that are known to modify plant defences (see Dicke and van Loon, 2000 and refs therein).

Effect of Colour and Host Type on Foraging Behaviour of Larvae (Experiment 2)

a- Effect of host colour

Significantly more larvae moved toward and made contact with green than with red hosts, independent of whether the host was a fruit or a plastic bead (see Table 1). There was no significant difference between treatments (bead vs. fruit) in the proportion of larvae

leaving the experimental arena without choosing a host (chi-square test: $\chi^2_1 = 0.157$, $P = 0.69$).

b- Effect of host type

When larvae had a choice between a green fruit and a green bead (treatment 3), significantly more of them chose the bead (Table 1), and only a small proportion of individuals (3/41) left the experimental arena without moving toward a host. When given a choice between a red bead and red fruit (treatment 4), many larvae (17/38) left the arena without touching either host, a proportion significantly higher than that observed in the green fruit vs. bead treatment (chi-square test: $\chi^2_1 = 14.6$, $P = 0.0002$). For larvae that did choose a host, there was no significant difference between the number of red beads and fruits chosen (Table 1).

Effect of Colour and Host Type on Acceptance by Larvae

Once larvae selected a host, the number remaining on the host for at least 1h was significantly higher on green than red hosts, regardless of whether they were fruits or plastic beads (Fig. 2). All *A. vaccinii* larvae that remained > 1h spun silk between the host and filter paper substrate, a behaviour considered to indicate host acceptance in some species (Harris *et al.*, 1999).

Protection of green fruits adjacent to a red fruit (Experiment 3)

Significantly more larvae moved toward the group with a green fruit placed in front of it than the one with a red fruit (36/51; chi-square test: $\chi^2_1 = 8.65$, $p < 0.001$). Before entering any fruit, all larvae tested joined at least two green fruit together with silk.

Discussion

Our study clearly demonstrates that attacks of *A. vaccinii* larvae on cranberry fruit induce a change in the fruit's colour. This change is associated with an increase in the concentration of anthocyanin (or related compounds), which may represent a defence mechanism of mature fruits against insect herbivores (Willson and Whelan, 1990 and refs therein). Anthocyanin may be a chemical deterrent for arthropods (Harborne, 1991 and refs therein), or a visual one since certain insects do not respond to this part of the spectrum and will therefore not attack red fruit (Prokopy and Owens, 1983). With such defence strategies, naturally mature red fruits reduce their risk of being eaten by non - or bad - seed dispersers (Willson and Whelan, 1990).

In this paper, we propose that such fruit reddening may serve as a cue for frugivorous insects when foraging and perhaps also during the initial stages of host selection. For insects, there are three behavioural phases to host selection: 1) attraction to the plant, 2) cessation of locomotion, and 3) initiation of feeding (Hanson, 1983). Little information is available in the literature on the cues used by larvae during the first phase. Most caterpillars, for instance, seem to forage randomly before their chemoreceptors contact a host plant (Rausher, 1979), as gustatory stimuli appear to be the most important cues for food selection in lepidopterous larvae (Hanson, 1983). In *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae), apple foliage is visually attractive to larvae (Harris *et al.*, 1995), and the foliage produces chemical cues that induce cessation of locomotion (Harris *et al.*, 1999). When given the choice in our experiments, larvae preferred green beads over green fruit, which suggests there may be a hierarchy of cues, with host colour being more important than chemical cues when *A. vaccinii* larvae search for suitable hosts. Unlike an odour plume, which is dependent on wind direction, wind speed (Elkinton and Cardé, 1984), and wind turbulence (Stanton, 1983), host colour appears to be a more reliable and stable cue for grazer larvae, which have to crawl directly toward a new fruit in order to reduce their time outside a host. However, additional experiments are required to evaluate the relative importance of chemical cues in nature. The colour of the green beads used in our experiments did not perfectly match that of real fruit; the beads' slightly greener hue, in

the absence of odour cues, may have been responsible for their increased attractiveness relative to that of the fruit.

The fact that larvae cease movement and spin silk on plastic beads suggests that colour may also play a role in host acceptance as well as in host location. This is somewhat surprising given that host chemicals are usually involved in the assessment of food quality (Stanton, 1983). However, as colour is a good indicator of fruit quality (infested or mature fruits are red and larvae will not enter such hosts) it may be used in the first step of host acceptance with chemical cues entering into play once feeding is initiated.

Induction of fruit colour modification may also be beneficial for the feeding larva. First, as demonstrated in the present study, being inside a red fruit reduces the probability of a larva sharing its food with conspecifics. In addition, the larva avoids potential injury that may result from intraspecific competition, as larvae exhibit very aggressive behaviour when disturbed. Host reddening may also prevent other larvae from attacking immature (green) fruits adjacent to the attacked fruit, the most logical resources for the resident larva to exploit when moving to a new fruit. We noted that larvae may join several fruits together with silk before entering a host. While this may increase the time spent outside the fruit, the cost could be counterbalanced if this behaviour permits the larvae to keep food in reserve for consumption at a later time, and reduce the costs (predation, desiccation and energy expenditure) associated with searching for a new host.

Another potential benefit of remaining in fruits, even when they have begun to produce anthocyanin, is that dark fruits absorb more radiation in the visible spectrum than paler ones, thereby raising fruit temperature (Janzen, 1983; Feder, 1997), which could result in a reduction in larval development time. The induction of an increase in the temperature of a larva's environment may be particularly important for Nordic species, such as *A. vaccinii*, where ambient temperatures may be low but the days are long with potentially extended periods of solar radiation. Reducing larval development time may also be advantageous if the mature larva drops to the soil to spin its hibernaculum before mature fruits are taken by seed dispersers.

We do not know if the elevated concentration of anthocyanin (or related compounds) in infested cranberry fruit has a negative effect on the development of *A. vaccinii* larvae. In the field, we observed that > 75% of prematurely red fruits had a feeding cranberry fruitworm larva inside, and in our experiments, larvae remained inside fruit and continued feeding once the fruit started turning red. These observations suggest that larvae inside the fruit may be able to tolerate the levels of anthocyanin (or any other chemicals that may be present) or that the chemicals are concentrated in the skin where feeding does not occur. Even if there is a negative effect of anthocyanin on the development of *A. vaccinii* larvae, our results suggest that the benefits of staying in red fruits outweigh the costs.

Our data support the hypothesis that modification of fruit colour in response to larval attack influences host selection and probably reduces intraspecific competition from other conspecific larvae in *A. vaccinii*. Whether this phenomenon can be generalised to other grazer, frugivorous species remains to be determined.

Acknowledgments

We thank Gaétan Daigle for help in statistical analysis and Warwick Vincent for the use of his spectrophotometer. Thanks to Lalita Acharya, Helen Rodd and Bernard D. Roitberg for helpful comments on earlier versions of the manuscript. We also thank Ann Hedrick and two anonymous reviewers for their help in revising the manuscript. This research was supported by research grants to JNM from NSERC and l'Association des Producteurs de Canneberges du Québec.

References

- Andersen, A. and McNeil, J. N. 2001. Size influences male mating success in the alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae). *Canadian Entomologist*, **133**, 717-719.
- Averill, A. L., and Prokopy, R. J. 1987. Intraspecific competition in the tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella*. *Ecology*, **68**, 878-886.
- Baldwin, I. T., and Preston, C. A. 1999. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta*, **208**, 137-145.
- Bardwell, C. J., and Averill, A. L. 1996. Effectiveness of larval defenses against spider predation in cranberry ecosystems. *Environmental Entomology*, **25**, 1083-1091.
- Bell, W. J. 1991. *Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources*. Chapman and Hall Ltd., London.
- Brodel, C. F., and Roberts, S. L. 1984. *The cranberry fruitworm*. Massachusetts Cranberry Experiment Station Publication.
- Corbet, S. A. 1971. Mandibular gland secretion of larvae of the flour moth, *Anagasta kuehniella*, contains an epideitic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature*, **232**, 481-484.
- Craker, L. E. 1971. Postharvest color promotion in cranberry with ethylene. *HortScience*, **6**, 137-139.
- Damman, H. 1991. Oviposition behaviour and clutch size in a group-feeding pyralid moth, *Omphalocera munroei*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 193-204.
- Dicke, M., and van Loon, J. J. A. 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **97**, 237-249.
- Elkinton, J. S., and Cardé, R. T. 1984. Odor dispersion. In: *Chemical ecology of insects*. Edited by W. J. Bell, and R. T. Cardé, Chapman and Hall Ltd., London. pp. 73-91.

- Feder, M. E. 1997. Necrotic fruit: a novel model system for thermal ecologists. *Journal of Thermal Biology*, **22**, 1-9.
- Hanson, F. E. 1983. The behavioral and neurophysiological basis of food plant selection by lepidopterous larvae. In: *Herbivorous Insects: Host Seeking Behavior and Mechanisms*. Edited by S. Ahmad, Academic Press, New York. pp. 3-23.
- Harborne, J. B. 1991. Flavonoid pigments. In: *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Vol 1: The chemical participants*. Edited by G. A. Rosenthal, and M. R. Berenbaum, Academic Press, Inc San Diego, California. pp. 389-429.
- Harris, M. O., Foster, S. P., Bittar, T., Ekanayake, K., Looij, K., and Howard, A. 1995. Visual behaviour of neonate larvae of the light brown apple moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **77**, 323-334.
- Harris, M. O., Sandanayake, M., and Foster, S. P. 1999. Chemical stimuli from apple influence the behavior of neonate caterpillars of the generalist herbivore, *Epiphyas postvittana*. *Journal of Chemical Ecology*, **25**, 1717-1738.
- Henneman, M. L., and Papaj, D. R. 1999. Role of host fruit color in the behavior of the walnut fly *Rhagoletis juglandis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **93**, 249-258.
- Janzen, D. H. 1983. Physiological ecology of fruits and their seeds. In: *Physiological plant ecology III. Vol. 12C of Encyclopedia of plant physiology*. Edited by O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler, Springer, New York. pp. 625-655.
- Krebs, J. R., and Davies, N. B. 1997. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, 4th edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krischik, V., McCloud, E. S., and Davidson, J. A. 1989. Selective avoidance by vertebrate frugivores of green holly berries infested with a cecidomyiid fly (Diptera: Cecidomyiidae). *American Midland Naturalist*, **121**, 350-354.

- Lasota, J. A. 1990. IPM in cranberries. In: *Monitoring and Integrated Management of Arthropod Pests of Small Fruit Crops*. Edited by N. J. Bostanian, L. T. Wilson, and T. J. Dennehy, Intercept Ltd., Andover, Hampshire. pp. 283-292.
- McNeil, J. N., and Quiring, D. T. 1983. Evidence of an oviposition-detering pheromone in the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). *Environmental Entomology*, **12**, 990-992.
- Munsell, A. H. 1967. Munsell book of color. Baltimore, Maryland: Munsell Color Company, Inc.
- Nufio, C. R., and Papaj, D. R. 2001: Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **99**, 273-293.
- Price, P. W. 1997. Insect ecology, 3rd edn. Wiley, New York.
- Prokopy, R. J. 1972. Evidence for a marking pheromone deterring repeated oviposition in apple maggot flies. *Environmental Entomology*, **1**, 326-332.
- Prokopy, R. J., and Owens, E. D. 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, **28**, 337-364.
- Quiring, D. T., and McNeil, J. N. 1984. Influence of intraspecific larval competition and mating on the longevity and reproductive performance of females of the leaf miner *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 2197-2200.
- Rausher, M. D. 1979. Egg recognition: its advantage to a butterfly. *Animal Behaviour*, **27**, 1034-1040.
- SAS Institute 1999. *version 8.01*. Cary, North Carolina: SAS Institute.
- Serrano, J. M., Delgado, J. A., Lopez, F., Acosta, F. J., and Fungairino, S. G. 2001. Multiple infestation by seed predators: the effect of loculate fruits on intraspecific insect larval competition. *Acta Oecologia*, **22**, 153-160.

Siegel, S., and Castellan, J. N. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. Toronto: McGraw-Hill.

Stanton, M. L. 1983. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. In: *Herbivorous Insects: Host Seeking Behavior and Mechanisms* (Ed. by S. Ahmad), pp. 125-157. New York: Academic Press, Inc.

Stone, C., Chisholm, L., and Coops, N. 2001. Spectral reflectance characteristics of eucalypt foliage damaged by insects. *Australian Journal of Botany*, **49**, 687-698.

Thompson, J. N. 1982. *Interaction and coevolution*. Wiley, New York.

Willson, M. F. and Whelan, C. J. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist*, **136**, 790-809.

Table 1: Effect of colour and host type on foraging by *A. vaccinii* larvae.

	Treatment	Choice		N	Number of larvae on			χ^2 ^a	P ^a
		Host 1	Host 2		Host 1	Host 2	No choice ^b		
Effect of colour	1	Green Fruit	Red Fruit	17	12	4	1	4	< 0.05
	2	Green Bead	Red Bead	33	24	6	3	10.8	< 0.01
Effect of host type	3	Green Fruit	Green Bead	41	11	27	3	6.74	< 0.05
	4	Red Fruit	Red Bead	38	14	7	17	2.33	> 0.05

^a = Chi-square test to compare observed with expected frequencies between choices 1 and 2.

^b = See text for results of chi-square test to compare observed with expected frequencies between choices (1 + 2) and no choice of host by larvae.

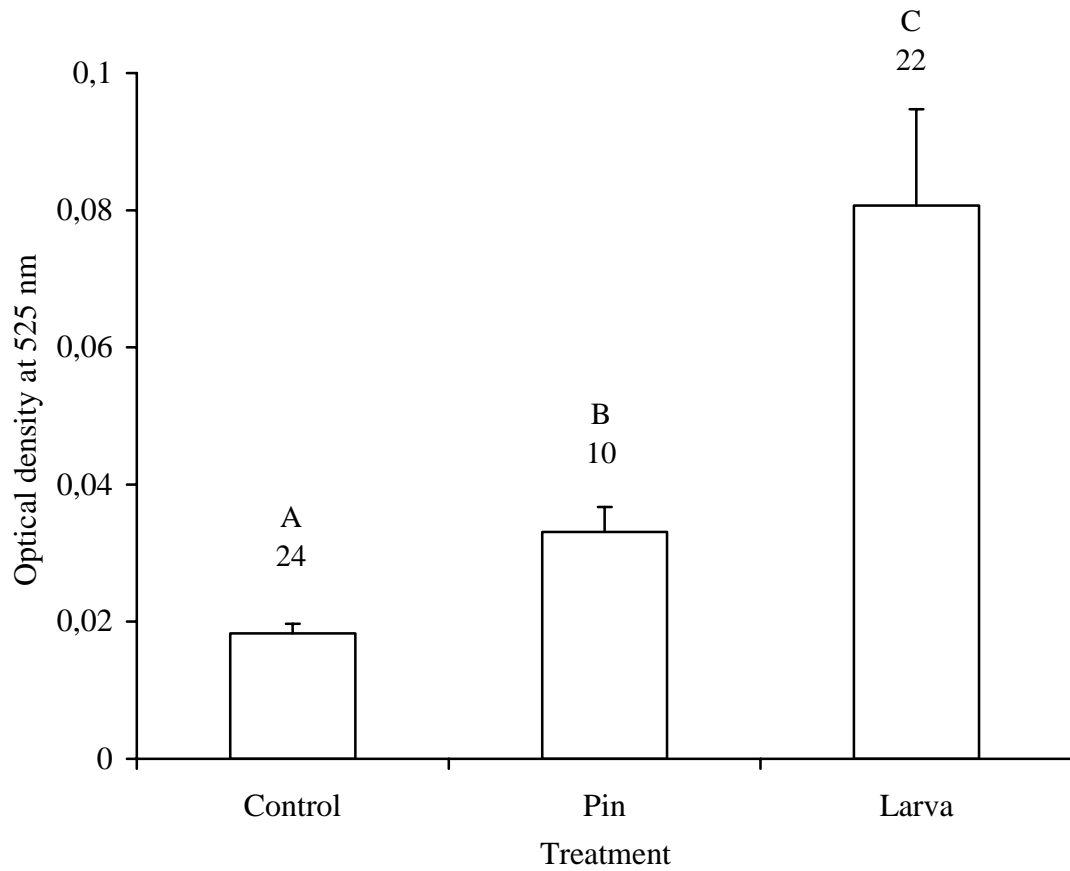


Figure 1: Mean optical density (\pm s.e.) of *V. oxycoccus* fruits as a function of attack treatment. Values above the bars indicate the number of fruits tested for each treatment. Bars with different letters are significantly different (ANOVA followed by an LSD test; $P < 0.05$).

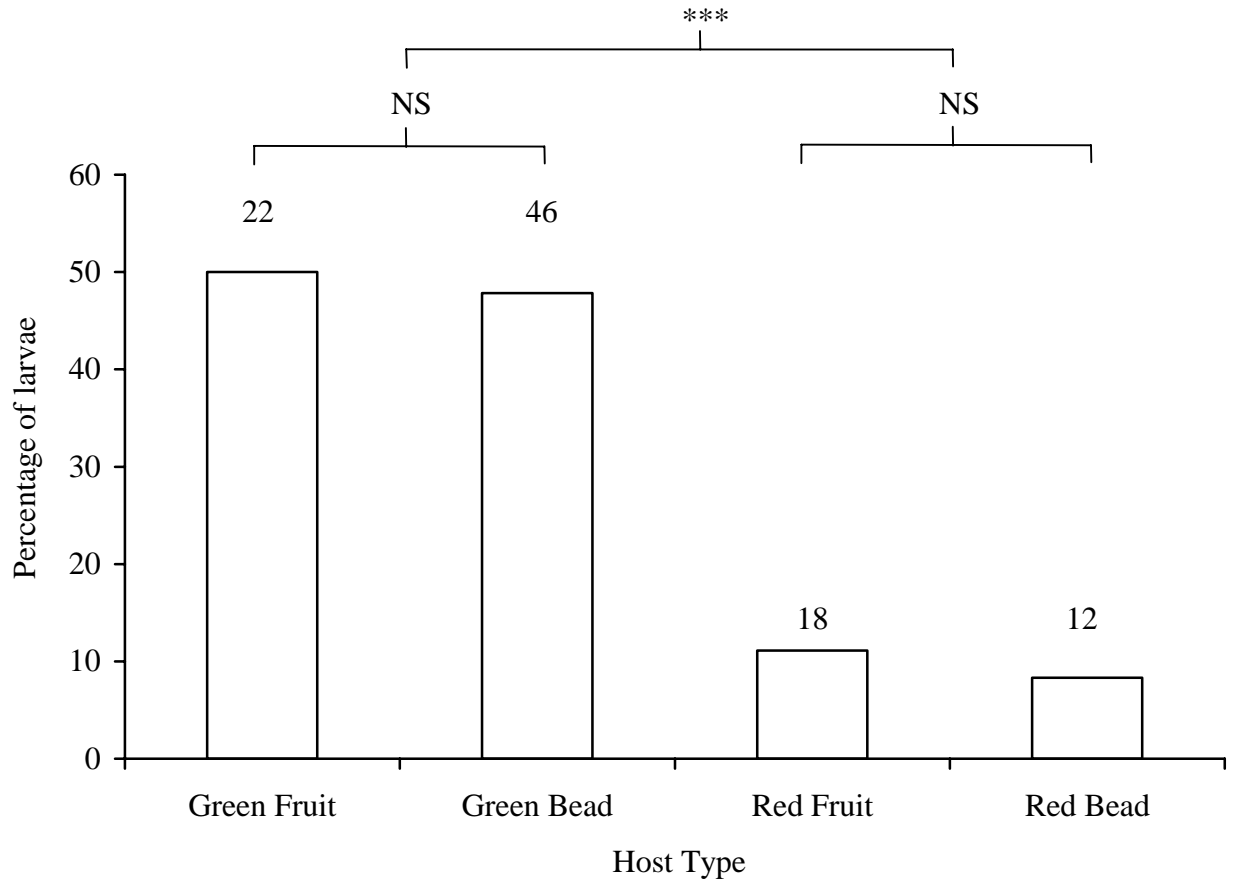


Figure 2: Percentage of *A. vaccinii* larvae remaining on/in host for > 1h as a function of host type. NS indicate non-significant statistical difference between green treatments (chi-square test: $\chi^2_1 = 0.03$, $P = 0.87$) and between red treatments ($\chi^2_1 = 0.06$, $P = 0.80$). *** indicates a statistical difference between green treatments and red treatments ($\chi^2_1 = 13.29$, $P = 0.0003$). Numbers above the bars indicate the number of larvae that made initial contact within each treatment.

Chapitre IV

Maximising foraging efficiency: Distance, size and colour of fruit influence foraging behaviour of cranberry fruitworm larvae, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae)

Résumé

Dans ce chapitre, nous démontrons que les larves de la pyrale de la canneberge, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), peuvent utiliser différents indices environnementaux afin de maximiser leur recherche de nourriture lorsqu'elles se déplacent entre les fruits. Dans nos expériences en laboratoire, les larves d'*A. vaccinii* ont une préférence pour les fruits verts les plus gros, une stratégie leur permettant de réduire le nombre de fruits nécessaire pour compléter leur développement. Cependant, les fruits avec une coloration rouge (indiquant que ces fruits aient pu déjà être attaqués par une larve conspécifique) attirent significativement moins de larves que les fruits verts, quelque soit la taille des fruits. Ceci indique que la couleur des fruits peut être un facteur plus important que la taille des fruits dans le choix d'un hôte chez cette espèce. Cette étude est, selon nos connaissances, la première à démontrer la possibilité, pour une larve d'insecte, de prendre en compte au moins deux paramètres (dans ce cas, la couleur et la taille) lorsqu'elle choisit sa nourriture.

Nos résultats indiquent que la distance à parcourir peut également influencer la préférence larvaire pour les plus gros fruits. Il n'y a plus de différence entre le nombre de petits et de gros fruits choisis lorsque ces derniers se trouvent à une plus grande distance (8 cm vs. 4 cm) des larves testées. Cette interaction (entre la distance à parcourir et la taille des fruits) suggère la présence d'un compromis entre choisir l'hôte offrant une plus grande quantité de nourriture (les fruits les plus gros) et réduire les risques de mortalité (dans la mesure où les dépenses énergétiques et les risques de prédation augmentent avec la distance de déplacement).

Aucune préférence pour les plus gros fruits disponibles n'a été observée dans les tourbières sauvages. Cette absence de préférence larvaire reflèterait probablement le fait que la distribution des fruits dans l'environnement est hétérogène et donc que les distances à parcourir entre les fruits varient en nature.

Abstract

In this study, we present evidence that the larvae of *A. vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae), a species that feeds on cranberry fruit, may use certain environmental cues to maximize their foraging efficiency when moving between fruits.

In laboratory experiments, *A. vaccinii* larvae exhibited a clear preference for the largest green fruits available, a strategy which significantly reduces the number of fruits a larva needs to complete its development. However, cranberry fruits with red coloration (indicating that the fruit may already have been attacked by an *A. vaccinii* larvae) attracted significantly fewer fruitworm larvae than did green fruits, irrespective of fruit size, indicating that fruit colour may be a more important factor than fruit size in the choice of a host in this species. This study is the first, to our knowledge, to demonstrate that insect larvae may take into account at least two host parameters (in this case colour and size) when choosing a food resource.

Our results also indicate that the distance a larva must travel to reach a new food resource affects on larval preference for fruit size. No significant difference in the number of larvae entering small and large fruit was observed when the larvae had to travel a longer distance (8cm vs. 4 cm) to reach the latter. This interaction (between distance and fruit size) suggests that there is a trade-off between selecting food of higher nutritional quality (larger fruit) and reducing mortality risks (since energy costs and the risk of predation likely increase with displacement distance).

However, no significant preference for the largest fruits available was observed for *A. vaccinii* larvae in natural bogs. We suggest that the absence of such larval preference in the field reflects the impact that the heterogeneous distribution of fruits in the field has on distance to travel and food choice.

Introduction

Insect larvae are faced with risks of predation (Cohen *et al.*, 1988; Wratten *et al.*, 1988; Bell, 1991), and high energy expenditure (even to the point of death; Damman, 1991) when searching for food resources. Thus, individuals that reduce their travel time among food patches should increase their fitness. Foraging behaviours usually reflect a trade-off between optimizing food acquisition (i.e., maximizing net rate of energy intake) and avoiding dangers such as predation (Sih, 1980; Sih and McCarthy, 2002) or competition (Bell, 1991 and refs therein). In insect larvae, such trade-offs may force individuals to eat food of lower nutritional quality (in order to avoid a higher risk of predation in food patches of higher quality; Damman, 1987, Stamp and Bowers, 1991; Ohsaki and Sato, 1994), to leave food patches prematurely (e.g., where leaf damage is a cue for visually-oriented predators; Heinrich, 1979; Heinrich and Collins, 1983), or, for insect herbivores, to avoid hosts that have already been attacked (since herbivore-induced emissions of plant volatiles may attract natural enemies; Turlings and Benrey, 1998).

For larvae that feed inside fruit, the risk of predation and energy expenditure are relatively low when inside a host (Serrano *et al.*, 2001). Therefore, larvae should show a preference for large fruits with high nutritional value since this strategy would reduce both the number of fruits required to complete development and the risks of mortality associated with moving between fruits. However, in the field, fruits are usually not homogeneously distributed, and a trade-off between increasing food intake and lowering mortality risks or energy expenditure may occur when larvae move between fruits.

Choosing a particular habitat in order to reduce predation risk may lead to increased intraspecific competition for food resources within these habitats (e.g., Persson, 1993; Lima, 1998). For grazer larvae (i.e., larvae that must feed on several hosts to complete their development; Thompson, 1982) that feed inside fruit, entering a fruit that has already been attacked by another larvae may result in contest (i.e., where only one competitor wins) or exploitation (i.e., the sharing of resources; see Price, 1997) competition. Competition may force individuals to move from a fruit, increasing the risk of predation when searching for a

new fruit. Therefore, a trade-off may also be expected between searching for the best food resource available and reducing intraspecific competition by avoiding occupied fruits.

To test if such trade-offs (fruit size vs. foraging distance, and fruit size vs. intraspecific competition) occur in fruit-eating grazer larvae, we studied the behaviour of the cranberry fruitworm, *Acrobasis vaccinii* (Lepidoptera: Pyralidae). This is a univoltine fruit-eating grazer species, and we had several reasons to expect that these parameters may affect larval foraging behaviour. Firstly, to complete its development, each larva has to eat several cranberry (*Vaccinium oxycoccos*) fruits (Lasota, 1990) in an environment where fruits of different sizes are distributed in patches of varying densities. Secondly, the incidence of predation on lepidopteran larvae by spiders in cranberry bogs may be high (Bardwell and Averill, 1996). Thirdly, larvae within a fruit exhibit aggressive behaviour (turning their heads towards the entry hole and biting) when fruit is manipulated. Finally, as opposed to other lepidopteran larvae which forage randomly until touching a food source (e.g., Rausher, 1979; Dethier, 1988), laboratory experiments suggest that *A. vaccinii* larvae use visual cues to move towards and make choices among fruit (Marchand and McNeil, in press). In those experiments, we demonstrated that attacks by *A. vaccinii* larvae induce a premature reddening of fruit, similar in colour to that observed during normal maturation late in the fall. This may be an important cue used by larvae to help avoid intraspecific competition, and when given the choice between similarly-sized red and green fruit in the laboratory, a significantly higher proportion of larvae approached and entered the green fruit (Marchand and McNeil, in press).

This study was undertaken to test whether (i) fruit size affects the number of fruits *A. vaccinii* larvae need to complete their development, (ii) larvae choose fruit based on their size, and (iii), if so, whether distance and/or colour (green vs. red) of the fruit affects this preference.

Methods

Insect Rearing

Acrobasis vaccinii larvae were obtained from infested fruits collected in the field near Notre Dame de Lourdes, Quebec. The resulting cocoons, containing diapausing prepupae, were held over the winter in plastic boxes under moss in natural bogs. In May, the cocoons were moved to growth chambers and the temperature was gradually increased to mimic spring and summer conditions (15 days at 10°C, 15 days at 15°C, and then at 25°C) until adult emergence. Adults were held at 20° ± 0.5C, 16L:8D, 80 ± 5% R.H., the standard conditions for all subsequent experiments. Once-mated females were provided with cranberries, obtained from a natural bog, as oviposition sites. Fruits with eggs were maintained in individual plastic cups, and each larva had continuous access to fruit to complete its development.

Laboratory experiments

1. To determine the number of fruits a larva needs to complete its development, fruits with eggs (n = 317) were maintained on sand in individual plastic cups, together with two additional fruits (one large and one small). Larval movement between fruits was recorded every two days. When a larva entered a host, the other fruit in the cup were replaced by two new ones, so that the foraging larvae always had the choice between a large and a small unattacked fruit. The size of small and large fruits offered to larvae varied with time in order to take into account normal fruit growth occurring in the field. Fruit choice by larvae was expressed as the ratio of large fruits divided by the total number of fruits eaten for each larval development period.

2. Six different treatments were set up to test for any interaction between size and fruit colour on larval foraging behaviour. Individual 3rd-4th instar larvae, used only once, were placed on sand in a plastic cup (10 cm in diameter), 8 cm in front of, and equidistant from, two fruits that were 4 cm apart in all treatments. Immature green and red maturing fruits used in this experiment had not been attacked. Treatments 1 (small green vs. large

green fruit), and 2 (small red vs. large red fruit) were set up to test for any effect of host size on fruit choice by larvae, irrespective of fruit colour. Treatments 3 (large green vs. large red fruit), and 4 (small green vs. small red fruit) were used to test for any influence of host colour, independent of fruit size. The two final treatments 5 (a large green vs. a small red fruit) and 6 (a small green vs. a large red fruit) were set up to test for any interaction between fruit size and fruit colour. Larvae were considered to have chosen a fruit once they entered it.

3. We used the same experimental set-up to test the effect of fruit size (4-5 mm and 8-9 mm in diameter), foraging distance to the fruit and any interaction between these parameters, on larval foraging behaviour. Larvae were tested in one of the four following treatments. In treatment 1, one small and one large fruit were placed 4 cm apart and equidistant (either 4 or 8 cm) from the larva. In treatment 2, larvae were given a choice between two same-sized fruits (between 4 and 8 mm in diameter), one at 4 cm and the other at 8 cm from the larva. In treatment 3, larvae were given a choice between a large fruit at 4 cm and a small fruit at 8 cm while in treatment 4, the relative position of the two fruits was reversed.

Field experiment

To test if there was a larval preference for the largest fruits available, we conducted experiments in two natural bogs, near Notre Dame de Lourdes, Quebec. Cranberry fruits were randomly picked from plants on four occasions between 4th and 14th August 2000, brought back to the laboratory, and examined for the presence of *A. vaccinii* larvae inside the fruits. The diameter of all attacked fruits (varying from 3 to 29 per “site*day” combination; $\bar{x} \pm \text{s.e.} = 13.6 \pm 2.7$) and of 50 randomly chosen unattacked fruits was measured for each “site*day” combination.

Statistical Analysis

Statistical comparisons of the mean diameter of attacked and unattacked fruits in field experiments were conducted with ANOVA for Randomized Complete Block Design

with Subsampling (SAS GLM procedure; SAS 8.01, 1999). Differences in the number of fruits eaten as a function of the ratio Large Fruits/Total Fruits chosen by larvae were compared with ANOVA (Genmod procedure on SAS 8.01; SAS, 1999). Data on host choice were analysed using a chi-square goodness of fit test.

Results

Laboratory experiments

1. There was an inverse relationship between the size of fruit exploited by larvae and the total number of fruits required to complete larval development (Fig. 1; $\chi^2_1 = 30.69$, $p < 0.0001$). If larvae chose only small fruits (which was never the case) they would required 11.3 ± 1.1 fruits ($\bar{x} \pm \text{s.e.}$, extrapolated from the model) to complete development, approximately twice as many fruits as those larvae that always chose large fruits (5.4 ± 0.2 fruits).

2. When given a choice between a large and a small fruit equidistant away from the larvae, significantly more larvae chose the larger fruit when both fruits were either green (treatment 1) or red (treatment 2; Table 1). Fruit colour affected host acceptance as significantly more larvae entered green than red fruits, when fruit were the same size (Table 1; treatments 3 and 4). When larvae had the choice between a large green and a small red fruit, all of them entered the large green fruit (Table 1; treatment 5). In the last treatment (choice between large red vs. small green fruit), significantly more larvae entered the small green fruit (treatment 6), suggesting that fruit colour is a more important cue than fruit size. However, fruit size clearly does modify larval preference for green fruit since significantly more larvae entered a large red fruit in treatment 6 (i.e., large red vs. small green fruit) than in treatment 3 (i.e., large red vs. large green fruit; $\chi^2_1 = 5.68$, $p = 0.017$).

3-.When given a choice between a small and a large fruit the same distance away from the larvae, significantly more larvae chose the larger fruit (Table 2; treatment 1). When offered two equally sized fruits placed at different distances away, larvae chose the closer fruit significantly more often (Table 2; treatment 2). When the choice was between a large fruit close by and a more distant, small fruit, significantly more larvae entered the former (Table 2; treatment 3). In contrast when the larger fruit was farther away, the difference was not significant (Table 2; treatment 4). However, it is clear from a comparison of the results from treatments 2 and 4 that significantly more larvae will travel

a greater distance if the farther fruit is larger than the closer one (treatment 4; 31/54; treatment 2; 10/37; $\chi^2_1 = 8.19$, $p = 0.0042$).

In light of these results, we conducted another experiment to test if the distance between fruits could affect larval preference for green fruits. To test this hypothesis, we gave larvae a choice between a large (8 mm in diameter), unattacked red fruit close to the larvae (4 cm) and a small (4 mm diameter), green fruit placed 8 cm away. Significantly more larvae entered the large, red fruit (27/28; $\chi^2_1 = 24.14$, $p < 0.001$). Therefore, distance clearly modifies larval preference for green fruit since significantly more larvae entered a large red fruit in this experiment than when large red and small green fruit were equidistant (treatment 6, Table 1; $\chi^2_1 = 25.83$, $p < 0.0001$).

Field experiment:

In the field, there was no significant difference between the size of attacked and unattacked fruits (diam. \pm s.e.: 7.27 ± 1.48 mm vs. 6.97 ± 0.62 mm, respectively; Table 3).

Discussion

Our study demonstrates that, in general, *A. vaccinii* larvae select the largest fruit available, a foraging strategy that could reduce the risk of mortality during larval stages. However, larval food searching behaviour and food preference may be influenced by factors other than food size. For instance, our laboratory experiments indicate that, in terms of larval preference, there is an interaction between host colour and fruit size, since larvae prefer small, green fruit over large, red fruit. These findings suggest that *A. vaccinii* larvae are able to assess at least two cues simultaneously when choosing a new fruit, and that colour is a more important cue than size in the choice of fruit when they are at the same distance from the larva.

Assessing several cues simultaneously increases the probability that larvae will enter a fruit offering the highest nutritional value over time; choosing green fruit, regardless of size appears to be advantageous as it reduces the risk of entering a fruit that has been completely or partially eaten (i.e., with low nutritional input) or that is occupied by another larva. Fruit size becomes the dominant factor only when larvae have the choice between fruits of the same colour since, in this context, this parameter would generally be a good relative indicator of the fruit's nutritional value.

Larval food searching behaviour and food preference may also be affected by the distance between food patches as *A. vaccinii* larvae sometimes entered the closest, but not necessarily the largest, fruit available. These results are consistent with the theory of “predation risks foraging efficiency trade-off” since displacement distance may be directly related to predation risk (e.g., Walther and Gosler, 2001). Indeed, for *A. vaccinii* larvae, the potential advantages associated with choosing a large fruit may be reduced by short-term mortality risks if larvae have to move longer distances to find it. Such a trade-off between food quality and the distance to travel between food patches has been observed previously in birds (Levey *et al.*, 1984), mammals (Lima and Valone, 1986), and adult insects (Bernays *et al.*, 1997), but, to our knowledge, has never been demonstrated for insect larvae. This trade-off may also explain why, in our field experiments, we observed no

preference by larvae for the largest fruits available (i.e., larval distribution in the field was independent of fruit size). This lack of preference probably reflects a heterogeneous fruit distribution in the wild, and does not necessarily indicate that *A. vaccinii* larvae forage totally at random.

Our study also demonstrates that larvae are able to take into account at least three factors (in this case size and colour of fruit and the distance between fruits) when searching for food. The relative impact of each factor may vary depending on which factors are involved. For instance, fruit colour may be the dominant cue in some contexts (e.g., larvae prefer green fruit over red ones, regardless of size when fruits are equidistant from the larvae) but not in others (e.g., when given a choice between a large, red fruit placed close to the larvae and a small green fruit placed farther away, larvae choose the former). This plasticity in foraging behaviour by *A. vaccinii* larvae may represent a good strategy to maximise foraging efficiency in conditions of differing fruit and larval densities.

In our experiments, fruit choice by larvae explained only about 30% of the variance observed in the number of fruits larvae needed to complete their development. Other factors such as parental effects (genetic and non genetic) and/or sexual differences (see Slansky, 1993 and refs therein) could also affect the number of fruits eaten. For *A. vaccinii*, the choice of oviposition site by a female could reduce the number of fruits required for larval development, as neonate, *A. vaccinii* larvae exploit the fruit on which a female lays her egg. Further research is necessary to examine whether *A. vaccinii* females actually exhibit a preference for the largest fruits available, and whether there is any relationship between female oviposition behaviour and larval performance (as observed in certain other insect species; see Mayhew, 1997 and refs therein). Since this study demonstrates that distance between fruits may affect larval foraging behaviour, the spatial distribution as well as fruit density should be taken into account in any future work on female oviposition behaviour in fruit-grazing insect species in order to definitively establish the presence or absence of a relationship between female preference and offspring performance.

Acknowledgments

We thank Gaétan Daigle for help in statistical analysis. Thanks to Lalita Acharya, for helpful comments on earlier versions of the manuscript. This research was supported by research grants to JNM from NSERC and l'Association des Producteurs de Canneberges du Québec.

References

- Bardwell, C. J., and Averill, A. L. 1996. Effectiveness of larval defenses against spider predation in cranberry ecosystems. *Environmental Entomology*, **25**, 1083-1091.
- Bell, W. J. 1991. *Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources*. Chapman and Hall Ltd., London.
- Bernays, E. A., Angel, J. E., and Augner, M 1997. Foraging by the generalist grasshopper: the distance between food resources influences diet mixing and growth rate (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Behavior*, **10**, 829-840.
- Cohen, R. W., Walbauer, G. P., and Friedman, S. 1988. Natural diets and self-selection: *Heliothis zea* larvae and maize. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **46**, 161-171.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology*, **68**, 88-97.
- Damman, H. 1991. Oviposition behaviour and clutch size in a group-feeding pyralid moth, *Omphalocera munroei*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 193-204.
- Dethier, V. G. 1988. The feeding behavior of a polyphagous caterpillar (*Diacrisia virginica*) in its natural habitat. *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 1280-1288.
- Heinrich, B. 1979. Foraging strategies of caterpillars. Leaf damage and possible predator avoidance strategies. *Oecologia*, **42**, 325-337.
- Heinrich, B., and Collins, S. C. 1983. Caterpillar leaf damage, and the game of hide-and-seek with birds. *Ecology*, **64**, 592-602.
- Lasota, J. A. 1990. IPM in cranberries. In: *Monitoring and Integrated Management of Arthropod Pests of Small Fruit Crops*. Edited by N. J. Bostanian, L. T. Wilson, and T. J. Dennehy, Intercept Ltd., Andover, Hampshire. pp. 283-292.

- Levey, D. J., Moermond, T. C., and Denslow, J. S. 1984. Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology*, **65**, 844-850.
- Lima, S. L. 1998. Stress and decision-making under the risk of predation: recent developments from behavioural, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, **27**, 215-290.
- Lima, S. L., and Valone, T. J. 1986. Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **34**, 536-544.
- Marchand, D. and McNeil, J. N. Avoidance of intraspecific competition via host modification in a grazing, fruit-eating insect. *Animal Behaviour*, in press.
- Mayhew, P. J. 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, **79**, 417-428.
- Ohsaki, N., and Sato, Y. 1994. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology*, **75**, 59-68.
- Persson, L. 1993. Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey resource. *Oikos*, **68**, 12-22.
- Price, P. W., 1997. Insect ecology. 3rd edition. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Rausher, M. D. 1979. Egg recognition: its advantage to a butterfly. *Animal Behaviour*, **27**, 1034-1040.
- SAS Institute 1999. *version 8.01*. Cary, North Carolina: SAS Institute.
- Serrano, J. M., Delgado, J. A., Lopez, F., Acosta, F. J., and Fungairino, S. G. 2001. Multiple infestation by seed predators: the effect of loculate fruits on intraspecific insect larval competition. *Acta Oecologia*, **22**, 153-160.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science*, **210**, 1041-143.

- Sih, A., and McCarthy, T. M. 2002. Prey responses to pulses of risk and safety: testing the risk allocation hypothesis. *Animal Behaviour*, **63**, 437-443.
- Slansky, F. Jr. 1993. Nutritional Ecology: The Fundamental Quest for Nutrients. In: *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Edited by N. E. Stamp, and T. M. Casey, Chapman and Hall, New York. pp 29-91
- Stamp, N. E., and Bowers, M. D. 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia*, **88**, 325-330.
- Thompson, J. N. 1982. *Interaction and coevolution*. New York: Wiley.
- Turlings, T. C. J., and Benrey, B. 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Écoscience*, **5**, 321-333.
- Walther, B. A., and Gosler, A. G. 2001. The effects of food availability and distance to protective cover on the winter foraging behaviour of tits (Aves: *Parus*). *Animal Behaviour*, **129**, 312-320.
- Wratten, S. D., Edwards, P. J., and Winder, L. 1988. Insect herbivory in relation to dynamic changes in host plant quality. *Biological journal of the Linnean Society*, **35**, 339-350.

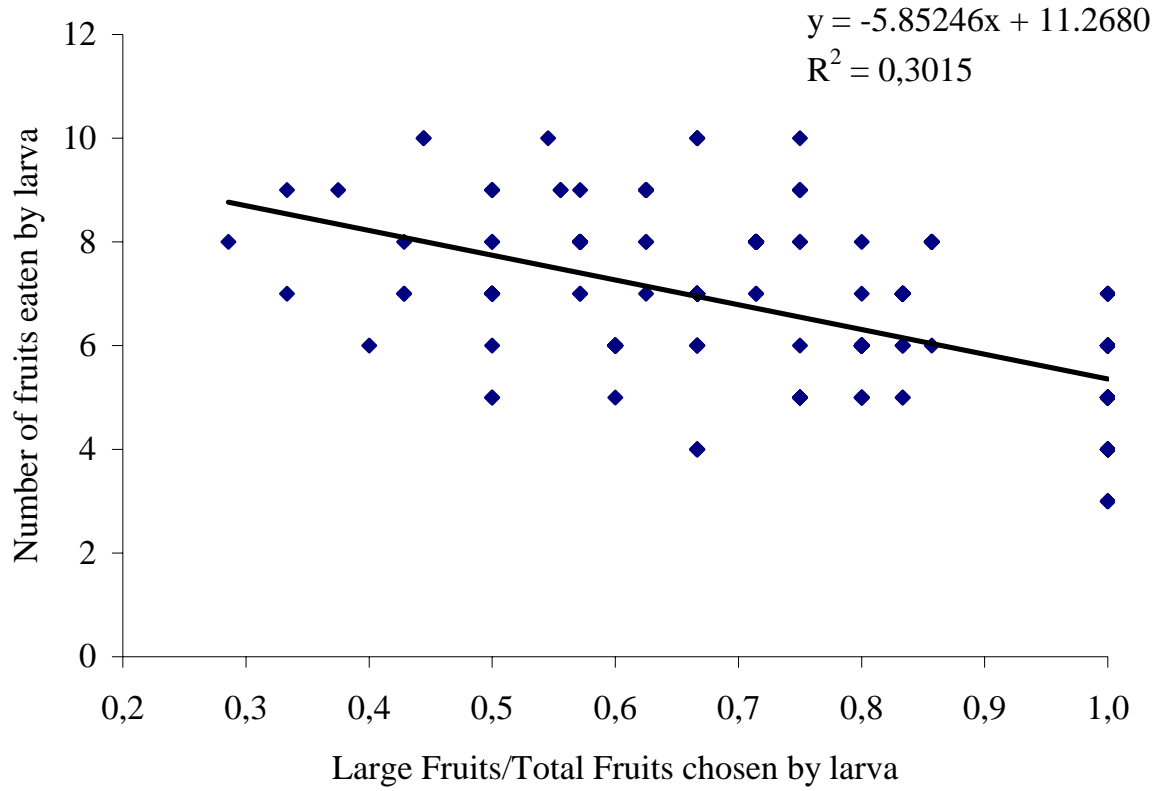


Figure 1: Effect of larval fruit choice on the number of fruits a larva needs to complete its development.

Table 1: Effect of fruit size and fruit colour on foraging behaviour of *A. vaccinii* larvae.

	Fruit choice				N	Number of larvae on		χ^2	p
	Fruit 1		Fruit 2			Fruit 1	Fruit 2		
	Size	Colour	Size	Colour					
<u>Fruit size effect</u>	Large	Green	Small	Green	26	18	8	3,85	< 0,05
	Large	Red	Small	Red	25	22	3	14,44	< 0,001
<u>Fruit colour effect</u>	Large	Green	Large	Red	25	24	1	21,16	< 0,001
	Small	Green	Small	Red	26	23	3	16	< 0,001
<u>Interaction Size/Colour</u>	Large	Green	Small	Red	24	24	0	24	< 0,001
	Small	Green	Large	Red	24	17	7	4,17	< 0,05

Table 2: Effect of fruit size and distance to travel on foraging behaviour of *A. vaccinii* larvae.

	Treatment	N	Results		χ^2	p
<u>Fruit size effect</u>	small fruit vs. large fruit	52	12	40	15,08	< 0,001
<u>Distance effect</u>	short distance vs. long distance	37	27	10	7,81	0,005
			Distance			
			short	long		
<u>Interaction between distance and fruit size</u>	large fruit	54	48	6	32,67	< 0,001
	small fruit	54	23	31	1,18	0,277

Table 3: Results of ANOVA for the effect of fruit state on fruit size.

Source	DF	SS	MS	F Value	Pr > F
Block ^a	9	1034631.55	114959.06	6.00	<.0001
Fruit State ^b	1	67390.78	67390.78	1.70	0.22
Exp. Error ^c	9	357372.35	39708.03		
Obs. Error	616	11800163.18	19156.11		
Total	635	14149424.51			

^a block = Date*Site

^b Fruit state means fruit with or without larva inside.

^c Experimental error = Date*Site*State

Chapitre V

Discussion générale

Cette étude a permis, en premier lieu, de déterminer certains facteurs affectant le comportement d'oviposition, et par la même occasion, la relation "préférence/performance" chez la pyrale de la canneberge, *A. vaccinii*. Les femelles, dans des conditions de laboratoire, ont une préférence pour les plus gros fruits présents dans l'environnement; ce choix permettant à leur progéniture d'acquérir un maximum d'énergie et de compléter plusieurs stades larvaires avant de devoir partir à la recherche d'un deuxième fruit. Cependant, en nature, cette préférence n'est pas exprimée car les femelles adoptent une stratégie consistant à pondre dans les premiers fruits présents dans la tourbière sauvage. Une telle stratégie peut néanmoins s'avérer efficace dans la mesure où les fruits de canneberges peuvent être rares certaines années, lorsque les conditions climatiques sont défavorables.

La différence observée dans le comportement de ponte exprimé par les femelles *A. vaccinii* en laboratoire et sur le terrain reflète vraisemblablement une plasticité du comportement entre deux stratégies d'oviposition, en relation avec deux facteurs pouvant limiter la ponte, à savoir la limite en œufs ("egg limitation") et la limite de temps ("time limitation"). La limite en œufs survient lorsqu'une femelle a pondu tous ses œufs avant que les ressources (i.e., hôtes de bonne qualité) soient épuisées (Rosenheim, 1996). Ainsi, le coût énergétique pour trouver un site de ponte est faible, comparé à celui associé à la production des œufs. Dans un tel scénario, il est attendu qu'une femelle soit très sélective dans son choix de site de ponte et que le nombre d'œufs pondus soit proportionnel au nombre d'hôtes présents dans l'environnement. A contrario, la limite de temps signifie que les femelles meurent ou ont perdu leurs capacités reproductrices avant d'avoir pondu tous leurs œufs (Sevenster *et al.*, 1998). Dans ce cas, les femelles sont généralement moins sélectives et présentent un taux constant d'œufs pondus, indépendamment de la densité d'hôtes présents dans l'environnement. Ces deux facteurs limitants peuvent influencer un même

individu de manière plus ou moins importante en fonction des conditions environnementales. Ainsi, les femelles d'*Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) qui ont généralement à se déplacer dans des habitats de faible qualité (i.e., faible quantité d'hôtes distribués dans quelques agrégats), présentent une stratégie de ponte limitée par le temps. Cependant, lorsque ces femelles sont placées dans un habitat de haute qualité, elles présentent une stratégie "limite en œufs"; ceci indiquant une plasticité comportementale des femelles dans leur recherche de site de ponte (Diaz-Fleischer et Aluja, 2003). Par analogie, on peut envisager, selon mes résultats, la même plasticité dans le comportement d'oviposition des femelles *Acrobasis vaccinii*. En effet, les conditions de laboratoire dans lesquelles les femelles étaient placées peuvent être considérées comme celles d'un habitat de haute qualité (p. ex. la présence de nombreux fruits, l'absence de prédateur, la réduction des dépenses énergétiques associées aux déplacements pour trouver des hôtes). Dans ce cas, les femelles accouplées tôt ont une préférence pour les plus gros fruits présents dans l'environnement, correspondant à une stratégie de ponte "limite en œufs". Par contre, sur le terrain, les fruits, distribués en agrégats de densité variable, constituent un habitat de faible qualité et les femelles ne présentent plus de préférence dans leur choix de sites de ponte (stratégie "limite en temps"). En ce sens, la plasticité comportementale des femelles chez les espèces parasites (Diaz-Fleischer et Aluja, 2003) serait également observable chez les espèces dites "grazer". Pour poursuivre l'étude de l'impact de ces deux facteurs (œuf et temps) sur le comportement de ponte d'*A. vaccinii*, il serait nécessaire de compléter les études présentées ici par de nouvelles expériences en laboratoire afin de faire varier artificiellement la qualité de l'habitat (p. ex. le nombre de fruits, la taille des fruits, la distance entre les agrégats de fruits). Ceci permettrait de déterminer plus précisément si le caractère imprévisible de la qualité de l'habitat (i.e., grande variabilité dans le nombre de fruits produits en fonction des conditions climatiques) a conduit à l'adoption par les femelles de la pyrale de la canneberge de la stratégie "limite de temps". Il serait alors intéressant de noter si le patron journalier de ponte observé en laboratoire (i.e., une moyenne de 10 à 20 œufs pondus quotidiennement durant les dix premiers jours après accouplement puis diminution progressive les dix jours suivants; Marchand et McNeil, données non publiées), est maintenu lorsque les femelles se trouvent dans un environnement défavorable (i.e., stratégie "limite de temps").

La seconde partie de cette étude doctorale portait sur l'importance relative de plusieurs indices utilisés par les larves pour maximiser leur recherche de nourriture tout en diminuant leurs risques de mortalité (i.e., prédation et compétition intraspécifique). Il a notamment été démontré que les larves d'*A. vaccinii* induisent un changement de couleur (du vert au rouge) des fruits de canneberge qu'elles attaquent. Cette modification de la couleur de l'hôte constitue un indice pour les larves conspécifiques qui préfèrent se diriger vers des fruits sains et s'y alimenter. Ce changement permet ainsi à une larve de réduire ses risques de compétition intraspécifique en dissuadant ses conspécifiques de se diriger non seulement vers le fruit dans lequel elle se trouve mais aussi vers les fruits sains entourant ce fruit. D'autre part les larves sont capables d'utiliser plusieurs indices (i.e., taille et couleur des fruits, distance à parcourir) pour se diriger vers une source de nourriture. L'interaction entre ces différents indices a permis de déterminer l'importance relative de chacun. Ainsi, les indices relatifs aux risques de mortalités (couleur du fruit; distance à parcourir) ont un plus grand impact que la quantité de nourriture (taille de fruit) sur la réponse comportementale des larves.

Il serait maintenant intéressant de compléter cette étude sur le comportement larvaire par, notamment, une série d'expériences sur les possibles changements du profil chimique du fruit après une attaque. L'aspect visuel est un important facteur influençant le choix des larves. Cependant, il est possible que des modifications chimiques du fruit soient associées à ce changement de couleur et servent également d'indices. Des études préliminaires, à l'été 2001, tendaient à démontrer l'absence de telles informations chimiques mais d'autres études sur ce sujet sont nécessaires pour compléter l'identification les facteurs impliqués dans ce processus de modification de l'hôte conduisant à une réduction des risques de compétition intraspécifique. Il serait aussi intéressant de mesurer ces changements physico-chimiques des fruits et la réponse comportementale des larves en fonction des différents stades larvaires. Un changement de profil des émissions volatiles d'un fruit suite à une attaque larvaire a déjà été mis en évidence chez d'autres espèces (p. ex. Boevé *et al.*, 1996; Hern et Dorn, 2001) et peut influencer le comportement de ponte des femelles (Hern et Dorn, 2002).

D'autre part, dans ce chapitre III, le changement de couleur des fruits a uniquement été abordé dans un contexte de compétition intraspécifique. Il serait aussi intéressant, dans un premier temps, de voir l'impact de cet indice sur la recherche de nourriture chez d'autres insectes frugivores s'attaquant à la canneberge. En étudiant le comportement larvaire de la tordeuse de la canneberge, *Rhopobota naevana* (Lepidoptera: Tortricidae) (dont les larves de la deuxième génération peuvent se nourrir de fruits; Tomlinson, 1982) en fonction de la couleur du fruit (vert ou rouge), il serait alors possible d'évaluer l'impact de ce changement de l'hôte sur la réduction de risque de compétition inter-spécifique. Dans un deuxième temps, il serait également très intéressant d'évaluer l'impact de ce changement de couleur sur d'éventuels prédateurs. Par exemple, les araignées sont les prédateurs généralistes les plus abondants dans les cultures de canneberge (voir Bardwell et Averill, 1996). Or, Nakamura et Yamashita (2000) ont mis en évidence que l'araignée sauteuse, *Hasarius adansoni* (Araneae, Salticidae), peut discriminer différentes couleurs, notamment le rouge et le vert. Il est ainsi tout à fait envisageable que les sites où la densité de larves d'*A. vaccinii* est élevée soient perçus par des araignées grâce au changement de couleur des fruits et représentent pour ces dernières des lieux privilégiés de chasse. Une étude sur l'importance de tels signaux dans la recherche de proies par les prédateurs de la pyrale de la canneberge permettrait ainsi de déterminer plus précisément le véritable impact de cette modification de l'hôte sur la survie larvaire d'*A. vaccinii*. D'autre part, il serait aussi intéressant d'étudier l'effet du changement de couleur des fruits induit par les larves sur leurs risques d'être mangées par des vertébrés frugivores, notamment les oiseaux. En effet, les fruits rouges sont généralement plus visibles que les fruits verts et sont, de ce fait, préférés par les oiseaux frugivores (voir Willson et Whelan, 1990 et références citées). Si la pression de prédation exercée par les oiseaux est forte, les avantages conférés à la larve par le rougissement des fruits tels que la réduction de la compétition intraspécifique (chapitre III) ou une réduction du temps de développement larvaire (i.e., la température de l'environnement de la larve peut augmenter par le fait que les fruits rouges absorbent plus de radiations solaires et sont donc plus chauds que les fruits pâles; Janzen, 1983, Feder, 1997) pourraient alors être moins importants que les désavantages induits par une augmentation du risque de prédation. Par conséquent, une étude de l'effet du rougissement des fruits sur la recherche de nourriture des vertébrés frugivores pourrait également aider à

mieux évaluer l'impact de ce changement de couleur sur la survie larvaire de la pyrale de la canneberge.

Dans cette thèse, les comportements de ponte des femelles et de recherche de nourriture des larves ont été abordés sous l'angle d'une étude fondamentale de l'écologie de la pyrale de la canneberge. L'approche appliquée apparaît aussi très importante à prendre en compte dans la mesure où cette espèce est l'un des principaux ravageurs retrouvés dans les productions de la canneberge, *Vaccinium macrocarpon* (Eck, 1990). Jusqu'à présent l'utilisation d'insecticides est la principale approche pour lutter contre ce ravageur et leur application dans les champs est conseillée, dans certains cas, après avoir trouvé deux œufs d'*A. vaccinii* sur un total de cent fruits observés (Eck, 1990). Des progrès réalisés au cours de la dernière décennie, dont l'identification de la phéromone sexuelle femelle (McDonough *et al.*, 1994) et des ennemis naturels (Simser, 1994; Murray *et al.*, 1996) de la pyrale de la canneberge, permettent d'envisager des moyens de lutte biologique contre ce ravageur. Par exemple, l'utilisation de phéromone sexuelle de synthèse dans des programmes de piégeage de masse ou de perturbation des accouplements (Kennedy, 1981; McNeil, 1991 et références citées) permettrait d'envisager une réduction de la population d'*A. vaccinii* dans les productions.

Les résultats de la présente thèse pourraient également avoir une incidence positive sur les approches permettant un meilleur dépistage et un meilleur contrôle des populations de la pyrale de la canneberge. Dans les productions commerciales de canneberge, nous avons observé la même relation entre la période d'oviposition d'*A. vaccinii* et la phénologie de la canneberge *V. macrocarpon* (Marchand et McNeil, données non publiées) que celle observée dans la tourbière sauvage avec *V. oxycoccos* (i.e., les femelles sont accouplées et commencent à pondre sur les premiers fruits disponibles; parfois même avant, sur les fleurs et les "fruit set"; chapitre II). Par conséquent, l'utilisation, dès la période de floraison, de pièges contenant de gros fruits de canneberges constituerait des attractifs pour les femelles fertiles et contribuerait à une réduction importante du niveau d'infestation de ce ravageur dans les champs de culture. Les fruits utilisés dans les pièges pourraient provenir de tourbières sauvages dans la mesure où la phénologie de *V. oxycoccos* précède généralement

celle de *V. macrocarpon* de deux à trois semaines (observations personnelles). Afin de maximiser l'efficacité de tels pièges, il serait intéressant de déterminer les indices utilisés par les femelles *A. vaccinii* pour leur recherche de sites d'oviposition. Si, comme chez d'autres espèces (Averill *et al.*, 1988; Landolt et Reed, 1990; Díaz-Fleischer *et al.*, 2000 et références citées) les femelles détectent la présence de fruits grâce à des indices chimiques attractifs émis par ces derniers, la synthèse de ces composés permettrait d'utiliser des leurres chimiques pour attirer les femelles dans les pièges. Une telle approche serait plus facile d'application et permettrait de diffuser une dose précise et constante des composés chimiques attractifs, paramètre important pour effectuer une lutte biologique efficace. Cette nouvelle approche dans les productions de canneberge serait encore plus efficace si les producteurs utilisaient des souches tardives de *V. macrocarpon* afin d'allonger la période d'action d'une telle méthode de piégeage (i.e., entre la période d'accouplement du ravageur et l'arrivée des premiers fruits dans les champs).

Dans le troisième chapitre de ma thèse, il a clairement été mis en évidence que le rougissement prématuré des fruits de *V. oxycoccos* pouvait être induit par l'attaque des larves d'*A. vaccinii*. Des observations dans les productions de canneberge suggèrent que la même modification de couleur survient aussi chez les fruits de *V. macrocarpon* (Brodell et Roberts, 1984; observations personnelles). Cet indice visuel constituerait donc, pour les producteurs, un moyen de déterminer les zones où les niveaux d'infestation sont les plus élevés. Par exemple, mes observations me laissent à penser que les bordures de champs sont des zones où le pourcentage de fruits rouges apparaît le plus élevé. Ces observations sont en accord avec des études démontrant un effet de bordure chez d'autres espèces (i.e., les femelles pondent et/ou les individus se retrouvent préférentiellement sur les plantes à la périphérie des sites; p. ex. Courtney et Courtney, 1982; Cusson *et al.*, 1990) mais restent à être confirmées par des études sur le terrain. S'il s'avère que les zones de fortes infestations sont les mêmes d'une année à l'autre, le fait de les déterminer permettra d'agir plus efficacement et à moindre coût contre le ravageur. Ainsi, les pièges et/ou la pulvérisation d'insecticides pourraient être restreints à ces zones de forte infestation.

La prédation semble être un facteur qui a pu influencer, au cours de l'évolution, le comportement de recherche de nourriture des larves *A. vaccinii* (chapitre IV) et la présence de nombreuses toiles d'araignées dans les tourbières sauvages (observations personnelles) semble témoigner de l'importance de la pression exercée par la prédation dans cet environnement (en plus de celle exercée par les araignées chassant activement; Bardwell et Averill, 1996). Or l'utilisation d'insecticides réduit non seulement les populations de ravageur mais également celles des ennemis naturels dans les cultures de canneberge. J'en veux pour preuve le fait que la prédation des prépuces de la pyrale de la canneberge dans le sol (sans doute par des larves de carabidae; Marchand et McNeil, données non publiées) a pu être observée dans les tourbières sauvages mais pas dans les cultures commerciales. Suite à des études fondamentales comme celles présentées dans ma thèse, il apparaît donc possible d'élaborer une approche visant à lutter efficacement contre *A. vaccinii* tout en réduisant la quantité d'insecticide utilisée. Ainsi, une approche combinée utilisant à la fois les pièges à phéromone et les pièges "à fruits" dans les zones à forte infestation préalablement déterminées permettrait très vraisemblablement de réaliser des programmes de lutte biologique efficaces, d'autant plus que les populations d'ennemis naturels (i.e., prédateurs et parasitoïdes) pourraient induire un fort taux de mortalité de la pyrale de la canneberge.

Références

- Averill, A. L., Reissig, W. H., et Roelofs, W. L. 1988. Specificity of olfactory receptors in the tephritid fruit fly, *Rhagoletis pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **47**, 211-222.
- Bardwell, C. J., et Averill, A. L. 1996. Effectiveness of larval defenses against spider predation in cranberry ecosystems. *Environmental Entomology*, **25**, 1083-1091.
- Boevé, J. L., Lengwiler, U., Tollsten, L., Dorn, S., et Turlings, T. C. J. 1996. Volatiles emitted by apple fruitlets infested by larvar of the european apple sawfly. *Phytochemistry*, **42**, 373-381.
- Brodel, C. F., et Roberts, S. L. 1984. *The cranberry fruitworm.*: Massachusetts Cranberry Experiment Station Publication.
- Courtney, S. P., et Courtney, S. 1982. The 'edge effect' in butterfly oviposition: causality in *Anthocharis cardamines* and related species. *Ecological Entomology*, **7**, 131-137.
- Cusson, M., Vernon, R. S., et Roitberg, B. D. 1990. A sequential sampling plan for adult tuber flea beetles (*Epitrix tuberis* Gentner): dealing with "edge effects". *Canadian Entomologist*, **122**, 537-546.
- Diaz-Fleisher, F., et Aluja, M. 2003. Behavioural plasticity in relation to egg and time limitation: the case of two fly species in the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Oikos*, **100**, 125-133.
- Díaz-Fleischer, F., Papaj, D. R., Prokopy, R. J., Norrbom, A. L., et Aluja, M. 2000. Evolution of fruit fly oviposition behavior. Dans: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*, Édité. par M. Aluja, and A. Norrbom, CRC Press, Boca Raton. pp. 811-841.

- Eck, P. 1990. *The American cranberry*. Rutgers University Press, New Brunswick, NJ.
- Feder, M. E. 1997. Necrotic fruit: a novel model system for thermal ecologists. *Journal of Thermal Biology*, **22**, 1-9.
- Hern, A., et Dorn, S. 2001. Induced emissions of apple fruit volatiles by the codling moth: changing patterns with different time periods after infestation and different larval instars. *Phytochemistry*, **57**, 409-416.
- Hern, A., et Dorn, S. 2002. Induction of volatile emissions from ripening apple fruits infested with *Cydia pomonella* and the attraction of adult females. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **102**, 145-151.
- Janzen, D. H. 1983. Physiological ecology of fruits and their seeds. Dans *Physiological plant ecology III. Vol. 12C of Encyclopedia of plant physiology*, Édité par O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler, Springer, New York. pp. 625-655.
- Kennedy, J. W. 1981. Practical application of pheromone in regulatory pest management programs. Dans: *Management of insect pests with semiochemicals*, Édité par E. R. Mitchell, Plenum Press, New York. pp. 1-11.
- Landolt, P. J., et Reed, H. C. 1990. Behavior of papaya fruit fly (Diptera: Tephritidae): Host finding and oviposition. *Environmental Entomology*, **19**, 1305-1310.
- McDonough, L. M., Averill, A. L., David, H. G., Smithhisler, C. L., Murray, D. A., Chapman, P. S., Voerman, S., Dapsis, L. J., et Averill, M. M. 1994. Sex pheromone of cranberry fruitworm *Acrobasis vaccinii* Riley (Lepidoptera: Pyralida). *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 3269-3278.
- McNeil, J. N. 1991. Behavioral ecology of pheromone-mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps. *Annual Review of Entomology*, **36**, 407-430.

- Murray, D. A., Kriegel, R. D., Johnson, J. W., et Howitt, A. J. 1996. Natural enemies of cranberry fruitworm *Acrobasis vaccinii*, (Lepidoptera: Pyralidae) in Michigan highbush blueberries. *The Great Lakes Entomologist*, **29**, 81-86.
- Nakamura, T., et Yamashita, S. 2000. Learning and discrimination of colored papers in jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Journal of Comparative Physiology A*, **186**, 897-901.
- Rosenheim, J. A. 1996. An evolutionary argument for egg limitation. *Evolution*, **50**, 2089-2094.
- Sevenster, J. G., Ellers, J., et Driessen, G. 1998. An evolutionary argument for time limitation. *Evolution*, **52**, 1241-1244.
- Simser, D. 1994. Parasitism of cranberry fruitworm (*Acrobasis vaccinii*; Lepidoptera: Pyralidae) by endemic or released *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *The Great Lakes Entomologist*, **27**, 189-196.
- Tomlinson, W. E. Jr. 1982. *Cranberry insects*. Cooperative Extension Services, University of Massachusetts.
- Willson, M. F., et Whelan, C. J. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist*, **136**, 790-809.