

Université de Montréal

**Écologie saisonnière des parasitoïdes
des œufs de l'arpenteuse de la pruche**

par
Simon Legault

Département de sciences biologiques
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en sciences biologiques

Décembre, 2011

© Simon Legault, 2011

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :
Écologie saisonnière des parasitoïdes des œufs de l'arpeuse de la pruche

Présenté par :
Simon Legault

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Stéphanie Pellerin, président-rapporteur
Jacques Brodeur, directeur de recherche
Christian Hébert, codirecteur
Guy Boivin, membre du jury

Résumé

Cette étude porte sur l'écologie saisonnière des parasitoïdes des œufs de l'arpenreuse de la pruche (Lepidoptera : Geometridae), un important défoliateur du Québec (Canada). Premièrement, nous décrivons les patrons saisonniers de parasitisme d'hôtes sentinelles par *Telenomus coloradensis*, *T. droozi*, *T. flavotibiae* (Hymenoptera : Scelionidae), et *Trichogramma* spp., dans la région du Bas-Saint-Laurent. *Telenomus flavotibiae* et *Trichogramma* spp. parasitent rarement les œufs de l'arpenreuse de la pruche alors que *T. coloradensis* et *T. droozi* sont très abondants au printemps. En laboratoire, la convenance des hôtes pour *T. coloradensis* diminue rapidement avec leur développement embryonnaire au printemps, affectant négativement les niveaux de parasitisme, ainsi que la survie, la taille, le temps de développement et la longévité de la progéniture. *Telenomus coloradensis* et *T. droozi* sont actifs très tôt en saison, alors que les températures sont froides (4°C) pour profiter du développement embryonnaire peu avancé de l'hôte. À partir de paramètres empiriques, nous estimons que la progéniture de *T. coloradensis* issue du parasitisme printanier émerge au milieu de l'été, alors que l'hôte est totalement absent de l'environnement forestier. La nouvelle génération de femelles serait donc susceptible d'entrer précocement en diapause reproductive. D'ailleurs, nos résultats de laboratoire démontrent qu'une période de privation d'hôtes affecte négativement l'activité parasitaire de *T. coloradensis*. Ce phénomène pourrait expliquer les niveaux très faibles de parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche à l'automne. Étonnamment toutefois, les hôtes en début de diapause (à l'automne) sont de meilleure qualité énergétique que les hôtes en post-diapause (au printemps). Alors que des études précédentes ont démontré que *T. coloradensis* peut survivre à l'hiver en tant qu'immaturation à l'intérieur des hôtes, nos résultats indiquent que ce sont principalement les femelles fertilisés qui passent l'hiver en diapause reproductive, avec un point de surfusion automnal moyen de -30,6°C.

Mots clés : Écologie saisonnière, arpenreuse de la pruche, *Telenomus*, contrôle naturel, réponse thermique, qualité de l'hôte, disponibilité de l'hôte, biologie hivernale.

Abstract

This study focuses on the seasonal ecology of egg parasitoids of the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae), a major forest defoliator in the province of Quebec (Canada). At first, we describe the seasonal occurrence of parasitism in sentinel hosts by *Telenomus coloradensis*, *T. droozi*, *T. flavotibiae* (Hymenoptera: Scelionidae) and *Trichogramma* spp., in the Lower St. Lawrence region. *Telenomus flavotibiae* and *Trichogramma* spp. rarely parasitize eggs of the hemlock looper, while *T. coloradensis* and *T. droozi* are very abundant in spring. In the laboratory, the host suitability for *T. coloradensis* decreases rapidly with their embryonic development in spring, affecting negatively the levels of parasitism, as well as the survival, size, development time and longevity of offspring. Accordingly, female *T. coloradensis* and *T. droozi* are active very early in season, when temperature is cold (4° C), presumably to benefit from low embryonic development of the host. From developmental parameters measured in the laboratory, we estimate that the spring progeny of *T. coloradensis* emerges in mid-summer, when eggs of the hemlock looper are totally absent from the forest environment. The new generation of female parasitoids is thus expected to enter in a early reproductive diapause : our laboratory results show that an extended host deprivation period negatively affects parasitism by *T. coloradensis*. This may contribute to explain the very low levels of parasitism of hemlock looper eggs in fall. Our laboratory tests also show that unfertilized eggs in the fall do not allow the development of *T. coloradensis*. Surprisingly, however, host eggs in early-diapause (in autumn) are energetically more suitable than hosts in post-diapause (in spring). While previous studies have shown that *T. coloradensis* may overwinter as immature eggs inside the host, our field and laboratory results indicate that it is mainly the fertilized females of this species that overwinter in reproductive diapause, with a supercooling point of -30.6 °C in fall.

Key words: Seasonal ecology, hemlock looper, *Telenomus*, natural control, thermal response, host quality, host availability, winter biology.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Table des matières	v
Liste des tableaux	vii
Liste des figures	viii
Liste des abréviations	x
Avant propos	1
1. Chapitre 1 : Introduction	2
1.1 Introduction générale.....	2
1.2 Les parasitoïdes d'œufs	4
1.2.1 Qu'est-ce qu'un parasitoïde ?.....	4
1.2.2 La famille des Scelionidae	5
1.2.3 Maturation des œufs chez la femelle et effets de la privation d'hôtes	6
1.2.4 Localisation des hôtes	7
1.2.5 Convenance de l'hôte et comportement d'oviposition.....	8
1.2.6 Développement de l'œuf à l'adulte	9
1.2.7 Biologie hivernale	11
1.3 Le système biologique à l'étude.....	13
1.3.1 Cycle de vie de l'arpeuse de la pruche et épidémiologie	13
1.3.2 Le parasitisme des œufs de l'arpeuse de la pruche	16
1.4 Problématique, hypothèses et objectifs	17

2. Chapitre 2 : Seasonal ecology of <i>Telenomus</i> spp. (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasitoids of the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae).....	20
Abstract.....	21
Résumé.....	21
Introduction.....	22
Material and Methods.....	24
Results.....	29
Discussion.....	32
Acknowledgments.....	37
3. Chapitre 3 : Effects of seasonal variations in host quality and availability on parasitism by the egg parasitoid <i>Telenomus coloradensis</i> (Hymenoptera: Scelionidae)	48
Abstract.....	49
Résumé.....	49
Introduction.....	50
Material and Methods.....	52
Results.....	57
Discussion.....	59
Acknowledgments.....	62
4. Chapitre 4 : Conclusion.....	67
4.1 Conclusion générale.....	67
4.2 Simulation du parasitisme printanier par <i>Telenomus coloradensis</i> le long d'un gradient latitudinal	71
4.2.1 Mise en contexte.....	71
4.2.2 Objectifs.....	72
4.2.3 Prémisses du modèle et méthodes de calculs.....	72
4.2.4 Résultats et discussion.....	74
4.2.5 Perspectives.....	76
Références.....	83

Liste des tableaux

Table 2.1: Mean number of hemlock looper eggs in sentinel traps exposed to parasitism in three localities of the Lower St.Lawrence region in eastern Québec, Canada from 2003 to 2005.	38
Table 2.2: Results of the three-way ANOVA comparing the proportion of ovipositing females and levels of parasitism as a function of temperature, replication and <i>Telenomus</i> species (<i>T. coloradensis</i> and <i>T. droozi</i>) (fixed factors) collected at Rivière-Ouelle in spring 2004.	39
Table 2.3: Results of the ANOVA on the development time of <i>Telenomus coloradensis</i> as a function of temperature and parasitoid sex	40
Tableau 4.1. Méthodologie utilisée pour simuler le parasitisme printanier quotidien des œufs de l'arpenreuse de la pruche par <i>T. coloradensis</i> le long d'un gradient latitudinal au Québec.	77
Tableau 4.2. Périodes simulées d'émergence de la progéniture mâle et femelle issue du parasitisme printanier par <i>T. coloradensis</i> sous les latitudes de Québec, Rivière-du-Loup, Gaspé et Blanc-Sablon entre 2000 et 2010.	79

Liste des figures

- Fig. 1.1 :** Femelles *Telenomus coloradensis* et œufs diapausants de l'arpenteuse de la pruche..... 3
- Fig. 1.2 :** Schéma représentant la séquence du comportement d'oviposition de *Telenomus* spp. 10
- Fig. 2.1.** Parasitism of hemlock looper egg per week in sentinel traps exposed in three localities of the Lower St. Lawrence region in eastern Québec, Canada, from 2003 to 2005. 41
- Fig. 2.2:** Mean air temperature in Rivière-du-Loup (A) and seasonal changes in the percentage of parasitism / week of hemlock looper eggs from sentinel traps exposed from April 2003 to July 2005 in L'Isle-Verte, Rivière-Ouelle and Rivière-du-Loup by *Telenomus coloradensis* (B), *Telenomus droozi* (C), *Telenomus flavotibiae* (D) and *Trichogramma* spp. (E)..... 42
- Fig. 2.3:** Number of *Telenomus* spp. males and females captured using a sweep net at Rivière-Ouelle from April 30 to August 4 in 2004. 44
- Fig. 2.4:** Effect of constant temperature on the number of parasitized eggs over an 8 h exposition period and on the proportion of ovipositing *Telenomus* spp. females 45
- Fig. 2.5:** Parasitism of batches of 20 post-diapausing eggs offered periodically to overwintered *T. coloradensis* females exposed to natural conditions in Montréal, Canada in spring 2011. 46
- Fig. 2.6:** Seasonal activity windows of hemlock looper egg parasitoids in the Lower St. Lawrence Region, Québec. 47
- Fig. 3.1:** Proportion of ovipositing females, their corresponding mean oviposition rate, and mean successful parasitism rate of 6-11 day-old *T. coloradensis* females exposed to either 30 fertilized early-diapausing or 30 unfertilized hemlock looper eggs. 63

Fig. 3.2: A) Proportion of ovipositing females, their corresponding mean oviposition rates, and mean successful parasitism rates of 2-9 day-old *T. coloradensis* females exposed to either 30 early-diapausing or 30 post-diapausing hemlock looper eggs. B) Mean F₁ successful emergence rates and mean hind tibia lengths of females and males of *T. coloradensis* progeny emerging from either early-diapausing or post-diapausing hemlock looper eggs. 64

Fig. 3.3: A) Proportion of *T. coloradensis* ovipositing females exposed to varying hemlock looper egg developmental stages, their corresponding mean oviposition rates, mean successful parasitism rates and mean host-hatching rates. Horizontal filled line represents mean host-hatching rate of control egg cards. B) Mean successful emergence rates and mean hind tibia length. C) Mean development time from egg to adult emergence and D) mean longevity without food provision of *T. coloradensis* male progeny emerging from host developmental stages..... 65

Fig. 3.4: A) Proportion of ovipositing females, their corresponding mean oviposition rates, and mean successful parasitism rates of either 8-11 or 53-55 day-old *T. coloradensis* females exposed to 30 early-diapausing hemlock looper eggs. B) Mean residual egg load of those *T. coloradensis* females dissected after test. 66

Fig. 4.1 : Résultats du modèle de simulation pour les moyennes du parasitisme quotidien au printemps (PQP) des œufs de l'arpenteuse de la pruche par une femelle hivernante *T. coloradensis* et de la période d'émergence des femelles de la progéniture correspondante en utilisant les températures moyennes quotidiennes d'Environnement Canada des stations météorologiques de Québec, Rivière-du-Loup, Gaspé et Blanc-Sablon..... 80

Fig. 4.2 : Sommations du nombre d'œufs parasités par une femelle *T. coloradensis* au cours d'une saison d'activité pour les quatre régions simulés par le modèle. Les chiffres au dessus des histogrammes représentent le nombre d'années simulées entre 2000 et 2010..... 81

Fig. 4.3 : Simulation du nombre de degré-jours accumulés au dessus de 8,62°C (DJA_{>8,62°C}) après le 30 août pour la province du Québec en utilisant le logiciel BioSIM 10. 82

Liste des abréviations

ADD	<i>Accumulated degree-day</i>
ANCOVA	Analyse de covariance (<i>Analysis of covariance</i>)
ANOVA	Analyse de variance (<i>Analysis of variance</i>)
AI	<i>Activity index</i>
CDH	Contrainte du parasitisme due au développement de l'hôte
DJA	Degré-jours accumulés
DR	<i>Developmental rate</i>
<i>F</i>	Statistique de Fisher
F ₀	Génération parentale
F ₁	Première génération filiale
IA	Index d'activité
K	Besoins thermiques pour le développement (constante thermique)
MAT	<i>Mean air temperature</i>
PQP	Parasitisme quotidien au printemps
RH	Humidité relative (<i>Relative humidity</i>)
RT	Réponse thermique
SD	Écart type (<i>Standard deviation</i>)
SE	Erreur standard (<i>Standard error</i>)
spp.	Espèces
T ₀	Seuil thermique (en degré Celsius)
TD	Taux de développement
TMQ	Température moyenne quotidienne
χ^2	Statistique de Khi carré

À Naomy

Avant propos

Les travaux présentés dans ce mémoire s'inscrivent en partie dans la démarche d'acquisition d'outils d'aide à la décision du Consortium de recherche sur les insectes forestiers (iFor), issu d'une concertation entre le milieu universitaire, l'industrie forestière et les gouvernements fédéraux et provinciaux (www.consortiumifor.ulaval.ca).

Ce mémoire de maîtrise comprend trois chapitres. Le chapitre 1 présente une revue de la littérature associée à la problématique et au système biologique à l'étude. Les chapitres 2 et 3, qui découlent de travaux de terrain et de laboratoire s'étalant sur plusieurs années, ainsi que d'une recherche bibliographique constante, ont été rédigés sous forme d'articles scientifiques dans la perspective d'en publier les résultats dans des revues spécialisées. La conclusion présente une synthèse des résultats et propose un modèle de simulation basé sur certaines de nos données empiriques.

Bien que certaines données présentées au chapitre 2 m'ont été fournies en cours de route par Julie Blais, ancienne étudiante à la maîtrise de Jacques Brodeur et Christian Hébert (données des expériences décrites aux sections 2.2.1 et 2.2.2.), l'élaboration du projet de recherche, le reste du travail de terrain et de laboratoire, la compilation des données, l'analyse des résultats et la rédaction de ce mémoire ont été réalisés en totalité par moi-même. Mon directeur de recherche Jacques Brodeur, mon co-directeur Christian Hébert, et Richard Berthiaume, coordonnateur du Consortium de recherche iFor, ont su me guider tout au long de ce processus par leurs conseils et commentaires, autant par rapport à l'élaboration des protocoles expérimentaux qu'à la rédaction des deux manuscrits présentés aux chapitres 2 et 3.

1. Chapitre 1 : Introduction

1.1. Introduction générale

Les épidémies d'insectes constituent l'une des principales perturbations naturelles en forêt boréale (Fleming et Candau 1998, Volney et Fleming 2000). À titre indicatif, les pertes économiques annuelles liées aux insectes et aux maladies des arbres en Amérique du Nord sont environ cinq fois plus importantes que celles attribuées aux feux de forêt (Dale et al. 2001). Au Canada, les dommages liés aux épidémies d'insectes sont à l'échelle de l'immensité des forêts: on estime ainsi que les pertes se chiffrent entre 48 et 62 millions de mètres cubes de bois par année (Coulombe 2004).

À l'est du Canada, l'arpeuse de la pruche, *Lambdina fuscellaria* (Guenée) (Lepidoptera : Geometridae) constitue l'un des principaux insecte défoliateur des forêts de sapin baumier. Les infestations surviennent de façon soudaine, sont intenses et de courte durée (Carroll 1956, MacLean et Ebert 1999, Iqbal et al. 2011). Par exemple, entre 1998 et 2002, une épidémie sur la Côte Nord du Québec a atteint, à son apogée, une superficie de 925 000 hectares et causé des pertes évaluées entre 9 et 16 millions de mètres cubes de matières ligneuses, au point où un programme de pulvérisations aériennes d'insecticide biologique (*Bacillus thuringiensis* kurstaki ou Bt) a dû être mis en place pour protéger 50 000 hectares des superficies affectées (Gouvernement du Québec 2005d). Dans certains cas, par contre, des épidémies anticipées se sont effondrées de façon spectaculaire au printemps suite à une mortalité importante des œufs de l'arpeuse de la pruche, attribuables à des parasitoïdes du genre *Telenomus* Haliday (Hymenoptera : Scelionidae) (Fig. 1.1). Cela a eu pour conséquence d'annuler en grande partie les programmes de pulvérisations préparés (Hébert et al. 2001).

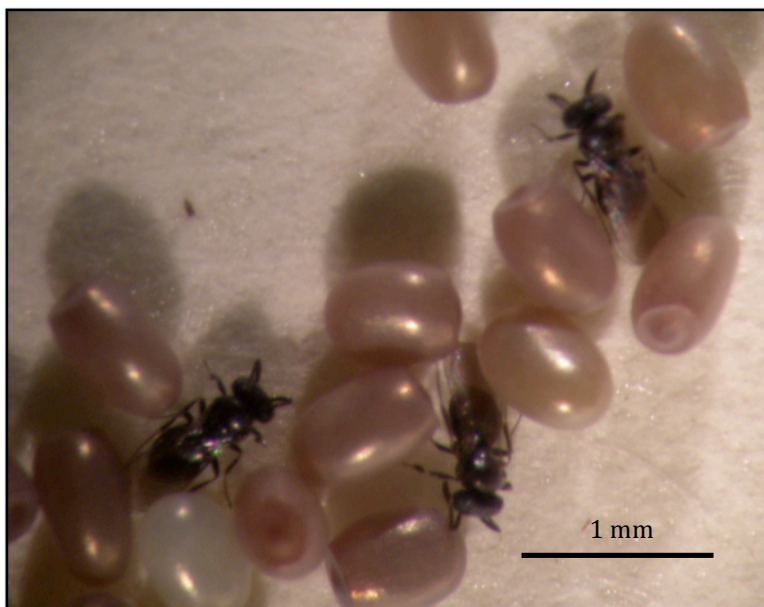


Fig. 1.1 : Femelles *Telenomus coloradensis* et œufs diapausants de l'arpenreuse de la pruche. Photo : Simon Legault

Des niveaux élevés de parasitisme des œufs par *Telenomus* spp. ont été signalés pour de nombreux lépidoptères défoliateurs en milieu forestier (Ticehurst et Allen 1973, Anderson 1976, Anderson and Kaya 1977, Drooz et al. 1977, Torgersen et Mason 1985), et ont été dans certains cas associés à l'effondrement des populations du ravageur (voir la revue par Anderson 1976). La stabilité d'une interaction tri-trophique (plante-herbivore-ennemi naturel) résulte d'un processus de coévolution lent et graduel, spécifique à un environnement particulier et à des conditions climatiques relativement stables (Hance et al. 2007). Les changements climatiques anticipés entraîneront un accroissement des températures moyennes globales et une augmentation de la variabilité climatique (Easterling et al. 2000, Karl et Trenberth 2003, Davis et al. 2010). Les niveaux trophiques supérieurs (prédateurs, parasitoïdes et hyper-parasitoïdes) étant plus sensibles aux variations climatiques (Voigt *et al.* 2003), de nombreux auteurs s'attendent à une augmentation des épisodes d'asynchronie phénologique entre un ennemi naturel et son hôte, et donc à un élargissement de la fenêtre temporelle où l'hôte échappe au contrôle de ses ennemis naturels (Godfray et al. 1994, Fleming et Candau 1998, Cannon 1998, Voigt et al. 2003, Stireman et al. 2005, Parmesan 2006, Hance et al. 2007, Klapwijk et al. 2010). Selon ce type de scénario, les parasitoïdes spécialistes (qui s'attaquent à une seule, ou un nombre restreint d'espèces hôtes)

seront davantage affectés que les espèces généralistes puisque ces derniers peuvent parasiter des hôtes secondaires en cas d'asynchronie phénologique avec leur hôte préférentiel (Stireman et al. 2005).

Un investissement accru dans l'acquisition de connaissance concernant les ravageurs forestiers et leurs ennemis naturels est essentiel pour permettre l'application d'une gestion écosystémique de nos forêts dans un contexte de changements climatiques et de restructuration de l'industrie forestière (Coulombe 2004). Une meilleure compréhension de l'écologie des parasitoïdes associés aux œufs de l'arpenreuse de la pruche est donc nécessaire pour améliorer nos programmes nationaux de détection et de suivis des épidémies du ravageur (Hébert et al. 2001).

Compte tenu du rôle clé des parasitoïdes d'œufs dans la dynamique des populations de l'arpenreuse de la pruche (Hébert et al. 2001), le projet de recherche présenté dans ce mémoire a pour but (i) de synthétiser l'information disponible sur les parasitoïdes du genre *Telenomus* s'attaquant aux œufs de ce ravageur (chapitre 1) ; (ii) d'approfondir nos connaissances sur leur écologie saisonnière (chapitre 2) ; et (iii) d'évaluer les effets d'une variation saisonnière de la « qualité » et de la disponibilité des œufs hôtes sur le potentiel reproducteur de ces parasitoïdes (chapitre 3). Ces travaux permettront une meilleure compréhension, d'un point de vue écologique et évolutif, du système tri-trophique composé du sapin baumier, de l'arpenreuse de la pruche et des parasitoïdes d'œufs du genre *Telenomus*.

1.2. Les parasitoïdes d'œufs

1.2.1. Qu'est ce qu'un parasitoïde ?

Un parasitoïde est un insecte dont la larve se développe en s'alimentant sur les ressources d'un autre arthropode, généralement un insecte, qui est systématiquement tué (Godfray 1994) sauf à de très rares exceptions (ex. English-Loeb et al. 1990, Maure et al. 2011). On distingue deux catégories de parasitoïdes : les koïnobiontes, qui permettent à l'hôte de poursuivre son

développement après l'oviposition, et les idiobiontes qui tuent ou paralysent l'hôte au moment de la ponte (Godfray 1994). De plus, selon le comportement d'alimentation des larves, on peut distinguer deux catégories supplémentaires de parasitoïdes, soit les ectoparasitoïdes qui s'alimentent à l'extérieur de l'hôte, et les endoparasitoïdes qui s'en alimentent de l'intérieur (Godfray 1994). Finalement, on peut distinguer les parasitoïdes solitaires des parasitoïdes grégaires, selon qu'une, ou plusieurs larves, s'alimente(nt) aux dépens d'un seul hôte (Godfray 1994).

Les parasitoïdes constituent un groupe polyphylétique d'insectes extrêmement abondant et diversifié. On estime à 68 000 le nombre d'espèces décrites, ce qui constitue, à titre indicatif, 9% des insectes et 4% des Métazoaires connus de la science (Godfray 1994). La majorité de ces parasitoïdes appartiennent à l'ordre des Hyménoptères (50 000 espèces) ou des Diptères (15 000 espèces), mais on en retrouve aussi chez les Coléoptères, Lépidoptères, Neuroptères, Trichoptères et Strepsiptères (Godfray 1994, Pennacchio et Strand 2006).

1.2.2. La famille des Scelionidae

Les parasitoïdes d'œufs du genre *Telenomus* - auxquels nous nous intéresserons dans le présent mémoire - appartiennent à la famille des Scelionidae, dont tous les membres sont des endoparasitoïdes idiobiontes d'œufs d'insectes ou d'arachnides (Bin et Johnson 1982, Orr 1988, Austin et al. 2005). La majorité des Scelionidae s'attaquent aux œufs de Lépidoptères et d'Hétéroptères, mais certaines espèces sont parasites d'œufs d'Homoptères, de Diptères ou de Neuroptères (Bin et Johnson 1982, Johnson 1984). De plus, la vaste majorité de ces espèces sont solitaires, i.e. une seule larve par œuf hôte se développe jusqu'à maturité (Johnson 1984).

Puisqu'ils sont d'excellents candidats pour la lutte biologique, les Scelionidae ont reçu une attention considérable dans la littérature ; ainsi, environ 830 espèces de la sous-famille des Telenominae ont été décrites (Austin et al. 2005). Toutefois, les connaissances taxonomiques de la famille restent parfois clairsemées puisque les travaux se sont surtout intéressés aux espèces d'importance économique utilisées pour la lutte biologique en milieu agricole : on évalue que seulement 10 à 25% des espèces de Telenominae ont été décrites à ce jour (Bin et Johnson 1982).

En portant une attention particulière aux Scelionidae, les prochaines sections s'intéresseront aux principaux aspects du cycle de vie des parasitoïdes d'œufs : la maturation des œufs chez la femelle et les effets de la privation d'hôtes sur son système reproducteur (section 1.2.3) ; les mécanismes de localisation des hôtes dans l'environnement (section 1.2.4) ; les comportements d'oviposition et d'acceptation de l'hôte (section 1.2.5) ; le développement des stades immatures (section 1.2.6) ; et finalement, la biologie hivernale (section 1.2.7). Nous poursuivrons, dans un second temps, avec une revue de la littérature portant sur le système trophique à l'étude, composée de l'arpenteuse de la pruche et de ses différentes espèces de parasitoïdes des œufs (section 1.3).

1.2.3. Maturation des œufs chez la femelle et effets de la privation d'hôtes

La charge d'œufs (« *egg load* ») d'un parasitoïde est un facteur déterminant qui influence sa disposition à parasiter un hôte. La distribution temporelle de la production des œufs est variable chez les parasitoïdes, et peut être caractérisée par un index d'ovigénie (Jervis et al. 2001). On peut distinguer deux types extrêmes : la pro-ovigénie, selon laquelle l'oogenèse est totalement complétée avant l'émergence de l'adulte (index d'ovigénie = 1), et la synovigénie, selon laquelle la maturation des œufs se poursuit tout au long de la vie adulte du parasitoïde (index d'ovigénie près de 0) (Flanders 1950, Ellers et al. 2000, Jervis et al. 2001, 2003, 2008). Plus de 98% des espèces de parasitoïdes sont au moins modérément synovigéniques, c'est-à-dire qu'elles émergent avec au minimum quelques œufs immatures de formés (Jervis et al. 2001). De plus, l'index d'ovigénie d'un parasitoïde est négativement corrélé à sa longévité (Jervis et al. 2001, 2003) et à sa taille corporelle (Jervis et al. 2003).

Chez les parasitoïdes d'œufs, on a longtemps considéré la plupart des espèces comme étant pro-ovigéniques. En fait, la plupart sont modérément synovigéniques, mais avec des index d'ovigénie relativement élevés, phénomène généralement attribuable à la faible taille et à la courte longévité des parasitoïdes d'œufs (Boivin 2010). Par exemple, chez les trichogrammes, la majorité des espèces pondent leurs œufs peu de temps après l'émergence (Fleury et Boulétreau 1993). On observe donc, chez les représentants de ce taxon, des index d'ovigénie élevés, variant entre 0,30 et 0,79 (Jervis et al. 2001). Chez les Scelionidae, en revanche, la longévité et la taille

adulte sont généralement supérieures à celles des trichogrammes (Hirose 1986, Orr 1988, Honda et Trjapitzin 1995). De ce fait, les index d'ovigénie calculés chez les représentants de cette famille sont relativement bas, variant entre 0,01 et 0,18 (Jervis et al. 2001, 2003).

Autant chez les espèces proovigéniques que synovigéniques, l'absence prolongée d'hôte a des effets significatifs sur la charge d'œufs d'un parasitoïde (Hougardy et al. 2005). Par exemple, chez *Trichogramma brassicae*, une espèce pro-ovigénique, une déprivation à court terme d'hôtes suite à l'émergence du parasitoïde réduit de manière significative les niveaux de parasitisme (Fleury et Boulétreau 1993). Chez les Scelionidae, la privation d'hôtes semble aussi avoir un effet, mais à plus long terme. Par exemple, on observe un effet négatif sur les niveaux de parasitisme après 5 jours de privation d'hôtes chez *Telenomus isis* (Chabi-Olaye et al. 2001), et seulement après 14 jours chez *Telenomus busseolae* (Chabi-Olaye et al. 1997). Chez les parasitoïdes d'œufs, une baisse de fécondité suite à une privation prolongée d'hôtes est attribuable à un compromis entre un investissement dans les fonctions reproductives et la longévité. Le mécanisme proximal de ce compromis semble être la résorption des œufs suite à une absence prolongée d'hôte, qui permet aux femelles de conserver leurs ressources métaboliques (et donc d'accroître leur longévité) plutôt que de pondre leurs œufs sous des conditions défavorables (Bruce et al. 2009).

1.2.4. Localisation des hôtes

La sélection de l'habitat de l'hôte constitue une étape importante dans le cycle de vie d'un parasitoïde (Godfray 1994). De nombreux travaux ont démontré que les parasitoïdes utilisent divers indices (visuels, acoustiques ou chimiques) pour localiser les habitats potentiels (Vinson 1976, Austin et al. 2005). De ceux-ci, les indices chimiques sont majoritairement utilisés par les parasitoïdes; ils peuvent être classés comme kairomones ou synomones : les kairomones profitent au récepteur mais nuisent à l'émetteur alors que les synomones profitent à l'émetteur, de même qu'au récepteur (Rutledge 1996).

Par exemple, les phéromones sexuelles d'une femelle hôte peuvent constituer une kairomone indirecte pour la localisation d'œufs à parasiter. *Telenomus busseolae* et *T. remus*,

sont respectivement attirées par les phéromones sexuelles de *Sesamia nonagrioides* (Colazza et al. 1997) et de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae) (Nordlund et al. 1983). Chez les Telenominae, la localisation de l'hôte peut aussi être influencée par les kairomones volatiles et de surface émises par l'œuf hôte (Austin et al. 2005), tel que démontré chez *Telenomus heliothidis* (Strand et Vinson 1983).

La plante hôte peut produire des synomones suite aux dommages mécaniques causés par l'alimentation d'insectes herbivores qui sont utilisées par leurs ennemis naturels (Turlings et al. 1991, Dicke 2009). Dans le cas particulier des parasitoïdes d'œufs, de telles synomones ne sont pas informatifs puisqu'ils sont émis seulement après l'éclosion des œufs hôtes. Dans ces cas, il devient donc avantageux pour les plantes d'émettre des synomones dès l'oviposition (Hilker et Meiners 2002). Même si ce mécanisme particulier de défense « indirect » a été jusqu'à ce jour peu étudié, il semble relativement commun puisqu'on la répertorié dans plusieurs systèmes différents (Hilker et Meiners 2002). En milieu agricole, le Scelionide *Trissolcus basalis* répond aux synomones émises par deux espèces de légumineuses suite à l'oviposition de *Nezara viridula* (Heteroptera : Pentatomidae) (Colazza et al. 2004). Ce même phénomène a aussi été observé dans deux autres systèmes tri-trophiques, soit celui de *Ulmus minor* (Ulmaceae) – *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera : Chrysomelidae) – *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera : Eulophidae) (Meiners et Hilker 1997, 2000); et celui de *Pinus sylvestris* (Pinaceae) – *Diprion pini* (Hymenoptera : Diprionidae) – *Chrysonotomyia ruforum* (Hymenoptera : Eulophidae) (Hilker et al. 2002). Ce phénomène permet à la plante attaquée de limiter les dégâts avant l'émergence du défoliateur en attirant des parasitoïdes d'œufs (Colazza et al. 2004).

1.2.5. Convenance de l'hôte et comportement d'oviposition

Une fois l'hôte repéré, son degré d'acceptabilité par les femelles du genre *Telenomus* varie selon plusieurs facteurs, par exemple sa taille, sa forme ou même sa concentration en kairomones de surface (Strand et Vinson 1983). De plus, des œufs hôtes non fertilisés peuvent être convenables pour des parasitoïdes, mais de façon moins importante que des hôtes fertilisés (Fedde 1977, Johnson 1984, Strand et al. 1986). Toutefois, l'âge de l'hôte au moment de l'oviposition est le facteur principal affectant sa convenance pour le parasitoïde (Johnson 1984).

Une revue de la littérature à ce sujet permet rapidement de constater que les niveaux de parasitisme par *Telenomus* spp. sont affectés négativement par l'âge de leur hôte, et ce de façon très variable selon les systèmes (Jubb et Watson 1971, Strand et Vinson 1983, Grijpma et van Lenteren 1988, Orr et al. 1986, Navasero et Oatman 1989, Chabi-Olaye et al. 1997, 2001, Fukuda et al. 2007, Bruce et al. 2009). *Telenomus californicus* parasite avec succès les œufs d'*Orgyia pseudotsugata* fraîchement pondus (à l'automne) et ceux en post-diapause (au printemps) (Torgersen et Ryan 1981). Ce phénomène suggère donc que l'effet de l'âge d'un hôte sur sa convenance pour *Telenomus* spp., a plutôt, comme cause proximale, son degré de développement embryonnaire (Johnson 1984). En effet, à l'intérieur d'un même groupe taxonomique, le patron temporel du développement embryonnaire est extrêmement variable selon la phénologie des espèces (Wall 1973).

Lorsqu'un hôte est accepté, les parasitoïdes du genre *Telenomus* adoptent souvent un comportement d'oviposition qui suit une séquence prédéterminée, décrite en détail par Safavi (1968), Strand et Vinson (1983) et Navasero et Oatman (1989). Les principales étapes de cette séquence sont schématisées à la figure 1.2. Après l'oviposition, plusieurs espèces de *Telenomus* marquent l'hôte parasité en frottant, suivant un patron sinueux ou circulaire, la pointe de leur ovipositeur sur la surface de l'œuf. Ce comportement caractéristique, observé chez plusieurs espèces de *Telenomus* (Safavi 1968, Rabb et Bradley 1970, Strand et Vinson 1983, Navasero et Oatman 1989), aurait comme conséquence de diminuer la compétition intra- et inter-spécifique (Rabb et Bradley 1970, Johnson 1984, van Baaren et al. 1994).

1.2.6. Développement de l'œuf à l'adulte

Les œufs des *Telenomus* sont généralement de forme ovale avec un pédoncule dont la longueur est environ équivalente à celle du corps de l'œuf (Johnson 1984 ; voir Strand et al. (1986) pour une description détaillée des œufs de *T. heliothidis*). Le développement des stades immatures a été étudié chez *T. heliothidis* qui parasite les œufs de *Heliothis virescens* (Strand et al. 1986, 1988). Lors de l'oviposition, la femelle injecte un facteur d'arrêt (« *arrestment factor* ») à l'intérieur de l'œuf parasité. Ce facteur, produit par les cellules exocrines de son oviducte commun, permet d'interrompre le développement de l'hôte pour permettre à ce parasitoïde

idiobionte de compléter son développement avant que l'embryon de l'hôte n'atteigne un stade critique (Strand et al. 1986). La larve de *T. heliothidis* ne semble pas avoir un rôle prépondérant dans la pathogénèse de l'hôte ; la décomposition des tissus serait plutôt attribuable à l'action des tératocytes (Strand et al. 1986), des cellules issues de la rupture de la membrane séreuse de l'œuf du parasitoïde. Ces cellules compagnes auraient comme fonctions de (i) contribuer à l'alimentation du parasitoïde immature ; (ii) affaiblir le système immunitaire de l'hôte ; et (iii) sécréter des enzymes digestives au profit de la larve du parasitoïde (Godfray 1994). Il y a généralement, chez *Telenomus* spp., trois stades larvaires (Johnson 1984, Strand et al. 1988).

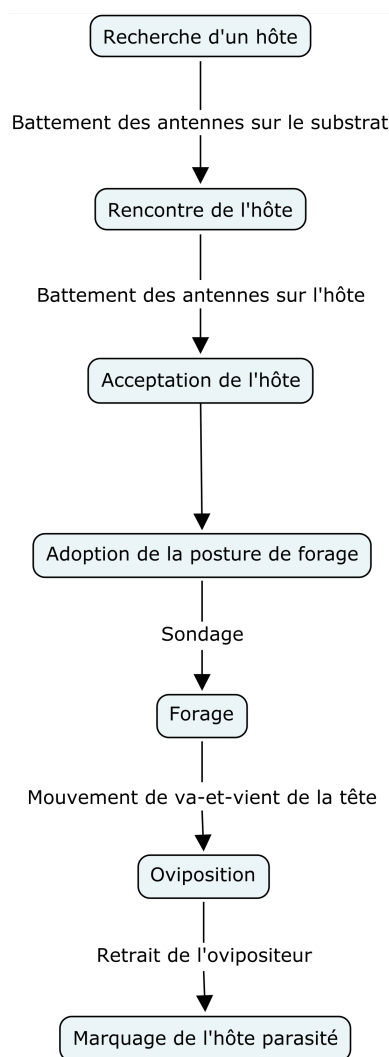


Fig. 1.2 : Schéma représentant la séquence du comportement d'oviposition de *Telenomus* spp. Adapté de Safavi (1968), Strand et Vinson (1983) et Navasero et Oatman (1989).

La durée du développement de l'œuf à l'adulte est extrêmement variable d'une espèce à l'autre et dépend essentiellement de la température ambiante (Jubb et Watson 1971, Yeorgan 1980, Orr et al. 1985, Gautam 1986, Cave et Gaylor 1988, Ruberson et al. 1995, Foerster et Butnariu 2004, Fukuda et al. 2007, Chabi-Olaye et al. 1997, 2001, Bruce et al. 2009).

Une fois son développement complété, le parasitoïde adulte perce avec ses pièces buccales le chorion de son hôte pour s'en extirper (Austin et al. 2005). Les mâles, qui émergent généralement avant les femelles (phénomène de protandrie), sont attirés par celles-ci dès qu'elles commencent à perforer l'œuf hôte (Johnson 1984). Schwartz et Gerling (1974) ont même démontré que les mâles de *T. remus* sont attirés par une odeur émise par les femelles pendant les deux derniers jours de leur vie pupale.

1.2.7. Biologie hivernale

En climat subtropical ou tempéré, la dormance est l'étape du cycle de vie qui influence la survie hivernale, et donc la dynamique intergénérationnelle et l'efficacité, comme agent de contrôle naturel, d'une population de parasitoïdes d'œufs (Boivin 1994, Hance et al. 2007). La dormance se définit comme une période récurrente du cycle de vie d'un organisme pendant laquelle les fonctions de croissance, de développement et de reproduction sont temporairement arrêtées (Mansingh 1971, Hance et al. 2007). Selon la prédictibilité des températures hivernales, les parasitoïdes d'œufs peuvent utiliser la quiescence et/ou la diapause pour survivre aux conditions hivernales (Boivin 1994). La quiescence est une réponse immédiate à des conditions défavorables qui cause un ralentissement temporaire des fonctions de croissance, alors que la diapause consiste en un arrêt physiologique plus profond, généré par une réponse neurohormonale à un stimuli annonciateur des conditions adverses, généralement une diminution de la température et/ou de la photopériode (Mansingh 1971, Boivin 1994, Hance et al. 2007). D'autres facteurs peuvent également influencer la dormance, comme la disponibilité en hôtes (Teraoka et Numata 2004).

Pour passer à travers l'hiver, la plupart des parasitoïdes d'œufs effectuent une diapause au stade larvaire, préupal ou pupal à l'intérieur de leurs hôtes en diapause (Boivin 1994). Par

exemple, parmi les espèces testées, *Trichogramma minutum* Riley, ne complète sa diapause qu'à l'intérieur des œufs en diapause de l'arpenreuse de la pruche, alors que ce parasitoïde en est incapable chez des espèces dont l'œuf n'est pas en diapause, comme *Ephestia kuehniella*, *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera : Gelechiidae) ou *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera : Tortricidae) (Laing et Corrigan 1995).

Certaines espèces de parasitoïdes d'œufs peuvent passer l'hiver à l'état de femelles fertilisées au cours d'une période de quiescence qu'on nomme diapause reproductive (Boivin 1994). Bien que généralement peu documentée chez les parasitoïdes d'œufs autre que les *Trichogramma* (Boivin 1994), cette stratégie a été considérablement étudiée chez *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera : Encyrtidae), un parasitoïde des œufs d'Hétéroptères phytophages au Japon. En laboratoire, une diapause reproductive est induite à température basse (15°C) ou moyenne (20°C) et à de courtes photopériodes (L10:D14) (Numata 1993). Ces observations ont d'ailleurs été confirmées sur le terrain (Teraoka et Numata 1995). Les femelles adultes entrent tardivement en diapause en novembre et décembre ce qui leur permet de parasiter leurs hôtes tard en automne (Teraoka et Numata 2000). De plus, ces auteurs ont démontré qu'en présence d'hôtes, la diapause est retardée et la survie hivernale diminuée (Teraoka et Numata 2004). Ainsi, lorsqu'une femelle adulte est en mesure de localiser des hôtes avant la période hivernale, une génération supplémentaire peut être produite, dans la mesure où le parasitoïde immature puisse y compléter rapidement son développement ou y survivre en diapause pendant l'hiver. Une telle diapause alternative chez *O. nezarae* n'a cependant pas été observée ni au stade œuf, ni larvaire, ni pupal (Numata 1993). Après leur diapause reproductive, les femelles adultes sont en mesure de produire des descendants mâles et femelles, démontrant qu'elles ont été fertilisées à l'automne (Teraoka et Numata 2004). En effet, chez ces hyménoptères, la détermination du sexe est haplo-diploïde (parthénogenèse arrhénotoque), i.e. que les œufs fécondés produisent des descendants femelles tandis que les œufs non fécondés produisent des descendants mâles (Waage 1982).

À l'intérieur d'un seul genre, les stratégies d'hibernation des parasitoïdes d'œufs peuvent varier. Par exemple, chez le genre *Ooencyrtus* (Hymenoptera : Encyrtidae), certaines espèces comme *O. clisiocampae* et *O. ennomophagus* effectuent leur diapause au stade larvaire à l'intérieur de l'hôte, tandis que d'autres, comme *O. kuvanae* et *O. nezarae* effectuent une

diapause reproductive au stade adulte (Numata 1993). Le phénomène est similaire chez le genre *Telenomus* : certaines espèces peuvent passer l'hiver à l'intérieur de l'œuf (ex : *T. alsophilae* (Ciesla 1964)), d'autres au stade adulte (ex : *T. verticellatus* (Boldaruev 1952), *T. nitidulus* (Grijpma et van Lenteren 1988), *Trissolcus* (= *Telenomus*) *biproruli* (James 1988), *T. busseolae* (Bayram et al. 2005)), et d'autres peuvent adopter en parallèle ces deux stratégies complémentaires au cours de leur cycle de vie (ex : *T. californicus* (Torgersen et Ryan 1981)). Chez cette dernière espèce, les taux de parasitisme sur le terrain au printemps sont 35 fois supérieurs à ceux mesurés à l'automne, suggérant que l'essentiel de la population passe l'hiver sous forme adulte et les femelles de la génération suivante, qui émergent à la fin de l'été, sont responsables du parasitisme automnal quand elles arrivent à repérer des hôtes avant l'apparition des températures plus froides (Torgersen et Ryan 1981). De plus, des travaux en laboratoire suggèrent que si l'oviposition est retardée par une absence prolongée d'hôtes, les femelles *T. californicus* entrent en diapause reproductive et ne parasitent pas d'hôtes avant le printemps suivant (Ryan et al. 1981).

1.3. Le système biologique à l'étude

1.3.1. Cycle de vie de l'arpenteuse de la pruche et épidémiologie

Au printemps, l'éclosion des œufs de l'arpenteuse de la pruche¹ suit le débourrement des bourgeons du sapin baumier, *Abies balsamea* (L.) Mill (*Pinacea*) (Carroll 1999, Butt et al. 2010). Sur le terrain, il a été démontré que la période d'éclosion est très courte (environ 8 jours) et le pic d'émergence (i.e. 30% des œufs) survient lorsque 325 degré-jours ont été accumulés au dessus d'un seuil de 3°C (Butt et al. 2010). Ce phénomène permet aux larves néonates de s'alimenter sur

¹ Certains auteurs (Otvos 1973, Dobesberger 1989, Liang et al. 1996, MacLean et Ebert 1999, McCloskey *et al.* 2009) considèrent deux sous-espèces isolées géographiquement chez l'arpenteuse de la pruche : l'arpenteuse de la pruche de l'est, *Lambdina fiscellaria fiscellaria*, et l'arpenteuse de la pruche de l'ouest, *Lambdina fiscellaria lugubrosa*. Cependant, puisqu'aucune différenciation morphologique (McGuffin 1987) ou génétique (Sperling *et al.* 1999) n'est venue appuyer cette hypothèse, nous ne considérons, dans le présent ouvrage, qu'une seule espèce : *Lambdina fiscellaria*.

un jeune feuillage ce qui maximise leur survie (Carroll 1999, Butt et al. 2010). Les deux premiers stades larvaires s'alimentent exclusivement sur les aiguilles de l'année en cours, mais à partir du troisième stade, elles s'alimentent aussi sur les aiguilles des années antérieures (Carroll 1956, Carroll 1999). L'incorporation d'un feuillage plus âgé à sa diète semble profiter à l'arpenreuse de la pruche, en contournant d'une part la disponibilité restreinte du jeune feuillage pendant la saison de croissance, et en fournissant aussi aux larves une source plus abondante et diversifiée de tissus végétaux. Il a d'ailleurs été démontré qu'une alimentation mixte (jeune feuillage de sapin baumier combiné à du feuillage âgé d'un et deux ans) augmentait significativement le poids des chrysalides comparativement à celles élevées exclusivement sur du jeune feuillage (Carroll 1999).

Bien que les hôtes principaux de l'arpenreuse de la pruche soient le sapin baumier et la pruche de l'est (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.), les larves, très polyphages, peuvent aussi s'alimenter sur une grande variété d'essences, notamment l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] BSP), le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), le pin blanc (*Pinus strobus* L.), le peuplier faux tremble (*Populus tremuloides* Michx.), le mélèze laricin (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) (Carroll 1956, Hébert et Jobin 2001, Hébert et al. 2006a, Berthiaume 2007). De récents travaux ont d'ailleurs démontré que les taux de survie des larves étaient très élevés lorsqu'élevées sur la plupart de ces essences (Berthiaume 2007).

Le comportement alimentaire des larves est extrêmement agressif et gaspilleur : elles coupent les aiguilles à leur base ou ne les grignotent que partiellement, ce qui provoque le rougissement caractéristique et la chute des aiguilles des arbres infestés (Hébert et Jobin 2001, Berthiaume 2007). Découlant de ce comportement alimentaire particulier, les épidémies d'arpenreuse de la pruche sont généralement intenses et de courte durée (Dobesberger 1989, MacLean et Ebert 1999, Iqbal et al. 2011). Effectivement, ce ravageur peut provoquer la mort d'arbres hôtes dès la première saison où la défoliation est détectée (Hébert et Jobin 2001). Au cours des dernières années, les épidémies d'arpenreuse de la pruche ont particulièrement touché, à l'est du Canada, les peuplements de sapin baumier du Québec (Jobin et Desaulnier 1981,

Hébert et al. 2001), de Terre-Neuve (Otvos 1973, Otvos et al. 1979) et du Nouveau-Brunswick (Hartling et al. 1991, MacLean et Ebert 1999). On estime respectivement à 12 et 24 millions de mètres cubes de bois les pertes forestières liés aux épidémies d'arpenteuse de la pruche à Terre-Neuve et au Québec (Otvos et al. 1979, Jobin 1980).

Vers la mi-juillet, les larves matures cherchent un endroit sombre pour effectuer leur nymphose (Carroll 1956, Dobesberger 1989, Hébert et Jobin 2001, Hébert et al. 2004), dont la durée varie entre 15 et 20 jours en conditions standards (20°C, 40% HR et 16L:8D) (Hébert et al. 2006a, Berthiaume et al. 2007, 2009a). Les papillons sont actifs de la mi-août à la fin octobre selon la latitude (Delisle et al. 1998). Moins de deux jours après l'accouplement, les femelles commencent à pondre leurs œufs, et 50% de ceux-ci sont déposés pendant les 8 premiers jours de leur période d'oviposition (Berthiaume et al. 2009b). Les œufs sont déposés individuellement, ou par groupes de 2 ou 3 œufs, principalement sur les arbres hôtes, mais aussi ailleurs dans l'environnement forestier, comme dans les mousses et les lichens du sol (Carroll 1956, Dobesberger 1989, Hébert et al. 2003). La fécondité varie entre 200 à 300 œufs par femelle (Berthiaume et al. 2009b).

Chez l'arpenteuse de la pruche, l'œuf est le stade de la diapause (Carroll 1956, Delisle et al. 2009, Rochefort et al. 2011). Après la ponte survient une période de pré-diapause, qui dure environ deux semaines, pendant laquelle la coloration des œufs fertilisés passe du vert au brun cuivré (Delisle et al. 2009), tandis que les œufs non fertilisés conservent leur coloration initiale (Otvos et Bryant 1972, Berthiaume et al. 2009b). Une fois la diapause amorcée, les œufs peuvent résister longtemps à de très basses températures. Le point de surfusion moyen des œufs (i.e. la température à laquelle les liquides corporels d'un organisme gèlent) passe progressivement sous les -30°C et peut même atteindre -43°C. (Rochefort et al. 2011). La diapause est complétée vers le début ou le milieu de l'hiver (Delisle et al. 2009), période pendant laquelle on observe, à l'intérieur des œufs, une chute des concentrations en tréhalose et en glucose, de même qu'une augmentation des concentrations en glycogène (Rochefort et al. 2011). Ces changements métaboliques sont probablement associés avec la terminaison de la diapause (Rochefort et al. 2011). Une fois ce stade atteint, les œufs entrent alors en période de quiescence, ou post-diapause, jusqu'à ce que les conditions deviennent favorables à leur éclosion (Delisle et al. 2009).

1.3.2. Le parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche

En 1996, des relevés aériens ont détecté des zones défoliées par l'arpenreuse de la pruche en Gaspésie (7 800 ha) et sur l'île d'Anticosti (950 ha) (Québec, Canada) dans les peuplements matures de sapin baumier (Hébert et al. 2001). Suite à l'échantillonnage des œufs des sites gaspésiens en Octobre 1996, les autorités en cause prédisaient une progression fulgurante de l'épidémie et l'on prévoyait pulvériser du *Bacillus thuringiensis* (Bt) sur 63 000 ha de forêts publiques. Or, ces épidémies majeures prévues en Gaspésie et sur l'île d'Anticosti se sont spectaculairement effondrées au printemps 1997 suite à des taux de mortalité très élevés des œufs, causés essentiellement par des parasitoïdes du genre *Telenomus* au printemps (Hébert et al. 2001). Au final, uniquement 3 857 ha supplémentaires ont été défoliés par l'arpenreuse et seulement 8% de la surface prévue a été traitée au Bt (Hébert et al. 2001).

Des travaux complémentaires en zones défoliées en Gaspésie ont permis de mieux définir les périodes d'attaques de ces parasitoïdes. Par l'utilisation de pièges sentinelles, il a été démontré que le parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche atteint des taux supérieurs à 50% dès la première semaine de mai, alors que la neige couvre encore le sol (Hébert et al. 2006b). À l'inverse, les taux de parasitisme à l'automne n'atteignaient pas les 5% (Hébert et al. 2006b). Ces résultats suggèrent que les femelles *Telenomus* s'attaquant à l'arpenreuse de la pruche sont présentes et principalement actives à de basses températures au printemps.

Suite à ces études, trois espèces de *Telenomus* s'attaquant aux œufs de l'arpenreuse de la pruche ont été identifiées : *T. coloradensis* Crawford, *T. droozi* Muesebeck et *T. flavotibiae* Pelletier (Pelletier et Piché 2003). *Telenomus coloradensis* semble constituer l'espèce dominante de ce complexe en étant largement responsable des niveaux élevés de parasitisme des œufs rapportés par Hébert et al. (2001) (Pelletier et Piché 2003). Des travaux sur le terrain ont partiellement étudié les périodes d'attaque de ces différentes espèces : *T. droozi* attaque les œufs de l'arpenreuse de la pruche au printemps seulement, *T. flavotibiae* à l'automne seulement, tandis que *T. coloradensis* est actif à la fois à l'automne et au printemps (Carleton et al. 2009, 2010).

1.4. Problématique, hypothèses et objectifs

Malgré la contribution des travaux de Hébert et al. (2001, 2006b), Pelletier et Piché (2003) et Carleton et al. (2009, 2010), nos connaissances sur l'écologie des *Telenomus* associés à l'arpenreuse de la pruche demeurent très fragmentaires. Nous l'avons mentionné ci haut, tenter de prédire les niveaux d'épidémie de l'arpenreuse de la pruche, en échantillonnant les œufs à l'automne et en ignorant la période d'activité de *Telenomus* spp au printemps s'avère inefficace (Hébert et al. 2001). Une acquisition de connaissances sur la phénologie et les stratégies du cycle de vie de ces parasitoïdes d'œufs devient donc une étape essentielle pour affiner nos modèles de détection et de surveillance des épidémies de l'arpenreuse de la pruche.

Comme les taux de parasitisme provoqués par *T. coloradensis* et *T. droozi* sont supérieurs tôt en saison, nous posons comme hypothèse de départ qu'une proportion importante de leurs effectifs effectue une diapause reproductrice à l'état adulte. Nous nous attendons aussi à ce que le seuil thermique pour la reprise de l'activité parasitaire au printemps soit relativement faible, permettant à ces espèces de parasiter un maximum d'hôtes avant l'éclosion de ces derniers vers la fin du printemps. On s'attend aussi à ce que le développement des stades immatures des espèces de *Telenomus* s'attaquant aux œufs de l'arpenreuse de la pruche au printemps soient relativement lent, augmentant ainsi leur degré de synchronisation entre l'émergence des adultes et la période de ponte de l'hôte à l'automne. Dans le cas inverse, une émergence désynchronisée et une absence prolongée d'hôtes pourraient induire une diminution du nombre d'œufs matures chez les femelles *T. coloradensis*, et de ce fait, provoquer une diapause reproductrice précoce.

On peut aussi s'attendre à ce que la convenance physiologique des œufs de l'arpenreuse de la pruche pour le développement de ses parasitoïdes varie en fonction des saisons. De plus, dû aux changements métaboliques observés chez les œufs de l'arpenreuse de la pruche pendant les différentes étapes de la diapause, les hôtes en post-diapause (au printemps) pourraient être intrinsèquement de moindre qualité pour *Telenomus* sp. que les œufs en début de diapause (à l'automne). On s'attend aussi, conformément à la littérature, que la convenance des œufs en post-diapause diminue avec le développement de l'embryon au printemps. Finalement, les

œufs non fertilisés de l'arpenreuse de la pruche à l'automne pourraient convenir au parasitisme par *Telenomus sp.*, comme chez d'autres espèces de *Telenomus*,

Afin de vérifier ces prédictions, les objectifs spécifiques de cette étude sont dans un premier temps (Chapitre 2) :

- 1) Définir avec précision les patrons saisonniers du parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche dans des zones défoliées du Bas Saint-Laurent (Québec, Canada) par l'utilisation d'hôtes sentinelles élevés en laboratoire;
- 2) Mesurer, en laboratoire, les niveaux de parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche en fonction de la température (réponse thermique) de femelles *T. coloradensis* et *T. droози* capturées sur le terrain au printemps ;
- 3) Mesurer les besoins thermiques pour le développement de *T. coloradensis* de l'œuf à l'adulte et estimer, par un modèle d'accumulation de degré-jours, les périodes d'émergences sur le terrain ;
- 4) Quantifier la résistance au froid à l'automne et la survie hivernale des femelles adultes *T. coloradensis*.

Dans un deuxième temps (Chapitre 3), nos objectifs sont :

- 5) Mesurer l'effet de la fertilisation des œufs de l'arpenreuse de la pruche à l'automne sur les niveaux de parasitisme par *T. coloradensis* et déterminer si les œufs non fertilisés sont convenables pour le développement du parasitoïde ;
- 6) Mesurer l'effet de la diapause des œufs d'arpenreuse de la pruche sur la convenance et des indices de fitness de la progéniture de *T. coloradensis* ;

7) Mesurer l'effet du développement embryonnaire des œufs de l'arpeuse de la pruche au printemps sur la convenance de l'hôte pour *T. coloradensis* et sur des indices de fitness de la progéniture des parasitoïdes ;

8) Mesurer l'effet d'une privation prolongée d'hôtes sur la fécondité de *T. coloradensis* et sur son comportement d'oviposition.

En conclusion, nous nous sommes a posteriori fixés comme objectifs d'évaluer, le long d'un gradient latitudinal, le parasitisme quotidien des œufs d'arpeuse de la pruche par *T. coloradensis* au printemps et d'estimer la période d'émergence de la progéniture correspondante. Ces objectifs reposent sur l'utilisation d'un modèle de simulation basé sur des données empiriques (objectifs 2, 3 et 7).

2. Chapitre 2: Seasonal ecology of *Telenomus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasitoids of the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae)

Simon Legault¹, Christian Hébert², Julie Blais², Richard Berthiaume³, Eric Bauce³ and Jacques Brodeur^{1,4}

¹Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, QC, Canada, H1X 2B2

²Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 1055 du P.E.P.S., P. O. Box 10380, Stn. Sainte-Foy, Québec, QC, Canada, G1V 4C7

³Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique, Département des sciences du bois et de la forêt, Université Laval, Pavillon Abitibi-Price, 2405 de la Terrasse, Québec, QC, Canada, G1V 0A6

⁴Corresponding author

Running head: Legault et al.: Ecology of hemlock looper egg parasitoids

Abstract

We describe seasonal patterns of parasitism by *Telenomus coloradensis* Crawford, *Telenomus droozi* Muesebeck, *Telenomus flavotibiae* Pelletier (Hymenoptera: Scelionidae) and *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae), egg parasitoids of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae), following a three years survey in defoliated stands of the Lower St. Lawrence region (Québec, Canada). Results from sentinel traps sampling indicate that *T. coloradensis* and *T. droozi* are the most common species, while parasitism by *T. flavotibiae* and *Trichogramma* spp. is rare. *Telenomus coloradensis* and *T. droozi* show similar seasonal periods of parasitism, both species being active in early spring at very low temperature. Also, using the thermal thresholds (T_0) and the thermal constants (K) for immature development of *T. coloradensis* males and females from egg to adult emergence, we estimated that the spring progeny emerges in the middle of the summer while hemlock looper eggs are absent from the forest environment. Parasitoid females would then mate and remain in the environment either to 1) exploit alternate host species, 2) enter into quiescence and later parasitize eggs laid by hemlock looper females in fall, and/or 3) enter into a reproductive diapause and parasitize hemlock looper eggs only the next spring. Although previous studies showed that *T. coloradensis* can overwinter as immature within the host egg, our field and laboratory results indicated that, in the Lower St. Lawrence region, this species principally enter diapause as fertilized females, with a mean supercooling point of -30.6°C in fall.

Key words: Egg parasitoids, hemlock looper, *Telenomus* spp., seasonal ecology, reproductive diapause, supercooling point

Résumé

Cette étude décrit les patrons saisonniers du parasitisme des œufs de l'arpenteuse de la pruche, *Lambdina fiscellaria* (Guenée) (Lepidoptera : Geometridae), par *Telenomus coloradensis* Crawford, *Telenomus droozi* Muesebeck, *Telenomus flavotibiae* Pelletier (Hymenoptera : Scelionidae), et *Trichogramma* spp. (Hymenoptera : Trichogrammatidae), pendant trois ans dans des peuplements défoliés de la région du Bas Saint-Laurent (Québec, Canada). L'exposition

d'hôtes sentinelles révèle que *T. coloradensis* et *T. droozi* sont largement plus abondants que *T. flavotibiae* et *Trichogramma* spp. *Telenomus coloradensis* et *T. droozi* démontrent un patron d'activité similaire : ces deux espèces sont actives tôt au printemps à de très faibles températures. À partir du seuil thermique (T_0) et de la constante thermique (K) pour le développement de l'œuf à l'adulte de *T. coloradensis*, nous estimons que sa progéniture issue du parasitisme printanier émerge au milieu de l'été, pendant que les œufs de l'arpenreuse de la pruche sont absents de l'environnement forestier. Ainsi, les femelles *T. coloradensis* peuvent soit 1) s'accoupler et exploiter des hôtes alternes, 2) entrer en quiescence et parasiter les œufs de l'arpenreuse de la pruche pondus à l'automne, 3) et/ou entrer en diapause reproductive et parasiter les œufs de l'arpenreuse seulement au printemps suivant. Même si *T. coloradensis* peut effectuer une diapause à l'état d'immature à l'intérieur des œufs de l'arpenreuse de la pruche, nos résultats de terrain et de laboratoire indiquent que, dans la région du Bas Saint-Laurent, cette espèce survit principalement à l'hiver à l'état de femelle fertilisée avec un point de surfusion automnal moyen de $-30,6^{\circ}\text{C}$.

Introduction

The hemlock looper, *Lambdina fiscellaria* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae), is one of the most damageable insect defoliator in North America (Carroll 1956, Jobin and Desaulnier 1981, Hébert et al. 2001). Although this species is highly polyphagous (Carroll 1956, Berthiaume 2007), outbreaks have been mainly recorded in balsam fir, *Abies balsamea* (L.) Mill. (Pinaceae) stands in the Canadian provinces of Québec (Jobin and Desaulnier 1981, Hébert et al. 2001), Newfoundland (Otvos et al. 1979) and New-Brunswick (Hartling et al. 1991, MacLean and Ebert 1999). The hemlock looper is univoltine and its eggs are laid singly or in groups of 2-3 in late summer and early fall (Carroll 1956, Delisle et al. 1998), generally on host trees but also elsewhere in the forest environment (Carroll 1956, Dobesberger 1989). Eggs undergo obligate diapause (Delisle et al. 2009) and hatch late in spring, following budbreak of balsam fir (Butt et al. 2010).

Egg parasitoids of the genus *Telenomus* Haliday (Hymenoptera: Scelionidae) can be highly efficient natural control agents of insect pests (Bin and Johnson 1982, Hirose 1986, Orr 1988, Austin et al. 2005). Compared to other egg parasitoids such as Trichogrammatidae, *Telenomus* species are characterized by their high longevity, efficient searching abilities and capacity to delay oviposition during periods of host deprivation (Hirose 1986, Orr 1988, Honda and Trjapitzin 1995). High levels of parasitism by *Telenomus* spp. have been reported for many forest defoliating Lepidoptera (Anderson 1976, Anderson and Kaya 1977, Drooz et al. 1977, Torgersen and Mason 1985), and have often resulted in outbreak collapses (reviewed by Anderson 1976). For example, a major anticipated outbreak of the hemlock looper in eastern Québec (Canada) had spectacularly collapsed due to very high spring mortality mostly caused by *Telenomus* spp. (Hébert et al. 2001).

In Canada, three *Telenomus* species have been reported to attack eggs of the hemlock looper: *T. coloradensis* Crawford, *T. droози* Muesebeck and *T. flavotibiae* Pelletier (Pelletier and Piché 2003). *Telenomus coloradensis* is the dominant species of this complex, being largely responsible of the hemlock looper outbreak collapse reported by Hébert et al. (2001) (Pelletier and Piché 2003). Parasitism levels higher than 50% have been reported very early in the season, when snow was still covering the ground in the 1st week of May (Hébert et al. 2006b), which suggests that *Telenomus* adult females are active at low temperatures. Early spring activity of *Telenomus* spp. may lead to inaccurate damage forecasting of the hemlock looper if surveys are based only on fall egg sampling (Hébert et al. 2001, 2006b). Previous studies have partially addressed aspects of the seasonal ecology of hemlock looper egg parasitoids in Québec and Newfoundland (Canada). *Trichogramma* spp. and *T. flavotibiae* seem to parasitize hemlock looper eggs in the fall, while parasitism by *T. droози* has only been reported in the spring. *Telenomus coloradensis*, the most common species, attacks hemlock looper eggs during both fall and spring (Carleton et al. 2009). Although hemlock looper eggs are available as hosts from their oviposition in fall to their hatch the following spring, *T. coloradensis* showed a positive host density-dependent response only in spring, suggesting that this species has the potential to regulate hemlock looper populations during that period (Carleton et al. 2010). Parasitism by the two other *Telenomus* species is either not, or only weakly, related to hemlock looper egg density.

Further knowledge is essential to understand the role of *T. coloradensis* in hemlock looper population dynamics and to improve integrated management programs of this important defoliator. The present study was first aimed at describing seasonal patterns of parasitism of hemlock looper eggs over a 3-year survey, by using a large number of sentinel traps in three sites of the Lower St. Lawrence region (Québec, Canada). Further objectives were to (i) measure parasitism rates of *T. coloradensis* and *T. droozi* females as a function of temperature, (ii) assess the thermal requirements for egg to adult development of *T. coloradensis*, and (iii) study aspects of the overwinter biology (cold tolerance in fall and winter survival) of *T. coloradensis* adults. Finally, we synthesized the available information on the seasonal ecology of *Telenomus* parasitoids associated to the hemlock looper in northeastern North America.

Material and Methods

Field studies

Sampling sites. To describe seasonal patterns of hemlock looper egg parasitism, field studies were conducted between 2003 and 2005 in mature balsam fir stands in three locations along the St. Lawrence River (Québec, Canada): Rivière-Ouelle (site 1: 47°29'N, 70°00'W; site 2: 47°25'N, 70°02'W), Rivière-du-Loup (47°51'N, 69°33'W) and L'Isle-Verte (48°00'N, 69°21'W). These stands were among several small patches defoliated by the hemlock looper from 2002 to 2005 and scattered across the Lower St. Lawrence region. Overall, these infestations covered 64 ha in 2002, increased to 93 ha in 2003, decreased to 13 ha in 2004 and completely collapsed in 2005 (Gouvernement du Québec 2005a-d). Severe hemlock looper defoliations were observed at Rivière-Ouelle and Rivière-du-Loup in 2003, but defoliation was lower at L'Isle-Verte. At Rivière-du-Loup, populations collapsed in July 2003 due to a fungal disease and the Rivière-Ouelle stand (site 1) was salvaged in fall 2003 due to important tree mortality. Another severely defoliated balsam fir stand was found at Rivière-Ouelle in 2004 (site 2) but not at Rivière-du-Loup. As a result, egg parasitism of hemlock looper was monitored from 16 April 2003 to 20 June 2005 at L'Isle-Verte and Rivière-Ouelle, while the Rivière-du-Loup site was sampled from 16 April 2003 to 30 March 2004.

Sentinel traps. Nearly 300 hemlock looper females were captured at Rivière-Ouelle in early September 2002 to produce sentinel traps for parasitism monitoring. Mated females were kept individually in 500 ml glass containers (Mason jars), with muslin replacing the metal lid to allow ventilation, and placed in a growth chamber at 20°C, 40% RH and 16L:8D. A vial with a cotton wool plug containing a 8% sucrose solution was provided as food, and a small polyurethane foam strip (5×7 cm) was added in the containers as an artificial substratum for oviposition (Hébert et al. 2003). Foam strips were checked daily and changed when approximately 20 eggs had been deposited (sentinel traps). Sentinel traps were placed in natural overwintering conditions in a field insectary at the Laurentian Forest Centre (Québec city, Canada). In early spring 2003, sentinel traps were transferred at 4°C to provide viable hosts for field sampling throughout the season. Twenty-four hours before field exposure, sentinel traps were transferred at 16°C. Remaining eggs were allowed to hatch and larvae were reared at 20°C, 45% RH, 16L:8D on fresh balsam fir foliage following Berthiaume (2007). After emergence, adult moths were placed in 500 ml glass containers (2 males: 1 female) and given access to 8% sucrose solution and polyurethane foam strips (5×7 cm) for oviposition to provide new sentinel traps. Some of these sentinel traps were used during fall 2004 while the others were exposed to winter conditions in a field insectary and used the next season. The number of eggs in sentinel traps was relatively constant throughout sites in 2003 and 2004, but was slightly lower in 2005 (Table 2.1). Overall, 25 976 hemlock looper eggs from 1334 sentinel traps were exposed from April 2003 to June 2005.

Seasonal parasitism. In each site, sentinel traps were stapled at breast height (1.3 m) on the south side of the trunk of 20 and 15 balsam fir trees in 2003 and 2004-2005, respectively. This procedure follows Hébert et al. (2006b) and provides a trustworthy estimation of hemlock looper egg parasitism in the canopy. Sentinel traps were replaced weekly from mid-April to the end of June, every two weeks from early July to the end of August and monthly until early November. In November 2003 and 2004, a set of sentinel traps was left on sites and collected during the following spring (31 March 2004 and 25 March 2005). Sentinel traps were brought back to the laboratory and eggs were extracted under a binocular using fine forceps. Eggs were counted, placed in Solo® cups and reared in a growth chamber at $20 \pm 1^\circ\text{C}$, 40% RH and 16L:8D until hatching or parasitoid emergence. *Telenomus* parasitoids were sexed and identified to the

species level following Pelletier and Piché (2003) and *Trichogramma* parasitoids were identified at the genus level (Hébert et al. 2001). Vouchers have been deposited in the Insectarium René-Martineau of the Laurentian Forestry Centre, Québec. Unhatched eggs were dissected to examine if they were parasitized. The incidence of egg parasitism was determined for each sentinel trap (number of observable parasitized eggs/number of viable eggs) and mean parasitism rates were calculated for each site-exposition period for each parasitoid species. Since sentinel traps were left in the field for different periods of time, parasitism rate was weighted by the number of exposed weeks.

Seasonal occurrence of *Telenomus* adults. In 2004, we examined the seasonal occurrence of adult males and females of *Telenomus* spp. at Rivière-Ouelle (site 2). Parasitoids were sampled randomly using sweep net from 30 April to 4 August 2004 (17 sampling dates). As sampling effort varied between dates and because the efficiency of such method is affected by abiotic and biotic factors, only presence/absence data of males and females for each species per sampling date are presented. Parasitoids were identified to the species level.

***Telenomus* parasitism rate vs. temperature**

Parasitism rates of *Telenomus* spp. were determined in the laboratory at different constant temperatures using field females collected from four sampling periods at Rivière-Ouelle (site 2) between April 30 and May 27, 2004 (see above). Four temporal repetitions matching the collecting dates were conducted for each temperature (Rep 1: April 30; Rep 2: May 17; Rep 3: May 21-22-23; Rep 4: May 27). Females were placed individually in 50 ml plastic cages and maintained at 16 ± 1 °C, 40% RH and 16L:8D photoperiod with access to sucrose solution (8%) for 2-18 days before tests. Females were randomly assigned for 8 h among seven temperatures: 4, 8, 12, 16, 20, 24 or 28°C (± 1 °C) and provided with 40 hemlock looper post-diapause eggs (see above) deposited on Post-it® card (1.5×3cm). After the exposure period, females were identified at the species level and exposed eggs were transferred to new vials which were kept at 20°C, 45% RH and 16L:8D until host hatching or parasitoid emergence. Parasitoids' progeny was sexed and counted. Unhatched eggs were dissected to determine the number of parasitized hosts that failed to produce an adult parasitoid.

The proportion of ovipositing females (i.e. that successfully attacked at least one host) and the number of parasitized eggs were compared between temperature, parasitoid species and replications using a three-way ANOVA. The replication factor was considered as a fixed effect since it represents an increasing collecting date in the field (from April 30 to May 27) and a decreasing storage period of parasitoid before experiment (from 18 to 2 days). For each *Telenomus* species, we calculated an activity index (i.e. proportion of active females \times mean number of parasitized eggs per ovipositing female) for each temperature. For each parasitoid species a linear regression of activity index on temperature was performed to estimate the lower thermal threshold (T_0 = x-intercept of the slope) for the onset of attack by each species in spring. Slopes and intercepts of those relations were statistically compared using ANCOVAs. Statistical analyses were performed with the R software v.2.10.1. (R Development Core Team 2009).

Predicting *T. coloradensis* emergence from hemlock looper eggs

Thermal requirements for development of *T. coloradensis*, from oviposition in host egg to adult emergence, at different constant temperatures were determined empirically using individuals from a laboratory colony. Hemlock looper eggs were extracted, using the method developed by Otvos and Bryant (1972), from branches and lichens collected on 17 June 2010 near Blanc-Sablon (51°32'N, 57°55'W) (Québec, Canada). Extracted hosts were put individually in gelatin capsules (size 00), and incubated at 20°C, 45% RH and 16L:8D until wasp emergence or host hatching. Adult *T. coloradensis* were kept as pairs (1 male: 1 female) in 50ml plastic bottles with access to sucrose solution (80%). Concomitantly, more than 1000 first instar hemlock looper larvae, beforehand collected from field sample, were reared on white birch (*Betula papyrifera* Marsh), foliage following Rochefort et al. (2011) to produce host eggs for experiments. From 20 to 30 host eggs of 14-25 days old, which had completed their pre-diapause phase (Delisle et al. 2009), were offered on a Post-it® card (1.5×3cm) to 35 females from the colony for a 24 h period at 24°C, 50% RH and 16L:8D. Exposed eggs were then mixed and randomly distributed in five petri dishes and each of them was placed at the following constant temperatures: 15.0, 22.2, 23.6, 28.4, 32.0 (all \pm 1°C), under 50 \pm 20% RH and 16L:8D photoperiod. Temperatures were monitored using TMC6-HD sensors for HOBO® data loggers

placed within petri dishes throughout parasitoid development. Adult emergence was recorded daily and parasitoid development time (in days) was determined from the day of oviposition.

A two-way ANOVA was used to compare the effect of temperature on development rate (1/development time) for male and female offspring. The response variable was log-transformed to respect ANOVA assumptions. Linear regressions of development rate on temperature were used for estimating the thermal requirements of *T. coloradensis* males and females: the reciprocal of the slope is the thermal constant (K) and the x-intercept corresponds to the lower thermal threshold (T_0) for development (Campbell et al. 1974). This approach is reliable to predict the development of parasitoids in the field using meteorological data (Bernal and González 1993).

We used mean air temperatures from a meteorological station at Rivière-du-Loup (47°48'N, 69°32'W), located at 51 km from the most distant site of our study (Environment Canada), and parameters (T_0 and K) from the regression models to make *a posteriori* predictions of *T. coloradensis* male and female emergence periods from eggs parasitized in spring. We defined the window of spring parasitism as the period beginning with the first occurrence of recorded parasitism in sentinel traps and ending with the predicted completion of hemlock looper egg hatching. This last prediction was made using a published degree-day model, where 350 degree-days above a threshold of 3°C are necessary for reaching 100% egg hatching (Hartling et al. 1991, Butt et al. 2010). Furthermore, to investigate if *T. coloradensis* could complete a second generation before winter through parasitism of hemlock looper eggs in fall, we measured the number of accumulated degree-days above T_0 for male and female after the beginning of host availability in late summer, which we estimate to occur by August 30. This date corresponds to the beginning of hemlock looper female catches in this region (Réserve du Parke near Kamouraska: 47°30' N, 70°30' W) (Delisle et al. 1998) plus two days, which represents an estimation of the hemlock looper pre-oviposition period (Berthiaume et al. 2009b).

Winter survival and cold hardiness of *Telenomus coloradensis* adults

In September 2010, all *T. coloradensis* parasitoids from the Blanc-Sablon laboratory colony were kept in 65 ml plastic cages with access to sucrose solution (80%) for 2-3 weeks at

16±1 °C, 16L:8D and 60% RH. To determine parasitoid cold hardiness, we measured supercooling points of males (n = 11) and females (n = 13) in October 2010 following the methodology described by Rochefort et al. (2011). To estimate winter survival of adults, remaining parasitoids (100 females and 140 males) were exposed in plastic cages to natural conditions in the field insectary. Sucrose solution was removed during winter to prevent mold formation. In early March 2011, wasps were transferred to Montréal, Canada (45°33' N, 73°38' W) and exposed to outdoor conditions; a sucrose solution (80%) was then provided to parasitoids. Batches of 20 host eggs were offered on a Post-it® card periodically to overwintering females (March 12 - 25, March 25 - April 1 and April 1 - 8). Mean supercooling points were compared using Welch two sample *t*-test.

Results

Field studies

The two most abundant parasitoids that attacked hemlock looper eggs in sentinel traps were *T. coloradensis* and *T. droozi*. The former species was the most common at Rivière-Ouelle and Rivière-du-Loup whereas the latter was dominant at L'Isle-Verte (Fig. 2.1). At L'Isle-Verte and Rivière-Ouelle, the mean parasitism rates increased from 2003 to 2004 for both parasitoids, followed by a decrease in 2005 (Fig. 2.1). Since Rivière-du-Loup was only monitored in 2003, no year-to-year general trend can be drawn. Sex ratios of *T. coloradensis*, *T. droozi* and *T. flavotibiae* were female biased for all sites and years, ranging from 51.1 to 79.3%.

Telenomus coloradensis and *T. droozi* showed similar patterns of parasitism throughout the study; although *T. coloradensis* was active slightly earlier than *T. droozi*. Females of both species were foraging in early spring when mean air temperature (*MAT*) was low. For *T. coloradensis*, the earliest attack was recorded on traps exposed from April 24 to May 1, 2003 (*MAT* = 3.7°C) and from May 6 to 13, 2004 (*MAT* = 5.9°C). For *T. droozi*, the first attacks occurred from May 1 to 8, 2003 (*MAT* = 5.4°C) and from May 6 to 13, 2004 (*MAT* = 5.9°C) (Fig. 2.2A-C). Mean parasitism rates increased by late spring and early summer together with *MAT*

increases. Weekly maximum parasitism by *T. coloradensis* was recorded from June 5 to 12, 2003 (23.6%) and from May 27 to June 3, 2004 (72.9%; Fig. 2.2B). For *T. droozi*, maximum parasitism rates of 52.6% and 75.6% were observed in sentinel traps exposed between May 15 and 22, 2003 and between May 27 and June 3, 2004, respectively (Fig. 2.2C). Parasitism abruptly decreased for both species in July and nearly no attack was recorded after the beginning of August for any year or site (Fig. 2.2B-C). *Telenomus flavotibiae* parasitism was observed only during a short period in 2003 (from June 12 to July 31) and at low levels (0.21 – 8.47%), but in all sampled balsam fir stands (Figs. 2.1 and 2.2D). Hemlock looper eggs were scantily parasitized (maximum mean parasitism = 2.58%) by *Telenomus* spp. in the fall (September – October), but since no fully developed *Telenomus* adults had emerged from our samples, it was only possible to identify them to the genus level.

Trichogramma spp. parasitism was recorded for a long period (May to October in 2003) but represented a negligible percentage of total egg parasitism. *Trichogramma* were more abundant in late August 2003, when parasitism reached a maximum of 12.3% at L'Isle Verte (Figs. 2.1, 2.2E).

Females *T. coloradensis* and *T. droozi* were first sampled in the field on 30 April 2004; 201 individuals being captured by sweep net (Fig. 2.3). These females were mated as they produced both male and female progeny when used in lab experiments (see next section). Males *T. coloradensis* (n = 24) and *T. droozi* (n = 1) had not been captured before June 16 and August 4, respectively (Fig. 2.3). For *T. flavotibiae*, only females (n = 7) had been captured, and not before July 7 (Fig. 2.3).

***Telenomus* parasitism rate vs. temperature**

Females *T. coloradensis* and *T. droozi* have the capacity to successfully parasitize hemlock looper eggs at very low temperatures (4-8°C) (Fig. 2.4). The proportion of ovipositing females and levels of parasitism increased with temperature but stabilized at 16°C (Fig. 2.4). Temperature had a significant effect on the proportion of ovipositing females, which never reached more than 0.65 for any temperature, and on the number of parasitized eggs (Table 2.2).

No significant difference was found between parasitoid species, but an effect of repetition on parasitism levels was found. This effect was caused by higher parasitism rates in the first repetition: *Telenomus* spp. collected on April 30 were more active than those collected later in spring. However, this effect might be attributable to a longer pre-exposition period without host eggs before test (18 days for rep 1 vs. 2-5 days for reps 2-4). The interactions between tested factors were not significant (Table 2.2). The lower thresholds for onset of parasitism (T_0) estimated from linear regressions of activity index (AI) on temperature (T) was 3.08°C for *T. coloradensis* ($AI = 0.29T - 0.90$; Adjusted $R^2 = 0.88$, $F = 43.31$, $df = 1$ and 5 , $P = 0.001$) and 4.67°C for *T. droozi* ($AI = 0.37T - 1.73$; Adjusted $R^2 = 0.89$, $F = 48.67$, $df = 1$ and 5 , $P < 0.001$). Following ANCOVA, AI was not influenced by *Telenomus* species ($F = 0.5554$, $df = 1$, $P = 0.4733$) and difference in slopes between species was not significant ($F = 1.2560$, $df = 1$, $P = 0.2886$).

Predicting *T. coloradensis* emergence periods

The interaction between temperature and sex had a significant effect on *T. coloradensis* development time from oviposition to adult emergence (Table 2.3). Development time decreased linearly from 57.82 ± 3.31 and 60.85 ± 4.06 to 18.50 ± 2.65 and 20.33 ± 1.66 days (mean \pm SD) between 15.0 and 28.4°C for males and females, respectively. Only one female emerged at 32.0°C (after 18 days). We thus removed this temperature from further analyses. The lower developmental thresholds (T_0) calculated from the linear regressions of development rate (DR) on temperature (T) were 9.14°C and 8.62°C for males and females respectively, and 354.84 and 404.01 degree-days (K) above those thresholds were required for completing development of males and females respectively (Males: $DR = 0.0028T - 0.0258$, Adjusted $R^2 = 0.99$, $F = 445.3$, $df = 1$ and 2 , $P = 0.0022$; Females: $DR = 0.0025T - 0.0213$, Adjusted $R^2 = 0.99$, $F = 388.6$, $df = 1$ and 2 , $P = 0.0026$).

Based on the degree-day model developed for the hemlock looper (Hartling et al. 1991, Butt et al. 2010), hatching of post-diapause host eggs should have been completed by June 17 in 2003-2004 and June 14 in 2005 (Fig. 2.2A). Thus, using T_0 and K parameters and mean daily air temperatures from Rivière-du-Loup, males from spring parasitism were predicted to emerge

between July 15 and 27 in 2003 (spring parasitism window: from April 27 to June 17) and between July 28 and August 7 in 2004 (spring parasitism window: from May 9 to June 17). Female emergence was predicted to occur few days later: from July 17 to 31 in 2003 and from July 29 to August 10 in 2004. Finally, using the same approach, only 178.56 and 130.58 degree-days above 9.14°C (for males) and only 197.90 and 149.90 degree-days above 8.62°C (for females) were accumulated in 2003 and 2004, respectively, after August 30, indicating that *T. coloradensis* is unable to fully complete its development before winter in hemlock looper eggs deposited in fall.

Winter survival and cold hardiness of *Telenomus coloradensis* adults

Telenomus coloradensis supercooling point measured in October 2010 varied from -21.2 to -38.3°C ($-30.5 \pm 1.5^\circ\text{C}$; mean \pm SE; $n = 11$) for males and from -21.8 to -37.6°C (-30.6 ± 1.4 ; $n = 13$) for females, the difference being not significant ($t = -0.0475$, $df = 21.26$, $P = 0.9626$). Winter survival of *T. coloradensis* females was low (9.0%; $n = 100$), and no male emergence was recorded in spring ($n = 140$). The first females resumed activity by mid-March and parasitism rates increased until the end of observations in early April (Fig. 2.5).

Discussion

The potential of *T. coloradensis* and *T. droozi* for reducing hemlock looper populations was confirmed by the weekly measurement of some very high levels of parasitism (>70%) in spring. This experimental approach, where sentinel traps are replaced every week, likely underestimates cumulative parasitism in natural host populations. Parasitism by both *Telenomus* species was much higher in 2004 than in 2003. This might have resulted from a numerical response of *Telenomus* through outbreak development and/or from favorable climatic conditions.

Previous studies identified *T. coloradensis* as the dominant species of egg parasitoids of the hemlock looper in eastern Canada (Pelletier and Piché 2003, Carleton et al. 2009, 2010). Accordingly, we observed that *T. coloradensis* was most abundant in two of the three study sites

(Rivière-du-Loup and Rivière-Ouelle), while *T. droozi*, was the most abundant species at L'Isle-Verte with the highest level of parasitism measured in our study. Pelletier and Piché (2003) reported that *T. coloradensis* was mostly found in the boreal zone while *T. droozi* was more common in what they referred to as the “transition zone”, corresponding to the mixedwood forest. Insect collections reveal that *T. droozi* is well-represented in the boreal zone, but at a much lower abundance than *T. coloradensis* (Pelletier and Piché 2003). The relative abundance of *Telenomus* species should be linked to unknown ecological and/or climatic factors. Our data suggest that in the Lower St. Lawrence River area, *T. coloradensis* and *T. droozi* are likely to compete for the same resource, eggs of the hemlock looper in spring.

Our analysis showed that *T. coloradensis* and *T. droozi* have similar thermal activity thresholds in spring. Although not statistically different, *T. coloradensis* has a lower threshold than *T. droozi* by 1.6°C (3.08° vs. 4.67°C). This capacity to parasitize host eggs at lower temperatures would likely provide an ecological advantage to *T. coloradensis* over *T. droozi* early in the season, and in colder regions of the boreal forest. Furthermore, *T. droozi* could be more sensitive to temperature-driven asynchrony with hemlock looper eggs in early spring since the thermal activity threshold of *T. coloradensis* is nearly the same (3.08°C) as the development threshold of its looper host (3°C; Hartling et al. 1991); the thermal activity threshold of *T. droozi* being higher (4.67°C).

Adult longevity, parasitism patterns from sentinel traps and sampling by sweep net help us to picture the pattern of activity of *Telenomus* parasitoids during spring, summer and fall. *Telenomus* adults can survive over several months in the laboratory (Ryan et al. 1981, Foerster and Butnartu 2004, Fukuda et al. 2007), and *T. coloradensis* females showed such an extended longevity (i.e. over 55 days at 24±1°C, 16L: 8D and 75% RH (S. Legault, unpublished data)). This biological trait allows overwintering females to parasitize a maximum number of host before hatching of hemlock looper eggs in late spring and to be active for an extensive period, potentially during the whole summer. Based on our degree-day model, *T. coloradensis* spring progeny is predicted to emerge from mid-July to the beginning of August, during a period where hemlock looper eggs are absent from the forest environment (Delisle et al. 1998, Butt et al. 2010). Host deprivation is known to lower parasitoid egg load in several parasitoid species,

mainly through egg resorption, resulting in a reduced fecundity but increased longevity (Hougaard et al. 2005, Bruce et al. 2009). It is not known if *T. coloradensis* is a pro- or synovigenic species and if females have the capacity for egg resorption. However, we have observed in the laboratory that when deprived of suitable hosts for oviposition *T. coloradensis* females adopt prostration behaviour by huddling and remaining motionless for long periods. This behaviour could be associated to a form of quiescence when hosts are not available.

Given their longevity, mated *T. coloradensis* females would remain in the environment either to exploit alternative hosts, parasitize eggs laid by hemlock looper females in late summer and early fall (Carroll 1956, Delisle et al. 1998), and/or enter diapause. *Telenomus* parasitoids may have the opportunity to shift on alternate hosts for oviposition in late summer, allowing their progeny to emerge and mate before the onset of cold weather in fall. *Telenomus* species can be generalist as for *Telenomus alsophilae* that has been shown to exploit 14 species of geometrids and noctuids (Fedde 1977). *Telenomus coloradensis* is known to parasitize eggs of the gray spruce tussock moth, *Orgyia leucostigma plagiata* (Lepidoptera: Lymantriidae), the Douglas-fir tussock moth, *Orgyia pseudotsugata* and the Bruce spanworm, *Operophtera bruceata* (Lepidoptera: Geometridae) (Pelletier and Piché 2003). However, these species overwinter as eggs deposited in fall (Brown 1962, Mason et al. 1983, Tammaru et al. 2002), as does the hemlock looper (Delisle et al. 2009, Rochefort et al. 2011). Parasitoids could also rely on dead or sterile host eggs to complete their development during summer. For example, *T. alsophilae* and *T. coelodasidis* can complete their development in infertile eggs, although these hosts are less suitable than fertile eggs (Ticehurst and Allen 1973, Fedde 1977). Parasitism late in the season is expected to depend on the timing of hemlock looper oviposition, as well as climatic conditions during host availability in late summer and fall (i.e. the number of days with temperatures reaching the thermal activity threshold of the parasitoid).

Our study provides the first experimental evidence of a reproductive diapause in *T. coloradensis*. Although most egg parasitoids overwinter as immature inside their host (Boivin 1994), adult overwintering has also been documented for *Telenomus nitidulus* (Grijpma and van Lenteren 1988), and *Telenomus californicus* (Torgersen and Ryan 1981). Capture of fertilized females in forest stands as early as 30 April, egg parasitism in sentinel traps in late April and a

mean supercooling point of -30.6°C indicate that *T. coloradensis* females have the capacity to overwinter as adults in Québec and be active early in the spring. However, overwintering survival was low (9%) under insectary conditions. We cannot determine if this low survivorship is typical of the species or arise from unsuitable (artificial) overwintering conditions. Also, as for other egg parasitoid species that overwinter as adults, males did not survive the winter (Torgersen and Ryan 1981, James 1988, Teraoka and Numata 1995). Curiously, when tested in October, the supercooling point of *T. coloradensis* male (-30.5°C) was similar to that of females. At this point it remains uncertain if males do have the capacity to formally entering diapause, but it is clear that they did not overwinter successfully. Their capacity to resist frost in fall might be an adaptation to remain active late in the season, thereby increasing opportunities to fertilize females before the onset of winter conditions. Carleton et al. (2009, 2010) showed that *T. coloradensis* also has the capacity to overwinter as immature in hemlock looper eggs parasitized in fall. Such a dual overwintering strategy for a univoltine insect species is very uncommon, but it was reported for *T. californicus* parasitizing the Douglas-fir tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae) in south-central Oregon (Torgersen and Ryan 1981). As for other studies (Hébert et al. 2006b, Carleton et al. 2009, 2010), our data showed that parasitism in fall (September – October) is very low (weekly maximum mean parasitism = 2.6% for *Telenomus* spp.) compared to parasitism in late spring (weekly maximum mean parasitism = 72.9% and 75.6% for *T. coloradensis* and *T. droozi* respectively). This indicates that, within the studied area, both *T. coloradensis* and *T. droozi* overwinter primarily as fertilized females. By the end of April, they terminate their reproductive diapause and start searching for hosts as temperature reaches their lower thermal activity threshold. Laboratory experiments showed that *T. coloradensis* and *T. droozi* females have the capacity to parasitize hemlock looper eggs at temperatures as low as 4°C . The capacity of *T. coloradensis* and *T. droozi* to overwinter as adult and attack eggs at very low temperature are physiological adaptations that enable them to exploit hosts early in the season when the latter remain in a suitable stage for parasitoid development. Under laboratory conditions, *Telenomus* species usually prefer young eggs over mature ones to maximize fitness parameters of their progeny (Jubb and Watson 1971, Fedde 1977, Strand and Vinson 1983). The climatic and ecological factors determining which overwintering strategy should be selected, either as fertilized females or as immatures within the host egg, as well as the consequences on parasitoid

fitness and population dynamic, remain to be explored. No information is available to determine if *T. droozi* and *T. flavotibiae* have also evolved such a dual overwinter strategy.

Low levels of parasitism by *T. flavotibiae* and *Trichogramma* spp. over our three year survey support the conclusions of Pelletier and Piché (2003) and Carleton et al. (2009, 2010) that these natural enemies are uncommon and do not contribute significantly to reduce hemlock looper populations in northeastern North America. *Telenomus flavotibiae* seasonal occurrence differs from *T. coloradensis* and *T. droozi*. Females were not captured before July and hosts in sentinel traps were only parasitized during the summer when hemlock looper eggs are absent. This asynchrony between parasitism occurrence and hemlock looper egg availability, together with low parasitism levels suggest that *T. flavotibiae* probably emerge late in the season and only attack hemlock looper eggs as a secondary or overwintering host. However, no other host species had ever been recorded for *T. flavotibiae* (Pelletier and Piché 2003). *Trichogramma* spp., on the other hand, are multivoltine parasitoids that typically attack a large spectrum of hosts in forest stands throughout the season (Corrigan and Laing 1994, Bai et al. 1995, Laing and Corrigan 1995). Corrigan and Laing (1994) showed that *Trichogramma minutum* use hemlock looper eggs as host for overwintering. Accordingly, we observed the highest (but still low) levels of parasitism by *Trichogramma* spp. in fall. Low parasitism rates by those parasitoids were recorded during the three sampling years, as previously reported by Hartling et al. (1999), Hébert et al. (2001), and Carleton et al. (2009).

Combined with those of Carleton et al. (2009, 2010), our data allow drawing a tentative seasonal ecology calendar of egg parasitoids of the hemlock looper in the Lower St. Lawrence region (Fig. 2.6). Hemlock looper eggs are mostly parasitized during their post-diapause phase in spring by *T. coloradensis* and *T. droozi* and faintly by *Trichogramma* spp. Overwintered female from both parasitoid species are active as early as late April and early May, when development of the host embryo is slow. Parasitism increases with temperature, and becomes highest just before the host-hatching period, after which both *T. droozi* and *T. coloradensis* remains highly active for a few more weeks. Their activity decreases abruptly by mid-July, as the new *T. coloradensis* generation emerges from hosts parasitized in spring. From July until late fall, parasitism remains very low (*T. coloradensis*, *T. flavotibiae* and *Trichogramma* spp.) or null (*T. droozi*). *Telenomus*

coloradensis overwinters mainly as fertilized females, but can also enter diapause as an unknown immature stage within diapausing host eggs. A number of uncertainties about the seasonal ecology of *Telenomus* parasitoids remain to be explored. Mainly, those that relate to (i) the occurrence and ecological determinants of the two overwintering strategies evolved by *T. coloradensis*, (ii) the overwintering survival capacity of diapausing females and immature parasitoids, and (iii) the potential use of alternative hosts in summer by *T. coloradensis* and *T. droozi*. Furthermore, although there is a good understanding of the seasonal ecology of *T. coloradensis* and *Trichogramma* spp., more information is needed for *T. droozi* and *T. flavotibiae*.

In conclusion, because parasitism by *Telenomus* species mostly occurs during spring through the action of overwintering females, climatic conditions in winter and early spring are key determinants of *Telenomus* success as biological control agents of the hemlock looper. We predict that concurrent mild winter and cool spring would favor parasitoid activity by enhancing their winter survival and by lengthening the temporal egg accessibility window in spring through a delay in hemlock looper embryonic development. A better understanding of the ecology of egg parasitoids of the hemlock looper is crucial for improving integrated management of this pest in eastern Canada in the context of climate changes.

Acknowledgments

We thank S. Rochefort, Y. Dubuc, J. Doyon, C. Dion, L. Saucier, M. Maï sano, I. Paquin, S. Néron and I. Grenier for technical assistance, as well as G. Boivin, A. Sentis, A. Firlej, F. Maure, M. B. Morin, J. Doyon and S. P. Daoust for comments on an earlier version of the manuscript. Financial support was provided to the iFor research consortium by the Natural Science and Engineering Research Council of Canada, the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, the Conseil de l'industrie Forestière du Québec, the Canadian Forest Service, and the Société de Protection des Forêts contre les Insectes et les Maladies du Québec.

Table 2.1: Mean number of hemlock looper eggs in sentinel traps exposed to parasitism in three localities of the Lower St. Lawrence region in eastern Québec, Canada from 2003 to 2005.

Site	Year	Number of traps	Number of eggs/trap (mean \pm SE)
L'Isle-Verte	2003	281	20.2 \pm 0.7
	2004	192	20.3 \pm 1.1
	2005	43	13.6 \pm 1.4
Rivière-Ouelle	2003	300	20.8 \pm 0.7
	2004	208	19.1 \pm 0.9
	2005	41	14.6 \pm 1.3
Rivière-du-Loup	2003	269	18.6 \pm 0.6

Table 2.2: Results of the three-way ANOVA comparing the proportion of ovipositing females and levels of parasitism as a function of temperature, replication and *Telenomus* species (*T. coloradensis* and *T. droozi*) (all fixed factors) collected at Rivière-Ouelle (site #2) in spring 2004.

Parameters	df	F	P
Proportion of ovipositing females			
Temperature	1	26.876	<0.0001
Replication	1	1.8863	0.1761
Species	1	0.0016	0.9678
Temperature:Replication	1	0.0227	0.8810
Temperature:Species	1	2.3109	0.1352
Replication:Species	1	1.1066	0.2982
Temperature:Replication:Species	1	0.0479	0.8278
Residuals	47		
Levels of parasitism			
Temperature	1	67.4882	<0.0001
Replication	1	11.7413	0.0008
Species	1	0.4861	0.4867
Temperature:Replication	1	0.3987	0.5286
Temperature:Species	1	0.1920	0.6618
Replication:Species	1	3.2358	0.0739
Temperature:Replication:Species	1	0.0008	0.9772
Residuals	160		

Table 2.3: Results of the ANOVA on the development time of *Telenomus coloradensis* as a function of temperature and parasitoid sex.

Parameters	df	F	P
Temperature	1	1331.7644	<0.0001
Sex	1	21.7866	<0.0001
Temperature:Sex	1	4.3001	0.0412
Residuals	84		

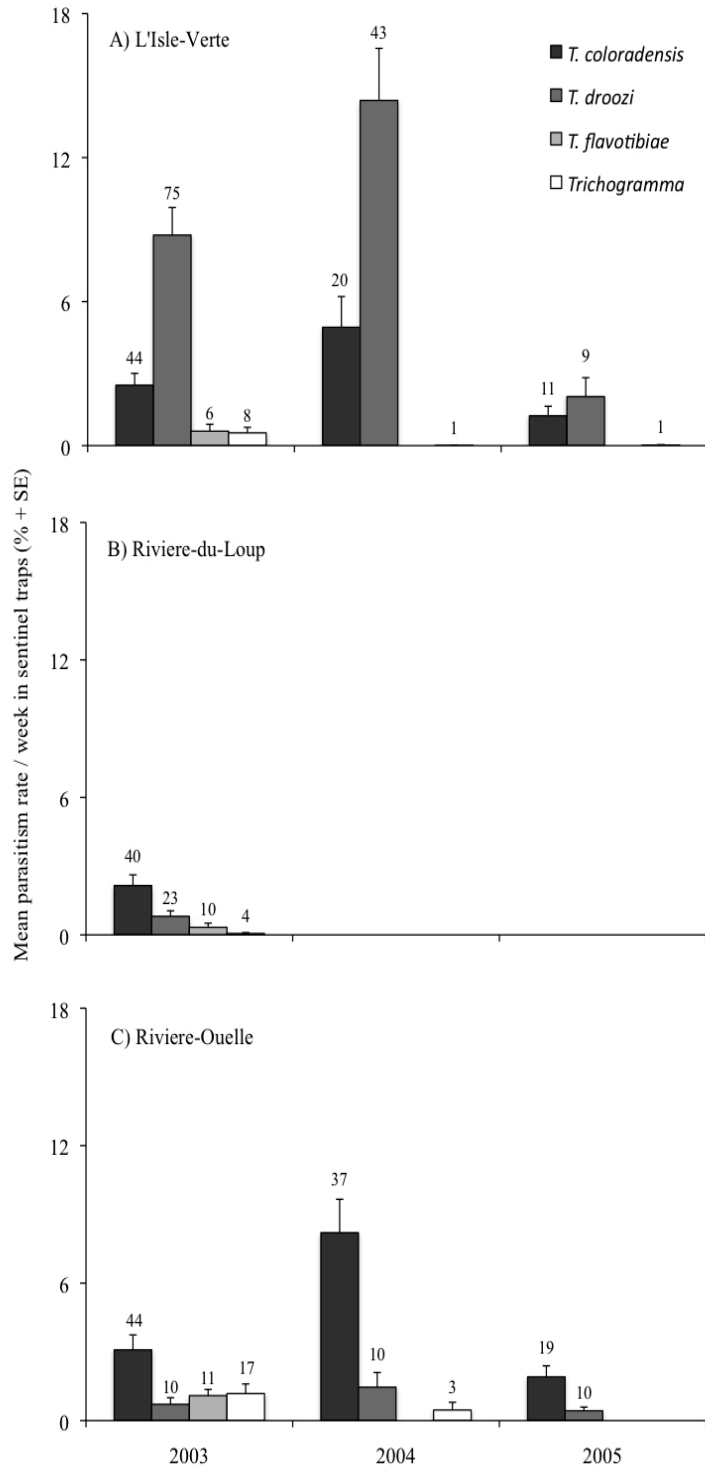


Fig. 2.1. Parasitism of hemlock looper egg per week (Mean % + SE) in sentinel traps exposed in three localities of the Lower St. Lawrence region in eastern Québec, Canada, from 2003 to 2005. Numbers above bars indicate the number of traps where parasitized eggs were observed.

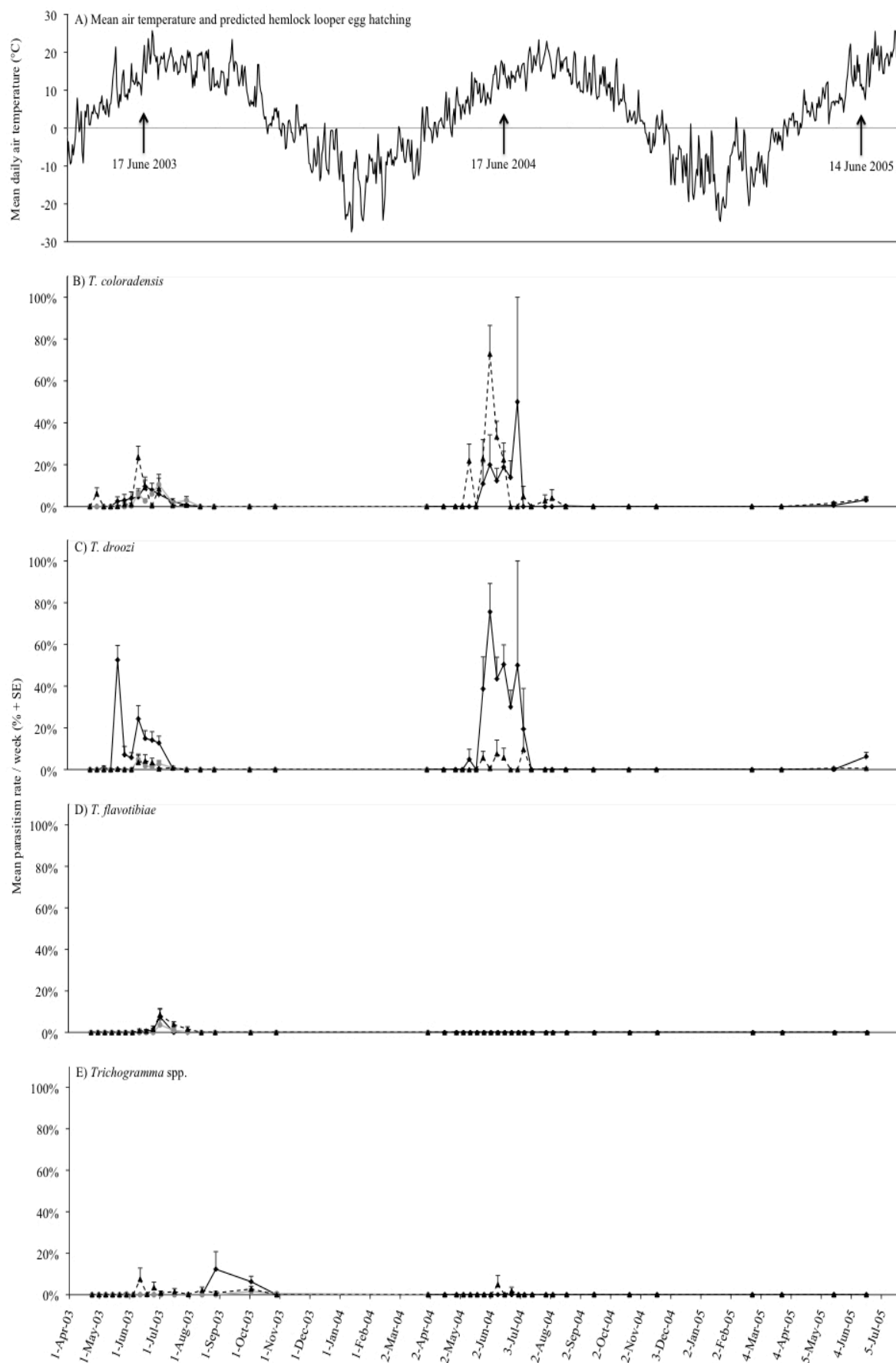


Fig. 2.2. Mean air temperature (°C) in Rivière-du-Loup (A) and seasonal changes in the percentage of parasitism / week (mean % + SE) of hemlock looper eggs from sentinel traps exposed from April 2003 to July 2005 in L'Isle-Verte (black lines), Rivière-Ouelle (dashed lines) and Rivière-du-Loup (gray lines) by *Telenomus coloradensis* (B), *Telenomus droozi* (C), *Telenomus flavotibiae* (D) and *Trichogramma* spp. (E). Abscissa represents the collect dates of sentinel traps. Arrow in (A) represents estimated date for 100% hemlock looper egg hatching for each year (see text).

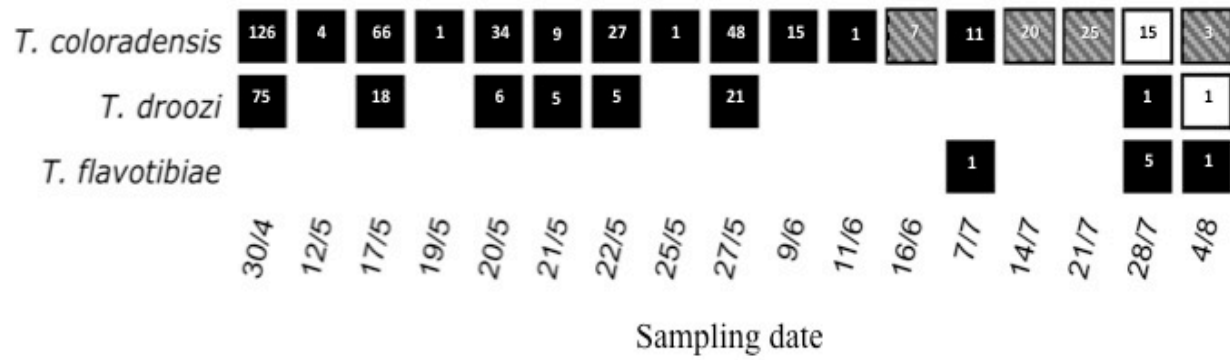


Fig. 2.3. Number of *Telenomus* spp. males and females captured using a sweep net at Rivière-Ouelle from April 30 to August 4 in 2004. Black squares: presence of females only; white squares: presence of males only; striped squares: presence of both males and females.

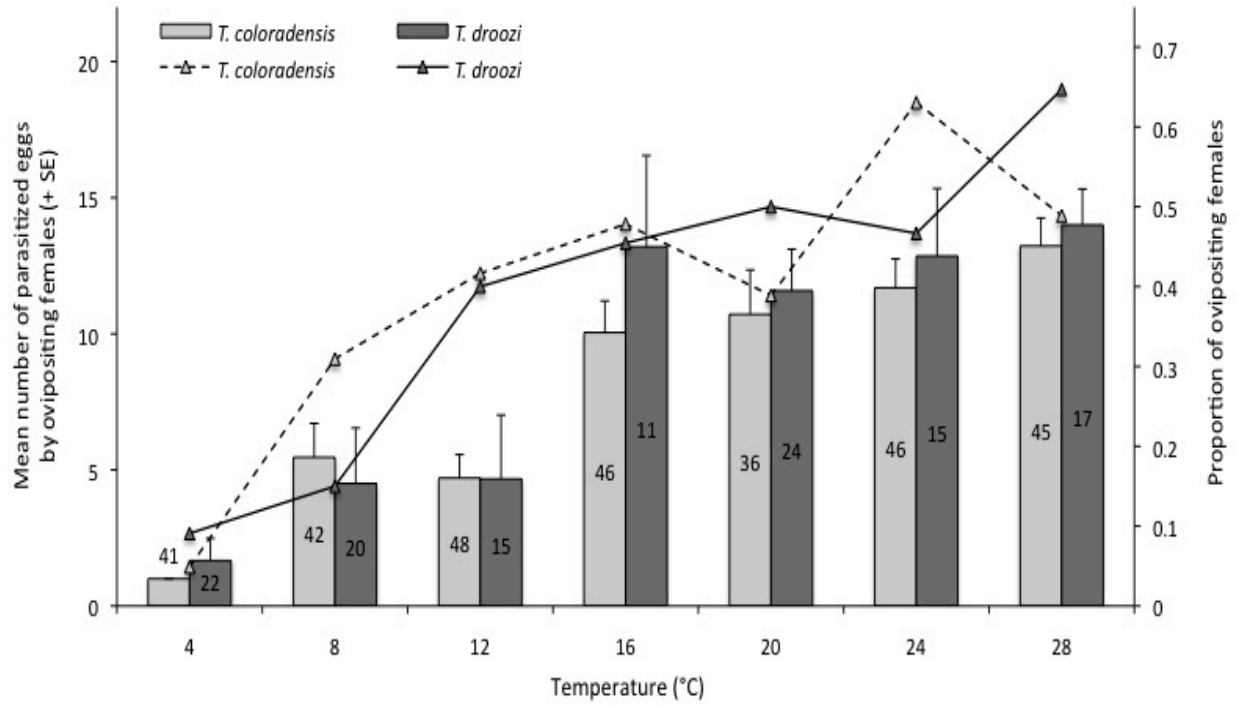


Fig. 2.4. Effect of constant temperature on the number of parasitized eggs (mean + SE) over an 8 h exposition period (light gray bars: *T. coloradensis*, dark gray bars: *T. droozi*) and on the proportion of ovipositing females (dashed line: *T. coloradensis*, black line: *T. droozi*). Number of tested females for each temperature and species is indicated within bars.

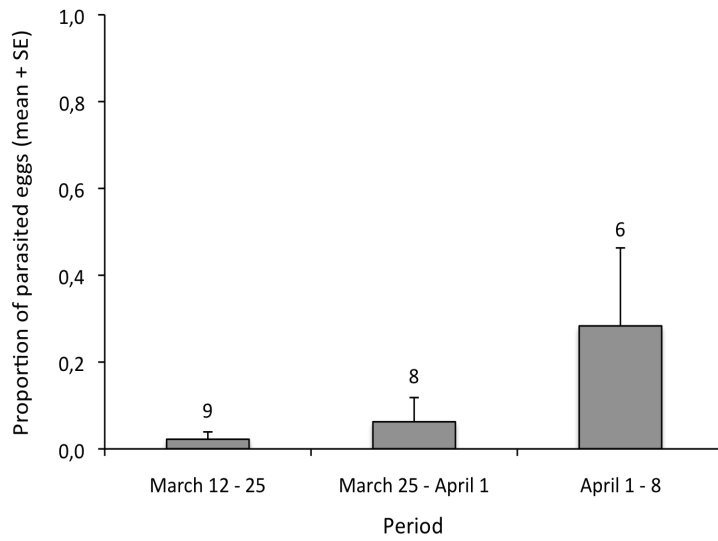


Fig. 2.5. Parasitism (mean proportion + SE) of batches of 20 post-diapausing eggs offered periodically to overwintered *T. coloradensis* females exposed to natural conditions in Montréal, Canada in spring 2011. Numbers above bars indicate the number of surviving females at the end of each period.

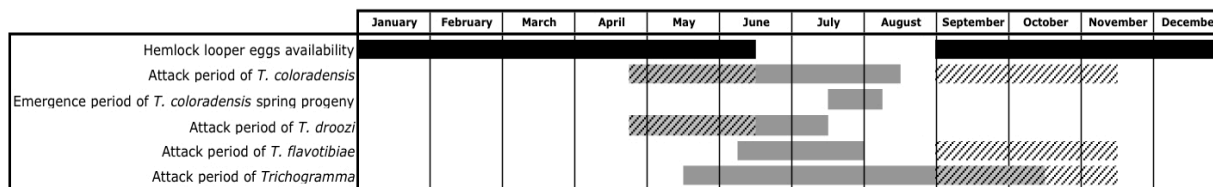


Fig. 2.6. Seasonal activity windows of hemlock looper egg parasitoids in the Lower St. Lawrence Region, Québec. Hemlock looper egg availability period, in black, are based on Delisle et al. (1998) and Butt et al. (2010); parasitism periods in striped bars are from Carleton et al. (2009, 2010); results from the present study are shown in gray.

3. Chapitre 3: Effects of seasonal variations in host quality and availability on parasitism by the egg parasitoid *Telenomus coloradensis* (Hymenoptera: Scelionidae)

Simon Legault¹, Christian Hébert², Richard Berthiaume³ and Jacques Brodeur¹

1-Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke est, Montréal (Qc), Canada, H1X 2B2

2-Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 1055 du P.E.P.S., P. O. Box 10380, Québec (Qc), Canada, G1V 4C7

3-Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique, Département des sciences du bois et de la forêt, Université Laval, Pavillon Abitibi-Price, 2405 rue de la Terrasse, Québec (Qc), Canada, G1V 0A6

Corresponding author

Jacques Brodeur
Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal
4140 rue Sherbrooke est
Montréal, Québec, H1X 2B2, Canada
Phone: 1-514-343-2079

Abstract

Parasitism of hemlock looper eggs, *Lambdina fiscellaria* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae), by *Telenomus coloradensis* Crawford (Hymenoptera: Scelionidae) is much higher in spring than in fall. The objectives of this study were to quantify changes in host acceptance and reproductive performance of the parasitoid in relation to: i) host egg fertilization in fall; ii) host diapause status ; iii) host embryonic development in spring; and iv) an host deprivation period during summer. Our results show that unfertilized eggs are not suitable for *T. coloradensis* development. Early-diapausing eggs are more suitable for the parasitoid than post-diapausing eggs. Furthermore, our results demonstrate that the host physiological suitability decreases with embryonic development in spring. Finally, a host deprivation during the summer seems to negatively affect the parasitic activity of *T. coloradensis*. These results contribute to a better understanding of the effect of hemlock looper eggs physiology and availability on the seasonal ecology of *T. coloradensis* in an evolutionary perspective.

Key words: Hemlock looper, *Telenomus coloradensis*, reproductive potential, host quality, fitness proxies, host deprivation, seasonal ecology.

Résumé

Les niveaux de parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche, *Lambdina fiscellaria* (Guenée) (Lepidoptera : Geometridae) par *Telenomus coloradensis* Crawford (Hymenoptera: Scelionidae), sont nettement plus élevés au printemps qu'à l'automne. Les objectifs de cette étude sont de quantifier les variations du succès reproducteur de *T. coloradensis* en fonction: i) de la fertilisation des œufs hôtes à l'automne; ii) de leur stade de diapause (début ou fin de diapause); iii) de leur développement embryonnaire au printemps; et iv) de la durée de la période de privation d'hôtes pendant l'été. Nos résultats démontrent que les œufs non fertilisés à l'automne ne sont pas convenables pour *T. coloradensis*. Les hôtes en début de diapause sont de meilleure qualité énergétique que les hôtes en post-diapause. De plus, nos résultats démontrent que la convenance physiologique de l'hôte diminue rapidement avec son développement embryonnaire

au printemps. Finalement, une période de privation d'hôtes pendant l'été affecte négativement l'activité parasitaire de *T. coloradensis*. Ces résultats contribuent à une meilleure compréhension de l'effet des variations de l'état physiologique et de la disponibilité des œufs de l'arpenreuse de la pruche sur l'écologie saisonnière de *T. coloradensis* dans une perspective évolutive.

Introduction

Immature parasitoids depend entirely on host resources for maximizing their fitness, which is usually evaluated through measurement of survival, development and growth. For idiobiont egg parasitoids those resources are mostly fixed at oviposition since hosts ceased development during or shortly after they have been parasitized (Askew and Shaw 1986). Host eggs differ in quality and variations in parasitoid performance have been shown to be influenced by host species, host size and factors related to egg development and physiological status (Boivin 2010b). For instance, since energetic resources (e.g. sugars, polyols and proteins) are gradually consumed or transformed during embryogenesis (Sloggett and Lorenz 2008) and diapause (Rocheffort et al. 2011), immature parasitoids that develop in older hosts have fewer resources available for their own development (Boivin 2010b). Accordingly, female egg parasitoids tend to have a preference toward younger hosts (e.g.: Fedde 1977, Strand and Vinson 1983, Orr et al. 1986, Chabi-Olaye et al. 1997, 2001, Irvin and Hoddle 2005, Bruce et al. 2009). Egg fertilization has also been shown to improve parasitoid fitness (Ticehurst and Allen 1973, Fedde 1997). For example, infertile eggs of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) lack a serosa; resulting in a rapid desiccation of the host before the immature parasitoid *Telenomus heliothidis* can complete its development (Strand et al. 1986).

Host-parasitoid relationships are therefore likely to be structured by the degree of synchrony between populations of female parasitoids and cohorts of suitable host eggs. Egg parasitoids should evolve life-history strategies to ensure effective exploitation of hosts that vary in both availability and quality through time. This is especially true for parasitoids attacking univoltine host species characterized by a short window of seasonal egg occurrence. Here we studied the trophic interactions between the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria* (Guenée)

(Lepidoptera: Geometridae), and the egg parasitoid, *Telenomus coloradensis* Crawford (Hymenoptera: Scelionidae). Precisely, we explored how host availability and quality, as related to their developmental stage and status (fertilized or not), may induce selective pressure on egg parasitoids and shape their seasonal activity patterns.

The hemlock looper is one of the most damageable insect pests of Balsam fir (Pinaceae) stands in North America (MacLean and Ebert 1999, Iqbal et al. 2011). The species is univoltine and females deposit eggs singly or in batches of 2-3 individuals in late summer and early fall, usually on host trees but also elsewhere in the forest environment (Carroll 1956, Delisle et al. 1998). Overwintering eggs go through three distinct phases: a pre-diapause phase, during which fertilized egg coloration turns from green to copper brown; an obligate diapause phase which lasts throughout mid-winter; and a post-diapause phase in which eggs remain in quiescence until the onset of favorable conditions (Delisle et al. 2009, Rochefort et al. 2011). Hemlock looper eggs hatch in late spring following balsam fir budbreak, when approximately 235-300 degree-days had accumulated above a temperature threshold of 3°C (ADD_{>3°C}) (Hartling et al. 1991; Butt et al. 2010).

Telenomus coloradensis Crawford (Hymenoptera: Scelionidae) is a common natural enemy of hemlock looper eggs (Pelletier and Piché 2003) in northeastern Canada that play a significant role as biological control agent (Hébert et al. 2001). *Telenomus coloradensis* can attack hemlock looper eggs either in their pre- and/or (early) diapause phase in fall or post-diapause phase in spring (Carleton et al. 2009, 2010, Legault et al. 2012). For unclear reasons, parasitism reaches high levels only during spring (Hébert et al. 2006b, Carleton et al. 2009, 2010). For example, parasitism levels > 50% were reported for *Telenomus* spp. in the first week of May in the Gaspé peninsula (Québec, Canada) in 1998 when snow was still covering the ground, while it was < 5% the previous fall (Hébert et al. 2006b). Laboratory experiments further showed that fertilized, field-collected *T. coloradensis* females in the spring have the capacity to attack hemlock looper eggs at temperatures as low as 4 °C (Legault et al. 2012). *Telenomus coloradensis* can either enter diapause as immature within the host egg (Carleton et al. 2009, 2010) or as adult females (Legault et al. 2012). Using a degree-day model, we predicted in a previous study that *T. coloradensis* spring progeny from populations located along the Lower St.

Lawrence region in Québec would emerge in midsummer (Legault et al. 2012). Since hemlock looper eggs are not available until late summer and early fall (Delisle et al. 1998), we previously hypothesized that most females from the spring progeny would enter in a reproductive diapause, resulting in low parasitism rates in fall (Legault et al. 2012).

The objective of our study was to examine variations in *T. coloradensis* performance when developing in different types of hemlock looper eggs that can be encountered in forest stands throughout the year: i) fertilized vs. unfertilized eggs in fall, ii) early diapausing (fall) vs. post-diapausing eggs (spring), and iii) increasing developmental embryonic stages in spring. We determined the relative suitability of hemlock looper eggs for *T. coloradensis* by measuring aspects of the reproductive potential of F_0 females: (proportion of ovipositing females, oviposition rates and successful parasitism rate), and important components of parasitoid fitness of the F_1 generation (development time, successful emergence rate and size of the progeny). We also evaluated the effects of an extended host deprivation period in the summer on oviposition decisions by *T. coloradensis* females. We predicted that parasitoid performance in different host types would mirror parasitism levels observed in nature. Such an approach will also contribute to a more complete understanding of the seasonal ecology of *T. coloradensis* in an evolutionary perspective.

Material and Methods

Study organisms. In order to have sufficient hosts to conduct all laboratory experiments, we had to use eggs from two hemlock looper populations: Québec city area (46°51' N, 71°16' W) and Blanc-Sablon (51°32' N, 57°55' W) (Québec, Canada). Only eggs from a given origin were used in a given experiment. The Québec City population has been established for 10 years on balsam fir foliage following Berthiaume (2007). During winter, eggs were kept in a field insectary at the Laurentian Forestry Centre of the Canadian Forest Service in Québec City. For the Blanc-Sablon populations, balsam fir and spruce branches were collected in a defoliated stand on June 17, 2010, brought back to the laboratory, and slightly shaken to collect more than 1 000 first instar larvae. Larvae from both populations were reared on white birch foliage collected in a

stand near Québec City following Rochefort et al. (2011). Once mated, females were put individually in 140mL plastic cages with access to sucrose solution (80%) and a 3 cm-diameter foam disk for oviposition (Hébert et al. 2006b). If not used in summer 2010 (see below), oviposition disks were acclimatized for one month at $16 \pm 1^\circ\text{C}$, 16L:8D and 60% RH, and then put in the insectary for overwintering. In March 2011, oviposition disks were soaked 10 min in water to release eggs from their artificial substrate and extracted eggs were kept in darkness at $4 \pm 1^\circ\text{C}$ to delay embryo development until post-diapausing hosts were needed for experiments (see below).

A parasitoid culture was established from individuals emerging from the hemlock looper eggs of the Blanc-Sablon hemlock looper population. Unhatched host eggs were extracted from balsam fir and spruce branches using the method described by Otvos and Bryant (1972). Eggs were then individually stored in gelatin capsules (size 00) and kept in darkness at $2 \pm 1^\circ\text{C}$ to prevent immature parasitoid development until host became available from laboratory colonies. After cold storage for 2-3 weeks, eggs were incubated at $20 \pm 1^\circ\text{C}$, 16L:8D and 75% RH until parasitoid emergence. *Telenomus* wasps were then sexed following Pelletier and Piché (2003), and placed at a 1 male: 1 female ratio in 65 ml plastic cages maintained at $24 \pm 1^\circ\text{C}$, 16L:8D and 75% RH (= standard conditions) with access to sucrose solution (80%). Early-diapausing eggs (20-30) from both populations, pasted on a 2×3 cm Post-it®, were provided weekly to parasitoid couples within plastic cages. After exposure, host eggs were individualized in gelatin capsules and incubated at $20 \pm 1^\circ\text{C}$, 16L:8D and 75% RH. Using this method, three *T. coloradensis* generations were produced, in those laboratory conditions, between mid-July and late September. In early October 2010, parasitoids from the colony were grouped at a 3-5 males: 5 females (n = 20) ratios in 65 ml plastic cages with access to sucrose solution (80%) and kept for 2-3 weeks at $16 \pm 1^\circ\text{C}$, 16L:8D and 60% RH. Food source was changed twice weekly to prevent mold development. At this point, all parental parasitoids were identified as *T. coloradensis* following Pelletier and Piché (2003). Parasitoids were then placed in plastic cages and exposed to natural conditions in the insectary. Sucrose solution was removed during winter to prevent mold formation. In early March 2011, wasps were transferred to Montréal ($45^\circ33'$ N, $73^\circ38'$ W) and exposed to outdoor conditions together with sucrose solution (80%). Batches of 20 host eggs from the northern population were offered on egg cards periodically (March 12 - 25, March 25 -

April 1 and April 1 – 8) to overwinter surviving females. Eggs were next isolated in gelatin capsules and placed in standard conditions. The parasitoid progeny was reared in the laboratory as described above and used for experiments.

Experiment 1: Effect of host fertilization. In March 2011, from 150 to 200 larvae emerged from post-diapausing hemlock looper eggs from the Blanc-Sablon population were reared on balsam fir foliage in standard conditions until moth emergence. Males and females were kept together in a 70 cm x 30 cm x 30 cm screened cage at 22 ± 1 °C, 16L:8D and 50% RH, with access to sucrose solution (80%), and foam strips for oviposition that were changed biweekly. To obtain infertile hosts eggs, twelve newly emerged hemlock looper females were kept isolated from males in 100 ml plastic cages with access to sucrose solution (80%) and a foam disk for oviposition. Eggs were extracted from foam strips as described above and kept in Solo® cups in standard conditions for 20-35 days. This period was sufficient to terminate the pre-diapause phase, in which fertilized eggs color turn from green to coppery brown (Delisle et al., 2009) while unfertilized eggs remain green (Otvos and Bryant 1972, Berthiaume et al. 2009b).

Host acceptance and the outcome of parasitism were examined using no-choice tests in the laboratory. Tests started by introducing a 6-11 day old, mated *T. coloradensis* female in a sealed petri dish (3 cm-diameter) containing either 30 fertilized or 30 unfertilized eggs of 20-35 day-old pasted on an egg card. Tests lasted 12 h in standard conditions and were repeated 15 and 16 times for the fertilized and unfertilized treatments, respectively. We assessed acceptability of hosts to parasitoids by observing *T. coloradensis* females for a total period of 2.5 h at different intervals throughout the duration of the bioassay: 60 min of observation starting 30 min after the onset of the experiment, and three periods of 30 min of observation after 5, 7 and 10 h. The oviposition behavior of *T. coloradensis* is similar to other *Telenomus* species (Strand and Vinson, 1983, Navasero and Oatman, 1989), with the exception that handling time is very long: 27.9 ± 20.6 min (mean \pm SD, n = 15 observations) (S. Legault, unpublished data). It was thus possible for a single observer to determine the number of oviposition of all tested females simultaneously. An oviposition is here defined as an insertion of the ovipositor into the host egg. Following parasitization, host eggs were withdrawn from the petri dish, individually put in gelatin capsules (size 00) and reared in standard conditions. Eggs were examined daily for parasitoid emergence.

Unhatched eggs were dissected to determine if they were parasitized. The following parameters were measured for each of the two treatments (fertilized vs. unfertilized): proportion of ovipositing females; oviposition rate, expressed as the proportion of eggs attacked per ovipositing female over the 12 h period; and successful parasitism rate, expressed as the proportion of hosts in which parasitism was detected.

Experiment 2: Effect of host overwintering. Host acceptance and the outcome of parasitism were examined for early and post-diapausing eggs using a bioassay similar to the one described above. In August 2010, we extracted from oviposition disks about 1000 hemlock looper eggs from the Québec city population in their early-diapause phase (coppery brown coloration). In June 2011, we repeated the procedure for post-diapausing eggs from the same population. Once eggs had been extracted, they were offered by batches of 30 to 2-9 day old, mated *T. coloradensis* females from the laboratory colony. The experiment was repeated 23 and 16 times for early and post-diapausing eggs, respectively. Proportion of ovipositing females, oviposition rate and parasitism rate were measured as described above. Furthermore, to disentangle the potential concurrent impacts of host size and overwintering on the amount of resources available for parasitoid development, we measured host volume and parasitoid size at emergence (hind tibia length) using a stereomicroscope. Since hemlock looper eggs are elliptical, host volume was determined using the formula: $\pi/6 \times \text{width}^2 \times \text{length}$ (Berrigan 1991, Berthiaume et al. 2009b). We also measured successful emergence of parasitoids, defined as a ratio of the number of emerged parasitoids/number of parasited eggs (i.e. eggs with a black dot, Hébert et al. 2001).

Experiment 3: Effect of host development in spring. We evaluated how hemlock looper embryonic development in spring influence *T. coloradensis* reproductive potential. In June 2011, egg cards each containing 30 eggs from the Blanc-Sablon population, were pre-incubated from darkness at $2 \pm 1^\circ\text{C}$ to standard conditions for either 0 (n = 16), 3 (n = 15), 5 (n = 15) or 7 (n = 20) days. Egg cards were next offered to 6-16 day old mated wasps from the colony. Proportion of ovipositing females, oviposition rate and successful parasitism rate were determined for each developmental category as described above. Host-hatching rate was also determined for each treatment and compared to control egg cards unexposed to *T. coloradensis* (n = 5). Successful

emergence rate was determined as described above. Hind tibia lengths from a random subsample ($n = 30$ / developmental category / parasitoid sex) of F_1 parasitoids, as well as their corresponding host volumes were also measured. Furthermore, we measured development time, from oviposition to adult emergence, and longevity (in days) without access to food (i.e. within gelatin capsule) of all F_1 individuals.

In order to better evaluate the physiological age for each pre-incubation period, we determined the corresponding number of accumulated degree-days above the hemlock looper minimal threshold of 3°C ($\text{ADD}_{>3^\circ\text{C}}$) (Hartling et al., 1991). Temperatures were recorded in the field insectary from January 2011 through the end of the pre-incubation period using TMC6-HD sensors for HOBO® data loggers. Using this method, we estimated that 132, 195, 238 and 281 $\text{ADD}_{>3^\circ\text{C}}$ were accumulated in post-diapausing eggs incubated for 0, 3, 5 and 7 days, respectively.

Experiment 4: Effect of extended host deprivation. To assess the effect of an extended host deprivation period on *T. coloradensis* parasitism, 26 parasitoid couples were formed at emergence and maintained in plastic cages in standard conditions with access to sucrose solution (80%) for 53-55 days. Food source was changed twice weekly to prevent mold formation. Following the host deprivation period, batches of 30 early-diapausing eggs of 40-70 day old from the Blanc-Sablon population (see above) were offered for 12 h to surviving parasitoid females ($n = 22$) and to 8-11 day old females ($n = 33$) as control treatment. As for previous experiments, proportions of ovipositing females, oviposition rate and successful parasitism rate were measured. After the test, females were killed and dissected under a microscope to determine residual mature egg load (descriptions of mature egg morphology of *Telenomus* sp. are found in Johnson (1984) and Strand et al. (1986)).

Statistical analyses. Fisher's exact tests were used to compare proportions of ovipositing females between treatments. Depending on the number of comparisons (two comparisons in experiments 1, 2 and 4; four comparisons in experiment 3), mean oviposition rates, successful parasitism rates and successful emergence rates were compared using either Welch two-sample *t*-tests or one-way ANOVAs followed by pairwise comparisons using *t*-tests with pooled SD. When data were not normally distributed and could not be adequately transformed, we used

either Wilcoxon rank sum tests or Kruskal-Wallis tests followed by Wilcoxon rank sum tests to test for differences between means. For experiments 2 and 3, hind tibia length of progeny was modeled using linear regressions, with host volume as the predictor, in order to control for this confounding variable. Residuals values of the linear model were extracted and submitted either to a two-way ANOVA, with host-diapausing stage (early- vs. post-diapause) and parasitoid sex as fixed factors (experiment 2), or to a one-way ANOVA, followed by pairwise comparisons using *t*-tests with pooled SD (experiment 3). For this latter experiment, host-hatching rates, as well as mean development time and longevity of F₁ parasitoids, were compared between host developmental categories using Kruskal-Wallis tests followed by Wilcoxon rank sum tests. Finally, residual egg loads were compared between control and host-deprived parasitoid females using Welch two-sample *t*-test (experiment 4). All statistical analysis were computed using the R software, version 2.10.1 (R Development Core Team 2009)

Results

Experiment 1: Effect of host fertilization. A greater proportion of *T. coloradensis* females inserted their ovipositor in fertilized (12/15) than in unfertilized hosts (7/16), the difference being almost significant between treatments (Fisher's exact test: $P = 0.06589$; Fig. 3.1). Among those ovipositing females, oviposition rates were similar between host conditions (Welch two sample *t*-test: $t = 1.0403$, $df = 16.402$, $P = 0.3133$; Fig. 3.1). However, successful parasitism rates were significantly higher in fertilized (50.83 ± 6.68) than in unfertilized eggs (1.90 ± 1.43 (% \pm SE)) (Wilcoxon rank sum test: $W = 82.5$, $P = 0.0006372$; Fig. 3.1). Overall, 176 adult F₁ parasitoids emerged from fertilized hosts, whereas only 4 emerged from unfertilized hemlock looper eggs. We also observed that unfertilized hosts that failed to produce an adult *T. coloradensis* were all completely desiccated 4-5 weeks following oviposition.

Experiment 2: Effect of host overwintering. The proportion of ovipositing *T. coloradensis* females was significantly lower for early-diapausing eggs (9/23) than for post-diapausing eggs (16/16) (Fisher's exact test: $P < 0.0001$; Fig. 3.2A). Oviposition rates of those ovipositing females were similar for both host types (Welch two sample *t*-test: $t = -1.3416$, $df =$

13.83, $P = 0.2013$; Fig. 3.2A). However, successful parasitism rate was higher for parasitoid developing in post-diapausing hosts (61.46 ± 4.05) than for those developing in early-diapausing hosts (27.78 ± 6.38 (% \pm SE)) (Welch two sample t -test: $t = -4.4561$, $df = 14.48$, $P = 0.0005016$; Fig. 3.2A).

Successful emergence rates of the progeny did not differ significantly between the tested host diapausing stages (Wilcoxon rank sum test: $W = 91$, $P = 0.09294$; Fig. 3.2B). There is a positive and significant relation between host volume (HV) and parasitoid's hind tibia length (HTL) (Linear regression: $HTL = 0.247HV + 0.207$; Adjusted $R^2 = 0.285$, $F = 69.57$, $df = 1, 171$, $P < 0.0001$). Two-way ANOVA on residual values of the linear model revealed a significant effect of host diapausing stage ($F = 69.866$, $df = 1$, $P < 0.0001$), no effect of parasitoid sex ($F = 0.064$, $df = 1$, $P = 0.8011$), but a significant interaction effect between the two factors ($F = 0.047$, $df = 1$, $P = 0.0468$). Thus, for a given HV , both male and female parasitoids emerging from early-diapausing hosts were larger than those from post-diapausing hosts (Fig. 3.2B). Furthermore, females emerging from post-diapausing hosts are smaller than males, while they are larger than males when emerging from early-diapausing hosts (Fig. 3.2B).

Experiment 3: Effect of host development in spring. Although the proportion of ovipositing *T. coloradensis* females varied almost significantly with host development (Fisher's exact test: $P = 0.0539$), no clear pattern can be observed (Fig. 3.3A). Oviposition rates (Kruskal-Wallis test: $X^2 = 18.1723$, $df = 3$, $P = 0.0004053$; Fig. 3.3A) and successful parasitism rates (Kruskal-Wallis test: $X^2 = 39.271$, $df = 3$, $P < 0.0001$; Fig. 3.3A) of ovipositing females were negatively affected by host development, while host-hatching rates increases (Kruskal-Wallis test: $X^2 = 37.0734$, $df = 3$, $P < 0.0001$; Fig. 3.3A). Nevertheless mean host-hatching rate in the last developmental category (pre-incubated for 7 days in standard conditions) was still far below the control host group (Fig. 3.3A).

In this experiment, only two *T. coloradensis* females produced female progeny, and only 5 males emerging from the last developmental category (pre-incubated for 7 days). Thus analyses on the F_1 generation concern only males emerging from the three first developmental categories (pre-incubated for 0, 3 and 5 days). Successful emergence rates of the progeny significantly

decreased with host increasing in host age (One-way ANOVA: $F = 6.3989$, $df = 2$, $P = 0.004105$; Fig. 3.3B). Linear regression showed a significant effect of host volume (HV) on male progeny hind tibia length (HTL) ($HTL = 0.174HV + 0.235$; Adjusted $R^2 = 0.092$, $F = 9.999$, $df = 1$ and 88 , $P = 0.002149$). One-way ANOVA on residual values of the linear model revealed a significant negative effect of host developmental stage on male size ($F = 13.577$, $df = 2$, $P < 0.0001$; Fig. 3.3B). Also, Kruskal-Wallis tests, followed by Wilcoxon rank sum tests, showed significant negative effects of host developmental stage on the developmental time ($\chi^2 = 24.8835$, $df = 2$, $P < 0.0001$; Fig. 3.3C) and on longevity without food provision of *T. coloradensis* males ($\chi^2 = 10.8151$, $df = 2$, $P = 0.004483$; Fig. 3.3D).

Experiment 4: Effect of extended host deprivation. The proportion of ovipositing *T. coloradensis* females was significantly higher for those that were not deprived from host (26/33 vs. 10/22; Fisher's exact test: $P = 0.01956$; Fig. 3.4A). Mean oviposition rate was almost significantly affected by host deprivation (Welch two sample t -test: $t = 2.0072$, $df = 12.875$, $P = 0.06619$; Fig. 3.4A), while mean successful parasitism rate was significantly higher for control females (42.18 ± 3.59) than for host-deprived females (17.67 ± 4.45) (% \pm SE) (Welch two sample t -test: $t = 4.2898$, $df = 21.302$, $P = 0.0003161$; Fig. 3.4A). Furthermore, residual egg load was significantly lower in host-deprived females (7.51 ± 1.60) (number \pm SE) than in control females (10.27 ± 1.79) (number \pm SE) (Welch two sample t -test: $t = 3.5302$, $df = 50.518$, $P = 0.0008959$; Fig. 3.4B).

Discussion

Diapausing stage of hemlock looper eggs affects parasitism by *T. coloradensis*. Although not significant ($P = 0.0929$), mean successful emergence rate was almost significantly lower in post-diapausing hosts than in early-diapausing hosts while both males and females parasitoids were significantly smaller. To our knowledge, this is the first report of variations of host egg suitability for a parasitoid resulting from host diapause. Little is known about physiological changes within hemlock looper eggs during overwintering, but seasonal changes in relative concentration of sugars and polyols have been measured (Rocheftort et al., 2011). Threalose and

glucose contents show drastic decrease in late winter, while increases in glycogen concentrations are observed. Such physiological changes within hemlock looper eggs probably result from higher metabolic rates associated with the termination of diapause in mid-winter (Rocheffort et al. 2011). Hemlock looper eggs in spring might therefore constitute hosts of lower energetic quality for *T. coloradensis* than eggs in fall. Previous studies, however, clearly showed that such a physiological selective pressure did not determine the seasonal parasitism activity of *T. coloradensis*; parasitism rates being much higher in spring than in fall (Hébert et al. 2006b, Carleton et al. 2009, 2010, Legault et al. 2012). This pattern might result from lower winter survival rates when the parasitoid overwintering occurs as immature within host eggs than as fertilized females, and/or from a loss of parasitism opportunity in spring associated with a developmental constraint of the immature parasitoid. The immature parasitoid within fall-parasitized eggs must overwinter in host egg (Carleton et al. 2009, 2010, Legault et al. 2012) and have to complete its development in spring, thereby reducing opportunities to parasitize host eggs before they hatch. Thus, this spring progeny would emerge early in season and be poorly synchronized with hemlock looper eggs deposited in fall.

In spring, development of hemlock looper eggs had a strong negative influence on *T. coloradensis* oviposition behavior and on progeny fitness. This pattern has been commonly observed in egg parasitoids (Safavi 1968, Fedde 1977, Strand and Vinson 1983, Strand et al. 1986, Chabi-Olaye et al. 1997, 2001) and possibly results from chorion hardening (Safavi 1968) or alteration of egg shape due to a loss of turgidity (Strand and Vinson 1983). However, *T. coloradensis* mean oviposition rates were almost similar for all treatments, indicating that decreasing successful parasitism rates with host development is likely attributable to immature parasitoids having problems feeding on the well-formed tissues, including the cuticle of host embryo; a phenomenon suggested by Strand et al. (1986). When host were pre-incubated for 7 days in standard conditions, mean successful parasitism rate was negligible and mean host-hatching rate was high. However, the insertion of the parasitoid ovipositor into this host developmental cohort seems to kill by itself a proportion of older hemlock looper eggs, mean host-hatching rate being lower in 7 day-old eggs than in the control group.

Using a similar methodology to that described for experiment 2, a complementary test also showed that mean oviposition rate was almost null (0.0021 ± 0.0005 (mean \pm SE)) and that mean successful parasitism rate was null when *T. coloradensis* females (n = 15) were individually exposed to 30 hemlock looper hosts killed by exposition at -80°C for 15 min (S. Legault, unpublished data). Thus, *T. coloradensis* females seem to have the ability to recognize and not oviposit in hosts killed by frost during winter that would be still present in the forest environment in spring. However, there is a possibility that tissues of host eggs killed by a short exposure at -80°C are more affected than those killed by cold spells during the winter under natural conditions. Additional experiments are necessary to properly assess the effect of prolonged exposure of hemlock looper eggs to cold during winter on the reproductive success of *T. coloradensis*.

Our results also showed that host deprivation negatively affects *T. coloradensis* parasitism. This observation supports our hypothesis about a lower host acceptance level in fall following an extended host-lacking period. This phenomenon has also been indirectly investigated for *T. californicus* in the laboratory: 4-week-old females, deprived from Douglas-fir tussock moth host eggs, entered in a mild form of reproductive diapause (Ryan et al. 1981). Effect of host deprivation on parasitoid reproductive behavior has also been studied in *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae), a parasitoid attacking pupae of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) (Drost and Cardé 1992). When deprived from their host, mated females accumulated eggs, but had a very low rate of host acceptance compared to females that encounter hosts early in their life (Drost and Cardé 1992). It has also been shown that the longevity of *Telenomus isis* increases with duration of host deprivation, while lifetime fecundity decreases, probably because of oocyte resorption (Chabi-Olaye et al. 2001, Bruce et al. 2009). Our data showed that after the oviposition period, host-deprived females had a lower residual egg load, suggesting that egg resorption occurred during the host-lacking period when only sucrose solution was available for feeding parasitoids. However, *T. coloradensis* still have a considerable egg retention capability during host lacking. Egg retention before adult overwintering is here a primary condition for active parasitism behavior early in the season, which is reported by Hébert et al. (2006b), Carleton et al. (2009, 2010) and Legault et al. (2012) for both field and laboratory studies.

Finally, our results showed that unfertilized eggs are accepted by *T. coloradensis* for oviposition but they are not suitable for parasitoid development since parasitism rates were below 2%. Successful parasitism of infertile eggs, which lack a serosa, can be low because of water loss and egg desiccation before the parasitoid can complete its development (Fedde 1977, Strand et al. 1986). Indeed, complete desiccation of unfertilized hemlock looper eggs was observed 4-5 weeks after oviposition under laboratory conditions (S. Legault, personal observations). Since hemlock looper adults are poor flyers (Delisle et al. 1998), a proportion of female might start to oviposit unfertilized eggs before mating, as showed by Berthiaume et al. (2009b). However, the proportion of unfertilized hemlock looper eggs in the forest environment in fall is unknown.

In conclusion, our results showed that *T. coloradensis* is a versatile egg parasitoid whose life cycle and activity period's constraints seem more linked to host availability periods than host phenological physiology. This species has the ability to successfully attack late host developmental stages in spring, which is an advantage during times of hemlock looper egg scarcity during late spring or when host populations are very low. Emerging females can survive for long periods in summer, have high egg retention capacity, and don't lose totally their capacity to parasitize host eggs in fall. This parasitoid have also the uncommon capacity to overwinter both as immature within host eggs and as fertilized females. Such a concurrence of two different overwintering strategies probably provide to this parasitoid strong advantages in terms of resilience, particularly given its geographic distribution along a strong latitudinal gradient.

Acknowledgments

We thank S. Rochefort, Y. Dubuc, G. Pelletier, J. Doyon, C. Dion, L. Saucier, M. Maisano, S. P. Daoust, M. B. Morin and F. Maure for technical assistance. Financial support was provided to the iFor research consortium by the Natural Science and Engineering Research Council of Canada, The Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, The Conseil de l'Industrie Forestière du Québec, The Canadian Forest Service, and the Société de Protection des Forêts contre les Insectes et les Maladies du Québec.

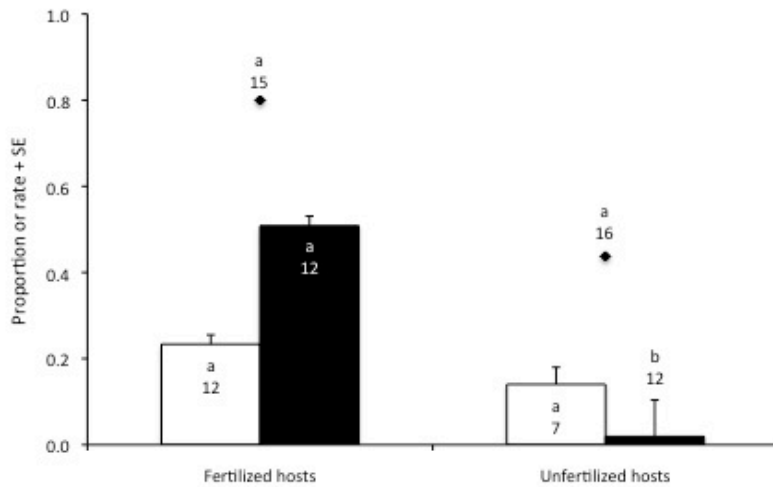


Fig. 3.1. Proportion of ovipositing females (black diamonds), their corresponding mean oviposition rate + SE (over a 2.5h observation period) (white bars), and mean successful parasitism rate + SE (over a 12h host exposition period) (black bars) of 6-11 day-old *T. coloradensis* females exposed to either 30 fertilized early-diapausing or 30 unfertilized hemlock looper eggs. Within bars or above line, different letters show significant differences between host categories following Fisher's exact tests (proportion of ovipositing females) or either Welch two sample t-tests of Wilcoxon rank sum tests (oviposition and parasitism rates). Number of observations is indicated for each host type.

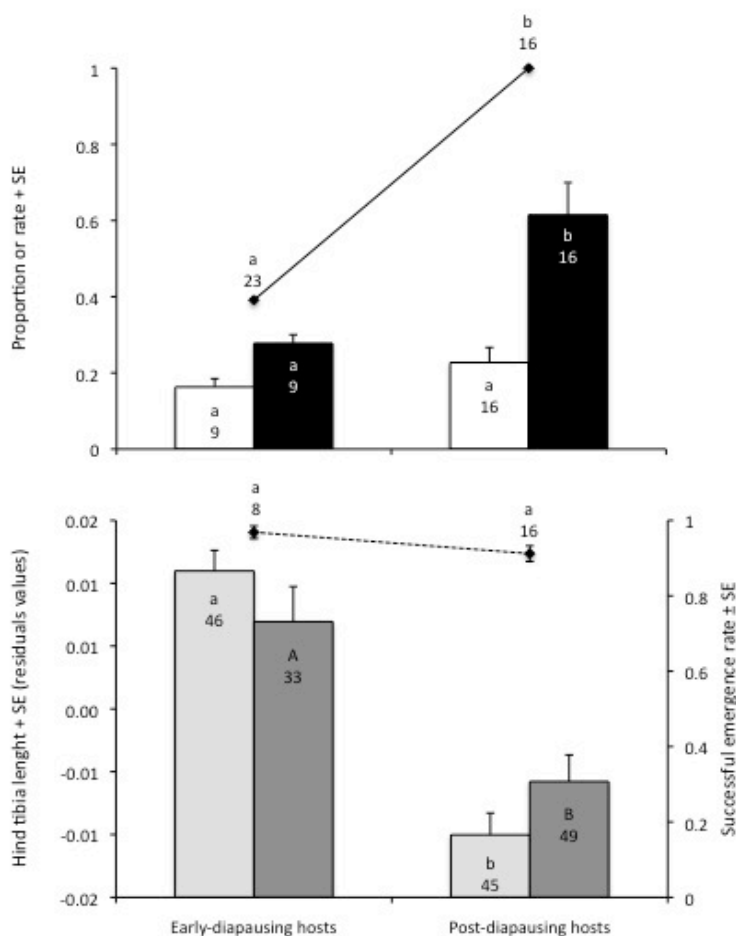


Fig. 3.2. A) Proportion of ovipositing females (black line), their corresponding mean oviposition rates + SE (over a 2.5h observation period) (white bars), and mean successful parasitism rates + SE (over a 12h host exposition period) (black bars) of 2-9 day-old *T. coloradensis* females exposed to either 30 early-diapausing or 30 post-diapausing hemlock looper eggs. **B)** Mean F₁ successful emergence rates ± SE (dashed line) and mean hind tibia lengths + SE (linear model residuals values; see text) of females (clear bars) and males (dark bars) of *T. coloradensis* progeny emerging from either early-diapausing or post-diapausing hemlock looper eggs. Within bars or above line, different letters show significant differences between host categories following Fisher's exact tests (proportion of ovipositing females), either Welch two sample *t*-tests or Wilcoxon rank sum tests (oviposition, successful parasitism and successful emergence rates), or two-way ANOVA (mean hind tibia length). Number of observations (n) is indicated for each host type.

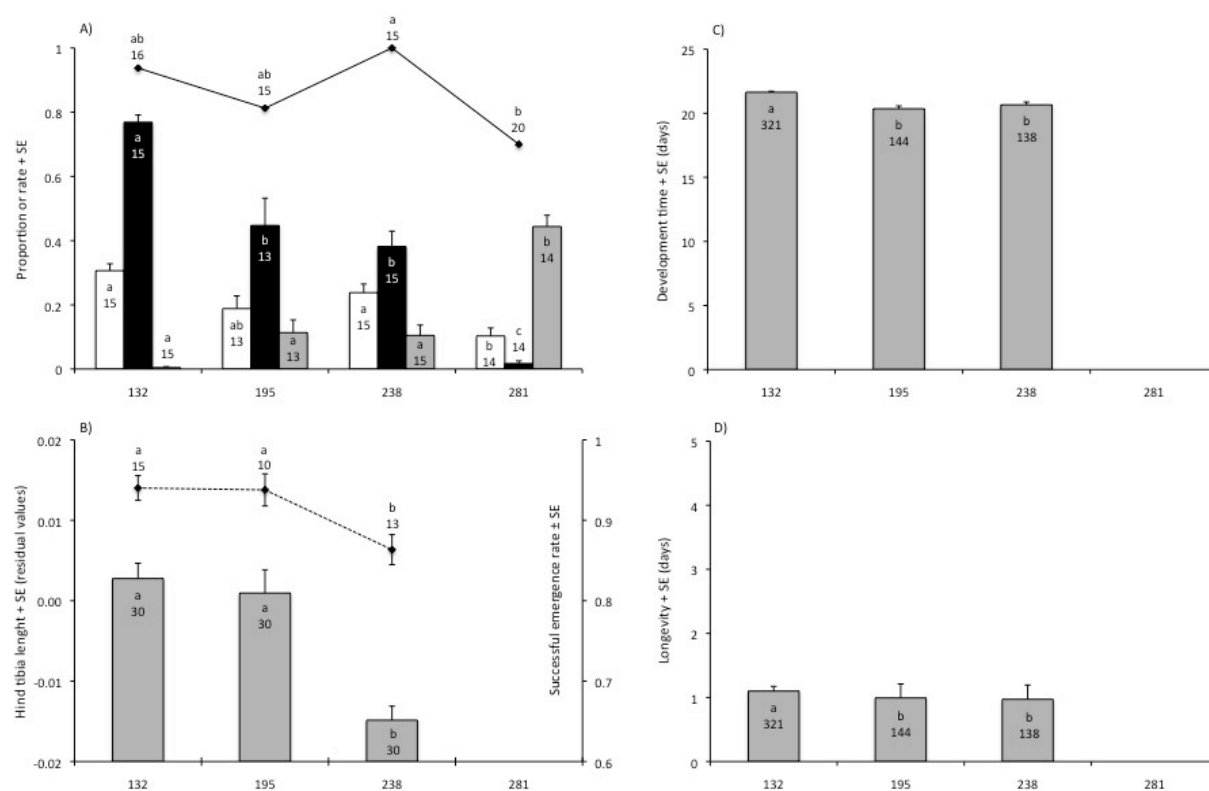


Fig. 3.3: **A)** Proportion of *T. coloradensis* ovipositing females (black line) exposed to varying hemlock looper egg developmental stages (see text), their corresponding mean oviposition rates + SE (over a 2.5h observation period) (white bars), mean successful parasitism rates + SE (over a 12h host exposition period) (black bars) and mean host-hatching rates + SE (grey bars). Horizontal filled line represents mean host-hatching rate \pm SE (dashed lines) of control egg cards (mean of 5 replications, 30 host per replication). **B)** Mean successful emergence rates \pm SE (dashed line) and mean hind tibia length + SE (linear model residuals values; see text) (grey bars). **C)** Mean development time from egg to adult emergence and **D)** mean longevity without food provision of *T. coloradensis* male progeny emerging from host developmental stages. Within bars or above line, different letters show significant differences between host categories following Fisher's exact tests (proportion of ovipositing females), one-way ANOVA followed by pairwise comparisons using *t*-tests with pooled SD (mean hind tibia lengths and successful emergence rates) or Kruskal-Wallis tests followed by Wilcoxon rank sum tests with continuity correction (oviposition, successful parasitism and host-hatching rates, development time and longevity). Number of observations for each variable is indicated for each host type.

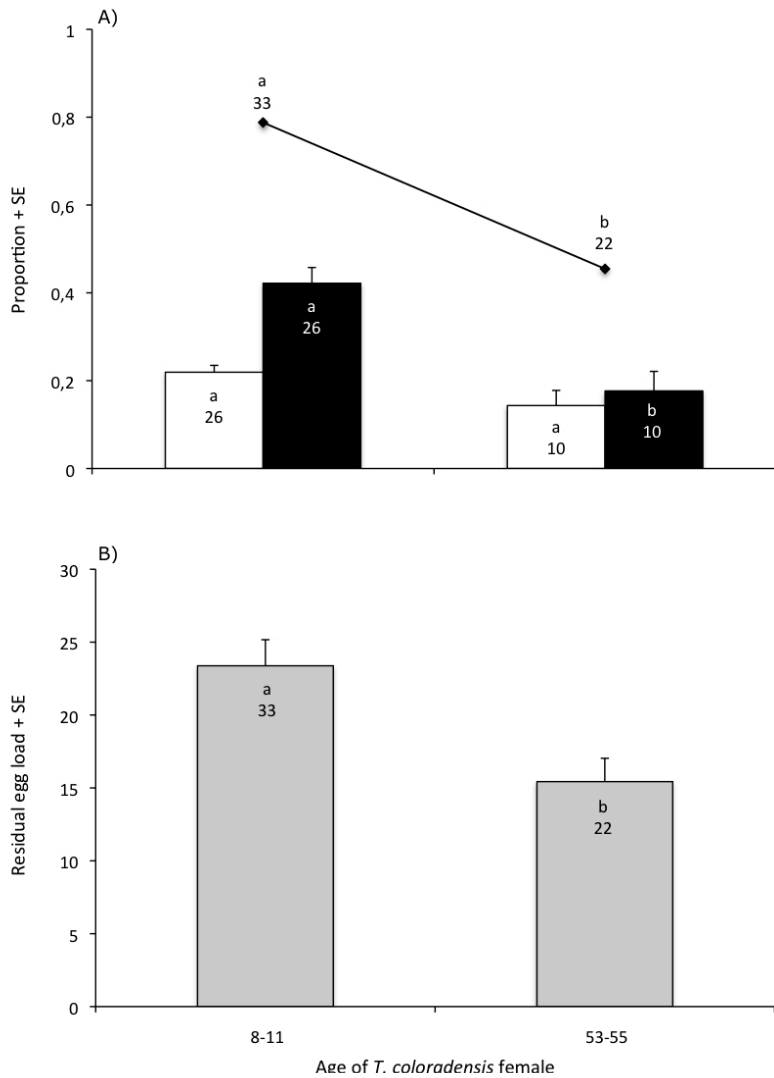


Fig. 3.4. A) Proportion of ovipositing females (black line), their corresponding mean oviposition rates + SE (over a 2.5h observation period) (white bars), and mean successful parasitism rates + SE (over a 12h host exposition period) (black bars) of either 8-11 or 53-55 day-old *T. coloradensis* females exposed to 30 early-diapausing hemlock looper eggs. **B)** Mean residual egg load + SE of those *T. coloradensis* females dissected after test. Within bars or above line, different letters show significant differences between parasitoid age following Fisher's exact tests (proportion of ovipositing females), or either Welch two sample *t*-tests or Wilcoxon rank sum tests (oviposition and parasitism rates, residual egg loads). Number of observations is indicated for each female age categories.

4. Chapitre 4 : Conclusion

4.1. Conclusion générale

Par le passé, Hébert et al. (2001) ont clairement établi qu'il est d'une extrême importance de connaître les périodes d'attaque des espèces de *Telenomus* parasitant les œufs de l'arpenreuse de la pruche pour être en mesure de prédire efficacement les changements démographiques des populations du défoliateur. En effet, puisque l'essentiel du parasitisme par *Telenomus* spp. s'effectue au printemps, les prédictions peuvent être nettement surestimées par un échantillonnage exclusif des œufs à l'automne (Hébert et al. 2001). Subséquemment à cette étude, quelques travaux ont pavé la route de mon projet de recherche sur l'écologie saisonnière des parasitoïdes des œufs de l'arpenreuse de la pruche. Il est donc important de rappeler leur contribution relative à la compréhension du système hôte-parasitoïdes.

Dans un premier temps, Hébert et al. (2006b) ont démontré qu'en zones infestées par l'arpenreuse de la pruche, la période d'attaque des œufs par *Telenomus* spp. survient tôt au printemps, alors que les températures sont froides et que la neige couvre le sol. Trois espèces composent le complexe de parasitoïdes : *T. coloradensis*, *T. droozi* et *T. flavotibiae*, desquelles la première est la plus abondante de ces études, et des collections entomologiques, alors que la dernière est beaucoup plus rare (Pelletier et Piché 2003). Par ailleurs, Carleton et al. (2009) ont démontré que les périodes d'attaques de ces différentes espèces étaient respectivement très différentes. *Telenomus droozi* attaque les œufs de l'arpenreuse de la pruche au printemps, *T. flavotibiae* à l'automne, et *T. coloradensis* pendant ces deux périodes de disponibilité des hôtes. Cependant, uniquement *T. coloradensis* répond de façon dépendante et positive à la densité de son hôte (et ce, au printemps seulement), suggérant que seulement cette dernière espèce peut contribuer efficacement au contrôle naturel des populations de l'arpenreuse de la pruche (Carleton et al. 2010). Finalement, ces deux dernières études (Carleton et al. 2009, 2010) ont indirectement démontré que, lorsque parasités à l'automne, les œufs de l'arpenreuse de la pruche constituent un hôte permettant la diapause chez un stade immature de *T. coloradensis*.

En complément à ces études, nos travaux ont contribué de façon significative à la compréhension de ce système trophique. Dans un premier temps, nous avons déterminé avec précision et durant une longue période, pour la région du Bas Saint-Laurent, les périodes d'activités de ponte des différentes espèces de *Telenomus* et des Trichogrammes qui parasitent les œufs d'arpenteuse de la pruche en peuplements défoliés. Nos résultats confirment l'importante activité parasitaire de *T. coloradensis* et *T. droozi* tôt au printemps sous des températures froides, ainsi que le rôle négligeable des Trichogrammes et de *T. flavotibiae*. Sous les latitudes du Bas Saint-Laurent (47°25'N à 48°00'N), l'importance relative de *T. coloradensis* vs. *T. droozi* varie de façon importante selon le peuplement échantillonné. De façon inattendue, *T. droozi* a même été responsable des taux de parasitisme les plus élevés de l'étude. Cependant, sous les latitudes plus élevées de Blanc-Sablon (51°32'N), 100 % du parasitisme était attribuable à *T. coloradensis*. Ces observations confirment celles de Pelletier et Piché (2003) qui rapportent que *T. droozi* est moins bien représenté que *T. coloradensis* dans les échantillons des collections entomologiques provenant de la zone boréale vs. plus au sud en forêt mixte. Par rapport aux observations de ces auteurs, nous suggérons que la limite nordique de la répartition géographique de *T. coloradensis* est supérieure à celle de *T. droozi*.

Nos résultats suggèrent très fortement que, sous les latitudes du Bas Saint-Laurent, une proportion importante des populations *T. droozi* et *T. coloradensis* possède la capacité de survivre à l'hiver à l'état de femelles fertilisées. Bien que cette démonstration a été réalisée expérimentalement pour *T. coloradensis*, elle reste à produire pour *T. droozi*. Grâce à cette diapause reproductive, les femelles *T. coloradensis* et *T. droozi* sont en mesure de parasiter les œufs de l'arpenteuse de la pruche très tôt au printemps, alors que les températures sont aussi basses que 4°C. Pour chacune de ces espèces, la température a un effet direct positif sur la proportion des femelles actives et sur le nombre moyen d'œufs parasités.

Une partie importante de nos travaux s'est plus spécifiquement intéressée à *T. coloradensis*, l'espèce précédemment considérée comme dominante du système (Pelletier et Piché 2003, Carleton et al. 2010). *Telenomus coloradensis* possède la capacité surprenante, mais documentée chez *Telenomus californicus* (Torgersen et Ryan 1981), de passer l'hiver soit sous un stade immature à l'intérieur des œufs de l'arpenteuse de la pruche, ou sous l'état de femelle

fertilisée. Nous associons cette double stratégie au fait que *T. coloradensis* puisse parasiter les œufs de l'arpenteuse de la pruche à la fois à l'automne et au printemps.

Chez *T. coloradensis*, les mâles ont besoin de 354,84 degré-jours au dessus de 9,14°C pour compléter leur développement de l'œuf à l'adulte, et les femelles 404,01 degré-jours au dessus de 8,62°C. Sous les latitudes du Bas Saint-Laurent, l'utilisation de ces paramètres permet d'estimer l'émergence de la progéniture du parasitisme printanier entre la mi-juillet et le début du mois d'août. Dans cette même région, cependant, la période de vol des femelles de l'arpenteuse de la pruche ne débute que vers la fin août et le début de septembre (Delisle et al. 1998). Il existe donc, sous ces latitudes, une période de plus ou moins un mois où la nouvelle génération de parasitoïdes est présente sur le terrain, mais où les œufs de l'arpenteuse de la pruche ne sont pas encore disponibles pour les parasitoïdes.

À l'automne, les niveaux de parasitisme des œufs sont très faibles en forêt. En laboratoire, cependant, nos résultats démontrent clairement que ceux-ci sont d'une convenance acceptable pour *T. coloradensis*, à la condition que l'œuf hôte soit fertilisé. Nous émettons donc ici l'hypothèse que la période d'indisponibilité des œufs d'arpenteuse de la pruche pourrait être à l'origine des faibles taux de parasitisme mesurés à l'automne, lorsque les œufs hôtes sont de nouveau disponibles pour le parasitoïde. Deux explications mutuellement non exclusives sont envisageables pour expliquer ce phénomène. Premièrement, en absence prolongée d'hôtes, une proportion importante des femelles *T. coloradensis* peut entrer en phase de quiescence ou de diapause reproductive. Effectivement, nos résultats expérimentaux démontrent qu'en laboratoire, les femelles privées d'hôtes pendant plus de sept semaines voient leur potentiel reproducteur fortement diminué. Ce phénomène est probablement attribuable à la résorption d'une partie de leurs œufs : un tel « recyclage » des ressources énergétiques est un compromis qui permet généralement aux parasitoïdes d'augmenter leur longévité au détriment de leur fécondité. Sur le terrain, où l'on suppose que les ressources alimentaires sont davantage limitées qu'en laboratoire, le phénomène est possiblement amplifié. Puisque nos résultats ne démontrent pas directement qu'une absence prolongée d'hôtes provoque la résorption partielle de la charge d'œufs de *T. coloradensis*, cet aspect nécessite d'être étudié dans de futures recherches. Une deuxième explication réside dans la possibilité que *T. coloradensis* puisse exploiter des hôtes alternes

pendant l'été, lorsque que les œufs de l'arpenreuse de la pruche ne sont pas présents dans l'environnement forestier. Nous savons, par les collections entomologiques, que *T. coloradensis* n'est pas un parasitoïde exclusivement spécifique aux œufs de l'arpenreuse de la pruche : en effet, cette espèce possède la capacité d'exploiter ceux de certaines espèces de Geometridae et de Lymantriidae. Cependant, de telles observations demeurent anecdotiques dans la littérature scientifique (Pelletier et Piché 2003). De plus, ces hôtes sont présents dans l'environnement forestier pendant (ou même après) les périodes où l'on retrouve ceux de l'arpenreuse de la pruche.

Après son long processus de diapause, l'œuf de l'arpenreuse de la pruche semble constituer, d'un point de vue énergétique, un hôte de « qualité » réduite pour *T. coloradensis*. Effectivement, en contrôlant pour le volume de l'hôte, nous avons démontré que la taille de la progéniture est inférieure lorsque l'hôte est en post-diapause vs. au début de sa diapause. À notre connaissance, ceci est la première démonstration que le stade de la diapause d'un hôte puisse affecter la valeur sélective de ces parasitoïdes. Cependant, une telle contrainte physiologique ne semble pas suffisante pour créer une pression de sélection importante, en faveur du parasitisme automnal. Sur le terrain, rappelons-le, les niveaux de parasitisme au printemps sont beaucoup plus élevés qu'à l'automne.

Au printemps, la convenance des œufs de l'arpenreuse de la pruche pour le parasitoïde *T. coloradensis* diminue avec le développement embryonnaire de l'hôte. À partir de 132 degré-jours accumulés au dessus de 3°C (seuil de développement de l'hôte), on assiste à une diminution progressive des taux de parasitisme, et à une diminution en survie, taille, temps de développement et longévité de la progéniture. Cette contrainte du développement de l'hôte constitue probablement, une pression de sélection importante pour *T. coloradensis* (et possiblement pour *T. droozi*), le forçant à être actif le plus tôt possible au printemps.

Globalement, nos résultats confirment que le contrôle naturel des populations de l'arpenreuse de la pruche s'effectue tôt au printemps, essentiellement par *T. coloradensis* et *T. droozi* pour la région du Bas Saint-Laurent. Cependant, une question importante se pose : comment la latitude influence ce parasitisme printanier? On s'attend à ce que sous des latitudes

plus basses, les régimes thermiques plus élevés influencent positivement les niveaux de parasitisme, mais on s'attend aussi à une augmentation de la vitesse de développement des œufs de l'arpeuse de la pruche, raccourcissant d'autant leur fenêtre de vulnérabilité au printemps. Et dans quelle mesure une variation des périodes de parasitisme par *T. coloradensis* affecte la période d'émergence de sa progéniture pendant l'été? À partir de certains paramètres fournis par cette étude, nous sommes maintenant en mesure de modéliser le parasitisme printanier quotidien de *T. coloradensis* le long du gradient latitudinal de son aire de répartition géographique. La prochaine section présente brièvement ce cheminement et propose de nouvelles hypothèses écologiques à tester pour l'avenir.

4.2. Simulation du parasitisme printanier par *Telenomus coloradensis* le long d'un gradient latitudinal.

4.2.1. Mise en contexte

L'aire de répartition géographique de *T. coloradensis* est très vaste : à partir des collections entomologiques, cette espèce a été recensée dans les provinces canadiennes de Terre-Neuve, du Nouveau-Brunswick, du Québec, de l'Alberta et de la Colombie-Britannique, et ce, principalement en zones boréales. On a aussi retrouvé *T. coloradensis* plus au sud, dans les états du Colorado, de l'Idaho et de Washington (Pelletier et Piché 2003). Puisque les régimes thermiques varient énormément à l'intérieur de cette aire de répartition, on peut s'attendre à des variations importantes des niveaux de parasitisme par *T. coloradensis* au printemps selon un gradient latitudinal. Plus particulièrement, on prédit que sous des latitudes plus basses, les régimes thermiques plus élevés favorisent les niveaux de parasitisme au printemps. En contre partie, on prédit aussi une augmentation de la vitesse de développement des œufs de l'arpeuse de la pruche, raccourcissant d'autant sa fenêtre de vulnérabilité à *T. coloradensis* au printemps. En considérant conjointement ces deux paramètres, on peut donc se demander *comment la latitude influence les niveaux de parasitisme des œufs de l'arpeuse de la pruche par *T. coloradensis* au printemps?* De plus, dans quelle mesure des variations de la période de

parasitisme affectent la période d'émergence de la progéniture du parasitoïde pendant l'été? Grâce aux paramètres fournis par notre étude (objectifs 2, 3 et 7), nous sommes en mesure, par une approche de modélisation, d'estimer l'amplitude du parasitisme printanier quotidien de *T. coloradensis* le long du gradient latitudinal de son aire de répartition géographique au Québec.

4.2.2. Objectifs

Par l'utilisation d'un modèle de simulation, nous nous sommes fixés les objectifs suivants :

- 1) Évaluer, le long d'un gradient latitudinal au Québec, le parasitisme quotidien des œufs d'arpenreuse de la pruche par une femelle *T. coloradensis* au printemps ;
- 2) Estimer, le long de ce même gradient latitudinal, la période d'émergence de la progéniture correspondante (génération F₁);
- 3) Mesurer, à l'échelle du territoire québécois, le nombre de degré-jours accumulés au dessus du seuil de développement (T₀) des femelles *T. coloradensis*, pour déterminer si, sous certaines latitudes, une génération supplémentaire de parasitoïdes peut émerger avant l'hiver à partir des œufs parasités à l'automne.

4.2.3. Prémisses du modèle et méthodes de calculs

Le recours à un modèle de simulation nécessite d'établir certaines prémisses écologiques et méthodologiques pour en diminuer sa complexité et gagner en compréhension. Les prémisses écologiques sont décrites dans la présente section et les prémisses méthodologiques sont indiquées dans le tableau 4.1. D'ailleurs, celui-ci présente le cheminement détaillé qui a permis de générer les équations du modèle à partir des données empiriques présentées plus tôt dans ce mémoire.

Pour l'objectif 1 du modèle, nous avons utilisé, pour chaque région du gradient latitudinal sélectionnée (voir plus bas) la réponse thermique de *T. coloradensis* pour simuler le nombre quotidien d'œufs parasités au printemps par une seule femelle ayant survécu à l'hiver au stade adulte. À cette équation nous joignons la contrainte due au développement embryonnaire de l'hôte qui vient « freiner » les niveaux de parasitisme à mesure que les degré-jours au dessus de 3°C (seuil de développement de l'hôte) s'accumulent (Tableau 4.1, objectif 1 du modèle). Nous considérons ici que, pendant la durée de la simulation au printemps, il n'y a pas de mortalité des femelles parasitoïdes et que celles-ci possèdent une charge d'œufs 'illimitées'. De plus, nous considérons que les œufs de l'arpenreuse de la pruche sont en quantité infinie et que tous les œufs se développent au même rythme² en fonction des degré-jours accumulés.

Ensuite, par détermination de la limite inférieure (en début de saison) et supérieure (en fin de saison) de la période simulée du parasitisme par *T. coloradensis*, nous avons estimé la date d'émergence des mâles et femelles de la progéniture correspondante pendant l'été en mesurant le nombre de degré-jours accumulés au dessus du seuil minimal de développement (T_0) (Tableau 4.1, objectif 2 du modèle). Nous considérons ici que la durée du développement n'est pas affectée par des variations populationnelle des taux de développement des parasitoïdes³.

Finalement, nous avons simulé, à l'aide des algorithmes fournis par le logiciel BioSIM 10 (Réginière et Saint-Amant 2008), le nombre de degré-jours accumulés au dessus de 8,62°C (T_0 des femelles) à partir du 30 août sur le territoire du Québec. Cette date limite correspond au début de la période de capture de femelles pour la région du Bas Saint-Laurent (Delisle et al. 1998)⁴, qu'on associe avec le début de la période de disponibilité des œufs de l'arpenreuse de la pruche en fin de saison. Par cette simulation, nous vérifions si une génération supplémentaire de *T.*

² Les populations de l'arpenreuse de la pruche présentent un polymorphisme développemental le long d'un gradient latitudinal, notamment par rapport au nombre de stades larvaires et à la durée du développement des œufs, des larves, et des chrysalides (Berthiaume 2007).

³ Ruberson *et al.* (1995) ont vérifié s'il existait des variations populationnelles par rapport aux taux de parasitisme et à la durée du développement de l'œuf à l'adulte de *Telenomus chrysopae*. Ces auteurs n'ont pas observé de variations significatives de ces paramètres en comparant une population provenant de l'état de New-York et de la Californie.

⁴ Pour des latitudes plus élevées, la période de vol des papillons de l'arpenreuse de la pruche survient plus tard en saison. La sélection du 30 août comme date initiale de la simulation pour l'ensemble du Québec est donc très conservatrice par rapport à l'objectif 3.

coloradensis peut émerger, avant l'hiver, des œufs de l'arpenreuse de la pruche parasités au printemps sous certaines latitudes du Québec.

Nous avons utilisé, pour nos simulations, les températures moyennes quotidiennes mesurées entre 2000 et 2010 par les stations météorologiques de Québec (46°47'N, 71°23'O) (n = 11 années de données complètes), Rivière-du-Loup (47°48'N, 69°33'O) (n = 10), Gaspé (48°46'N, 64°28'O) (n = 10) et Blanc-Sablon (51°27'N, 57°11'O) (n = 7) (Environnement Canada).

4.2.4. Résultats et discussion

Les résultats du modèle de simulation démontrent que, plus la latitude augmente (de Québec vers Blanc-Sablon), moins l'amplitude de la courbe de parasitisme au printemps est élevée. Autrement dit, sous les latitudes plus basses, le pic de parasitisme est plus élevé et survient plus tôt en saison que sous les latitudes plus élevées. Cependant, au Nord, l'accumulation des degré-jours pour le développement de l'hôte est moins rapide, ce qui élargit considérablement la fenêtre temporelle où les œufs de l'arpenreuse de la pruche sont susceptibles d'être parasités au printemps (Fig. 4.1). En considérant simultanément ces deux paramètres, par la sommation du nombre total d'œufs parasités au cours d'une saison par une femelle, on s'aperçoit que le parasitisme printanier cumulé diminue graduellement avec l'augmentation de la latitude (Fig. 4.2).

Sans surprise, on observe que sous les latitudes plus élevées, l'émergence de la nouvelle génération de parasitoïdes est retardée (Fig. 4.1, Tableau 4.2). Au Québec, le pic d'activité des papillons de l'arpenreuse de la pruche s'observe entre le début et le milieu du mois de septembre (Delisle et al. 1998). On s'attend donc à ce que la nouvelle cohorte d'œufs de l'arpenreuse de la pruche soit principalement disponible à parasiter autour de cette période. Pour les régions simulées de Québec, Rivière-du-Loup et de Gaspé, on estime que les femelles *T. coloradensis* émergent plusieurs semaines avant le retour de la disponibilité des hôtes automnaux. On peut donc émettre l'hypothèse que, sous ces latitudes, une proportion plus ou moins variable de la

population de *T. coloradensis* est à risque d'entrer en diapause reproductive, provoquée par une indisponibilité prolongée d'œufs de l'arpenreuse de la pruche, cela dans la mesure où les femelles n'exploitent pas d'hôtes alternes durant cette période.

Dans la région de Blanc-Sablon, les résultats sont très différents. Les femelles *T. coloradensis* émergent au mois de septembre, en plein milieu de la période de vol des papillons de l'arpenreuse de la pruche. On s'attend donc à une meilleure synchronie entre les parasitoïdes et les œufs automnaux. Cependant, la simulation suggère qu'une année sur deux il n'y a pas assez de degré-jours accumulés au dessus de 8,62°C pour que les femelles *T. coloradensis* issues des œufs parasités au printemps aient le temps d'émerger avant l'hiver (Tableau 4.2). Ceci suggère que, sous cette latitude élevée, le parasitisme printanier attribuable aux femelles *T. coloradensis* ayant survécu à l'hiver sous diapause reproductive mène à un « cul de sac » écologique. Rappelons nous cependant que *T. coloradensis* peut adopter deux stratégies complémentaires pour survivre à l'hiver : à l'état de femelles fertilisées, et à l'intérieur des œufs en diapause sous forme d'immature. Puisque que la progéniture issue des femelles ayant survécues à l'hiver sous forme d'adulte semble soumise à des conditions trop rigoureuses pour compléter son développement à temps avant l'hiver, nous sommes d'avis que seule la diapause à l'intérieur de l'œuf constitue une stratégie du cycle de vie stable à long terme pour *T. coloradensis* sous cette latitude. Suivant le sens de cette hypothèse, notre échantillonnage des œufs de l'arpenreuse de la pruche à Blanc-Sablon, en date du 17 juin 2010 (voir section 2.2.3), a démontré des niveaux de parasitisme printanier par *T. coloradensis* très faibles (environ 6%) et similaires aux niveaux de parasitisme mesurés plus au sud à l'automne en zones défoliées (Hébert et al. 2006b). Cela suggère que très peu (ou pas) de parasitisme par *T. coloradensis* s'effectue au printemps sous cette latitude et supporte l'hypothèse que l'essentiel de la population de parasitoïde passe l'hiver à l'intérieur des œufs hôtes.

Finalement, l'utilisation du logiciel de simulation BioSIM 10 (Réginière et Saint-Amant 2008) permet de démontrer hors de tout doute, qu'au Québec, les régimes thermiques ne permettent pas à *T. coloradensis* de compléter son développement à partir d'œufs de l'arpenreuse de la pruche parasités à l'automne (Fig. 4.3) ($DJA_{>8,62^{\circ}\text{C}}$ maximal (région de Montréal) = 364 (< $K = 404,01$)). Ainsi, ces parasitoïdes immatures doivent, d'une part, absolument entrer en

diapause à l'intérieur de l'hôte pour survivre à l'hiver, et doivent, d'autre part, terminer leur développement au printemps suivant, ratant ainsi l'opportunité de parasiter les œufs de l'arpenreuse de la pruche avant l'initiation du développement embryonnaire de l'hôte.

4.2.5. Perspectives

Les résultats du modèle de simulation permettent de formuler l'hypothèse selon laquelle une diapause reproductive chez *T. coloradensis* est écologiquement impossible dans la partie nord de son aire de répartition géographique, et ce, parce que sa progéniture, issue d'œufs parasités au printemps, serait non-viable à très court terme. Selon cette hypothèse, sous les latitudes inférieures de son aire de répartition, *T. coloradensis* pourrait survivre à l'hiver à la fois comme immature en diapause à l'intérieur de son hôte ou à l'état de femelles fertilisées. Au delà d'une latitude limite (quelque part entre Gaspé et Blanc-Sablon), cependant, seulement la diapause à l'intérieur de l'hôte serait évolutivement possible.

En conclusion, nous sommes d'avis qu'il est nécessaire d'acquérir davantage de données de terrain pour tester cette nouvelle hypothèse. Par exemple, il serait possible de mesurer, par l'utilisation de pièges sentinelles, les taux et les périodes de parasitisme tout au long d'un gradient latitudinal. De plus, il serait important d'incorporer de nouveaux paramètres dans ce type de modèle de simulation pour augmenter son pouvoir prédictif et son réalisme écologique. Par exemple, il faudrait premièrement vérifier, comme l'a fait Berthiaume (2007) pour les populations de l'arpenreuse de la pruche, s'il existe une variation populationnelle des performances de *T. coloradensis* le long d'un gradient latitudinal. Il faudrait aussi, en suivant par exemple la méthodologie proposée par Rochefort et al. (2011), comparer la survie hivernale des stades immatures de *T. coloradensis* (à l'intérieur des œufs hôtes) et des femelles en diapause reproductive, et ce, en faisant varier la durée et l'intensité d'épisodes d'exposition au froid pendant l'hiver. Ces efforts sont d'une nécessité absolue si l'on veut acquérir une meilleure compréhension de la dynamique des épidémies de l'arpenreuse de la pruche dans un contexte de changements climatiques.

Tableau 4.1. Méthodologie utilisée pour simuler le parasitisme printanier quotidien des œufs de l'arpenreuse de la pruche par *T. coloradensis* le long d'un gradient latitudinal au Québec.

Objectifs du mémoire (Section 1.6.)	Équation linéaire	Transformation des paramètres, prémisses du modèle	Objectifs du modèle (Section 4.2.2.)	Paramètres du modèle
<p>Objectif 2 :</p> <p>Mesurer, en laboratoire, les niveaux de parasitisme des œufs de l'arpenreuse de la pruche en fonction de la température (réponse thermique) de femelles <i>T. coloradensis</i> capturées sur le terrain au printemps.</p>	$\mathbf{IA} = 0,29 (T) - 0,90$ $\mathbf{T}_0 = 3,08^{\circ}\text{C}$ <p>où</p> <p>IA = Index d'activité = proportion des femelles actives \times nombre moyen d'œufs parasités par femelle active / période d'exposition de 8 h. <i>Unités</i> : nb œufs parasités / 12 h.</p> <p>T = Température constante, testée en laboratoire <i>Unités</i> : °C</p> <p>T₀ = Seuil thermique minimal pour qu'il y ait activité parasitaire.</p>	$\mathbf{RT} = 0,29 (\mathbf{TMQ}) - 0,90$ $\mathbf{T}_0 = 3,08^{\circ}\text{C}$ <p>où</p> <p>RT = Réponse thermique \approx IA <i>Unités</i> : nombre d'œufs parasités / jour.</p> <p><i>* On considère que le nombre d'œufs parasités pendant 8 h au laboratoire correspond à 24h sur le terrain.</i></p> <p>TMQ = Température moyenne quotidienne (Environnement Canada) <i>Unités</i> : °C</p> <p>T₀ = Seuil thermique minimal pour qu'il y ait activité parasitaire.</p>	<p>Objectif 1 :</p> <p>Évaluer, le long d'un gradient latitudinal, le parasitisme quotidien des œufs de l'arpenreuse de la pruche par <i>T. coloradensis</i> au printemps.</p>	$\mathbf{PQP} = \mathbf{RT} \times \mathbf{CDH}$ <p>où</p> <p>PQP = Parasitisme quotidien au printemps</p> <p>RT = Réponse thermique</p> <p>CDH = Contrainte due au développement de l'hôte.</p> <p><i>Conditions de l'algorithme :</i></p> <p>Pour chaque journée simulée;</p> <p>Si TMQ < 3,09 (T₀), alors RT = 0; sinon, RT = 0,29 (TMQ) - 0,90</p> <p><i>et</i></p> <p>Si DJA_{>3°C} < 132, alors CDH = 1; sinon, CDH = -0,0061 (DJA_{>3°C}) + 1,81</p>
<p>Objectif 7 :</p> <p>Mesurer l'effet du développement embryonnaire des œufs de l'arpenreuse de la pruche au printemps sur la convenance de l'hôte pour <i>T. coloradensis</i> et sur le fitness de la progéniture des parasitoïdes.</p>	$\mathbf{CDH} = -0,0061 (\mathbf{DJA}_{>3^{\circ}\text{C}}) + 1,81$ <p>où</p> <p>CDH = Contrainte due au développement de l'hôte \approx Parasitisme relatif = Proportion moyenne d'œufs parasités / période d'exposition de 12 h / proportion moyenne maximale d'œufs parasités / période d'exposition de 12 h <i>Unités</i> : aucune</p> <p>DJA_{>3°C} = Nombre de degré-jours accumulés au dessus de 3°C¹ pour le développement des œufs de l'arpenreuse de la pruche</p> <p>¹T₀ \approx 3°C (Hartling <i>et al.</i> 1991)</p>	<p>On considère que le développement de l'hôte à une effet négatif sur les niveaux de parasitisme relatifs seulement lorsque DJA_{>3°C} > 132.</p>		

Tableau 4.1. (Suite)

Objectifs du mémoire (Section 1.6.)	Équation linéaire	Transformation des paramètres ou prémisses du modèle	Objectifs du modèle (Section 4.1.2.)	Paramètre du modèle
<p>Objectif 3 :</p> <p>Mesurer les besoins thermiques pour le développement de <i>T. coloradensis</i> de l'œuf à l'adulte et estimer, par un modèle d'accumulation de degré-jours, les périodes d'émergences sur le terrain.</p>	<p>Mâles :</p> $TD = 0,0028 (T) - 0,0258$ $T_0 = 9,14 \text{ } ^\circ\text{C}$ $K = 354,84$ <p>Femelles :</p> $TD = 0,0025 (T) - 0,0213$ $T_0 = 8,62 \text{ } ^\circ\text{C}$ $K = 404,01$ <p>où</p> <p>TD = Taux de développement = 1/ temps de développement de l'œuf à l'adulte (jours)</p> <p>T = Température constante, testée en laboratoire</p> <p>T₀ = Seuil thermique minimal pour le développement de <i>T.</i> <i>coloradensis</i> = abscisse à l'origine de l'équation linéaire</p> <p>K = Constante thermique = Nombre de degrés jours accumulés (DJA) au dessus de T₀ = 1/pente de l'équation linéaire</p>	<p>Aucune transformation des paramètres.</p> <p><i>*On suppose que le taux de développement des parasitoïdes ne varie pas en fonction de la latitude (pas de différences populationnelles).</i></p>	<p>Objectif 2 :</p> <p>Estimer, le long d'un gradient latitudinal, la période d'émergence de la progéniture correspondante.</p> <p>Objectif 3 :</p> <p>Mesurer, à l'échelle du territoire québécois, le nombre de degré-jours accumulés au dessus du seuil de développement (T₀) de <i>T.</i> <i>coloradensis</i>, pour déterminer si une génération supplémentaire de parasitoïdes peut émerger avant l'hiver à partir des œufs parasités à l'automne dans certaines régions du Québec.</p>	<p><i>Simulation de la date des premières émergences:</i></p> <p>Premier jour de l'année où PQP > 0</p> <p><i>Simulation de la date des dernières émergences:</i></p> <p>Dernier jour de l'année où PQP > 0</p> <p>Date des émergences = lorsque DJA (au dessus de T₀) > K</p> <p>Simulation du nombre de DJA au dessus du T₀ des femelles (8,62°C) <i>T.</i> <i>coloradensis</i></p> <p>La simulation début, pour chaque année, à partir du 30 août, ce qui correspond au début de la période de capture des papillons de l'arpenteuse de la pruche (femelles) (Delisle <i>et al.</i> 1998).</p> <p><i>Utilisation du Logiciel BioSIM10 (Réginière et Saint-Amant 2008).</i></p>

Tableau 4.2. Périodes simulées d'émergence de la progéniture mâle et femelle issue du parasitisme printanier par *T. coloradensis* sous les latitudes de Québec, Rivière-du-Loup, Gaspé et Blanc-Sablon entre 2000 et 2010.

Région simulée	Année	Période d'émergence des mâles		Période d'émergence des femelles	
		Début	Fin	Début	Fin
Québec	2000	12/07	22/07	13/07	25/07
	2001	26/06	14/07	28/06	18/07
	2002	10/07	21/07	13/07	24/07
	2003	05/07	15/07	06/07	18/07
	2004	13/07	22/07	14/07	24/07
	2005	03/07	13/07	05/07	15/07
	2006	28/06	11/07	29/06	13/07
	2007	01/07	17/07	04/07	20/07
	2008	02/07	14/07	04/07	17/07
	2009	09/07	22/07	11/07	24/07
	2010	05/07	12/07	06/07	14/07
Rivière-du-Loup	2000	27/07	02/08	29/07	04/08
	2002	22/07	01/08	24/07	04/08
	2003	15/07	26/07	17/07	29/07
	2004	29/07	05/08	30/07	09/08
	2005	17/07	26/07	18/07	29/07
	2006	12/07	22/07	14/07	26/07
	2007	17/07	28/07	19/07	30/07
	2008	23/07	29/07	24/07	01/08
	2009	31/07	09/08	01/08	12/08
	2010	14/07	24/07	15/07	27/07
Gaspé	2000	03/08	13/08	04/08	16/08
	2001	22/07	01/08	23/07	02/08
	2003	23/07	02/08	25/07	04/08
	2004	03/08	13/08	04/08	16/08
	2005	22/07	31/07	24/07	04/08
	2006	31/07	31/07	03/08	03/08
	2007	26/07	05/08	27/07	08/08
	2008	29/07	05/08	31/07	09/08
	2009	31/07	07/08	02/08	10/08
	2010	22/07	02/08	14/07	04/08
Blanc-Sablon	2000	05/09	17/09	06/09	18/09
	2003	23/09	05/10	24/09	13/10
	2004	13/09	20/09	14/09	21/09
	2005	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>
	2006	13/09	<i>Pas d'émergence</i>	08/09	<i>Pas d'émergence</i>
	2007	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>
	2010	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>	<i>Pas d'émergence</i>

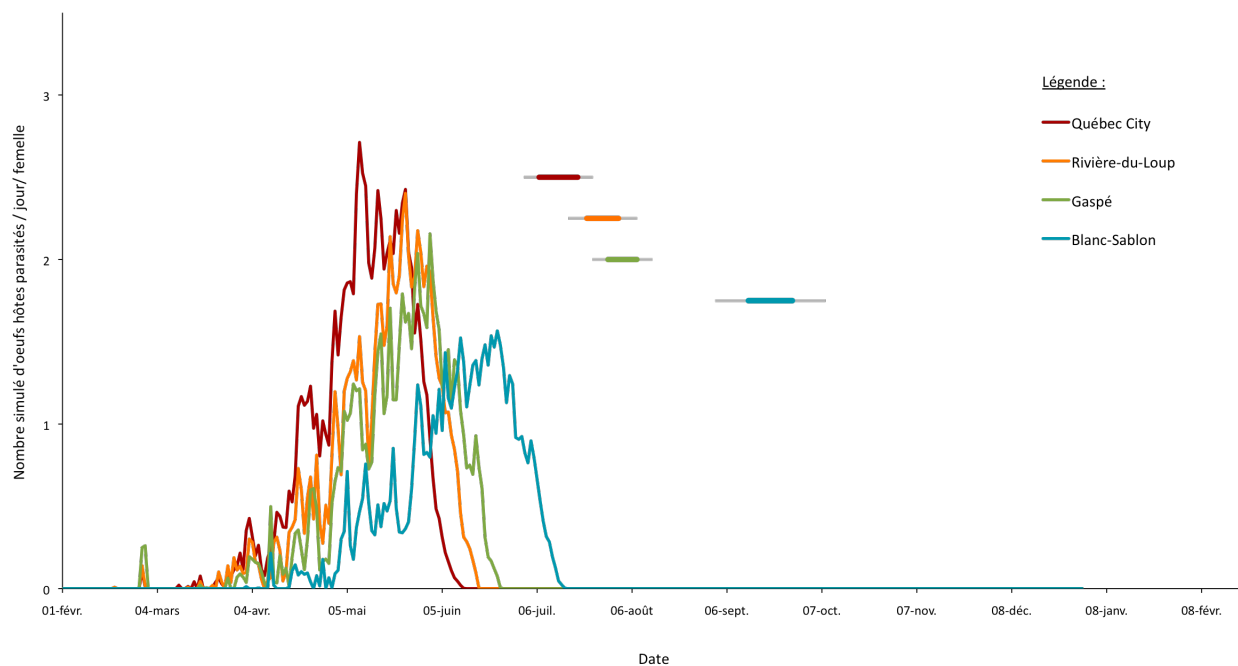


Fig. 4.1 : Résultats du modèle de simulation pour les moyennes du parasitisme quotidien au printemps (PQP) des œufs de l'arpeuteuse de la pruche par une femelle hivernante *T. coloradensis* (courbes) et de la période d'émergence des femelles de la progéniture correspondante (barres horizontales \pm SD) en utilisant les températures moyennes quotidiennes d'Environnement Canada des stations météorologiques de Québec, Rivière-du-Loup, Gaspé et Blanc-Sablon.

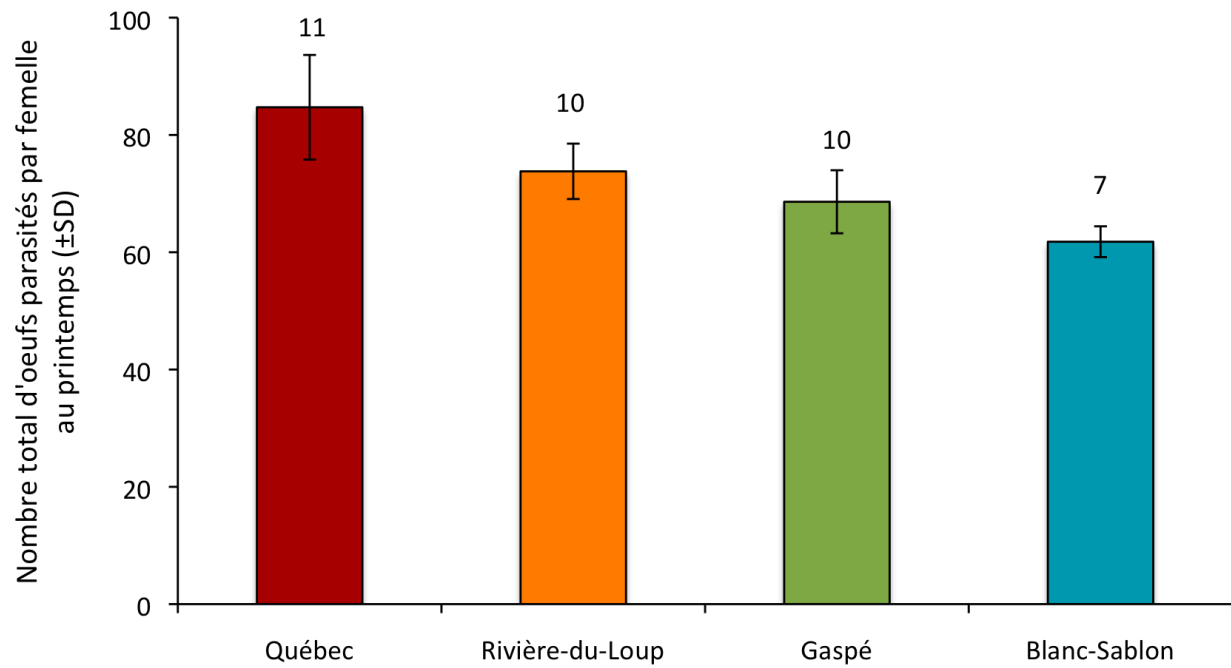


Fig. 4.2 : Sommations du nombre d'œufs parasités par une femelle *T. coloradensis* au cours d'une saison d'activité pour les quatre régions simulés par le modèle. Les chiffres au dessus des histogrammes représentent le nombre d'années simulées entre 2000 et 2010.

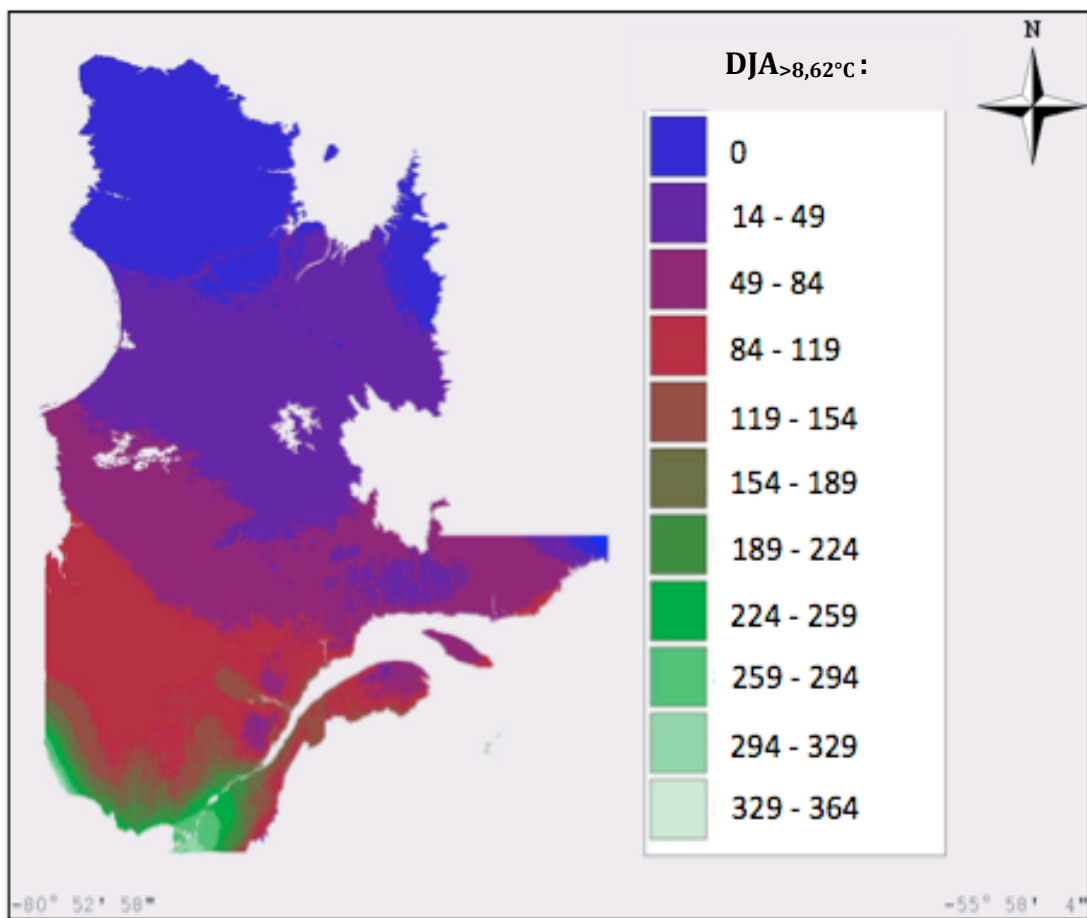


Fig. 4.3 : Simulation du nombre de degré-jours accumulés au dessus de 8,62°C (DJA_{>8,62°C}) après le 30 août pour la province du Québec en utilisant le logiciel BioSIM 10 (Réginière et Saint-Amant 2008).

Références

- Anderson, J. 1976.** Egg parasitoids of forest defoliating Lepidoptera, pp. 233-249. Dans J. F. Anderson et H. K. Kaya [eds.], Perspectives in Forest Entomology. *Academic Press*, New York.
- Anderson, J. et H. Kaya. 1977.** Egg parasitism in *Symmerista canicosta* populations in Connecticut. *Environ. Entomol.* 6, 796-798.
- Askew, R. R. et M. R. Shaw. 1986.** Parasitoid communities: their size, structure and development, pp.225-264. Dans J. K. Waage et D. D. Greathead [eds.], Insect Parasitoids. *Academic Press*, London.
- Austin, A., N. Johnson et M. Dowton. 2005.** Systematics, evolution, and biology of scelionid and platygastriid wasps. *Annu. Rev. Entomol.* 50, 553-582.
- Bai, B., S. Çobanoğlu et S. M. Smith. 1995.** Assessment of *Trichogramma* species for biological control of forest lepidopteran defoliators. *Entomol. Exp. Appl.* 75, 135-143.
- Bayram, A., H. Ozcan et S. Kornosor. 2005.** Effect of cold storage on the performance of *Telenomus busseolae* Gahan (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre) (Lepidoptera: Noctuidae). *Biol. Control* 35, 68-77.
- Bernal, J. et D. González. 1993.** Experimental assessment of a degree-day model for predicting the development of parasites in the field. *J. Appl. Entomol.* 116, 459-466.
- Berrigan, D. 1991.** The allometry of egg size and number in insects. *Oikos* 60: 313-321.
- Berthiaume, R. 2007.** Écologie évolutive des populations d'arpenreuse de la pruche. Thèse de doctorat. Université Laval, Québec, Canada
- Berthiaume, R., É. Bauce, C. Hébert et J. Brodeur. 2007.** Developmental polymorphism in a Newfoundland population of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Environ. Entomol.* 36, 707-712.
- Berthiaume, R., É. Bauce, C. Hébert et J. Brodeur. 2009a.** Host tree age as a selective pressure leading to local adaptation of a population of a polyphagous Lepidoptera in virgin boreal forest. *B. Entomol. Res.* 99, 493-501.
- Berthiaume R., C. Hébert, L. Lamontagne, I. Picard et É. Bauce. 2009b.** Daily oviposition pattern of *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae) under laboratory conditions. *Can. Entomol.* 141, 309-315.

Bin, F. et N. Johnson. 1982. Potential of Telenominae in biocontrol with egg parasitoids (Hym., Scelionidae). *Dans* INRA Publ. [ed.], Les Trichogrammes, Antibes (France). *Les Colloques de l'INRA* 9, 275-287.

Boivin, G. 1994. Overwintering strategies of egg parasitoids, pp. 219-244. *Dans* E. Wajnberg et S. A. Hassan [eds.], Biological control with egg parasitoids. *CAB International*, Wallingford.

Boivin, G. 2010a. Reproduction and immature development of egg parasitoids, pp. 1-23. *Dans* F. L. Cònsoli, J. R. P. Parra et R. A. Zucchi [eds.], Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma. *Springer*, Dordrecht, The Netherlands.

Boivin G. 2010b. Phenotypic plasticity and fitness in egg parasitoids. *Neotro. Entomol.* 39: 457-463.

Boldaruev, V. O. 1952. Parasites of the Siberian lasiocampid (*Dendrolimus sibericus* Tshtv.) in eastern Siberia. *Entomol. Obozr.* 32: 56-58.

Brown, C. E. 1962. The life history and dispersal of the Bruce spanworm, *Operophtera bruceata* (Hulst), (Lepidoptera: Geometridae). *Can. Entomol.* 94, 1103-1107.

Bruce, A. Y., F. Schulthess et J. Mueke. 2009. Host acceptance, suitability, and effects of host deprivation on the West African egg parasitoid *Telenomus isis* (Hymenoptera: Scelionidae) reared on East African stemborers under varying temperature and relative humidity regimens. *Environ. Entomol.* 38, 904-919.

Butt, C., D. Quiring, C. Hébert, J. Delisle, R. Berthiaume, É. Bauce et L. Royer. 2010. Influence of balsam fir (*Abies balsamea*) budburst phenology on hemlock looper (*Lambdina fiscellaria*). *Entomol. Exp. Appl.* 134, 220-226.

Campbell, A., B. D. Frazer, N. Gilbert, A. P. Gutierrez et M. Macklauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11, 431-438.

Cannon, R. J. C. 1998. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on nonindigenous species. *Glob. Change Biol.* 4, 785-96.

Carleton D, L. Royer, C. Hébert, J. Delisle, R. Berthiaume, É. Bauce et D. Quiring. 2009. Seasonal parasitism of hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae) eggs in eastern Canada. *Can. Entomol.* 141, 614-618.

Carleton D, D. Quiring, S. Heard, C. Hébert, J. Delisle, R. Berthiaume, É. Bauce et L. Royer. 2010. Density-dependent and density-independent responses of three species of *Telenomus* parasitoids of hemlock looper eggs. *Entomol. Exp. Appl.* 137, 296-303.

Carroll, W. J. 1956. History of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen.), (Lepidoptera: Geometridae) in Newfoundland, and notes on its biology. *Can. Entomol.* 88, 587-599.

Carroll, A. L. 1999. Physiological adaptation to temporal variation in conifer foliage by a caterpillar. *Can. Entomol.* 131, 659-669.

Cave, R. D. et M. J. Gaylord. 1988. Influence of temperature and humidity on development and survival of *Telenomus reynoldsi* (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing *Geocoris punctipes* (Heteroptera: Lygaeidae) eggs. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81, 278-285.

Chabi-Olaye, A., F. Schulthess, T. G. Shanower et N. A. Bosque-Pérez. 1997. Factors influencing the developmental rates and reproductive potentials of *Telenomus busseolae* (Gahan) [Hym.: Scelionidae], an egg parasitoid of *Sesamia calamistis* Hampson (Lep.: Noctuidae). *Biol. Control* 8, 15-21.

Chabi-Olaye, A., F. Schulthess, H.-M. Poehling et C. Borgemeister. 2001. Factors affecting the biology of *Telenomus isis* (Polaszek) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of cereal stem borers in West Africa. *Biol. Control* 21, 44-54.

Ciesla, W. M. 1965. Observations on the life history of *Telenomus alsophilae*, an egg parasite of the elm spanworm, *Ennomos subsignarius*. *J. Econ. Entomol.* 58, 702-704.

Colazza, S., M. C. Rosi et A. Clemente. 1997. Response of egg parasitoid *Telenomus busseolae* to sex pheromone of *Sesamia nonagrioides*. *J. Chem. Ecol.* 23, 2437-2444.

Colazza, S., A. Fucarino, E. Peri, G. Salerno, E. Conti et F. Bin. 2004. Insect oviposition induce volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. *J. Exp. Biol.* 207, 47-53.

Corrigan, J. E. et J. E. Laing. 1994. Effects of the rearing host species and the host species attacked on performance by *Thrichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Thrichogrammatidae). *Environ. Entomol.* 23, 755-760.

Coulombe, G., J. Huot, J. Arsenault, É. Bauce, J.-T. Bernard, A. Bouchard, M. A. Liboiron et G. Szaraz. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Gouvernement du Québec. Québec.

Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson, Mé P. Ayres, M. D. Flannigan, P. J. Hanson, L. C. Irland, A. E. Lugo, C. J. Peterson, D. Simberloff, F. J. Swanson, B. J. Stocks et B. M. Wooton. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* 51, 723-734.

Davis, S. J., K. Caldeira et H. D. Matthews. 2010. Future CO₂ emissions and climate change from existing energy infrastructure. *Science* 329, 1330-1333

Delisle, J., R. J. West et W. W. Bowers. 1998. The relative performance of pheromone and light traps in monitoring the seasonal activity of both sexes of the eastern hemlock looper, *Lambdina fiscellaria fiscellaria*. *Entomol. Exp. Appl.* 89, 87-98.

Delisle, J., L. Royer, M. Bernier-Cardou, É. Bauce et A. Labrecque. 2009. The combined effect of photoperiod and temperature on egg dormancy in an island and a mainland population of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria*. *Entomol. Exp. Appl.* 133, 232-243.

Dicke, M. 2009. Behavioural and community ecology of plants that cry for help. *Plant. Cell. Environ.* 32, 654-665.

Dobesberger, E. J. A. 1989. A sequential decision plan for the management of the eastern hemlock looper, *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae), in Newfoundland. *Can. J. Forest Res.* 19, 911-916.

Drooz, A., A. Bustillo, G.F. Feede et V.H. Feede. 1977. North American egg parasite successfully controls a different host genus in South America. *Science* 197, 390-391.

Drost, Y. C. et R. T. Cardé. 1992. Influence of host deprivation on egg load and oviposition behaviour of *Brachymeria intermedia*, a parasitoid of gypsy moth. *Physiol. Entomol.* 17: 230-234.

Easterling, D. R., J. Meehl, C. Parmesan, S. Chagnon, T. R. Karl et L. O. Mearns. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* 289, 2068-2074.

Ellers, J., J. C. Sevenster et G. Driessen. 2000. Egg load evolution in parasitoids. *Am. Nat.* 156, 650-665.

English-Loeb, G. M., R. Karban et A. K. Brody. 1990. Arctiid larvae survive attack by a tachinid parasitoid and produce viable offspring. *Ecol. Entomol.* 15, 361-362.

Environment Canada. National Climate Data and Information Archive. <http://climate.weatheroffice.gc.ca/>

Fedde, G. F. 1977. A laboratory study of egg parasitization capabilities of *Telenomus alsophilae*. *Environ. Entomol.* 6, 773-776.

Flanders, S. E. 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic hymenoptera. *Can. Entomol.* 82, 134-140.

Fleming, R. A., et J.-N. Candau. 1998. Influences of climatic changes on some ecological processes of an insect outbreak system in Canada's boreal forests and the implications for biodiversity. *Environ. Monit. Assess.* 49, 235-249.

Fleury, F. et M. Boulétreau. 1993. Effects of temporary host deprivation on the reproductive potential of *Trichogramma brassicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 68, 203-210.

Foerster, L. A. et A. R. Butnarlu. 2004. Development, reproduction, and longevity of *Telenomus cyamophylax*, egg parasitoid of the velvetbean caterpillar *Anticarsia gemmatilis*, in relation to temperature. *Biol. Control* 29, 1-4.

Fukuda, T., S. Wakamura, N. Arakaki et K. Yamagishi. 2007. Parasitism, development and adult longevity of the egg parasitoid *Telenomus nawai* (Hymenoptera: Scelionidae) on the eggs of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *B. Entomol. Res.* 97, 185-190.

Gautam, R. D. 1986. Effect of different temperatures and relative humidities on the efficiency of parasitoid, *Telenomus remus* Nixon (Scelionidae: Hymenoptera) in the laboratory. *J. Entomol. Res.* 10, 34-39.

Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids. Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University press, Princeton.

Gouvernement du Québec. 2005a. Aires infestées par l'arpenreuse de la pruche, au Québec, en 2002. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la conservation des forêts Québec, Bibliothèque nationale du Québec, 7p. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-portrait-relevés.jsp>

Gouvernement du Québec. 2005b. Aires infestées par l'arpenreuse de la pruche, au Québec, en 2003. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la conservation des forêts Québec, Bibliothèque nationale du Québec, 7p. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-portrait-relevés.jsp>

Gouvernement du Québec. 2005c. Aires infestées par l'arpenreuse de la pruche, au Québec, en 2004. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la conservation des forêts Québec, Bibliothèque nationale du Québec, 7p. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-portrait-relevés.jsp>

Gouvernement du Québec. 2005d. Aires infestées par l'arpenreuse de la pruche, au Québec, en 2005. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la conservation des forêts Québec, Bibliothèque nationale du Québec, 6p. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-portrait-relevés.jsp>

Grijpma P. et J. C. Van Lenteren. 1988. *Telenomus nitidulus* (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasite of the satin moth *Leucoma salicis* (Lepidoptera: Lymantriidae), pp. 181-189. *Dans Trichogramma and Other Egg Parasites*. Inst. Nat. Res. Agron., Paris. *Les Colloques de l'INRA* 43.

Hance, T., J. van Baaren, P. Vernon et G. Boivin. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 107-126.

Hartling, L., P. MacNutt et N. Carter. 1991. Hemlock looper in New Brunswick: notes on biology and survey methods. Dep. Nat. Resour. Energ. Timber Manage. Branch For. Pest Manage. Sec. Rep. 1991

Hartling, L., N. Carter et J. Prude. 1999. Spring parasitism of overwintered eggs of *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae) by *Telenomus* near *alsophilae* (Hymenoptera: Scelionidae). *Can. Entomol.* 131, 421-422.

Hébert, C. et L. Jobin. 2001. The hemlock looper. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Center, Sainte-Foy (Québec). Information Leaflet LFC-4 (revised version 2001).

Hébert, C., R. Berthiaume, A. Dupont et M. Auger. 2001. Population collapses in a forecasted outbreak of *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae) caused by spring egg parasitism by *Telenomus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae). *Environ. Entomol.* 30, 37-43.

Hébert, C., L. Jobin, M. Auger et A. Dupont. 2003. Oviposition traps to survey eggs of *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae). *J. Econ. Entomol.* 96, 768-776.

Hébert, C., L. Jobin, R. Berthiaume, J. F. Mouton, A. Dupont et C. Bordeleau. 2004. A new standard pupation shelter for sampling pupae and estimating mortality of the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae). *Can. Entomol.* 136, 879-887.

Hébert, C., R. Berthiaume, É. Bauce et J. Brodeur. 2006a. Geographic biotype and host-associated local adaptation in a polyphagous species, *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae) feeding on balsam fir on Anticosti Island, Canada. *B. Entomol. Res.* 96, 619-627.

Hébert, C., R. Berthiaume et C. Bordeleau. 2006b. Polyurethane foam strips to estimate parasitism of hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae) eggs by *Telenomus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae). *Can. Entomol.* 138, 114-117.

Hilker, M. et T. Meiners. 2002. Induction of plant responses toward oviposition and feeding of herbivorous arthropods: a comparison. *Entomol. Exp. Appl.* 104, 181-192.

Hilker, M., C. Kobs, M. Varama et K. Schrank. 2002. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. *J. Exp. Biol.* 205, 455-461.

Hirose, Y. 1986. Biological and ecological comparison of *Trichogramma* and *Telenomus* as control agents of lepidopterous pests. *J. Appl. Entomol.* 101, 39-47.

Honda, J. et S. Trjapitzin. 1995. A species description and biological comparison between a new species of *Telenomus* Haliday (Hymenoptera: Scelionidae) and *Trichogramma plantneri* Nagarkatti (Hymenoptera: Trichogrammatidae): two egg parasitoids of *Sabulodes aegrotata* (Guenee) (Lepidoptera: Geometridae). *Pan.-Pac. Entomol.* 71, 227-236.

Hougardy E., T. M. Bezemer et N. J. Mills. 2005. Effects of host deprivation and egg expenditure on the reproductive capacity of *Mastrus ridibundus*, an introduced parasitoid for the biological control of codling moth in California. *Biol. Control* 33, 96-106.

Iqbal, J., D. A. MacLean et J. A. Kershaw Jr. 2011. Impacts of hemlock looper defoliation on growth and survival of balsam fir, black spruce and white birch in Newfoundland, Canada. *Forest Ecol. Manag.* 261, 1106-1114.

Irvin, N. A. et M. S. Hoddle. 2005. Determination of *Homalodisca coagulata* (Hemiptera: Cicadellidae) egg ages suitable for oviposition by *Gonatocerus ashmeadi*, *Gonatocerus triguttatus*, and *Gonatocerus fasciatus* (Hymenoptera: Mymaridae). *Biol. Control* 32, 391-400.

James, D. G. 1988. Fecundity, longevity and overwintering of *Trissolcus biproruli* Girault (Hymenoptera: Scelionidae) a parasitoid of *Biprorulus bibax* Breddin (Hemiptera: Pentatomidae). *Aust. J. Entomol.* 27, 297-301.

Jervis, M. A. G. E. Heimpel, P. N. Ferns, J. A. Harvey et N. A. C. Kidd. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of "ovigeny". *J. Anim. Ecol.* 70, 442-458.

Jervis, M. A., P. N. Ferns et G. E. Heimpel. 2003. Body size and the timing of egg production in parasitoid wasps: a comparative analysis. *Funct. Ecol.* 17, 375-383.

Jervis, M. A., J. Ellers et J. A. Harvey. 2008. Ressource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. *Ann. Rev. Entomol.* 53, 361-385.

Jobin, L. 1980. L'arpenreuse de la pruche: un insecte insulaire. *Racine* 2, 5-7.

Jobin, L. et R. Desaulnier. 1981. Results of aerial spraying in 1972 and 1973 to control the eastern hemlock looper (*Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen.)) on Anticosti Island. Environ. Can. Can. For. Serv. Laurentian For. Res. Cent. Sainte-Foy, QC, LAU-X-49E.

- Johnson, N. F. 1984.** Systematic of nearctic *Telenomus*: classification and revisions of the *podisi* and *phymatae* species groups (Hymenoptera: Scelionidae). *Bull. Ohio Biol. Surv.* 6, 133p.
- Jubb, G. et T. F. Watson. 1971.** Development of the egg parasite *Telenomus utahensis* in two Pentatomid hosts in relation to temperature and host age. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 64, 202-205.
- Karl, TR et K. E. Trenbeth. 2003.** Modern global climate change. *Science* 302, 1719-1723.
- Klapwijk, M. J., B. C. Gröbler, K. Ward, D. Wheeler et O. T. Lewis. 2010.** Influence of experimental warming and shading on host-parasitoid synchrony. *Glob. Change Biol.* 16, 102-112.
- Laing, J. E. and J. E. Corrigan. 1995.** Diapause induction and post-diapause emergence in *Thrichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature and photoperiod. *Can. Entomol.* 127, 103-110.
- Legault, S., C. Hébert, J. Blais, R. Berthiaume, É. Baucé et J. Brodeur. 2012.** Seasonal ecology of *Telenomus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasitoids of the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae). *Environ. Entomol.* Accepted pour publication.
- Liang, Q., I. Otvos et G. E. Bradfield. 1996.** Distribution pattern and sampling of eggs of the western hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae) in mature western hemlock stands. *J. Econ. Entomol.* 89, 1531-1536.
- MacLean, D. A. et P. Ebert. 1999.** The impact of hemlock looper (*Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen.)) on balsam fir and spruce in New Brunswick, Canada. *Forest Ecol. Manag.* 120, 77-87.
- Mansingh, A. 1971.** Physiological classification of dormancies in insects. *Can. Entomol.* 103, 983-1009.
- Mason, R. R., T. R. Torgersen, B. E. Wickman et P. H. Gene. 1983.** Natural regulation of a Douglas-fir tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae) population in the Sierra Nevada. *Environ. Entomol.* 12, 587-594.
- Maure, F., J. Brodeur, N. Ponlet, J. Doyon, A. Firlej, É. Elguero et F. Thomas. 2011.** The cost of a bodyguard. *Biol. Lett.*, Published online, doi:10.1098/rsbl.2011.0415.
- McCloskey, S. P. J., L. D. Daniels et J. A. McLean. 2009.** Potential impacts of climate change on western hemlock looper outbreaks. *Northwest Sci.* 83, 225-238.

McGuffin, W. C. 1987. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II subfamily Ennominae. 4. *Mem, Entomol. Soc. Can.* 138, 1-182.

Meiners, T. et M. Hilker. 1997. Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 112, 87-93.

Meiners, T. et M. Hilker. 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *J. Chem. Ecol.* 26, 221-232.

Navasero, R. C. et E. R. Oatman. 1989. Life history, immature morphology and adult behavior of *Telenomus solitus* (Hymenoptera: Scelionidae). *Entomophaga* 34, 165-177.

Nordlund, D. A., W. J. Lewis et R. C. Gueldner. 1983. Kairomones and their use for management of entomophagous insects XIV. Response of *Telenomus remus* to abdominal tips of *Spodoptera frugiperda*, (Z)-9-tereadecene-1-ol acetate and (Z)-9-dodecene-1-ol acetate. *J. Chem. Ecol.* 9, 695-701.

Numata, H. 1993. Induction of adult diapause and of low and high reproductive states in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae*, by photoperiod and temperature. *Entomol. Exp. Appl.* 66, 127-134.

Orr, D. 1988. Scelionid wasps as biological control agents – a review. *Fla. Entomol.* 71, 506-528.

Orr, D. B., D. J. Boethel et W. A. Jones. 1985. Development and emergence of *Telenomus chloropus* and *Trissolcus basalus* (Hymenoptera: Scelionidae) at various temperatures and relative humidities. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78, 615-619.

Orr, D. B., J. S. Russin et D. J. Boethel. 1986. Reproductive biology and behavior of *Telenomus calvus* (Hymenoptera: Scelionidae), a phoretic egg parasitoid of *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *Can. Entomol.* 118, 1063-1072.

Otvos, I. S. 1973. Biological control agents and their role in the population fluctuation of the eastern hemlock looper in Newfoundland. Environ. Can. Can. For. Serv. Newfoundland For. Res. Cent. St. John's, NF, N-X-102.

Otvos, I. S. et D. G. Bryant. 1972. An extraction method for rapid sampling of eastern hemlock looper eggs, *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Can. Entomol.* 104, 1511-1514.

Otvos, I. S., L. J. Clarke et D. S. Durling. 1979. A history of recorded eastern hemlock looper outbreaks in Newfoundland. Environ. Can. Can. For. Serv. Newfoundland For. Res. Cent. St. John's, NF, N-X-179.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 37, 637-669.

Pelletier, G. et C. Piché. 2003. Species of *Telenomus* (Hymenoptera: Scelionidae) associated with the hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae) in Canada. *Can. Entomol.* 135, 23-39.

R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. (ISBN 3-900051-07-0, see <http://www.R-project.org>).

Rabb, R. L. et J. R. Bradley. 1970. Marking host eggs by *Telenomus sphingis*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63, 1053-1056.

Régnière, J. et R. Saint-Amant. 2008. BioSIM 9 – User’s Manual. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, Sainte-Foy, QC. Information Report LAU-X-134.

Rochefort, S., R. Berthiaume, C. Hébert, M. Charest et É. Bauce. 2011. Effect of temperature and host tree on cold hardiness of hemlock looper eggs along a latitudinal gradient. *J. Insect Physiol.* 57, 751-759.

Ruberson, J. R., C. A. Tauber et M. J. Tauber. 1995. Developmental effects of host and temperature on *Telenomus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing chrysopid eggs. *Biol. Control* 5, 245-250.

Rutledge, C. E. 1996. A survey of identified kairomones and synomones used by insect parasitoids to locate and accept their hosts. *Chemoecology* 7, 121-131.

Ryan, R. B., R. W. Mortensen et T. R. Torgersen. 1981. Reproductive biology of *Telenomus californicus* Ashmead, an egg parasite of the Douglas-fir tussock moth: laboratory studies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 74, 213-216.

Safavi, M. 1968. Étude biologique et écologique des Hyménoptères parasites des œufs des punaises des céréales. *Entomophaga* 13, 381-495.

Schwartz, A. et D. Gerling. 1974. Adult biology of *Telenomus remus* under laboratory conditions. *Entomophaga* 19, 483-492.

Sloggett, J. J. et M. W. Lorenz. 2008. Egg composition and reproductive investment in aphidophagous ladybird beetles (Coccinellidae: Coccinellini): egg development and interspecific variation. *Physiol. Entomol.* 33: 200-208.

Sperling, F. A. H., A. G. Raske et I. S. Otvos. 1999. Mitochondrial DNA sequence variation among populations and hosts races of *Lambdina fiscellaria* (Gn.) (Lepidoptera: Geometridae). *Insect Mol. Biol.* 8, 97-106.

Stireman J. O., L. A. Dyer, D. H. Janzen, M. S. Singer, J. T. Lill, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, G. L. Gentry, W. Hallwachs, P. D. Coley, J. A. Barone, H. F. Greeney, H. Connahs, P. Barbosa, H. C. Morais et I. R. Diniz. 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *P. Natl. Acad. Sci.* 102, 17384-17387.

Strand, M. R. et S. B. Vinson. 1983. Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Environ. Entomol.* 12, 1114-1119.

Strand, M. R., S. M. Meola et S. B. Vinson. 1986. Correlating pathological symptoms in *Heliothis virescens* eggs with development of the parasitoid *Telenomus heliothidis*. *J. Insect Physiol.* 32, 389-402.

Strand, M. R., S. B. Vinson, W. C. Nettles et Z. N. Xie. 1988. In vitro culture of the egg parasitoid *Telenomus heliothidis*: the role of teratocytes and medium consumption in development. *Entomol. Exp. Appl.* 46, 71-78

Tamaru, T., T. Esperk et I. Castellanos. 2002. No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera: Lymantriidae): larger is always better. *Oecologia* 133, 430-438.

Teraoka, T. et H. Numata. 1995. Induction of adult diapause and overwintering under natural conditions in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae*. *Entomol. Exp. Appl.* 76, 329-332.

Teraoka, T. et H. Numata. 2000. Seasonal changes in the intensity of adult diapause in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae). *Appl. Entomol. Zool.* 35, 353-356.

Teraoka, T. et H. Numata. 2004. Winter survival and oviposition before and after overwintering of a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae). *Entomol. Sc.* 7, 105-111.

Ticehurst, M. et D. C. Allen. 1973. Notes on the biology of *Telenomus coelodasidis* (Hymenoptera: Scelionidae) and its relationships to the saddled prominent, *Heterocampa guttivitta* (Lepidoptera: Notodontidae). *Can. Entomol.* 105, 1133-1143.

Torgersen, T. R. et R. R. Mason. 1985. Characteristics of egg parasitization of Douglas-fir tussock moth, *Orgyia pseudotsugata* (McD.) (Lepidoptera: Lymantriidae), by *Telenomus californicus* Ash. (Hymenoptera: Scelionidae). *Environ. Entomol.* 14, 323-328.

Torgersen, T. R. et R. B. Ryan. 1981. Field biology of *Telenomus californicus* Ashmead, an important egg parasite of Douglas-fir tussock moth. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 74, 185-186.

Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, R. R. Heath, A. T. Proveaux et R. E. Doolittle. 1991. Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) to the microhabitat of one of its hosts. *J. Chem. Ecol.* 17, 2235-2251.

van Baaren, J., G. Boivin et J.-P. Nénon. 1994. Intra- and interspecific host discrimination in two closely related egg parasitoids. *Oecologia* 100, 325-330.

Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.* 21, 109-133.

Voigt, W., J. Perner, A. J. Davis, T. Eggers, J. Schumacher, D. Bährmann, B. Fabian, W. Heinrich, G. Köhler, D. Lichter, R. Marstaller et F. W. Sander. 2003. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology* 84, 2444-2453.

Volney, W. J. A. et R. A. Fleming. 2000. Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agr. Ecosyst. Environ.* 82, 283-294.

Waage, J. K. 1982. Sib-mating and sex ratio strategies in scelionid wasps. *Ecol. Entomol.* 7, 103-112.

Wall, C. 1973. Embryonic development in two species of *Chesias* (Lepidoptera: Geometridae). *J. Zool.* 169, 65-84.

Yeargan, K. V. 1980. Effects of temperature on development rate of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73, 339-342.

