

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS NATURELLES

D'ARCHIPS ARGYROSPILUS (WLK.) (LEPIDOPTERES: TORTRICIDAE)

DANS LE SUD-OUEST DU QUEBEC

par

Rodolphe O. Paradis

THESE

soumise à la Faculté de 'Graduate Studies and Research', McGill

University, en accomplissement partiel des exigences pour

l'obtention du grade de

DOCTEUR EN PHILOSOPHIE

Avril 1964

TABLE DES MATIERES

	Page
INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE	
GENERALITES	
I. SYSTEMATIQUE	2
II. AIRE DE REPARTITION GEOGRAPHIQUE	3
III. NATURE ET IMPORTANCE DES INVASIONS	5
IV. PLANTES-HOTES	8
V. MORPHOLOGIE	9
L'ADULTE	9
L'OEUF	11
LA LARVE	11
LA CHRYSALIDE	15
DEUXIEME PARTIE	
ETHOLOGIE ET CYCLE EVOLUTIF ANNUEL	
I. METHODES EXPERIMENTALES	16
II. L'ADULTE	19
ECLOSION	19
COMPORTEMENT GENERAL	21
III. L'OEUF	27
LOCALISATION DES OOPLAQUES	27
NOMBRE D'OEUFS PAR OOPLAQUE	27
DIAPAUSE ET DEVELOPPEMENT DES OEUFS	29

TABLE DES MATIERES (suite)

	Page
IV. LA LARVE	31
ECLOSION	31
DEVELOPPEMENT LARVAIRE	35
ACTION DE LA TEMPERATURE SUR L'EVOLUTION LARVAIRE	37
DEGATS OCCASIONNES PAR LA LARVE	38
V. LA CHRYSALIDE	41
PERIODE DE NYMPHOSE	41
DUREE DU STADE NYMPHAL	42
VI. CYCLE ONTOGENETIQUE	45

TROISIEME PARTIE

DYNAMIQUE DES POPULATIONS NATURELLES

I. NATURE ET METHODE DE RECHERCHES	49
TABLE DE SURVIE	49
ECHANTILLONNAGE DES DIFFERENTS STADES	50
II. ETUDE DES VARIATIONS DE POPULATION ET DES FACTEURS DE REGULATION	51
LES OEUFS	52
Dessiccation	61
Mortalité embryonnaire	62
Délèvement des ooplaques	62
Prédateurs	63
Parasites	63
Facteurs climatiques	63

	Page
LES LARVES DES 1er ET 2e AGES	64
Dispersion	65
Le froid	68
Parasites	69
Prédateurs	71
Facteurs trophiques	71
LES LARVES DES 3e, 4e ET 5e AGES	73
Parasites	76
Prédateurs	82
Dispersion	85
Contusions	86
Oiseaux	88
Facteurs trophiques	90
CHRYALIDES	96
Parasites	96
Prédateurs	101
Causes physiologiques	101
Oiseaux	102
LES ADULTES	102
LES FEMELLES	103
III. TAUX TOTAL DE MORTALITE CHEZ LES GENERATIONS	106
IV. INDICE DU MOUVEMENT DE LA POPULATION ET CONSIDERATIONS GENERALES SUR LA PULLULATION	107
V. INTERPRETATION STATISTIQUE DES DONNEES ECOLOGIQUES	113
VI. RESUME ET CONCLUSIONS	126

	Page
VII. REMERCIEMENTS	130
VIII. BIBLIOGRAPHIE	131
PLANCHES	I - VI

INTRODUCTION

La Tordeuse du Pommier, Archips argyrospilus (Wlk.), pullule périodiquement dans les pommeraies du Québec et cause alors des dégâts onéreux en détériorant les pousses et les fruits. Au cours d'une récente invasion, qui a débuté en 1956, des travaux de recherches ont été entrepris à la fois sur la biologie, l'écologie et la répression de ce ravageur. Ces recherches s'imposaient premièrement pour connaître le cycle évolutif et la biologie générale de l'insecte sous les conditions climatiques du Québec, études qui n'avaient jamais été entreprises auparavant et, deuxièmement, pour connaître le comportement des populations naturelles en mesurant leurs fluctuations saisonnières et en essayant de déterminer les facteurs responsables de ces fluctuations. Ces connaissances dans leur ensemble s'avéraient fondamentales tant pour enrayer de façon méthodique les pullulations actuelles de l'insecte que pour essayer de prévoir et de prévenir les invasions futures.

Ces recherches, centrées avant tout sur l'espèce évoluant dans la complexité de son habitat naturel, ont été poursuivies de 1956 à 1963, dans un verger commercial situé à Rougemont, Québec. Quelques-uns des résultats obtenus ont déjà fait l'objet de publications, notamment ceux se rapportant à la répression chimique de l'insecte (Paradis, 1960 et 1962A) ainsi que certains résultats bio-écologiques préliminaires (Paradis, 1962B; Paradis et LeRoux, 1962), cependant le présent travail constitue un exposé aussi complet que possible englobant, en plus des considérations d'ordre historique et géographique sur l'espèce, tous les résultats de recherches et observations portant sur sa diagnose, son éthologie et son écologie.

PREMIERE PARTIEGENERALITES

I. SYSTEMATIQUE

Francis Walker (1863) est le premier à reconnaître l'espèce qu'il range dans la famille des Tortricidae, sous le nom de Retinia argyrospila. Quelques années plus tard, l'insecte est, à deux reprises, considéré comme espèce nouvelle, d'abord par Robinson (1869) qui lui assigne le nom de Tortrix furvana et par Packard (1870) qui l'appelle Tortrix v-signata.

En 1875, le professeur Zeller reconnaît l'espèce Tortrix furvana décrite par Robinson mais la place de préférence sous le genre Lozotaenia. Walsingham (1879), traitant des Tortricides de l'Amérique du Nord, étudie, à son tour, les caractères morphologiques de l'insecte mais n'admet pas pour cette espèce le genre Lozotaenia à cause d'un repli costal à l'aile antérieure du mâle, un caractère basique du genre Cacoecia. Walsingham dénomme donc l'insecte Cacoecia argyrospila, nom qui apparaît fréquemment, par la suite, dans les différents travaux entomologiques. En 1897, Walsingham redécouvre le genre Archips (Hübner, 1806 et 1822) et l'utilise à la place de Cacoecia (Hübner, 1826), considérant ce dernier comme un synonyme décrit postérieurement. Cependant la validité du genre Archips a suscité de très longues controverses parmi les taxonomistes, certains qualifiant ce genre de nomen nudum, d'autres mettant en doute la publication du travail de Hübner. Comme conséquence, les deux noms génériques Archips et Cacoecia ont servi presque alternativement jusqu'à nos jours pour désigner l'insecte.

Ainsi, dans les ouvrages généraux sur les Lépidoptères, Fernald (1883), Dyar (1902), Meyrick (1913), Barnes et McDunnough (1917) s'en tiennent à Cacoecia, tandis que Forbes (1923), Leonard (1928) et McDunnough (1939) adoptent Archips.

Le Dr Freeman* (1958), dans un récent travail sur la systématique des Archipinae de l'Amérique du Nord, conserve le genre Archips en invoquant la décision 97 de la Commission internationale de nomenclature zoologique; de plus, il corrige l'accord grammatical du nom spécifique argyrospila qui devient argyrosphilus.

Noms vernaculaires.- L'appellation vernaculaire de l'insecte, en langue anglaise, est le "fruit-tree leaf roller", nom qui était déjà en usage en 1891 (Gillette, 1892); en français, l'insecte est communément appelé tordeuse des feuilles (Lavoie, 1915), tordeuse ou enrouleuse des feuilles du pommier (Petch, 1941), cependant, dans la Liste officielle des noms français des insectes du Canada (1952), l'espèce est appelée tordeuse du pommier.

II. AIRE DE REPARTITION GEOGRAPHIQUE

Archips argyrosphilus est une espèce indigène de l'Amérique du Nord et, jusqu'à présent, il ne semble pas qu'on ait signalé sa présence en dehors des Etats-Unis et du Canada. Les premières mentions de l'espèce sont pour les Etats de Georgie, New-York et Massachusetts (Walker, 1863 et Robinson, 1869); assez rapidement son aire de répartition s'est accrue

*Le Dr T.N. Freeman de l'Institut entomologique du Canada a bien voulu vérifier l'identité de l'espèce sur laquelle ont porté nos recherches.

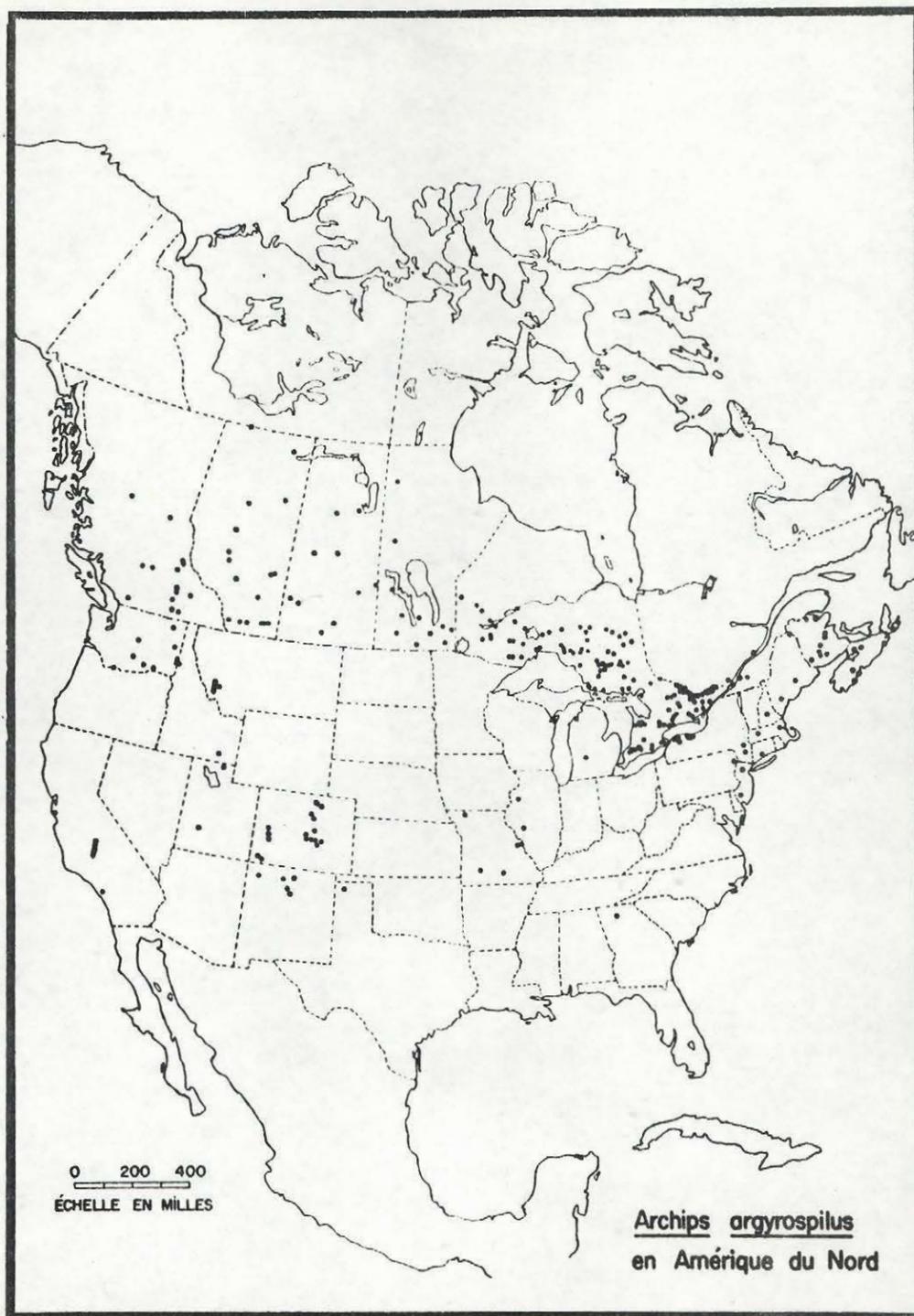


Fig. 1- Aire de répartition géographique d'A. argyropilus
en Amérique du Nord.

pour englober le Colorado (Gillette, 1892), l'Ohio, le Missouri, le Texas, la Californie, le Maine (Fernald, 1883), le New Jersey (Smith, 1909, cité par Gill, 1913) et le New Mexico (Gill, 1913). Par la suite, la présence de l'insecte a été signalée dans l'Idaho, l'Oregon, le Montana, l'Utah, la Pennsylvannie ainsi que dans plusieurs autres Etats.

Au Canada, A. argyrosphilus aurait d'abord été trouvé dans la province de Québec. Winn, en 1912, fait mention de spécimens collectionnés à Montréal, St-Hilaire et Lévis. Sa présence est ensuite observée en Colombie Britannique (Brittain, 1914), en Ontario (Caesar, 1915) et, présentement, l'espèce se rencontre dans toutes les provinces du Canada, à l'exception de Terre-Neuve et de l'Île du Prince-Edouard. Un relevé complet concernant sa distribution au Canada nous a été fourni par M.R.M. Prentice du Ministère canadien des Forêts et apparaît à la figure 1; le cliché montre aussi, mais de façon beaucoup plus fragmentaire, son aire de répartition aux Etats-Unis.

De façon générale, on peut dire que l'aire d'extension d'A. argyrosphilus est comprise entre les 33e et 60e parallèles de latitude nord et s'étend en longitude de l'Océan Atlantique à l'Océan Pacifique.

III. NATURE ET IMPORTANCE DES INVASIONS

Une première mention d'une sérieuse invasion d'A. argyrosphilus date de la fin du XIXe siècle. Gillette (1892) signale la défoliation complète de plusieurs rosiers et arbres fruitiers à Greely et à Fort Collins au Colorado. Par la suite, l'invasion gagne le sud de cet Etat pour atteindre celui de New Mexico. En 1912, Gillette établit à 40 pour cent la proportion

des pommes attaquées par l'insecte dans des vergers couvrant 2500 acres, près de Canon City.

En 1905, dans le comté de St-Louis au Missouri, Stedman (1906) rapporte la présence de cette tordeuse sur abricotiers, poiriers, pommiers, cerisiers et pruniers, et des dégâts de l'ordre de 75 pour cent dans certains vergers. En 1911, dans le comté de Genesee de l'Etat de New York, Herrick (1912 et 1917) fait mention d'une pullulation soudaine de l'insecte et, au cours des quatre années subséquentes, il le considère comme l'un des pires ravageurs des vergers.

A peu près à cette même période, les Entomologistes canadiens commencent, à leur tour, à faire état de l'importance économique de cette tordeuse. Brittain (1914) signale sa présence sur toute l'étendue de la vallée d'Okanagan en Colombie Britannique; Caesar (1915) constate des récoltes avariées jusqu'à 40 pour cent dans des vergers du sud de l'Ontario, et Petch (1915) note, dans le Québec, de fortes populations d'A. argyrospilus en même temps que des dommages onéreux.

De 1920 à 1924, des pullulations, entraînant des défoliations ainsi que des réductions considérables de récoltes, sont signalées à Spokane Valley, Washington (Spuler, 1922), à Bitter Root Valley, Montana (Regan, 1923), ainsi que dans l'Illinois (Flint et Bigger, 1926). En 1929 et 1930, l'espèce pullule dans l'ouest du Michigan et devient l'un des pires ravageurs des pommes et des poires (Pettit et Hutson, 1931).

En Pennsylvannie, Knull (1932) mentionne la destruction presque totale d'une chênaie de quelque 3000 acres de superficie à la suite d'une invasion de la tordeuse du pommier et de l'arpenteuse de l'orme, Ennomos subsignarius (Hbn.).

En Californie, Ebeling (1959) fait rapport d'une progression récente et assez spectaculaire; de 1932 à 1947, l'insecte envahit le centre de cet Etat et cause de graves dégâts aux citrus dans le comté de Tulare; de 1947 à 1953, l'invasion s'étend sur 170 milles au sud, infestant, pour la première fois, un territoire de plus de 10,000 acres.

Une multiplication récente de l'insecte est également signalée en Nouvelle-Ecosse; on avait déjà noté sa présence dans cette province mais ce n'est qu'en 1961 et 1962 qu'on observa, dans un certain nombre de vergers, des dégâts sérieux causés aux pommiers et aux poiriers (Stultz, 1962). Dans le sud-ouest du Québec, où ont été poursuivies les présentes recherches, on a souvent fait mention des attaques d'A. argyrospilus, notamment en 1914 et 1915 (Petch, 1915 et 1916); en 1923 (Maheux, 1924); en 1928 (Petch, 1942); de 1940 à 1943 (Petch et al., 1941; Maltais et al., 1943) et de 1956 à 1958 (Paradis, 1957; Paradis et Parent, 1959). L'invasion la plus notable, qui a provoqué en certains cas la défoliation complète des arbres, prit place de 1940 à 1942.

Cet inventaire des invasions est nécessairement incomplet et se rapporte à l'insecte principalement en tant que ravageur des arbres fruitiers. Il démontre cependant que l'espèce est toujours en quête de nouveaux territoires et que, manifestement, elle continue de se disperser. L'inventaire révèle aussi que, si des traitements insecticides appropriés ont contribué à réduire les ravages de l'insecte, ils n'ont pas pour autant réussi à prévenir les grandes multiplications. La cause serait attribuable à la soudaineté de ces multiplications. En effet, la population de cette tordeuse est, le plus souvent, d'une densité négligeable pendant plusieurs

années successives, puis elle s'accroît subitement et se manifeste à l'état d'invasion.

IV. PLANTES-HOTES

Différents auteurs, entre autres Gill (1913), Harman (1928) et Greenwood (1943) ont dressé des listes des espèces végétales attaquées par A. argyrosphilus. A l'examen de ces données et à la suite d'observations personnelles, il ressort que l'insecte affectionne, en premier lieu, les essences ligneuses de la famille des Rosacées, ce qui comprend, en outre des rosiers, un grand nombre d'arbres et arbustes fruitiers, notamment des genres Malus, Pyrus, Cydonia, Ribes, Rubus et Amelanchier. L'hôte de prédilection parmi ceux-ci semble être le pommier quelle qu'en soit la variété. Le pêcher, qui appartient également aux Rosacées mais qui est du genre Amygdalus, n'est que très rarement attaqué, tandis que, en Californie, les orangers et les pamplemoussiers (famille des Rutacées) le sont fréquemment surtout depuis les vingt dernières années (Woglum et Lewis, 1947).

En outre des arbres fruitiers, A. argyrosphilus attaque bon nombre d'essences forestières. Ainsi, d'après l'inventaire des insectes forestiers effectué annuellement au Canada depuis 1936 et récemment compilé par M.R.M. Prentice (in litt., 13-5-1963), cette tordeuse infeste des essences de la famille des Bétulacées, principalement le bouleau blanc, Betula papyrifera Marsh., puis à un degré moindre, le bouleau jaune, Betula lutea Michx., et l'aulne de l'Orégon, Alnus rubra Bong. Au second rang, prennent place des essences de la famille des Salicacées, tels le peuplier faux-tremble, Populus tremuloides Michx., les saules, Salix spp. et le peuplier à grandes dents, Populus grandidentata Michx. Les chênes, famille des Fagacées, sont

également des hôtes recherchés et, au Canada, le chêne rouge, Quercus rubra L. en est souvent infesté. En Pennsylvanie, lors d'une pullulation survenue dans une forêt de chênes, Knull (1932) mentionne que l'insecte s'est d'abord attaqué au chêne écarlate, Q. coccinea Muench., et, après sa détérioration, a ravagé toutes les autres espèces présentes, notamment le chêne rouge, Q. rubra L., le chêne des teinturiers, Q. velutina Lam. et le chêne blanc, Q. alba L. Enfin, on a souvent signalé ses dégâts sur le tilleul d'Amérique, Tilia americana L., les viornes, Viburnum spp., les airelles, Vaccinium spp., etc.

C'est donc à juste titre que l'on considère l'espèce comme polyphage et faisant partie à la fois des insectes des cultures fruitières et des insectes forestiers. Toutefois il arrive que des pullulations soient confinées sur une même espèce végétale malgré la présence à proximité de certaines essences susceptibles. Ainsi nous avons pu observer de fortes populations dans le verger expérimental, alors que les essences feuillues d'une forêt adjacente n'étaient que légèrement infestées. Le même phénomène a été observé par Knull (1932), en Pennsylvanie.

V. MORPHOLOGIE

Les notes descriptives groupées sous ce titre se rapportent aux principaux caractères externes qui sont de nature à servir à la diagnose de l'espèce à ses différents stades évolutifs.

L'ADULTE

A titre de document bibliographique, apparaît d'abord la description originelle de l'adulte faite par Walker en 1863 (cf. p. 373): "Foem. Rufescens; caput ochraceum; abdomen cinereum; alae anticae apice rectangulatae,

strigis nonnullis nigris transversis subundulatis, spatio postico fascisque indeterminatis argenteocinereis, lituris tribus costalibus argenteo-albis; posticae fuscescente-cinereae".

Cette description a été reprise, par la suite, et les différents auteurs s'accordent à dire que la couleur et les dessins ornant les ailes ainsi que la taille des adultes sont assez variables. De façon générale la tête, le thorax, les pattes et l'abdomen sont jaune rouille ou jaune cendré, marqués à certains endroits de points bruns. Les palpes labiaux sont porrigées, mais ne s'étendent qu'à faible distance au delà de la tête. La couleur des ailes antérieures est brun ocre à fond jaunâtre. La partie costale de l'aile antérieure est marquée, à peu près à son milieu, par deux taches quadratiques blanc jaunâtre. Ces taches contrastent avec la bande brun foncé qui les sépare et qui traverse l'aile obliquement du bord costal jusqu'à faible distance du bord interne. Le tiers basal de l'aile est parsemé de plusieurs petites taches blanc jaunâtre, brun rouille et purpurines qui forment des dessins mal définis et assez variables selon les individus. Le tiers terminal de l'aile comporte une tache brun ocre en forme de triangle dont la base coïncide avec le bord costal de l'aile et une grande tache blanc jaunâtre parsemée de points bruns qui deviennent de plus en plus rares à la partie distale de l'aile. Les ailes postérieures sont brun cendré avec une frange blanc argenté.

Les mâles mesurent de 8 à 9 mm de longueur et leurs ailes ont une envergure de 17 à 22 mm (Pl. I, fig. 2-A). Les femelles, généralement plus grosses, ont de 8 à 10 mm de longueur et leurs ailes ont de 20 à 23 mm d'envergure (Pl. I, fig. 2-B). Ces mesures valent pour une quinzaine d'individus de chaque sexe.

Concernant la systématique de l'adulte, on trouve, dans le travail du Dr Freeman (1958) des dessins illustrant, en tant que caractères fondamentaux d'identification, les structures des appareils génitaux mâle et femelle. Ces structures d'A. argyrosphilus viennent en comparaison avec celles d'un bon nombre d'espèces voisines.

L'OEUF

Les oeufs d'A. argyrosphilus sont réunis en masses ou ooplaques qui sont de forme plutôt ovale, légèrement convexe et de dimensions variables (Pl. I, fig. 2-C). D'après des mesures effectuées sur une vingtaine de plaques, leur longueur moyenne est de 4.9 mm et leur largeur, 3.7 mm. Immédiatement après avoir été déposées, les ooplaques sont jaune citron mais, au bout de cinq ou six jours, elles passent au gris mauve et finalement au brun foncé qui s'apparente sensiblement à la couleur de l'écorce du pommier. Au printemps, c'est-à-dire après hivernement, les ooplaques deviennent blanchâtres et contrastent alors avec leur substrat.

Les oeufs constituant la masse sont dissimulés sous une épaisse substance protectrice; ils sont de couleur brun clair et de forme elliptique. Les dimensions moyennes de l'oeuf, basées sur une trentaine de spécimens, sont de 0.34 mm de longueur par 0.27 mm de largeur. Au centre de la masse, les oeufs sont dressés, étant perpendiculaires au substrat, mais sur les contours ils sont en position inclinée et à demi superposés.

LA LARVE

Les larves d'A. argyrosphilus subissent quatre mues au cours de leur développement et passent ainsi par cinq âges ou stades larvaires. Les largeurs des capsules céphaliques ont servi de caractère de base pour la

détermination et l'identification de ces âges. Des mesures effectuées à l'aide d'un binoculaire micrométrique et portant sur plus de 1300 individus ont permis de tracer des histogrammes illustrant l'évolution de ce caractère morphologique tout au cours de la vie larvaire (fig. 3).

Premier âge.- La larve nouvellement éclosée mesure environ 1.54 mm de longueur. La tête est grosse et disproportionnée par rapport au reste du corps; sa largeur varie de 0.20 à 0.33 mm et est en moyenne de 0.25 mm, sa couleur, de même que celle de l'écusson prothoracique et des pattes thoraciques, est brun noir. Le corps de la larve est blanc jaunâtre ainsi que la plaque tergale du dernier segment abdominal et les fausses pattes. Les tubercules sétigères sont à peine perceptibles; les soies, de couleur claire et relativement longues, sont réparties sur tout le corps. A la fin du premier stade, les larves mesurent de 2.3 à 2.8 mm de longueur.

Deuxième âge.- Les larves du deuxième âge mesurent de 2.5 à 4.7 mm de longueur; la largeur de la tête, mieux proportionnée à la largeur du corps qu'au stade précédent, varie de 0.37 à 0.54 mm et est en moyenne de 0.44 mm. Le corps est de couleur jaune verdâtre, la tête est noir luisant et l'écusson prothoracique, brun noir. Les pattes thoraciques sont brun foncé mais de teinte plus pâle que l'écusson prothoracique.

Troisième âge.- A ce stade, la larve mesure de 4.4 à 8.1 mm de longueur; la largeur de la capsule céphalique varie de 0.58 à 0.87 mm et est en moyenne de 0.71 mm. Les autres caractères morphologiques sont assez similaires à ceux des stades précédents, sauf pour la couleur du corps qui, au cours de ce stade, devient progressivement plus verdâtre.

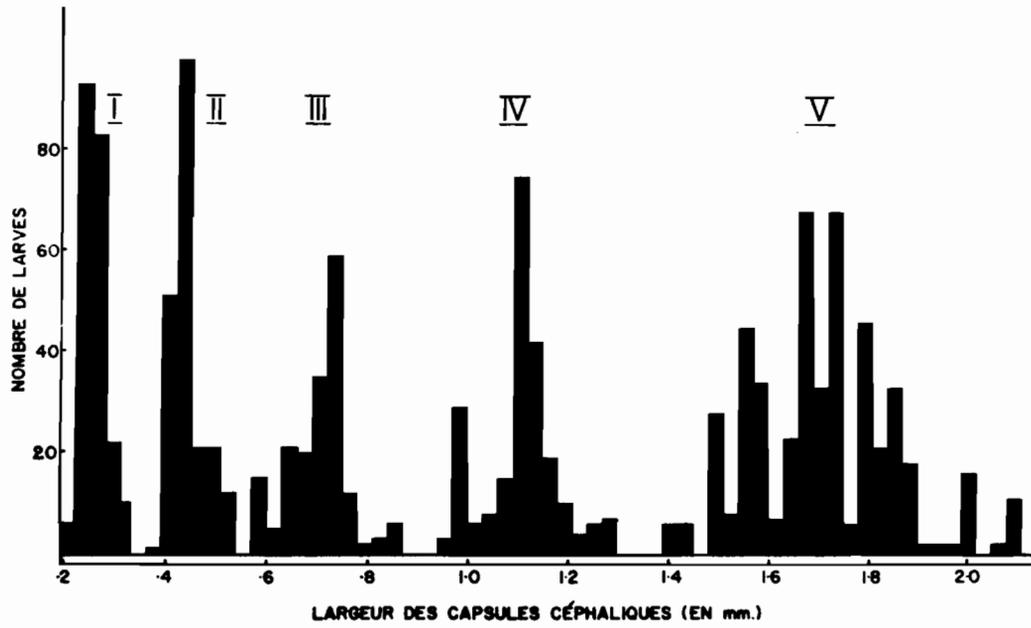


Fig. 3- Largeur des capsules céphaliques à chacun des cinq âges larvaires d'A. argyrosphilus, sans considération des sexes.

Quatrième âge.- Les larves ont une forme plutôt allongée et leur couleur se rapproche de celle du feuillage. Elles mesurent de 7.0 à 15.4 mm de longueur. Les capsules céphaliques mesurent de 0.95 à 1.30 mm de largeur ou 1.11 mm en moyenne. La tête est noir brillant; l'écusson et les pattes thoraciques varient de brun foncé à noirs. A ce stade, l'écusson prothoracique est marqué par une fine ligne pâle en sa région médiane.

Cinquième âge.- On note à cet âge le maximum de variations dans les dimensions des individus; leur longueur totale oscille de 10.3 à 20.5 mm et la largeur des capsules céphaliques, de 1.40 à 2.10 mm et est en moyenne de 1.72 mm (Pl. I, fig. 2-E). On note aussi des variations dans la coloration des individus; la tête conserve une apparence lustrée mais varie de brune à brun foncé ou noirâtre. Les teintes claires apparaissent immédiatement après la mue. L'écusson prothoracique est marqué de brun foncé à ses parties latérales, mais la couleur prédominante varie de blanc jaunâtre à vert olive. La première paire de pattes thoraciques est brun foncé tandis que la deuxième paire est brun verdâtre et la troisième paire, vert olive se rapprochant de la couleur du corps qui est vert pomme.

Les fausses pattes ventrales portent à leur extrémité distale des crochets de trois longueurs différentes, disposés sur une même ligne formant un cercle et ainsi ces fausses pattes sont dites coronates avec crochets de type triordinale et unisérié. Les fausses pattes anales sont semi-coronates car elles portent des crochets similaires mais répartis en demi-cercle. La chétotaxie des différentes parties de la larve n'est pas abordée ici mais on en trouve une étude assez complète dans les travaux de Peterson (1951) de Dever (1954) et plus particulièrement de MacKay (1962).

LA CHRYSALIDE

En se référant aux différents types de chrysalides, celle d'A. argyrosphilus serait du type incomplet plutôt qu'obtecté. Elle possède en effet plus de deux segments abdominaux articulés et est capable de mouvements rapides et vigoureux lorsqu'elle est molestée.

La longueur totale d'une vingtaine d'individus varie de 9.0 à 10.5 mm et la largeur, mesurée au niveau du 2e segment abdominal est de 3.7 mm en moyenne (Pl. I, fig. 2-F). La chrysalide nouvellement formée est vert olive; par la suite, elle passe graduellement au brun pâle et au brun foncé. La surface dorsale conserve une teinte plus foncée que la partie ventrale. Son apparence générale est glabre bien qu'elle porte un certain nombre de fines soies pairement distribuées sur le clypeus, le thorax et les segments abdominaux. Les ptérothèques sont plutôt volumineux et couvrent environ la moitié de la longueur totale de la chrysalide. Chacun des segments abdominaux, du 2e au 8e inclusivement, portent dorsalement deux rangées transversales d'épines sclérifiées pointant vers l'arrière; elles s'étendent latéralement jusqu'à faible distance des stigmates. Sur les 2e et 3e segments, ces épines sont relativement petites et, sur le 9e, elles ne sont que rudimentaires, très peu nombreuses et ne prennent place que sur l'arête distale. A la partie ventrale des 4e, 5e et 6e segments abdominaux on note de très légères dépressions rappelant l'emplacement des fausses pattes chez la larve. Le crémaster est beaucoup plus long que large et porte huit épines recourbées dont les quatre premières sont en position dorso-latérale et les quatre autres, rattachées à la partie distale.

DEUXIÈME PARTIE

ETHOLOGIE ET CYCLE EVOLUTIF ANNUEL

Les études qui ont permis de préciser le comportement biologique de l'insecte à ses différents âges de développement se rattachent à l'étude des populations naturelles car l'aspect biologique et écologique ont été, en fait, poursuivis simultanément.

I. METHODES EXPERIMENTALES

Pour réaliser l'étude écologique qui était basée essentiellement sur des échantillonnages effectués en vue de déterminer la population de l'insecte à chacun de ses stades évolutifs, il a fallu suivre dans le verger, au moyen d'observations et de dénombrements, l'apparition et l'évolution de ces stades afin d'en établir les dates les plus propices d'échantillonnage. C'est ainsi qu'ont été déterminées annuellement les époques et les durées de l'éclosion des oeufs, du développement larvaire, de la nymphose, de l'éclosion des adultes, etc.

Aux observations biologiques faites en plein air, se sont ajoutées les données obtenues en insectarium. Ainsi des chrysalides, prélevées dans le verger expérimental à tous les deux ou trois jours, étaient gardées en élevage et servaient à compléter les informations relatives à l'éclosion des adultes. Ces adultes eux-mêmes étaient gardés sous observation pour connaître leur longévité, l'époque de ponte des femelles, leur fécondité, etc. L'élevage des adultes consistait à les placer par couple soit dans des manchons de moustiquaire fixés aux branches des pommiers, soit le plus souvent dans des récipients de carton gardés en insectarium. Ces récipients

cylindriques mesuraient environ 18 cm de hauteur par 13 cm de diamètre; la rondelle principale du couvercle était enlevée et remplacée par une simple gaze, et à l'intérieur était placé, en prévision de la ponte, un rameau de pommier plongeant dans un petit contenant rempli d'eau.

Le verger expérimental.— Le verger, qui a été considéré comme habitat naturel de l'insecte et qui a servi de milieu expérimental permanent, couvre une superficie de 12.7 acres. Il comprend plus de 650 pommiers, âgés d'environ 35 ans, dont 585 appartiennent à la variété McIntosh (LeRoux et Reimer, 1959). Ce verger s'identifie très bien à l'ensemble des plantations montérégiennes, étant situé à une altitude d'environ 500 pieds et sur une pente graveleuse géologiquement désignée "terrasse Champlain"; son sol est de type "gravier Rougemont". Il est entouré de vergers commerciaux, sauf à la partie nord-est où il est borné par la Montagne de Rougemont recouverte de feuillus (fig. 4). Durant la période des travaux de recherches, s'étendant de 1957 à 1963, les pommiers ont reçu les traitements fongicides* nécessaires à la répression de la tavelure ainsi que des soins culturaux appropriés, mais par contre aucun traitement insecticide.

L'insectarium.— Situé à quelque distance du verger expérimental, l'insectarium utilisé était aux deux tiers ajouré de sorte que les conditions climatiques à l'intérieur se rapprochaient sensiblement de celles prévalant à l'extérieur.

*Le seul fongicide employé a été la glyodine (acétate de 2-heptadécylglyoxalidine) qui, en plus d'enrayer les infections de la tavelure, a tenu en échec les invasions de tétranyques phytophages.

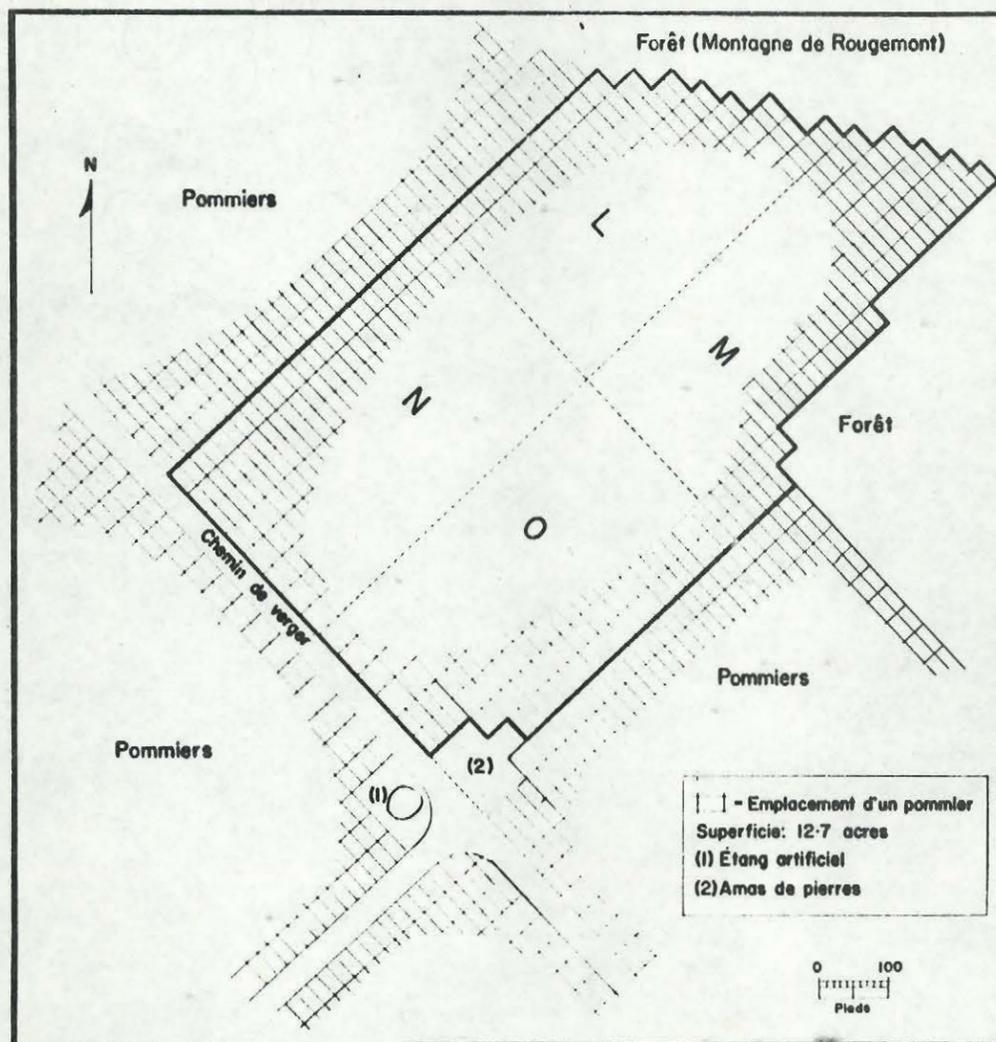


Fig. 4- Plan du verger expérimental renfermant les parcelles

L, M, N et O.

II. L'ADULTE

ECLOSION

Peu de temps avant l'éclosion de l'adulte, la chrysalide se fraye une ouverture à travers son cocon constitué d'une feuille recroquevillée; elle n'en sort, cependant, que partiellement de sorte que les segments abdominaux demeurent solidement insérés dans quelque repli foliaire. Au moment de l'éclosion, l'adulte se dégage de la cuticule nymphale par une fente medio-dorsale s'étendant de l'extrémité antérieure jusqu'à la partie distale du thorax; la tête et le thorax apparaissent les premiers, puis, à l'aide de ses pattes, l'adulte libère le reste de son corps. Le mode de déhiscence de la chrysalide nous a servi de critère pour différencier dans le verger les éclosions d'A. argyrospilus de celles de quelque autre insecte parasite de la nymphe. Après l'envol du papillon, la cuticule nymphale demeure un certain temps accrochée au cocon sur la plante-hôte.

Période d'éclosion.— Les données concernant la période de vol ou d'éclosion des adultes ont été groupées pour des périodes successives de quatre jours et sont présentées par des courbes à la figure 5. Ces données permettent de conclure que les imagos, dans une proportion d'au moins 90 pour cent, font leur apparition du 20 juin au 20 juillet. Les courbes d'éclosion ont atteint leur point maximum à la fin de juin en 1959, 1960 et 1962, et vers la mi-juillet en 1956, 1958 et 1961. Les vols les plus hâtifs, notés en 1960, s'échelonnent du 14 juin au 5 juillet, tandis que les plus tardifs s'étendent du 4 juillet au 2 août pour la saison 1956. L'éclosion des adultes varie annuellement en durée de 21 à 31 jours.

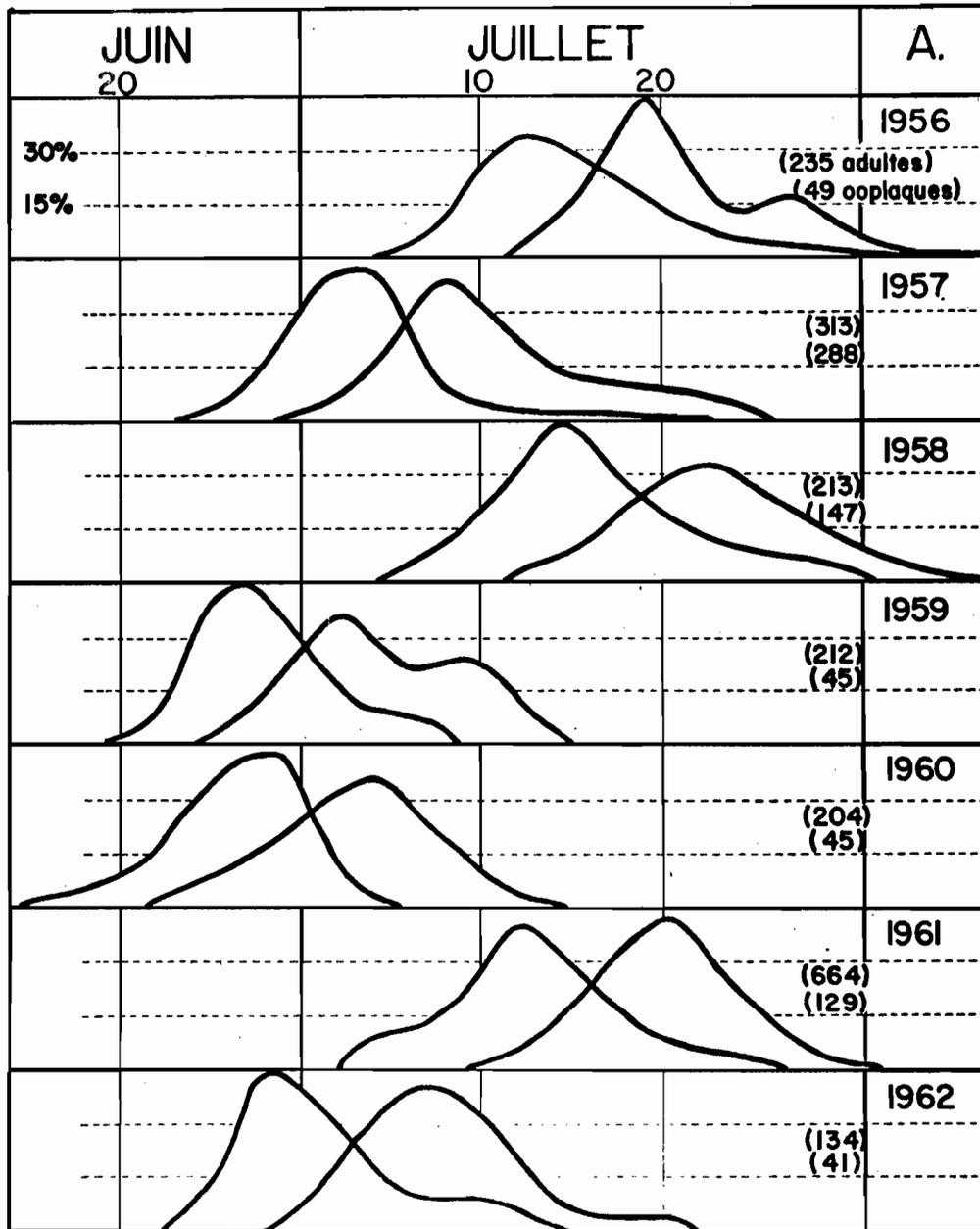


Fig. 5- Période d'éclosion des adultes d'*A. argyrospilus* et d'oviposition, d'après des données cumulées à intervalles de quatre jours, de 1956 à 1962. Rougemont, Qué.

Protandrie et répartition des sexes.- Au début de l'éclosion, il y a prédominance marquée des mâles sur les femelles; en effet, nous avons noté que la proportion des mâles et des femelles était respectivement de 90 et 10 pour cent durant les cinq premiers jours de sortie; de 75 et 25 pour cent pendant les dix premiers jours et qu'elle s'établissait à 56 et 44 pour cent pour l'ensemble des individus à la fin de l'éclosion. Le tableau 1 complète ces données sur la répartition des sexes et on y note entre autres que, chaque année, il y a eu légère mais constante prédominance des mâles sur les femelles.

COMPORTEMENT GENERAL

L'éclosion des imagos a lieu indifféremment le jour ou la nuit; durant le jour, cependant, les papillons demeurent au repos sur les arbres et arbustes et ne volent que sur de faibles distances lorsqu'ils sont dérangés. Le vol, l'accouplement et la ponte prennent place après le coucher du soleil et au cours de la nuit, principalement lorsque la température est au-dessus de 60°F. (15.6°C.). Les adultes sont assez facilement attirés par la lumière, comme le démontrent des expériences sur le phototactisme de cette espèce effectuées par Childs (1917), Collins et Nixon (1930).

Accouplement.- A cause de protandrie dont il a été fait mention, les mâles sont déjà nombreux au moment de l'éclosion des femelles et l'accouplement, en général, ne tarde pas. Sous les conditions d'élevage, l'accouplement a lieu le premier ou le deuxième jour après l'éclosion de la femelle. La durée de l'accouplement se prolonge pendant quelques heures et, en certains cas, mâle et femelle sont restés accolés par leur extrémité

abdominale pendant une douzaine d'heures.

Ponte.- Les femelles commencent à pondre quatre ou cinq jours après leur éclosion, toutefois le laps de temps s'écoulant avant une première oviposition peut varier d'un à dix jours selon les individus (tableau 2). Sous les conditions du sud-ouest du Québec, les premiers oeufs sont pondus habituellement à la fin de juin et les pontes s'échelonnent sur une période d'environ 26 jours. En 1957, 1959, 1960 et 1962, la ponte a atteint son maximum d'intensité au cours de la première quinzaine de juillet, tandis qu'en 1956, 1958 et 1961, ce fut pendant les deux dernières semaines de ce mois (fig. 5). Les relevés météorologiques, accumulés au cours des périodes de ponte intensive, révèlent une température moyenne de 66°F. (18.9°C.) et une humidité relative de 73 pour cent.

Fécondité.- La fécondité des femelles, étant un facteur de base dans l'étude de la dynamique des populations de l'insecte, a été chaque année l'objet d'une attention spéciale. Les résultats obtenus de 1957 à 1963 sont colligés au tableau 3; ils ont été recueillis à la suite d'observations quotidiennes portant sur un total de 458 couples d'adultes, maintenus isolés, pour la plupart, dans des boîtes de carton. Cette méthode, décrite précédemment, a été trouvée plus adéquate que celle des élevages massifs ou des élevages suivis dans le verger, au moyen de cages enrobant un rameau de pommier.

TABLEAU 1.

Répartition des sexes au cours de l'éclosion des adultes d'A. argyrosplius

Année	Durant les 5 premiers jours d'éclosion		Durant les 10 premiers jours d'éclosion		A la fin de l'éclosion	
	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
1957	-	-	-	-	152	119
1958	-	-	-	-	120	102
1959	24	3	78	23	902	746
1960	11	2	52	10	458	344
1961	66	3	227	74	388	276
1962	20	5	53	28	73	53
	121	13	410	135	2093	1640
	90%	10%	75%	25%	56%	44%

TABLEAU 2.

Nombre de jours écoulés de l'éclosion des femelles d'A. argyrosphilus à leur première oviposition

Année	Nombre de femelles	Nombre de jours		
		Moyenne et écart-type		Extrême
1956	48	4.6	± 1.6	2 - 9
1960	27	3.2	± 1.0	2 - 5
1961	61	4.7	± 2.2	1 - 10
1962	66	5.6	± 1.7	3 - 10
Total	162	4.6	± 2.0	1 - 10

TABLEAU 3.

Fécondité des femelles d'A. argyrosphilus

Année	Nombre de femelles	Nombre total d'oeufs	Nombre d'oeufs par femelle		
			Maximum	Minimum	Moyenne
1957	166	17,776	193	15	107
1958	102	11,430	216	18	112
1959	16	1,721	164	30	108
1960	59	4,821	198	15	82
1961	62	5,782	229	14	93
1962	25	2,553	157	22	102
1963	28	2,468	170	20	88
Total	458	46,551	229	14	102

La fécondité moyenne des femelles varie annuellement de 82 à 112 oeufs et, pour l'ensemble des sept années, s'est établie à 102 oeufs. La ponte maximum par femelle atteint 229 oeufs. Dans les différents travaux sur A. argyrosphilus, il n'existe que très peu d'information sur le potentiel de fécondité de l'espèce; seul Hall (1934), semble-t-il, a procédé à des élevages suivis et rapporte, pour un lot de 64 femelles, des ovipositions variant de 15 à 168 oeufs et s'établissant à 93, en moyenne.

Les femelles déposent habituellement une ou deux ooplaques, cependant quelques-unes en déposent jusqu'à cinq. En 1960, 1961 et 1962, le nombre d'ooplaques déposées par 148 femelles s'est réparti comme suit:

Nombre d'ooplaques par femelle	Nombre de femelles	Pourcentage
1	68	46
2	60	41
3	11	7
4	5	3
5	4	3

Les intervalles entre les pontes varient d'un à trois jours.

Longévité des adultes.— Les mâles et les femelles ont une longévité sensiblement égale; les variations observées chez 389 individus sont de l'ordre d'un à 20 jours à la fois pour les mâles et les femelles, tandis que les longévités moyennes sont de 8.7 jours pour les mâles et de 9.0 jours pour les femelles (tableau 4).

TABLEAU 4.

Longévité des adultes d'A. argyrosphilus

MALE				
Année	Nombre d'individus	Nombre de jours		
		Maximum	Minimum	Moyenne
1956	57	16	5	8.7
1960	37	12	1	5.6
1961	38	20	3	11.3
1962	34	17	3	9.4
	166	20	1	8.7
FEMELLE				
1956	49	16	5	10.8
1960	46	14	1	6.7
1961	93	20	2	9.0
1962	35	14	3	9.8
	223	20	1	9.0

III. L'OEUF

LOCALISATION DES OOPLAQUES

Les ooplaques déposées par les femelles d'A. argyrospilus sont solidement accolées à l'écorce du pommier. Quant à leur localisation sur l'arbre-hôte, des observations faites en 1956 et portant sur 25 pommiers ont fourni les résultats suivants: 21 pour cent d'un total de 78 ooplaques avaient été déposées sur des brindilles dites pousses d'un an ainsi que sur les lambourdes à fruit; 24 pour cent, sur des pousses de deux ans; 45 pour cent, sur des rameaux ayant trois ans et plus, et enfin 10 pour cent sur les troncs et les branches charpentières. Ainsi les oeufs ne sont pas déposés uniquement sur les rameaux d'un et de deux ans comme il a déjà été mentionné. D'autre part, l'examen des ooplaques sur l'hôte, en rapport avec leur hauteur à partir du sol, a porté sur une centaine de pommiers et a donné les résultats suivants:

Hauteur en pieds à partir du sol	Nombre d'ooplaques	Pourcentage du total
0 - 4	19	8
5 - 8	121	51
9 - 12	86	36
13 et plus	12	5

C'est donc à une hauteur variant de 5 à 12 pieds que l'on rencontre, sur le pommier, la grande majorité des oeufs d'A. argyrospilus.

NOMBRE D'OEUFS PAR OOPLAQUE

Le nombre d'oeufs par plaque est assez variable; selon Herrick (1912)

TABLEAU 5.

Nombre d'oeufs d'A. argyrospilus par ooplaque sous les conditions du verger
et sous les conditions d'élevage en insectarium

VERGER					
Année	Ooplaques examinées	Total des oeufs	Nombre d'oeufs par ooplaque		
			Maximum	Minimum	Moyenne
1956	97	7,395	163	19	76.2
1957	126	8,263	129	14	65.6
1958	160	11,454	146	19	71.6
1959	160	12,463	122	17	77.9
1960	160	11,834	117	31	74.0
1961	263	17,325	129	9	65.9
1962	37	2,243	105	28	60.6
Total	1,003	70,977	163	9	70.8
INSECTARIUM					
1957	288	17,776	133	12	61.7
1958	147	11,430	130	18	77.8
1959	28	1,721	112	26	61.5
1960	88	4,821	139	5	54.8
1961	129	5,782	104	8	44.8
1962	41	2,553	113	14	62.3
Total	721	44,083	133	5	61.1
Grand total	1,721	114,879	163	5	66.8

et Gill (1913), une plaque de grosseur moyenne renferme une centaine d'oeufs et d'après Harman (1928) ce nombre varie de 3 à 144 et est en moyenne de 55. Au cours de la présente étude, nous avons dû examiner au delà de 1700 ooplaques et compter quelque 115,000 oeufs. Le nombre d'éléments par ooplaque a varié de 5 à 163 et a été en moyenne de 66.7. Les ooplaques des femelles gardées en captivité renfermaient 61.1 oeufs en moyenne comparativement à 70.8 chez les ooplaques prélevées sur les arbres dans le verger (tableau 5). Les femelles en captivité auraient ainsi tendance à pondre des masses plus petites.

DIAPAUSE ET DEVELOPPEMENT DES OEUFS

Au cours de leur évolution, les oeufs doivent subir une diapause hivernale. En effet, sur toute son aire de répartition, les auteurs s'accordent à dire que l'espèce est univoltine et que les oeufs, constituant le stade d'hivernement, ne complètent leur développement que le printemps suivant. Sous nos conditions climatiques, le stade embryonnaire s'échelonne, de façon générale, du milieu de juillet jusqu'au milieu de mai de l'année suivante, nécessitant ainsi plus de 300 jours.

Expérimentalement, nous avons réussi toutefois à accélérer sensiblement le développement embryonnaire en maintenant les oeufs à de basses températures pendant un certain temps dans des chambres réfrigérées, puis en les faisant éclore en serre. Des données sur ce point sont présentées au tableau 6; elles démontrent, par exemple, que des oeufs, prélevés dans le verger au début de décembre et placés pendant 35 jours sous des conditions de température de 25°F. (-3.9°C.) et à une humidité relative de 80 pour cent, sont éclos, en serre, au cours du mois de février, soit environ trois mois plus tôt que sous les conditions naturelles.

TABLEAU 6.

Accélération du développement des oeufs d'A. argyrosphilus à la suite d'un stage en chambre réfrigérée et d'élevage en serre

Nombre d'oeufs*	Stage en chambre froide 25 ± 2°F.; 80% H.R. (jours)	Incubation en serre** 75 ± 4°F.; 25% H.R. (jours)	Pourcentage d'éclosion
491	15	23 (52)	73
312	25	21 (48)	94
591	30	19 (37)	93
354	35	17 (32)	94
324	45	16 (31)	93
340	50	14 (28)	86
370	65	10 (22)	93
269	70	10 (20)	96

* Tous les oeufs ont été prélevés dans le verger et placés en chambre froide le 11 décembre 1959.

**Le premier nombre indique la durée minimum d'incubation des oeufs sous observation; le nombre entre parenthèses, la durée maximum.

IV. LA LARVE

ECLOSION

Pour se libérer de l'ooïaque, la larve néonate se gruge une ouverture à travers le revêtement protecteur déposé par la femelle au moment de la ponte. Toutes les larves d'une même masse prennent un jour ou deux pour éclore; il arrive que les larves retardataires perforent le chorion latéralement et se dégagent de la masse par une ouverture qui a été pratiquée et utilisée par une congénère. En conséquence le nombre d'ouvertures comptées sur une ooïaque est le plus souvent inférieur au nombre total de larves issues de cette plaque. Après éclosion, les larves en quête de nourriture se dirigent vers les bourgeons des pommiers; il arrive cependant, comme nous l'avons observé dans certains cas, que la jeune larve se laisse glisser au bout d'un fil et qu'elle soit transportée par le vent.

Période d'éclosion.- Les premières larves font leur apparition au début du mois de mai. En effet, au cours des six années d'étude, l'éclosion a débuté entre le 4 et le 12 mai pour se terminer du 17 au 23 mai; l'éclosion la plus tardive a pris place du 21 mai au 7 juin, en 1956 (fig. 6). En nous référant à des observations faites sur les stades phénologiques des pommiers, notamment de la variété McIntosh, nous avons constaté que l'éclosion des larves d'A. argyrospilus débute lorsque les bourgeons sont au stade appelé bouton vert avancé; que l'éclosion maximum prend place au pré-bouton rose et qu'elle est complétée au début de la période de floraison (tableau 7 et Pl. II, fig. 7). Nous avons donc établi que, chaque année, les larves sont écloses dans une proportion d'au moins 90 pour cent immédiatement

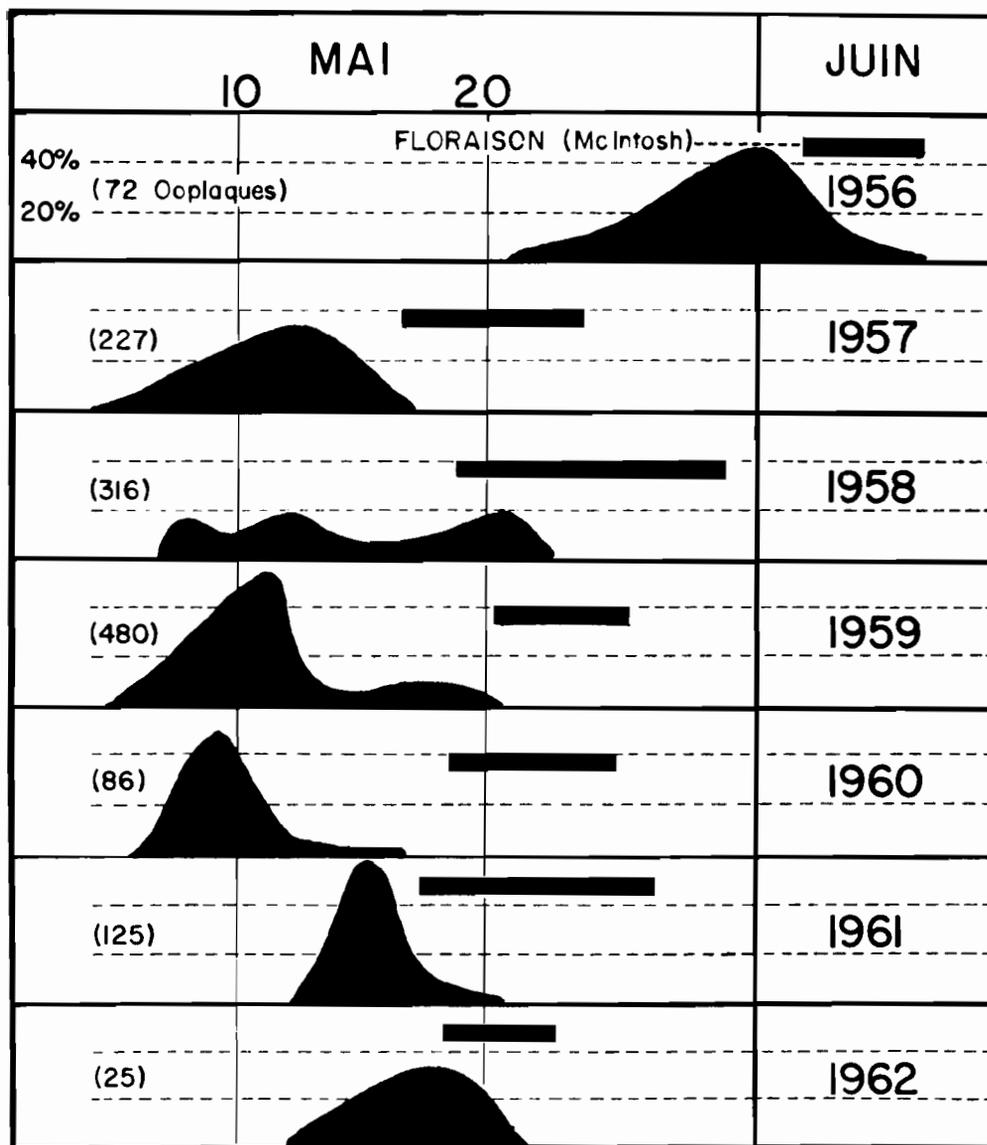


Fig. 6- Ecllosion des larves d'*A. argyrospilus* en regard de la floraison des pommiers de la variété McIntosh, de 1956 à 1962. Rougemont, Qué.

TABLEAU 7.

Eclosion des larves d'A. argyrosphilus en relation avec les stades
phénologiques des pommiers de la variété McIntosh

Année	ECLOSION		
	Début	Maximum	Fin
1956	21 mai bouton vert avancé	28 mai - 2 juin pré-bouton rose et bouton rose	7 juin fin de floraison
1957	4 mai bouton vert avancé	8 - 13 mai pré-bouton rose et bouton rose	17 mai début de floraison
1958	7 mai bouton vert avancé	8 - 21 mai pré-bouton rose et début de floraison	23 mai pleine floraison
1959	5 mai bouton vert	8 - 13 mai pré-bouton rose	21 mai début de floraison
1960	6 mai bouton vert	9 - 12 mai pré-bouton rose	17 mai bouton rose avancé
1961	12 mai bouton vert avancé	14 - 16 mai pré-bouton rose et bouton rose	21 mai début de floraison
1962	12 mai bouton vert avancé	15 - 19 mai pré-bouton rose et bouton rose	22 mai pleine floraison

avant la floraison des pommiers; il s'agit là d'une indication très importante pour déterminer les dates les plus propices aux traitements insecticides dirigés contre l'insecte à ses premiers âges larvaires.

La période d'éclosion est relativement courte puisqu'elle varie annuellement de 10 à 18 jours et qu'elle est en moyenne de 14 jours. Au cours des périodes les plus longues, comprenant 17 et 18 jours, les relevés de température indiquent une température moyenne quotidienne de 53°F. (11.7°C.), tandis qu'au cours des périodes les plus courtes, variant de 10 à 12 jours, la température moyenne a été de 57°F. (13.9°C.). La durée de la période d'éclosion obéit ainsi, dans une certaine mesure, aux conditions de la température. L'action de la température sur l'éclosion a été particulièrement évidente en 1961; environ 80 pour cent des larves sont écloses les 14 et 15 mai alors que la température moyenne journalière s'élevait à 69°F. (20.6°C.), soit quelque 10 degrés Fahrenheit plus élevée que la normale. Egalement, en 1962, environ 60 pour cent des larves sont écloses les 15, 16 et 17 mai quand la température moyenne était de 63°F. (17.2°C.).

Taux d'éclosion.— Après l'éclosion des larves, l'oplaque vide demeure habituellement en place, sur les branches des arbres, pendant plusieurs mois (Pl. I, fig. 2-D). L'examen microscopique de ces ooplaques permet donc d'évaluer le nombre total d'alvéoles qui équivaut au nombre d'oeufs déposés ainsi que le nombre d'alvéoles vides qui correspond au nombre de larves écloses. Ainsi il est relativement facile de déterminer le taux d'éclosion des larves d'A. argyrospilus dans son habitat naturel. De plus, les formes ronde ou ovale des orifices sur les ooplaques, telles qu'illustrées par Chapman et al. (1941), permettent de différencier l'émergence de

la larve d'A. argyrosphilus de celle de l'adulte de Trichogrammatomyia tortricis Cirault, seul parasite connu des oeufs. Sous les conditions du verger, la proportion de larves écloses par rapport au nombre d'oeufs déposés a toujours été supérieure à 80 pour cent, comme il est démontré dans les tables de survie, présentées dans la troisième partie de ce travail.

DEVELOPPEMENT LARVAIRE

Les données relatives à l'évolution larvaire sont schématisées par des courbes présentées à la figure 8; elles illustrent le chevauchement et la durée des différents âges larvaires tels qu'observés sous les conditions naturelles.

Premier âge larvaire.- Dans le sud-ouest du Québec, le développement des larves du premier âge s'échelonne du 4 au 30 mai, période qui correspond sensiblement à celle de l'éclosion des oeufs ou qui, selon les stades phénologiques du pommier, s'étend du bouton vert avancé à la pleine floraison. Les larves individuellement prennent environ 8 jours pour compléter ce premier stade, après quoi elles subissent leur première mue.

Deuxième âge.- Le développement des larves du deuxième âge prend place du 11 mai au 7 juin, cependant c'est au temps de la floraison des pommiers que l'on dénombre le plus grand nombre d'individus au deuxième stade larvaire. La durée de ce stade est en moyenne de 7 jours.

Troisième âge.- Au troisième stade de développement, les larves ont atteint une certaine grosseur qui permet de les dénombrer facilement. On note leur présence principalement à partir de la période marquée par la chute des pétales des fleurs et au cours des cinq ou six jours subséquents.

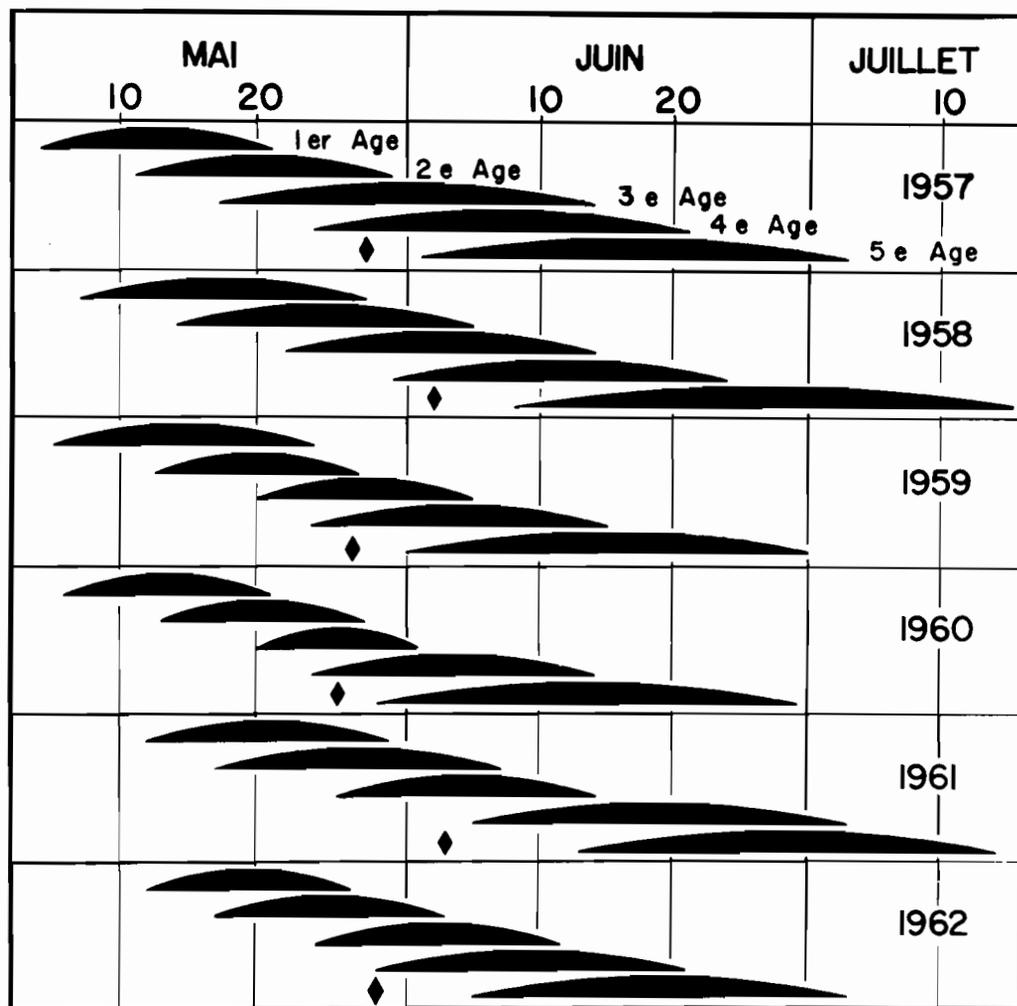


Fig. 8- Développement des différents âges larvaires d'A. argyrospilus, basé sur des échantillonnages effectués dans le verger de 1957 à 1962; le losange indique la période de la 'chute des pétales' chez les pommiers de la variété McIntosh. Rougemont, Qué.

Les larves prennent 7 jours en moyenne pour compléter leur troisième stade.

Quatrième et cinquième âges.— Les larves des quatrième et cinquième âges se développent principalement au cours de la première et dernière quinzaine de juin respectivement. La durée moyenne de l'un et l'autre stades est de 9 jours.

ACTION DE LA TEMPERATURE SUR L'EVOLUTION LARVAIRE

La période complète de développement larvaire, comme nous l'entendons ici, s'échelonne de la première éclosion larvaire à la dernière nymphose telles qu'observées dans le verger. Par ailleurs, la période moyenne de développement débute lorsqu'environ 50 pour cent des larves sont écloses et finit lorsque 50 pour cent de celles-ci sont au stade nymphal.

La période complète de développement est relativement longue puisqu'elle varie annuellement de 52 à 70 jours et qu'elle est de 60 jours en moyenne (tableau 8). Effectivement, il a été possible, au cours de l'une ou l'autre des six années, de noter la présence des larves dans le verger à partir du 5 mai jusqu'au 15 juillet. La période moyenne de développement larvaire est de 41 jours et peut varier annuellement de 35 à 48 jours. Sous les conditions locales, cette période se situe du 9 mai au 5 juillet, en tant que dates extrêmes et du 14 mai au 22 juin en tant que dates moyennes. Hall (1934), travaillant dans le sud de l'Ontario, a trouvé que le développement des larves, lorsque élevées individuellement, nécessite de 21 à 45 jours, soit 32 jours en moyenne.

La température s'avère un des principaux facteurs qui modifient la durée de l'évolution larvaire. Ainsi la durée totale la plus longue qui a été de 70 jours en 1958 correspond à une température moyenne quotidienne de 57°F (13.9°C.), tandis que la durée totale la plus courte, soit 52 jours, en 1962, correspond à une température moyenne de 61°F. (16.1°C.). Des lignes de régression, calculées par la méthode des moindres carrés, apparaissent à la figure 9 et indiquent dans quelle mesure les durées totales et moyennes sont inversement proportionnelles à la température ou, en d'autres termes, dans quelle mesure l'évolution larvaire est accélérée par une élévation donnée de la température.

DEGATS OCCASIONNES PAR LA LARVE

Les larves néonates et celles du 2e âge attaquent et détériorent en premier lieu les bourgeons des pommiers qui, à cette époque, sont en voie de développement. Elles pratiquent des trous à peine perceptibles à travers les enveloppes externes du bourgeons, pénètrent à l'intérieur et grugent les premiers éléments des tissus foliaires. A l'apparition des boutons floraux, elles les perforent également et s'y introduisent pour attaquer les organes reproducteurs qui sont alors à l'état embryonnaire. Elles se nourrissent sur les pédoncules des boutons principalement lorsqu'ils sont encore soudés les uns aux autres. A l'ouverture des fleurs, les larves les lient ensemble ou à une feuille voisine, au moyen d'un réseau de fils soyeux que l'on peut percevoir à l'oeil nu; elles rongent alors les différents organes floraux.

Les larves des 3e, 4e et 5e stades attaquent les feuilles et les fruits. Elles se construisent des loges individuelles qui consistent

TABLEAU 8.

Durée du développement larvaire d'A. argyrosphilus en fonction de la température sous les conditions du sud-ouest du Québec

Année	Période complète		Période moyenne	
	Nombre de jours	Temp. moy., °F.	Nombre de jours	Temp. moy., °F.
1957	61	60	43	58
1958	70	57	47	57
1959	58	59	36	58
1960	55	60	35	59
1961	66	58	48	57
1962	52	61	35	61

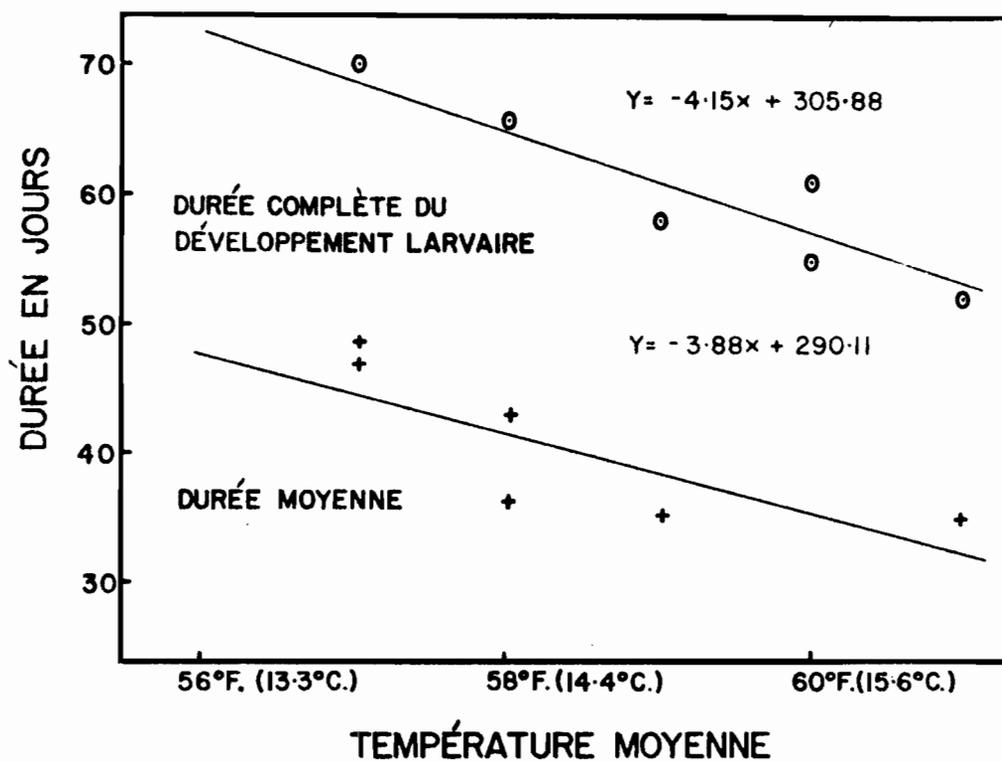


Fig. 9- Lignes de régression illustrant la relation entre la durée de l'évolution larvaire d'A. argyrosphilus et la température moyenne, de 1957 à 1962. Rougemont, Qué.

principalement dans l'enroulement d'une feuille en forme de fourreau ouvert aux deux extrémités (Pl. III, fig. 10-A). En cas de grave danger, la larve, pouvant avancer ou reculer, se laisse tomber au bout d'un fil par l'une des extrémités. Pour se nourrir, la larve pratique des trous et des échancrures dans le parenchyme foliaire ainsi que des cavités dans le mésocarpe des pommes lorsque présentes à proximité (Pl. III, fig. 10-B et C). Les larves sont très actives et abandonnent facilement un abri à moitié dévoré pour s'en construire un nouveau, cependant les larves n'émigrent pas nécessairement des feuilles aux fruits. Un certain nombre de pommes attaquées tombent prématurément, tandis que celles qui parviennent à maturité sont marquées de profondes dépressions avec cicatrices (Pl. III, fig. 10-D).

V. LA CHRYSALIDE

La larve d'A. argyrospilus se nymphose sur la plante-hôte, à l'intérieur des feuilles enroulées ou recroquevillées qui lui servaient d'abri durant son développement. La chrysalide est reliée à l'épiderme de la feuille par un mince réseau de soie où l'on retrouve habituellement la dernière exuvie larvaire.

PERIODE DE NYMPHOSE

La nymphose la plus hâtive, observée en 1958, s'est échelonnée du 3 au 29 juin, et la plus tardive a pris place du 20 juin au 18 juillet, en 1956 (fig. 11). En se basant sur les données accumulées au cours des sept années, on peut conclure que les larves d'A. argyrospilus passent au stade nymphal principalement durant les deux dernières semaines de juin ou durant les premiers jours de juillet, et que la nymphose s'échelonne sur une période variant de 21 à 29 jours suivant les années.

DUREE DU STADE NYMPHAL

En 1956, 1959 et 1961, une attention spéciale a été portée sur la durée du stade nymphal. La durée moyenne a été sensiblement la même chaque année, s'établissant à 12 jours; les variations ont été de l'ordre de 6 à 18 jours (tableau 9). En 1959 et 1961, nous avons pu noter que les mâles prenaient en moyenne un ou deux jours de moins que les femelles pour compléter ce stade. Sous les conditions du sud de l'Ontario, la durée du développement nymphal, déterminée pour 1686 individus des deux sexes, a été en moyenne de 11.1 jours (Hall, 1934).

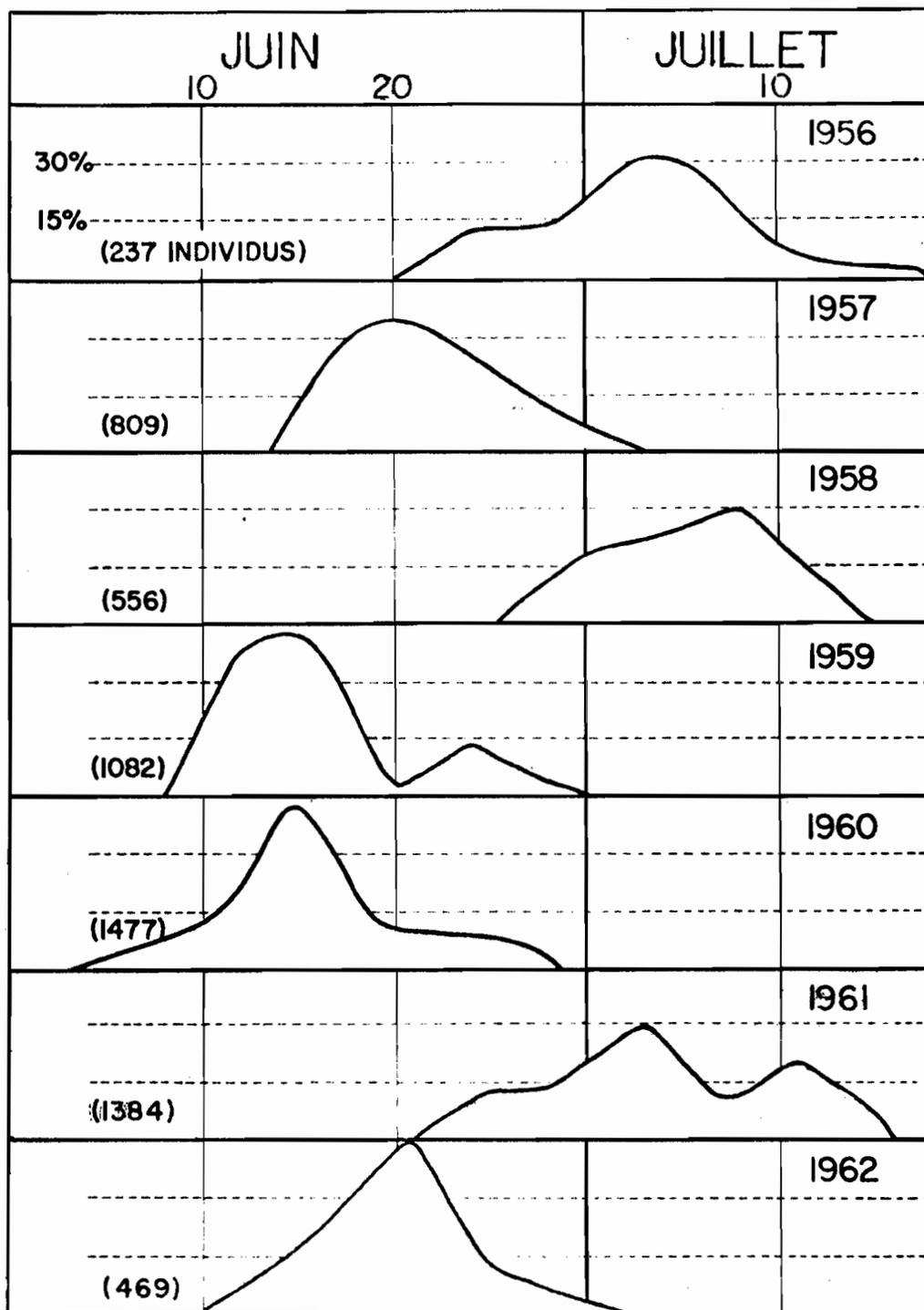


Fig. 11- Nymphose d'A. argyrosphilus d'après des données cumulées à intervalles de 4 jours, de 1956 à 1962. Rougemont, Qué.

TABLEAU 9.

Durée du stade nymphal d'A. argyrosphilus

Année	Nombre d'individus	Durée en jours			
		Moyenne (écart-type)	Extrêmes	Moyenne (mâle)	Moyenne (femelle)
1956	223	12.3 \pm 1.6	6 - 16	-	-
1959	130	11.6 \pm 2.6	6 - 18	11.3	12.2
1961	162	12.2 \pm 3.5	6 - 18	10.9	13.5
TOTAL	515	12.1 \pm 2.6	6 - 18	11.1	13.1

VI. CYCLE ONTOGENETIQUE

Cette étude, poursuivie pendant sept années successives, nous a donc permis d'établir avec précision le cycle évolutif complet de l'espèce ainsi que son comportement général dans la région du sud-ouest du Québec. De l'ensemble des résultats obtenus, nous avons pu dresser un schéma qui illustre les dates moyennes et les dates extrêmes relatives aux diverses phases de la vie de l'insecte (fig. 12). En se référant au cycle évolutif moyen, il ressort que les larves éclosent vers le milieu de mai, soit à l'époque où les pommiers sont au stade du bouton rose. Les larves attaquent d'abord les bourgeons en voie de développement, puis exercent leurs ravages sur les fleurs, les feuilles et les fruits. La durée de la vie larvaire est de 41 jours en moyenne. La nymphose se produit principalement à la fin de juin, tandis que l'éclosion des adultes s'échelonne jusqu'au 20 juillet. La durée moyenne du stade nymphal est de 12 jours et la longévité des adultes, de 9 jours. La période d'oviposition débute quatre ou cinq jours après la sortie des femelles, soit au tout début de juillet et elle se prolonge jusqu'à la fin de ce mois. Les femelles pondent une centaine d'oeufs groupés ordinairement en deux ooplaques et déposées sur l'écorce des arbres. La phase embryonnaire comporte nécessairement une diapause hivernale et, de ce fait, s'étend sur plus de 300 jours. La tordeuse du pommier est typiquement univoltine.

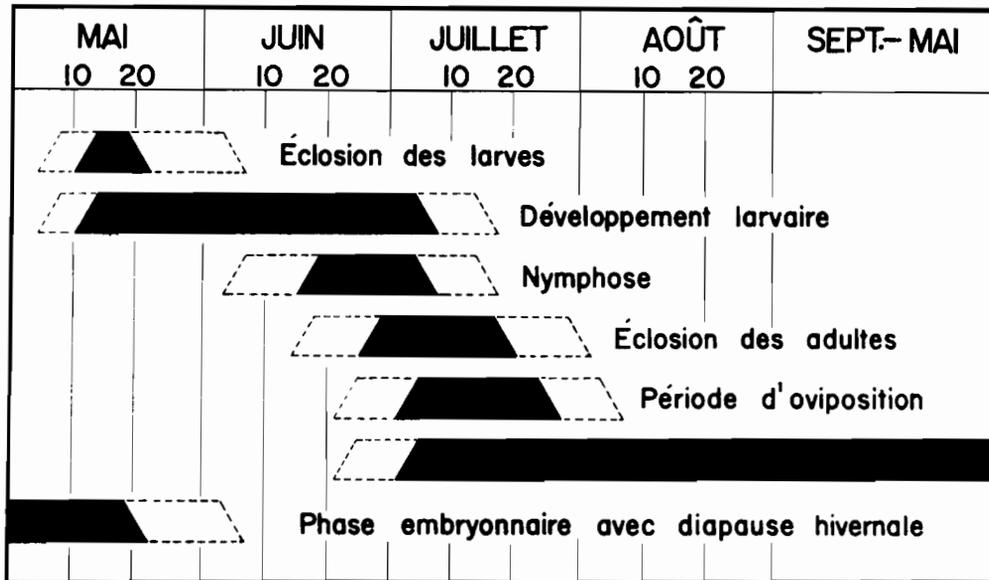


Fig. 12- Cycle ontogénétique d'A. argyrosphilus tel que déterminé principalement sous les conditions du verger, de 1956 à 1962 inclusivement. Rougemont, Qué.

TROISIEME PARTIE

DYNAMIQUE DES POPULATIONS NATURELLES

Après ces études sur la diagnose et l'éthologie d'A. argyrosphilus, nous abordons l'aspect écologique où l'espèce est considérée avant tout comme collectivité ou population évoluant dans un milieu donné.

Le complexe écologique des espèces animales a, dans le passé, suscité de nombreuses études dont les objectifs consistaient principalement à décrire et à mesurer l'action de quelques facteurs isolés, tels la température et la parasitisme, ou encore à formuler des théories plutôt spéculatives sur les nombreux phénomènes impliqués. De nos jours, par contre, les recherches écologiques se rapportent de plus en plus à l'évolution des populations envisagées comme telles et s'intéressent davantage à l'action conjuguée du plus grand nombre de facteurs en cause. (Schvester, 1957; LeRoux et Reimer, 1959; Roehrich, 1962; Morris et al., 1963; LeRoux et al., 1963; Harcourt, 1963; etc.). Les concepts du potentiel biotique et de la résistance du milieu, tels qu'élaborés par R.N. Chapman (1931), ont sans doute contribué à cette nouvelle orientation; ces concepts, avec leur portée très générale, ont facilité la classification et l'analyse de tous les éléments ordonnateurs d'un complexe écologique. Par potentiel biotique d'une espèce animale, Chapman entend non seulement sa capacité de reproduction impliquant fécondité, rapport des sexes et fréquence des générations, mais aussi sa capacité de survie basée sur ses degrés d'aptitude à pouvoir satisfaire les nécessités vitales d'alimentation, de protection, etc. La résistance du milieu, considérée

comme l'antithèse du potentiel biotique, comprend tous les antagonistes naturels qui freinent plus ou moins les possibilités de multiplication et de survie de l'espèce. Ces antagonistes sont soit abiotiques, tels les facteurs climatiques, édaphiques, etc., soit biotiques comme les parasites, les prédateurs et toutes les espèces compétitrices. Ainsi la densité d'une population, dans son acception la plus large, n'est que la résultante du conflit entre le potentiel biotique et la résistance du milieu. Cet énoncé, très schématique en soi, a généralement été admis d'emblée et, comme le signale Ebeling (1959), n'a jamais donné lieu à de sérieuses controverses. Les divergences d'opinions entre écologistes sont survenues à la suite de l'importance accordée aux différents facteurs de régulation et ont surgi surtout depuis la distinction faite par Smith (1935) entre les facteurs dépendants et les facteurs indépendants selon qu'ils varient quantitativement ou non concurremment avec la densité de l'hôte. Les facteurs dépendants correspondent, en fait, aux facteurs biotiques de Chapman comme les facteurs indépendants s'identifient aux facteurs abiotiques ou physiques. Nous passerons outre aux opinions émises par Thompson (1956), Nicholson (1958), Milne (1962) et al., concernant l'action prépondérante de l'une ou l'autre de ces catégories de facteurs, puisque les recherches écologiques entreprises sur A. argyrosphilus se rapportent moins à cet aspect qu'à la dynamique générale des populations naturelles. A cette fin, nous avons, d'une part, mesuré les fluctuations de population de l'insecte aussi bien à l'intérieur des générations qu'entre les générations et, d'autre part, nous avons essayé de déterminer, par l'analyse du potentiel biotique et de la résistance du milieu, les mécanismes régulateurs de ces fluctuations.

I. NATURE ET METHODES DE RECHERCHES

Du point de vue réalisation, les recherches ont consisté essentiellement à établir des tables de survie pour plusieurs générations successives de l'insecte.

TABLE DE SURVIE

L'historique du développement des tables de survie comme moyen d'étude des populations naturelles a déjà fait l'objet d'un travail élaboré de la part de Deevey (1947). Par ailleurs l'exposé d'une technique permettant l'emploi de ces tables en entomologie apparaît dans de récents travaux écologiques réalisés sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Morris et Miller, 1954; Morris et al., 1963). Dans ces tables, entrent d'abord en considération des stades (x) bien définis du cycle évolutif de l'insecte à l'étude. Chez la tordeuse du pommier, ces stades correspondent aux principales phases de son développement et sont: (1) les oeufs, (2) les larves des premier et deuxième âges, (3) les larves des troisième, quatrième et cinquième âges, (4) les chrysalides et (5) les adultes. A chacun de ces stades, il convient de déterminer la population initiale des individus (l_x) ainsi que le nombre d'individus affectés par les divers facteurs de mortalité (dx). Ces dénombrements s'effectuent par des échantillonnages quantitatifs répétés sur la plante-hôte et les individus trouvés sont exprimés en fonction du nombre d'échantillons examinés. Pour que les dénombrements soient comparables, l'unité d'échantillonnage doit être la même à chacun des stades étudiés et d'une génération à l'autre. Dans les présentes recherches sur A. argyrospilus se développant sur pommier, l'unité d'échantillonnage, trouvée la plus

adéquate, a été le bourgeon puisqu'il permet d'estimer les populations de l'insecte à ses différents stades et que, sur des arbres arrivés à maturité, le nombre de bourgeons demeure sensiblement constant d'une année à l'autre, compte tenu de la taille annuelle et des bourgeons détériorés au moment de la cueillette. Au cours de la saison de végétation, le bourgeon donne naissance à un bouquet de feuilles; ce bouquet, comprenant en moyenne onze feuilles avec ou sans fruit, devient alors l'unité d'échantillonnage.

Pour assurer une répartition uniforme des échantillonnages et pour connaître le mode de distribution de l'insecte et de ses facteurs de répression, le verger expérimental est divisé en quatre parcelles et les arbres à échantillonner sont choisis au hasard et en nombre égal dans chacune des parcelles. Chaque arbre comporte huit sites d'échantillonnage qui sont les quatre sections ou quadrants correspondant aux quatre points cardinaux du haut et du bas de l'arbre. Par ailleurs les effectifs des échantillons sont déterminés, autant qu'il se peut, de façon que l'erreur-type ne dépasse pas 15 pour cent de la moyenne.

ECHANTILLONNAGE DES DIFFERENTS STADES

Les échantillonnages des ooplaques s'effectuent à l'automne après la chute des feuilles car, en raison de leur couleur avant la diapause hivernale, les ooplaques se confondent avec l'écorce des arbres et demeurent assez difficiles à découvrir. Le nombre de masses d'oeufs est estimé directement par rapport au nombre de bourgeons examinés; ce nombre a varié, selon les années, de 16,000 à 48,000 bourgeons. Après éclosion, les plaques sont détachées des écorces des arbres pour examen sous binoculaire.

Cet examen permet d'établir le nombre total d'oeufs, ce qui constitue leur population initiale et, d'autre part, le nombre d'oeufs normalement éclos, ce qui détermine la population initiale des larves du 1er âge. Cet examen permet également d'identifier divers facteurs de mortalité et d'évaluer leur action respective.

Les populations initiales des larves des 3e, 4e et 5e âges et des chrysalides sont également établis directement, dans le verger, en dénombrant les individus présents par rapport au nombre de bouquets de feuilles examinés. Les dénombrements ont été effectués du 27 mai au 9 juin pour les larves et du 16 juin au 10 juillet pour les chrysalides et sont basés annuellement sur environ 8000 bouquets de feuilles. Ces échantillonnages répétés ainsi que les élevages et les dissections des individus, à ces deux stades évolutifs, permettent d'inventorier les différents facteurs de répression et de déterminer leur importance.

La population des adultes est évaluée indirectement par rapport à l'unité d'échantillonnage, c'est-à-dire, en se basant sur la densité initiale des chrysalides et sur le pourcentage des adultes normalement éclos de ces dernières. A cette fin, un certain nombre de chrysalides sont prélevées périodiquement dans le verger et gardées pour observation en insectarium. La fécondité des femelles est déterminée par des élevages conduits dans le verger au moyen de cages fixées aux branches des arbres, mais plus spécialement par l'élevage des adultes en insectarium.

II. ETUDE DES VARIATIONS DE POPULATION ET DES FACTEURS DE REGULATION

Telles qu'elles apparaissent ci-après (tableaux 10-16), les tables

de survie d'A. argyrospilus s'échelonnent de 1957 à 1963, couvrant ainsi sept générations qui s'intègrent dans la durée complète d'une pullulation de l'insecte. Ces tables donnent d'abord un aperçu général des fluctuations de population observées d'une génération à l'autre et en second lieu les fluctuations saisonnières en rapport avec les différents facteurs qui exercent leur action à chacun des stades évolutifs de l'insecte. Pour un stade connu, le taux total de mortalité est déterminé par la différence entre la population initiale de ce stade et la population initiale du stade suivant; et c'est à partir de ces données que des valeurs sont attribuées à l'action des facteurs encore indéterminés.

LES OEUFS

La population des oeufs, au cours des trois premières générations, suit une courbe continuellement ascendante et passe de 24 unités par 100 bourgeons, en 1957, à une densité maximum de 167, en 1959. Au cours des générations suivantes, la densité est décroissante et s'abaisse au niveau de 2.3 oeufs, en 1963. Dans la courbe décroissante, on remarque cependant une fluctuation en 1961 où la densité des oeufs est supérieure à celle de la génération précédente. Considérées dans leur ensemble, les populations d'oeufs décrivent l'allure générale de la présente multiplication d'A. argyrospilus où l'on note que la phase de pullulation prend place de 1957 à 1959 et la phase de régression, de 1960 à 1963 (fig. 13).

TABLEAU 10.- Table de survie d'A. argyrosphilus en 1957, Rougemont, Québec.

Stade	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade	éliminés par différents facteurs à chaque stade		Stade	Génération
<u>x</u>	<u>lx</u>	<u>F</u>	<u>dx</u>		
Oeufs	24 ± 5	Dessiccation	1.8	7.5	7.5
		Mortalité embryonnaire	1.6	6.7	6.7
		Délogement et autres facteurs	0.6	2.5	2.5
			<u>4.0</u>	<u>16.7</u>	<u>16.7</u>
Larves (I-II)	20 ± 5	Dispersion, froid et autres facteurs	14.0	70.0	58.3
Larves (III-V)	6 ± 1	Insectes prédateurs	0.7	11.7	2.9
		Insectes parasites	0.4	6.6	1.7
		Contusions	0.3	5.0	1.3
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	1.9	31.7	7.9
			<u>3.3</u>	<u>55.0</u>	<u>13.8</u>
Chrysalides	2.7 ± 0.2	Insectes parasites	0.2	7.4	0.8
		Insectes prédateurs	0.2	7.4	0.8
		Autres facteurs	0.4	14.8	1.7
			<u>0.8</u>	<u>29.6</u>	<u>3.3</u>
Adultes	1.9	Sexe (44% femelles)	0.2	12.0	0.8
Femelles x 2	1.7	Fécondité accrue	- 0.1	- 5.3	- 0.4
Femelles 'normales' x 2	1.8				
GENERATION	24	Tous les facteurs	22.2		92.5
Nombre d'oeufs à la génération suivante: théorique, 89; observé, 104					
Indice du mouvement de la population: théorique, 371%; observé, 433%					
Femelles 'normales' x 2	1.8	Immigration et autres facteurs	- 0.3	-16.7	- 1.2
Femelles effectives x 2	2.1				
GENERATION	24	Tous les facteurs	21.9		91.3

TABLEAU 11.- Table de survie d'A. argyrosphilus en 1958, Rougemont, Québec

Stade <u>x</u>	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade <u>lx</u>	éliminés par différents facteurs à chaque stade <u>F</u>	<u>dx</u>	Stade	Génération
Oeufs	104 ± 10	Dessiccation	14.5	13.9	13.9
		Mortalité embryonnaire	1.0	1.0	1.0
		Autres facteurs	3.5	3.4	3.4
			<u>19.0</u>	<u>18.3</u>	<u>18.3</u>
Larves (I-II)	85 ± 9	Dispersion et autres facteurs	49.0	57.6	47.1
Larves (III-V)	36 ± 2	Insectes parasites	3.0	8.3	2.9
		Insectes prédateurs	1.2	3.3	1.1
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	28.9	80.3	27.8
			<u>33.1</u>	<u>91.9</u>	<u>31.8</u>
Chrysalides	2.9 ± 0.6	<u>I. conquisitor</u>	0.6	20.7	0.6
		Autres parasites	0.3	10.3	0.3
		Insectes prédateurs	0.1	3.4	0.1
		Causes physiologiques	0.1	3.4	0.1
		Autres facteurs	0.1	3.4	0.1
	<u>1.2</u>	<u>41.2</u>	<u>1.2</u>		
Adultes	1.7	Sexe (44% femelles)	0.2	11.8	0.2
Femelles x 2	1.5	Fécondité accrue	- 0.1	- 6.7	- 0.1
Femelles 'normales' x 2	1.6				
GENERATION	104	Tous les facteurs	102.4		98.5
Nombre d'oeufs à la génération suivante: théorique, 84; observé, 167					
Indice du mouvement de la population: théorique, 81%; observé, 161%					
Femelles 'normales' x 2	1.6	Immigration et autres facteurs	- 1.5	- 93.8	- 1.5
Femelles effectives x 2	3.1				
GENERATION	104	Tous les facteurs	100.9		97.0

TABLEAU 12.- Table de survie d'A. argyrosphilus en 1959, Rougemont, Québec.

Stade	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade	éliminés par différents facteurs à chaque stade		Stade	Génération
<u>x</u>	<u>lx</u>	<u>F</u>	<u>dx</u>		
Oeufs	167 ± 14	Dessiccation	18.2	10.9	10.9
		Mortalité embryonnaire	3.3	2.0	2.0
		Autres facteurs	1.5	0.9	0.9
			<u>23.0</u>	<u>13.8</u>	<u>13.8</u>
Larves (I-II)	144 ± 12	Dispersion et autres facteurs	101.0	70.1	60.5
Larves (III-V)	43 ± 2	Insectes prédateurs	1.3	3.0	0.8
		Insectes parasites	1.1	2.6	0.6
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	37.1	86.3	22.2
			<u>39.5</u>	<u>91.9</u>	<u>23.6</u>
Chrysalides	3.5 ± 0.3	<u>I. conquisitor</u>	0.4	11.4	0.2
		Insectes prédateurs	0.1	2.9	0.1
		Causes physiologiques	0.2	5.7	0.1
		Oiseaux et autres facteurs	0.5	14.3	0.3
			<u>1.2</u>	<u>34.3</u>	<u>0.7</u>
Adultes	2.3	Sexe (44% femelles)	0.3	12.0	0.2
Femelles x 2	2.0	Fécondité accrue	- 9.1	- 4.3	- 0.1
Femelles 'normales' x 2	2.1				
GENERATION	167	Tous les facteurs	164.9		98.7
Nombre d'oeufs à la génération suivante: théorique, 109; observé, 69					
Indice du mouvement de la population: théorique, 65%; observé, 41%					
Femelles 'normales' x 2	2.1	Emigration et autres facteurs	0.7	30.4	0.5
Femelles effectives x 2	1.4				
GENERATION	167	Tous les facteurs	165.6		99.2

TABLEAU 13.- Table de survie d'A. argyrosphilus en 1960, Rougemont, Québec

Stade	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade	éliminés par différents facteurs à chaque stade		Stade	Génération
<u>x</u>	<u>lx</u>	<u>F</u>	dx		
Oeufs	69 ± 9	Dessiccation	3.0	4.3	4.3
		Mortalité embryonnaire	0.4	0.6	0.6
		Autres facteurs	0.6	0.9	0.9
			<u>4.0</u>	<u>5.8</u>	<u>5.8</u>
Larves (I-II)	65 ± 8	Insectes parasites	1.3	2.0	1.9
		Dispersion et autres facteurs	36.7	56.5	53.2
			<u>38.0</u>	<u>58.5</u>	<u>55.1</u>
Larves (III-V)	27 ± 1	Insectes parasites	1.0	3.7	1.5
		Insectes prédateurs	0.3	1.1	0.4
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	17.3	64.1	25.1
			<u>18.6</u>	<u>68.9</u>	<u>27.0</u>
Chrysalides	8.4 ± 0.4	<u>I. conquisitor</u>	0.5	5.9	0.7
		Insectes prédateurs	0.4	4.8	0.6
		Causes physiologiques	0.6	7.1	0.9
		Oiseaux et autres facteurs	2.5	29.8	3.6
			<u>4.0</u>	<u>47.6</u>	<u>5.8</u>
Adultes	4.4	Sexe (44% femelles)	0.6	12.0	0.8
Femelles x 2	3.8	Fécondité réduite	0.7	15.9	1.0
Femelles 'normales' x 2	3.1				
GENERATION	69	Tous les facteurs	65.9		95.5
Nombre d'oeufs à la génération suivante: théorique, 159; observé, 120					
Indice du mouvement de la population: théorique, 225%; observé, 174%					
Femelles 'normales' x 2	3.1	Emigration et autres facteurs	0.8	25.8	1.2
Femelles effectives x 2	2.3				
GENERATION	69	Tous les facteurs	66.7		96.7

TABLEAU 14.- Table de survie d'A. argyrosphilus en 1961, Rougemont, Québec

Stade	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade	éliminés par différents facteurs à chaque stade		Stade	Generation
<u>x</u>	<u>lx</u>	<u>F</u>	<u>dx</u>		
Oeufs	120 ± 8	Mortalité embryonnaire	1.0	0.8	0.8
		Dessiccation	3.1	2.6	2.6
		Délogement et autres facteurs	11.9	9.9	9.9
			16.0	13.3	13.3
Larves (I-II)	104 ± 7	Froid	9.5	9.1	7.9
		Insectes parasites	0.8	0.8	0.7
		Dispersion et autres facteurs	73.7	70.9	61.4
			84.0	80.8	70.0
Larves (III-V)	20 ± 1	Insectes parasites	2.2	11.0	1.8
		Insectes prédateurs	0.6	3.0	0.5
		Contusions	0.3	1.5	0.3
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	7.5	37.5	6.0
			10.6	53.0	8.8
Chrysalides	9.4 ± 0.4	<u>I. conquisitor</u>	2.1	22.3	1.7
		Autres parasites	0.1	1.1	0.1
		Insectes prédateurs	1.4	14.9	1.2
		Causes physiologiques	0.5	5.3	0.2
		Oiseaux et autres facteurs	3.6	38.3	3.2
			7.7	81.9	6.4
Adultes	1.7	Sexe (44% femelles)	0.2	12.0	0.2
Femelles x 2	1.5	Fécondité réduite	0.1	5.9	0.1
Femelles 'normales' x 2	1.4				
GENERATION	120	Tous les facteurs	118.6		98.8
Nombre d'oeufs à la génération suivante: théorique, 70; observé, 15					
Indice du mouvement de la population: théorique, 58%; observé, 12.5%					
Femelles 'normales' x 2	1.4	Emigration et autres facteurs	1.1	64.7	0.9
Femelles effectives x 2	0.3				
GENERATION	120	Tous les facteurs	119.7		99.7

TABLEAU 15.- Table de survie d'*A. argyrosphilus* en 1962, Rougemont, Québec

Stade	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade	éliminés par différents facteurs à chaque stade		Stade	Génération
\bar{x}	\underline{lx}	\underline{F}	\underline{dx}		
Oeufs	15 ± 2.6	Mortalité embryonnaire	0.1	0.7	0.7
		Dessiccation	0.3	2.0	2.0
		Délogement	1.2	8.0	8.0
			<u>1.6</u>	<u>10.7</u>	<u>10.7</u>
Larves (I-II)	13.4 ± 2.5	Froid	1.5	11.2	10.0
		Insectes parasites	0.1	0.7	0.6
		Dispersion (principalement) et autres facteurs	7.6	56.7	50.7
			<u>9.2</u>	<u>68.6</u>	<u>61.3</u>
Larves (III-V)	4.2 ± 0.2	Insectes parasites	0.70	16.7	4.6
		Insectes prédateurs	0.50	12.0	3.3
		Contusions	0.05	1.1	0.3
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	2.15	51.2	14.4
			<u>3.40</u>	<u>81.0</u>	<u>22.6</u>
Chrysalides	0.8 ± 0.1	<i>I. conquisitor</i>	0.10	12.5	0.7
		Insectes prédateurs	0.06	7.5	0.4
		Causes physiologiques	0.12	15.0	0.8
		Autres facteurs	0.02	2.5	0.1
		<u>0.30</u>	<u>37.5</u>	<u>2.0</u>	
Adultes	0.5	Sexe (40% femelles)	0.06	12.0	0.4
Femelles x 2	0.44	Fécondité = moyenne	0.00	0.0	0.0
Femelles 'normales' x 2	0.44				
GENERATION	15	Tous les facteurs	14.6		97.0
Nombre d'oeufs à la génération suivante: théorique, 20; observé, 2.6					
Indice du mouvement de la population: théorique, 133%; observé, 17%					
Femelles 'normales' x 2	0.44	Emigration et autres facteurs	0.38	86.4	2.6
Femelles effectives x 2	0.06				
GENERATION	15	Tous les facteurs	14.94		99.6

TABLEAU 16.- Table de survie d'A. argyrosphilus en 1963, Rougemont, Québec

Stade <u>x</u>	Nombre d'individus par 100 bourgeons			Pourcentage de réduction	
	au début de chaque stade <u>lx</u>	éliminés par différents facteurs à chaque stade <u>F</u>	<u>dx</u>	Stade	Génération
Oeufs	2.6 ± 0.7	Mortalité embryonnaire	.02	0.8	0.8
		Dessiccation	.08	3.0	3.0
		Délogement et autres facteurs	.20	7.7	7.7
			<u>.30</u>	<u>11.5</u>	<u>11.5</u>
Larves (I-II)	2.3 ± 0.6	Insectes parasites	.04	1.7	1.5
		Insectes prédateurs	.04	1.7	1.5
		Dispersion et autres facteurs	.72	31.3	27.7
			<u>.80</u>	<u>34.7</u>	<u>30.7</u>
Larves (III-V)	1.5 ± .02	Insectes parasites	.18	11.9	6.9
		Insectes prédateurs	.07	4.7	2.7
		Oiseaux, dispersion et autres facteurs	.81	54.0	31.2
			<u>1.06</u>	<u>70.6</u>	<u>40.8</u>
Chrysalides	0.44 ± .06	<u>I. conquisitor</u>	.09	20.5	3.5
		Autres parasites	.03	6.8	1.2
		Insectes prédateurs	.11	25.0	4.2
		Causes physiologiques	.03	6.8	1.2
		Autres facteurs	.01	2.3	0.3
			<u>.27</u>	<u>61.4</u>	<u>10.4</u>
Adultes	0.17	Sexe (44% femelles)	.02	11.7	0.8
Femelles x 2	0.15	Fécondité réduite	.02	11.7	0.8
Femelles 'normales' x 2	0.13				
GENERATION	2.6	Tous les facteurs	2.47		95.0
Nombre d'oeufs à la prochaine génération:		théorique, 6.6			
Indice du mouvement de la population:		théorique, 254%			

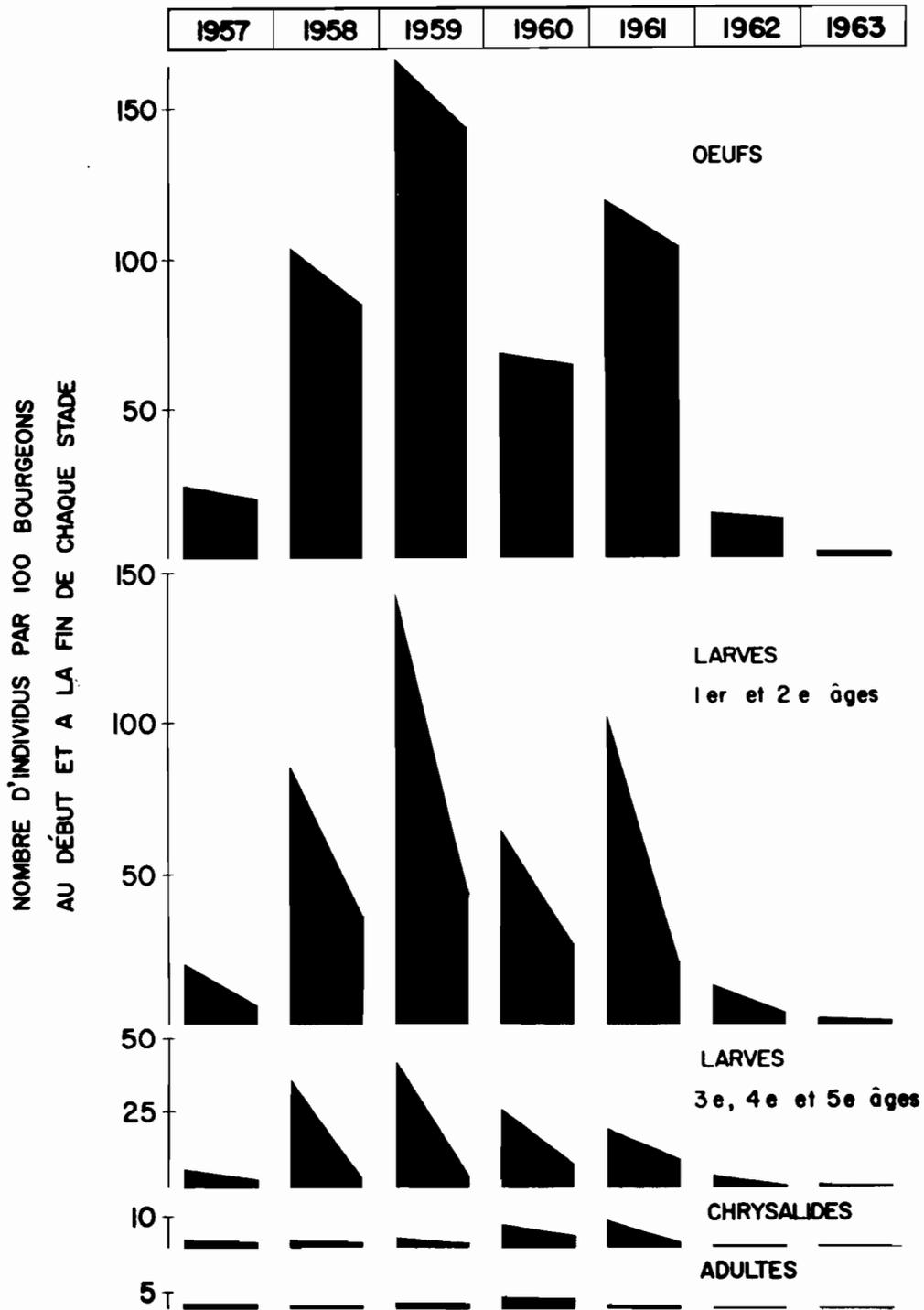


Fig. 13- Histogrammes des variations de population à l'intérieur des générations et entre les générations chez les principaux stades évolutifs d'*A. argyrospilus*, de 1957 à 1963. Rougemont, Qué.

Si les amplitudes des variations observées chez les oeufs sont notables d'une génération à l'autre, les fluctuations saisonnières à l'intérieur des générations sont comparativement toujours faibles, s'établissant entre 6 et 18 pour cent (tableaux 10-16). En d'autres termes, les oeufs déposés par les femelles d'A. argyrosphilus, selon les résultats obtenus, complètent favorablement leur développement dans une proportion de 82 à 94 pour cent. L'espèce, à ce stade biologique, se révèle donc particulièrement bien acclimatée pour résister aux conditions adverses du milieu, surtout si l'on considère que les oeufs subissent une diapause hivernale et que leur développement se prolonge ainsi sur une période d'une dizaine de mois.

Les facteurs qui chaque année modifient quelque peu le niveau de la population des oeufs à l'intérieur de ce stade se répartissent comme suit:

	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963
Dessiccation	620	1,140	1,456	239	512	49	37
Mortalité embryonnaire	553	79	261	33	153	19	10
Délogement et autres facteurs	207	278	106	49	1,914	115	94
Total des oeufs examinés	8,263	8,307	13,342	5,521	19,248	2,441	1,224

DESSICCATION

Pour l'ensemble des générations, la dessiccation constitue un facteur prépondérant de régulation chez les oeufs, réduisant les populations de 2 à 14 pour cent. Les oeufs ainsi atteints, lorsqu'examinés au microscope,

apparaissent difformes et complètement desséchés; les uns peuvent être considérés comme n'ayant pas été fécondés et les autres comme ayant subi l'action déshydratante du froid pendant l'hiver.

MORTALITE EMBRYONNAIRE

Un deuxième facteur observé à l'examen des oeufs est la mortalité embryonnaire; il s'agit d'embryons qui, presque complètement développés, sont trouvés morts à l'intérieur de leur chorion. Le taux de cette mortalité s'établit à 6.7 en 1957, mais, durant les années subséquentes, il oscille de 0.6 à 2.6 pour cent (tableaux 10-16).

DELOGEMENT DES OOPLAQUES

Lors des relevés de population, l'étiquetage systématique des rameaux portant des ooplaques a permis de constater que, principalement sous l'action des intempéries, un certain nombre d'ooplaques sont partiellement ou complètement décollées de leur substrat. Bien qu'il soit possible que les oeufs ainsi délogés tombent sur le sol dans le verger et parviennent à éclore, cependant, à cause du mode de vie de l'espèce, les larvules ont peu de chance de se développer sur les plantes herbacées ou de réintégrer leur hôte. Le délogement des oeufs est donc considéré comme une diminution de population et évalué comme tel. Ces diminutions, additionnées à celles attribuables à certains facteurs encore indéterminés, sont de l'ordre de 0.6 à 3.5 pour cent, au cours des quatre premières générations, et, de 8 à 10 pour cent pour les trois dernières générations. La réduction la plus notable, atteignant environ 9 pour cent des ooplaques, a été observée à la fin du mois de février, en 1961, et est survenue après qu'une épaisse couche de verglas eut complètement recouvert les arbres.

PREDATEURS

Les insectes ou autres arthropodes prédateurs semblent jouer un rôle très minime dans la réduction des oeufs d'A. argyrosphilus, et les quelques ooplaques paraissant avoir subi leurs attaques sont incluses sous le terme général de délogement. Seul l'acarien Allothrombium lerouxii Moss a été observé à deux reprises se nourrissant sur des ooplaques de la tordeuse du pommier; toutefois A. lerouxii a été trouvé non sur les arbres mais sur des rameaux laissés sur le sol à la suite de la taille. Cet acarien de 3.3 mm de longueur et d'un rouge velouté a toujours été vu en abondance dans le verger expérimental immédiatement après la fonte des neiges, en avril. Il se rencontre avant tout dans les feuilles mortes sur le sol et, très vorace, s'attaque à une foule d'insectes (Moss, 1960).

PARASITES

Au cours de cette étude, nous n'avons décelé aucune trace de parasitisme chez les oeufs, cependant qu'aux Etats-Unis et plus particulièrement dans l'Etat de New York, le Chalcidien Trichogrammatomyia tortricis Gi. s'attaque spécialement aux oeufs de cette espèce; dans un verger près de Geneva, son taux de parasitisme a atteint 89 pour cent (Chapman et al., 1941). Il y aurait sans doute lieu d'envisager l'acclimatation de ce parasite dans le Québec.

FACTEURS CLIMATIQUES

Concernant les conditions climatiques et la survie des oeufs, nous avons considéré, entre autres, l'action des températures minima. Celles-ci, telles qu'enregistrées dans le verger au cours de la pullulation,

se répartissent comme suit:

<u>degrés F.</u>	<u>date</u>	<u>degrés F.</u>	<u>date</u>
-35	15 janvier, 1957	-20	22 janvier, 1961
-20	11 février, 1958	-28	2 février, 1962
-23	9 février, 1959	-26	4 février, 1963
-20	10 janvier, 1960		

Ainsi des minimums compris entre -20°F. (-28.9°C.) et -35°F. (-37.2°C.) n'ont pas affecté sensiblement la survie des oeufs, sachant que leur taux d'éclosion s'est établi annuellement de 82 à 94 pour cent.

La dessiccation, la mortalité embryonnaire et le délogement constituent donc les principaux facteurs qui ont réduit quelque peu les densités saisonnières de la population des oeufs. Ces facteurs étant avant tout d'ordre physique, ne sont pas révélés dépendants de la densité de l'insecte à ce stade de développement.

LES LARVES DES 1ER ET 2E AGES

La densité des populations des jeunes larves (1er et 2e âges) s'établit à 20 individus par 100 bourgeons au début de la pullulation, en 1957; elle atteint un maximum de 144, en 1959; puis s'abaisse à 2.3 larves, en 1963 (tableaux 10-16). Les fluctuations sont très similaires à celles observées chez les oeufs, car chez l'un et l'autre stades il y a synchronisme dans l'incidence des phases de pullulation et de régression (fig. 13).

Les réductions numériques saisonnières prévalant chez les jeunes larves sont de l'ordre de 35 à 81 pour cent et constituent les réductions

les plus importantes vis-à-vis les populations initiales des générations (tableaux 10-16).

DISPERSION

Parmi les facteurs qui contribuent à ces réductions, la dispersion ou dissémination a une importance prépondérante. Le phénomène de dispersion des jeunes larves n'a pas pu être évalué numériquement par rapport à l'unité d'échantillonnage, mais il a été vérifié, dans une bonne mesure, à l'aide de panneaux de verre englués et utilisés comme pièges*. Ces panneaux de verre sont fixés à des mâts de 9 à 16 pieds de hauteur et sont uniformément répartis dans le verger (fig. 14). Les résultats des captures, colligés au tableau 17, révèlent des densités annuelles de 0.4 à 7.5 larves par pied carré de verre. On note une légère prédominance des captures dans les parcelles "L" et "M" qui sont adjacentes à la forêt, de même sur les panneaux fixés à des hauteurs de 12 à 16 pieds en comparaison de ceux fixés à 9 ou 10 pieds du sol. De plus, l'orientation des panneaux indique que la dispersion des jeunes larves, influencée par les vents dominants, se fait principalement en direction nord-sud et est-ouest. Enfin le nombre de larves capturées chaque année est proportionnel, dans une certaine mesure, aux densités de population déterminées par la méthode d'échantillonnage; ainsi les captures les plus abondantes effectuées en 1961 et 1959 correspondent aux densités larvaires les plus élevées; toutefois les relations ne semblent pas assez

*La substance poisseuse utilisée est connue sous le nom de "tree tanglefoot" et est constituée de résine et de certaines huiles végétales.

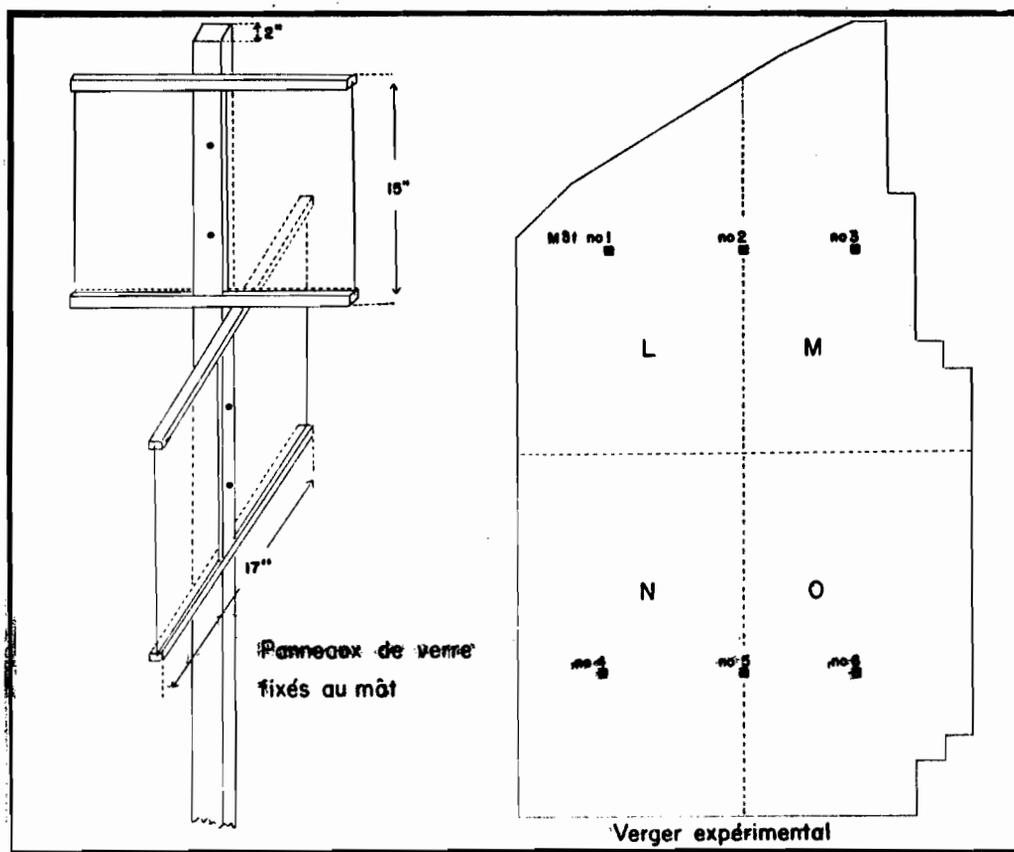


Fig. 14- Panneaux de verre qui ont servi à l'étude de la dispersion naturelle des larves d'A. argyrosipilus, et schéma du verger expérimental montrant leur localisation.

TABLEAU 17.

Larves des 1er et 2e âges d'A. argyrospilus capturées sur panneaux de verre englués. Rougemont, Québec

1. SUIVANT L'EMPLACEMENT DES MATS (cf. fig. 14)

Année	Nombre de larves						Total	par pied ² de verre
	Nombre de mâts							
	1	2	3	4	5	6		
1959	5	23	22	11	9	6	76	2.5
1960	5	1	16	7	3	5	37	1.5
1961	34	39	27	32	32	15	179	7.5
1962	3	3	7	1	7	2	23	1.0
1963	3	3	1	1	0	1	9	0.4
Larves/pied ²	2.4	3.3	3.5	2.5	2.4	1.4		2.6

2. SUIVANT DIFFERENTES HAUTEURS

	Hauteur des mâts (en pieds)					Total des larves
	9	10	12	14	16	
1959	15	13	48	-	-	76
1960	-	4	6	8	19	37
1961	-	28	21	60	70	179
1962	-	2	3	7	11	23
1963	-	1	3	4	1	9
Larves/pied ²	1.9	1.8	2.9	2.5	3.2	

3. SUIVANT LA DIRECTION DES VENTS

	N	S	E	O	Total des larves
1959	24	32	11	9	76
1960	6	14	11	6	37
1961	59	42	52	26	179
1962	7	4	9	3	23
1963	3	2	3	1	9
Larves/pied ²	2.9	1.6	3.0	1.5	

étroites pour que ces pièges puissent servir comme moyen d'étude des fluctuations numériques saisonnières. Les captures prouvent néanmoins que les jeunes larves sont sujettes à une très forte dissémination et ce fait contribue à expliquer la rapidité et l'ampleur des invasions souvent rapportées à l'endroit de cette espèce.

Par rapport au verger expérimental, la dispersion des jeunes larves a eu principalement un effet d'émigration parce que les vergers avoisinants, régulièrement traités aux insecticides, étaient très peu infestés de tordeuses, exception faite toutefois pour les années 1957 et 1958 où A. argyrosphilus était abondant dans tous les vergers de la région (Paradis et Parent, 1959).

LE FROID

Le froid constitue, en importance, le deuxième facteur qui affecte la survie des jeunes larves; son action a été particulièrement évidente en 1957, 1961 et 1962. En 1957, les 16 et 17 mai, soit deux ou trois jours après l'éclosion maximum des larves, la température s'est abaissée respectivement à 30°F. (-1.1°C.) et à 22°F. (-5.6°C.), et il y eut au total une durée de 10 heures où la température a été en-dessous du point de la congélation. A l'aide de loupe binoculaire, on a pu constater que bon nombre de larvules avaient pris une teinte brun foncé et étaient sans vie.

En 1961, la température a été de 31°F. (-0.6°C.) le 30 mai et de 27°F. (-2.8°C.) le 31 mai, avec un total de 11 heures en-dessous du point de congélation. A cette date, la majorité des larves arrivaient au terme de leur deuxième âge et étaient de grosseur suffisante pour être dénombrées directement dans le verger. Sur un total de 707 individus, 65 ou

9.2 pour cent avaient été tués par le froid. En 1962, les températures minima enregistrées à ce stade n'ont pas été excessives, ne s'abaissant pas au-dessous de 38°F. (3.3°C.), mais affichaient, avec les températures maxima prévalant ces même journées, des écarts de plus de 30 degrés Fahrenheit. Ces fortes chutes de température ont eu un effet léthal important puisque le taux de mortalité a été évalué à 11.2 pour cent. Nous avons pu constater que l'action du froid n'a pas toujours un effet immédiat, puisque les larves atteintes peuvent demeurer dans un état moribond durant une ou deux semaines.

PARASITES

Des élevages, conduits en insectarium et comprenant annuellement des lots d'environ 300 à 800 jeunes larves prélevées à différentes dates dans le verger, révèlent un taux de parasitisme le plus souvent négligeable et ne dépassant jamais deux pour cent (tableaux 10-16). Cette faible action des parasites serait due au fait que les jeunes larves d'A. argyrosphilus complètent leur développement en mai, c'est-à-dire très tôt dans la saison et alors que la température moyenne générale ne dépasse guère 55°F. (12.8°C.). Les rares parasites qui s'attaquent aux deux premiers âges larvaires sont les Hyménoptères Apanteles sp. et Exochus nigripalpis tectulum Tow. & Tow.*

*Les insectes parasites et prédateurs ont été identifiés avec le concours de MM. J.G. Chillcott, L.A. Kelton, W.R.M. Mason, J.F. McAlpine, C.D. Miller, O. Peck, L.K. Smith et G.S. Walley de l'Institut de Recherches entomologiques à Ottawa, à qui nous adressons ici nos sincères remerciements.

Apanteles sp.- Ce Braconide est considéré comme une espèce nouvelle, voisine d'Apanteles polychrosidis Vier. Obtenu d'abord en 1958, il a parasité 1.5 pour cent des jeunes larves en 1960 et 1963. L'espèce est endoparasite mais se nymphose à l'extérieur et à proximité de la dépouille de son hôte, dans les feuilles enroulées. Son cocon fait de soie blanche mesure environ 4.5 mm de longueur et 2.8 mm de largeur; il est solitaire et se distingue ainsi des cocons d'A. cacociae (dont nous avons obtenu aussi quelques spécimens) qui se rencontrent par groupe de trois ou quatre unités. Les adultes de cette nouvelle espèce d'Apanteles éclosent principalement vers la mi-juin; leur couleur foncière est noire, tandis que la première paire de pattes est jaune pâle, la deuxième paire est brun clair tachetée de brun foncé et la dernière paire, brun foncé marquée de brun pâle. Les antennes et les ailes antérieures, proportionnellement longues, excèdent la longueur du corps qui est de quelque 2.7 mm.

Exochus nigripalpis tectulum.- Cet Ichneumon a été récemment décrit par Henry et Marjorie Townes (1959) qui lui reconnaissent comme seuls hôtes Choristoneura fumiferana (Clem.) et Archips rosanus (L.). Nous l'avons cependant obtenu des jeunes larves d'A. argyrosphilus pendant cinq générations consécutives, soit de 1958 à 1962, mais son taux de parasitisme a été toujours inférieur à un pour cent. Ce parasite se développe concurrentement avec son hôte et émerge à l'état adulte des chrysalides d'A. argyrosphilus. L'apparition des adultes s'échelonne du 24 juin au 29 juillet; ils sont de forme élancée et mesurent environ 7 mm de longueur; le corps, très finement pubescent, est noir brillant et les pattes sont jaunâtres (Pl. IV, fig. 15-A).

PREDATEURS

Comme les insectes parasites, les prédateurs ont exercé une action très limitée sur les variations de population des jeunes larves. La seule espèce observée assez régulièrement au cours de leur développement est le Pentatomide Podisus maculiventris Say. En 1958, sept Podisus adultes, collectionnés dans le verger et placés en élevage en présence de larves de tordeuse au 2e âge, se sont nourris de ces proies, indiquant qu'ils pouvaient être responsables des faibles pourcentages de mortalité (moins de 2 pour cent) observés à ce stade dans le verger. Cependant l'action de ce prédateur a été beaucoup plus évidente et plus importante chez les larves âgées et les chrysalides.

FACTEURS TROPHIQUES

Les observations sur le cycle évolutif d'A. argyrosphilus ont mis en évidence le synchronisme qui existe entre l'éclosion larvaire et la période de débourrement chez le pommier. Dès leur apparition, les jeunes larves trouvent donc une nourriture appropriée qui est fournie par les bourgeons en voie de développement et les premiers tissus foliaires. En évaluant le taux de bourgeons et de feuilles attaquées, il a été possible de déterminer, du moins d'une façon générale, si les facteurs trophiques jouaient un rôle sur la limitation naturelle des populations de jeunes larves. Cette évaluation a été effectuée régulièrement avant la période de floraison des pommiers, soit du 15 au 22 mai, et a porté annuellement sur environ un millier de bourgeons floraux et 1500 jeunes feuilles. L'examen de ces échantillons, sous loupe binoculaire, a fourni les résultats suivants:

	1959	1960	1961	1962	1963
Bourgeons floraux examinés	1119	1066	1162	1119	1049
Taux de bourgeons avariés	64.2	32.6	20.7	15.9	16.2
Jeunes feuilles examinées	1323	1508	1626	1557	1629
Taux de feuilles endommagées	60.1	19.9	11.9	12.8	9.6

Le taux d'organes végétaux attaqués a donc varié le plus souvent de 10 à 33 pour cent et n'a atteint 64 pour cent qu'en 1959; en conséquence, les facteurs trophiques n'ont pas exercé une action importante sur la limitation des populations, surtout si l'on considère que le taux de déprédation ne représente, le plus souvent, que des organes végétaux partiellement attaqués.

Les estimés des dégâts rapportés ci-dessus résultent de l'action conjuguée de toutes les espèces compétitrices s'attaquant aux bourgeons et aux jeunes feuilles; en plus d'A. argyrospilus, ces espèces comprennent le pique-bouton, Spilonota ocellana (D. & S.); le porte-case fuselé du pommier, Coleophora serratella (L.); le puceron vert du pommier, Aphis pomi DeG.; la tordeuse pâle du pommier, Pseudexentera mali Free.; la tordeuse rayée, Pandemis limitata (Rob.); la phalène du fruit vert, Lithophane antennata (Wlk.) et l'arpenreuse du printemps, Paleacrita vernata (Peck). De 1959 et 1961, A. argyrospilus, C. serratella et S. ocellana ont été les ravageurs les plus importants, tandis qu'en 1962 et 1963 ce furent P. mali, A. argyrospilus et S. ocellana. Les données se rapportant aux dégâts attribuables exclusivement à la tordeuse du pommier sont colligés au tableau 18 et représentées graphiquement à la figure 16; elles révèlent que le taux de bourgeons floraux attaqués par A. argyrospilus

n'a pas été excessif, ne dépassant pas 12 pour cent, et que ce taux est proportionnel, mais dans une faible mesure seulement, à la densité des populations de jeunes larves.

En résumé, les facteurs qui ont eu une réelle importance vis-à-vis les réductions numériques des jeunes larves sont la dispersion et le froid; l'action globale des parasites et des prédateurs n'a pas affecté plus de 4 pour cent des individus, tandis que les facteurs trophiques n'ont eu aucun effet apparent.

LES LARVES DES 3e, 4e, et 5e AGES

Chez les larves âgées (3e, 4e et 5e âges) les fluctuations de population sont moins marquées qu'aux deux stades précédents; la courbe de pullulation est continuellement ascendante, tandis que celle de régression, sans exception pour la génération de 1961, est régulièrement décroissante (fig. 13). La population des larves âgées débute avec une densité de 6 individus par 100 bourgeons, en 1957; atteint son maximum avec 43 individus en 1959 et s'abaisse à un taux de 1.5, en 1963.

Comparativement aux autres stades de développement, c'est chez les larves âgées que les réductions numériques sont les plus élevées, variant annuellement de 55 à 92 pour cent (tableaux 10-16). Toutefois par rapport aux populations initiales des générations, ces réductions ont une répercussion moindre que celles du stade précédent. Parmi les antagonistes affectant les populations des larves âgées, nous avons étudié les insectes parasites et prédateurs, la dispersion, les contusions, les oiseaux ainsi que les facteurs trophiques.

TABLEAU 18.

Estimé des dégâts causés aux bourgeons de pommier par les jeunes larves
d'A. argyrosphilus

Année	Total de bourgeons examinés	Bourgeons avariés dans chaque parcelle				Pourcentage de bourgeons avariés
		L	M	N	O	
1959	1119	16	10	19	15	5.4
1960	1066	20	17	18	16	6.7
1961	1162	48	31	27	31	11.8
1962	1119	7	21	10	5	3.8
1963	1049	3	3	4	2	1.1

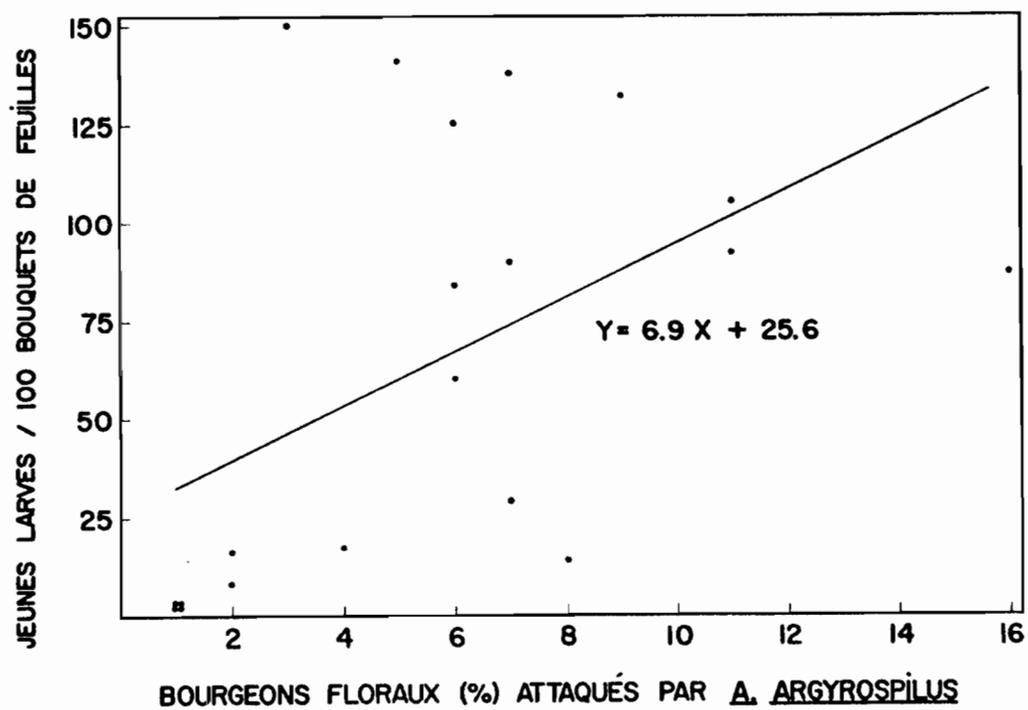


Fig. 16- Droite de régression illustrant la corrélation entre la population des jeunes larves d'A. argyropilus et le taux de bourgeons floraux endommagés.

PARASITES

Le taux total de parasitisme, établi annuellement lors des dénombrements de population dans le verger et par des lots de 400 à 700 individus gardés en élevage, varie de 3 à 17 pour cent. Les parasites obtenus le plus fréquemment à ce stade sont Eumea caesar (Ald.) et Phytodietus vulgaris Cr. Le Tachinide Ceratochaeta tortricis (Coq.), qui est apparu en 1961 et durant les années subséquentes, a été aussi relativement abondant. En outre, parmi les espèces à incidence plutôt sporadique, on compte Diadegma cacoeciae (Vier.), Microgaster peroneae Mues., Microgaster canadensis Wly. et Compsilura concinnata (Mg.)

Eumea caesar.- Ce Tachinide, désigné d'abord comme Exorista nigripalpis Towns., a déjà été signalé comme parasite de la tordeuse du pommier au Colorado (Gill, 1913) et dans le sud de l'Ontario (Caesar, 1916). L'espèce est assez répandue à travers le Canada et les Etats-Unis et est souvent mentionnée comme parasite de Choristoneura fumiperana (Clem.) et d'Ostrinia nubilalis (Hbn.). Au cours des présentes recherches, E. caesar est considéré comme l'une des espèces prédominantes s'attaquant aux larves d'A. argyrosipilus et son taux de parasitisme, au cours des sept générations à l'étude, a varié d'un à 7 pour cent. Les femelles d'E. caesar pondent des oeufs microtypes sur les feuilles des végétaux et de préférence sur celles déjà attaquées par les larves-hôtes. L'oeuf est absorbé par la larve en même temps que les tissus foliaires. Selon les observations de Wishart (1945), cet oeuf, sous l'action des mandibules du phytophage, est débarrassé de son chorion et la larve néonate perce la paroi du tube digestif de son hôte pour pénétrer successivement dans

la cavité thoracique et la région céphalique. Au terme de son développement, la larve quitte la dépouille de son hôte et se fixe à faible sur la feuille pour subir la nymphose. Nous avons pu noter la présence des pupes d'E. caesar dans le verger principalement vers la mi-juin, tandis que l'éclosion des adultes, coïncidant avec l'apparition des imagos d'A. argyrospilus, a pris place au cours de la dernière semaine de juin jusqu'au 20 juillet (fig. 17). Il est reconnu que ce Tachinide passe l'hiver à l'état larvaire à l'intérieur de son hôte; ainsi il a besoin d'une espèce autre que la tordeuse du pommier pour compléter son cycle évolutif.

Les adultes d'E. caesar sont de couleur noire tachetés de gris bleuâtre, légèrement lustré avec thorax et abdomen recouverts de soies noires; ils mesurent de 5.9 à 6.9 mm de longueur. Les pupes, en forme de tonnelet, sont rouge jaunâtre et mesurent en moyenne 5.6 mm de longueur par 2.4 mm de largeur (Pl. IV, fig. 15-D).

Phytodietus vulgaris.— Au sujet de cet Ichneumon s'attaquant aux larves d'A. argyrospilus, on ne relève qu'une seule mention faite par Herrick (1912) pour l'Etat de New York. Au cours des présentes études, nous l'avons obtenu régulièrement, chaque année, bien que le proportion de larves parasitées n'ait pas dépassé 3 pour cent. Cet ectoparasite se rencontre dans les zones tempérées de l'Amérique du Nord et s'attaque à plusieurs espèces appartenant aux familles des Tortricidae, Olethreutidae et Geometridae (Muesebeck et al., 1951; Townes, 1944).

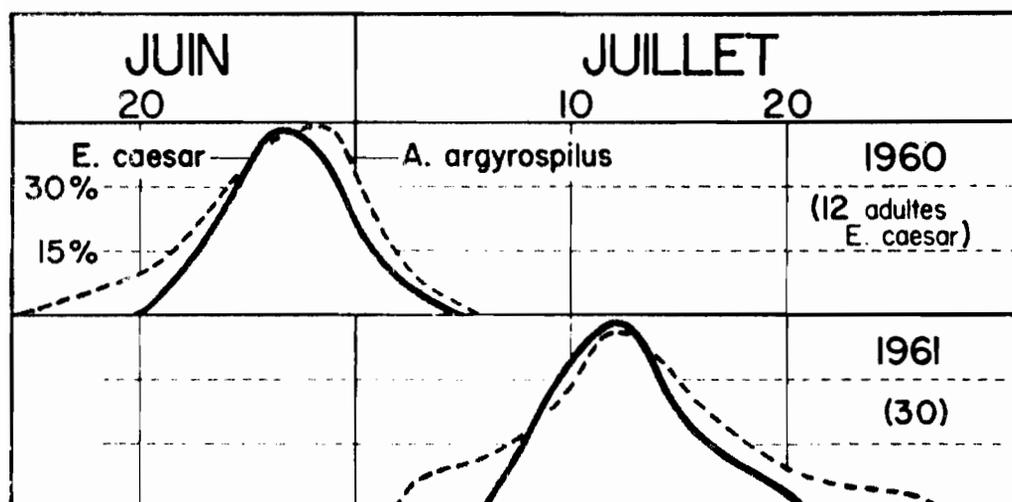


Fig. 17- Ecllosion des adultes d'A. argyrosphilus en comparaison avec celle du parasite E. caesar. Rougemont, Qué.

Les femelles de P. vulgaris implantent leurs oeufs pédonculés sur le dos des larves-hôtes, ordinairement entre le thorax et l'abdomen. La larve complète son développement tout en demeurant accolée extérieurement au dos de son hôte et la nymphose a lieu près de la victime dans les feuilles enroulées. Le stade nymphal, déterminé par la présence des cocons sur les arbres, a débuté vers le 9 juin, tandis que l'éclosion des adultes a pris place du 24 juin au 19 juillet.

Les adultes de P. vulgaris sont de couleur noire, mais distinctement marqués de blanc principalement à la partie ventrale de la tête et du thorax ainsi qu'à la marge distale des tergites abdominaux. Les deux premières paires de pattes sont jaunes à l'exception des hanches et trochanters qui sont blancs; la troisième paire de pattes est marquée de jaune orange, de blanc et de noir. Les femelles mesurent en moyenne 8.1 mm de longueur et les mâles, 6.6 mm. Le cocon nymphal, de forme légèrement fuselée et de couleur jaune verdâtre à jaune ambré, est semi-transparent, d'apparence parcheminée et porte en sa région médiane un anneau gris foncé; ses dimensions moyennes sont de 8.6 mm de longueur par 2.7 mm de largeur (Pl. IV, fig. 15-B).

Ceratochaeta tortricis.- Ce Tachinide a été signalé une seule fois comme parasite d'A. argyrospilus, en Arkansas (Aldrichi et Webber, 1924). Cependant il est souvent mentionné comme parasite de la tordeuse du cerisier, Archips cerasivoranus (Fitch), notamment dans toute la partie nord-est des Etats-Unis (Schaffner, 1959) et dans la Péninsule de Niagara en Ontario (Putman, 1935). Dans le verger expérimental à Rougemont, l'espèce est apparue d'abord en 1961 puis au cours des deux années

subséquentes; elle était relativement abondante puisqu'elle a parasité de 3.5 à 8 pour cent des larves d'A. argyrosphilus.

C. tortricis se développe concurremment avec son hôte et la larve évoluée émerge de la chrysalide d'A. argyrosphilus; à l'instar des espèces précédentes, la nymphose a lieu sur le feuillage près de la dépouille de l'hôte. La présence des pupes a été notée à partir des premiers jours de juillet et le vol des adultes s'est échelonné du 11 au 26 juillet. Les adultes de C. tortricis sont de couleur noire légèrement lustrée avec des taches gris argenté sur le thorax et l'abdomen; ils mesurent en moyenne 5.3 mm de longueur. Les pupes, en forme de tonnelet, ont une teinte ambrée et mesurent 6.0 mm de longueur par 2.4 mm de largeur (Pl. IV, fig. 15-E). Les adultes de C. tortricis, dans leur aspect général, se rapprochent beaucoup de ceux d'E. caesar, cependant on peut rapidement différencier les deux espèces par la couleur du scutellum qui est brun jaunâtre chez C. tortricis et gris noir chez E. caesar.

Diadegma cacoeciae.- Cette espèce qui n'avait pas encore été signalée comme parasite d'A. argyrosphilus, s'est attaquée aux larves de cette tordeuse en 1958, 1960 et 1962. Cependant son taux de parasitisme a toujours été inférieur à un pour cent. Cet Ichneumon est mentionné comme parasite d'Archips rosanus (L.) en Colombie Britannique et de Choristoneura fumiferana (Clem.) dans différentes Provinces canadiennes ainsi que dans l'Etat de New York, mais il a été rarement trouvé en abondance (Viereck, 1924; Wilkes et al., 1948; Daviault, 1950; McCugan et Blais 1959; Dowden et al., 1948). A Rougemont, les adultes de D. cacoeciae ont fait leur apparition du 21 juin au 7 juillet; leur couleur prédominante est noire

avec pattes jaunâtres; ils ont de 5 à 6 mm de longueur. Le cocon, que l'on trouve sur le feuillage, est de forme ellipsoïdale et mesure 6.5 mm de longueur et 2.3 mm de largeur; il est de consistance rigide, de coloration brune avec revêtement de soie grise translucide et porte, en sa partie médiane, un anneau blanc (Pl. IV, fig. 15-C).

Microgaster peroneae et M. canadensis.- Au cours de la présente étude, ces Braconides ont été trouvés pour la première fois s'attaquant aux larves d'A. argyrospilus. M. peroneae a été obtenue durant les trois générations consécutives de 1959, 1960 et 1961; son taux de parasitisme toutefois n'a pas dépassé un pour cent. Les adultes ont fait leur apparition du 19 juin au 7 juillet. M. canadensis n'a été observée qu'en 1960 et la proportion de larves parasitées atteignait 2 pour cent. Les adultes sont éclos du 13 au 24 juin. Ces Braconides présentent assez d'analogie; chez les deux espèces, la taille des adultes varie de 3.0 à 3.5 mm de longueur, la couleur des différentes parties du corps est noire, sauf les pattes qui sont jaunes. On peut cependant différencier ces espèces par la coloration des coxae et des trochanters qui sont noirs chez M. canadensis et jaunes chez M. peroneae.

Compsilura concinnata.- Ce Tachinide n'a été obtenu qu'en 1958 et 1959, et en nombre plutôt restreint. Il présente cependant un certain intérêt puisqu'il est signalé pour la première fois comme parasite d'A. argyrospilus et qu'il s'agit d'une espèce européenne implantée en Amérique pour enrayer les progressions de la spongieuse, Porthetria dispar (L.) et du bombyx cul brun, Nygmia phaeorrhoea (Donov.). Les tentatives d'acclimatation, qui se sont avérées fructueuses par la suite, ont débuté en 1906 dans

les Etats de la Nouvelle-Angleterre et en 1911 dans les Provinces du Nouveau-Brunswick, de la Nouvelle-Ecosse et de Québec (Tothill et McLaine, 1916, Burgess et Crossman, 1926). Ce Tachinide est dit larvipare du fait que les femelles, à l'aide de leur oviscapte, déposent des larves vivantes à l'intérieur de leur hôte. La nymphose a lieu habituellement dans le sol; les adultes obtenus ont émergé du 22 juillet au 12 août (Pl. IV, fig. 15-F).

Pour compléter ces observations sur le parasitisme des larves âgées, il convient d'ajouter que la densité des parasites ne semble pas avoir augmenté au rythme de l'augmentation de la population de la tordeuse; le taux de parasitisme le plus élevé, soit 17 pour cent, a été noté en 1962 alors que la population d'A. argyrosphilus était déjà à un niveau très bas. Cette absence de corrélation entre la densité de l'hôte et celle de ses parasites trouve explication dans le fait que toutes les espèces obtenues sont polyphages et que, de plus, la plupart d'entre elles ont besoin d'hôtes secondaires ou alternatifs pour hiverner et compléter leur cycle évolutif. Ainsi leur densité serait également dépendante de celle de ces hôtes alternatifs.

PREDATEURS

Au moment des échantillonnages, les larves desséchées et vidées de leur contenu étaient considérées comme victimes des insectes prédateurs. D'ailleurs, en plusieurs occasions, on a pu voir les espèces prédatrices en train de se nourrir de leur proie et, selon la fréquence des espèces ainsi observées, on a pu déterminer d'une façon générale leur importance respective. Dans cet ordre d'importance, prennent place Podisus maculiventris

Say, P. serieventris Uhler, Zelus exsanguis Stal., Deraeocoris sp. et Chrysopa spp. Les taux de réduction attribuables à l'action des prédateurs ont cependant toujours une valeur globale concernant toutes les espèces en cause. Ces taux varient suivant les années de 0.5 à 12 pour cent (tableaux 10-16).

Podisus maculiventris.- Ce pentatomide, dont il est fait mention au stade précédent, est l'espèce qui à l'état larvaire s'est rencontrée le plus fréquemment, dans les feuilles enroulées, en présence des chenilles âgées d'A. argyrosphilus; son action prédatrice dépasse sans doute celle de toutes les autres espèces réunies.

P. maculiventris est depuis longtemps reconnu comme un entomophage important en Amérique du Nord, particulièrement en raison de son goût marqué pour les larves du doryphore de la pomme de terre (Morrill, 1906; Landis, 1937 et Couturier, 1938). Sous les conditions du Québec, l'espèce passe l'hiver à l'état imaginal dans le sol et les adultes font leur apparition en mai. Les oeufs sont déposés à la face supérieure des feuilles à partir de la fin de ce mois, tandis que l'éclosion des larves débute vers le 10 juin. Il a été trouvé que les adultes ont une longévité de plusieurs mois et que la fécondité moyenne des femelles est de 500 à 600 oeufs (Couturier, 1938).

Les adultes ont de 11 à 12 mm de longueur, une teinte brun grisâtre à la face dorsale et jaunâtre à la face ventrale; ils se caractérisent par un pronotum dont les côtés excèdent la largeur du corps et se terminent par des angles très aigus. Les oeufs, déposés en groupe, sont de forme globuleuse légèrement aplatie au pôle supérieur et sont ornés de

13 à 16 cils qui entourent l'opercule; leur coloration générale est jaunâtre ou noirâtre avec reflets métalliques (Pl. V, fig. 18-A et B). Les larves nouvellement écloses ont la tête noire, le thorax et l'abdomen rouges avec des taches noires marginales sur chaque segment ainsi que 4 bandes noires transversales en position médio-dorsale.

Podisus serieventris.— Cet autre Pentatomide a également été trouvé dans les logettes des larves d'A. argyrosphilus, mais en nombre beaucoup plus restreint. Le comportement biologique de P. serieventris serait assez similaire à celui de P. maculiventris à l'exception que les adultes hivernants font leur apparition plus tard au printemps et que les femelles sont beaucoup moins prolifiques que celles de P. maculiventris. Ces adultes sont noir grisâtre et mesurent de 9 à 10 mm de longueur; leur pronotum est plus arrondi en ses parties latérales (Pl. V, fig. 18-C). Les oeufs, déposés en groupe, sont brun rouge et quelque peu luisants; les cils entourant l'opercule sont moins apparents que chez les oeufs de P. maculiventris; les jeunes larves sont décorées de noir et de jaune.

Zelus exsanguis.— Ce prédateur appartient à la famille des Reduviidae qui renferme des espèces très voraces et très agressives communément appelées "assassin bugs". Z. exsanguis a été vu à quelques reprises le rostre implanté dans les téguments des larves d'A. argyrosphilus pour en soutirer les contenus liquides. L'aire de répartition de ce Reduviide, d'après Blatchley (1926), est très vaste, s'étendant du Québec et de la Nouvelle-Angleterre jusqu'au Pacifique et atteignant, au sud, la Floride et le Mexique. West et DeLong (1955) ont observé le comportement biologique de cette espèce en Ontario et ont noté qu'elle n'a qu'une génération

par année et qu'elle hiverne au 5e âge larvaire. Les adultes, de forme élancée, sont d'un vert brillant avec des yeux rouges et mesurent, à l'exclusion des antennes, environ 16 mm de longueur (Pl. V, fig. 18-D).

Deraeocoris sp.- Ce Miride à l'état larvaire a été particulièrement abondant en juin et au début de juillet, 1963. Nous avons pu constater qu'il s'attaque aux larves de la tordeuse du pommier bien que, très agile, il s'enfuit ordinairement lors de l'examen des feuilles enroulées. Ce prédateur a une apparence légèrement écailleuse et pubescente; sa coloration est blanc grisâtre avec une tache dorsale teintée de rouge (Pl. V, fig. 18-E et F).

Chrysopa spp.- Chaque année, nous avons noté la présence des larves de quelques espèces de Chrysopa dans les logettes des chenilles de la tordeuse mais, en raison de leur densité on ne saurait leur accorder un rôle très significatif dans les réductions numériques de l'insecte.

DISPERSION

Comme chez les jeunes larves, les variations saisonnières de population notées chez les larves âgées sont fortement influencées par la dispersion. Au cours des quatre dernières générations, nous avons utilisé des panneaux de verre, tels que décrits précédemment, dans le but d'évaluer quantitativement cette dispersion; d'après le dénombrement des captures, elle est de l'ordre de 0.4 à 3.7 larves par pied carré de surface engluée (tableau 19). La dispersion des larves âgées demeure donc considérable même si les résultats, dans l'ensemble, indiquent qu'elle est environ 50 pour cent inférieure à celle observée chez les

jeunes larves. Quant aux modalités de la dispersion, nous avons fait des constatations analogues à celles rapportées pour le stade précédent, à savoir que les captures sont plus abondantes à 16 pieds qu'à 10 pieds du sol et que le mouvement de dispersion, commandé par les vents dominants, a tendance à avoir une direction nord-sud et est-ouest (Tableau 19).

CONTUSIONS

Dans cette étude sur les fluctuations numériques des populations larvaires, nous avons porté attention à l'incidence possible des agents pathogènes. Les larves vivantes ou mortes qui, par leur coloration ou apparence morphologique, semblaient être affectées de micro-organismes parasites ont été envoyées pour fins de vérification à l'Institut de Recherches Pathologiques sur les Insectes à Sault-Sainte-Marie, Ontario ou à l'Institut de Recherches à Belleville, Ont. Toutefois, chez aucun des spécimens soumis, on a pu déceler la présence d'agents pathogènes. Les anomalies observées ont été attribuées le plus souvent à des contusions ou à des lésions mécaniques qui, en affectant l'épithélium mésentérique avaient provoqué soit l'épanchement du contenu intestinal dans les vaisseaux sanguins, soit la lyse tissulaire dans toute la région de l'intestin moyen, d'où la coloration brunâtre se rencontrant chez ces larves (D.M. MacLeod, in litt. 1961 et 1962 et G.E. Bucher, in litt., 1963). Ces contusions peuvent être causées, entre autres, par le frottement des rameaux lors des grands vents et par le bec des oiseaux picorant les logettes des larves. En 1957, 1961 et 1962, les mortalités dues à ces genres de lésions chez les larves âgées ont été suffisamment élevées pour être dénombrées et ont été de l'ordre de 1.1 à 5.0 pour cent (tableaux 10-16).

TABLEAU 19.

Larves des 3e, 4e et 5e âges d'A. argyrosphilus capturées sur panneaux de verre englués. Rougemont, Québec

1. SUIVANT L'EMPLACEMENT DES MATS (cf. fig. 14)

Année	Nombre de larves						Total	par pied ² de verre
	Nombre de mâts							
	1	2	3	4	5	6		
1960	0	1	4	4	0	1	10	0.4
1961	5	9	12	30	17	-	73	3.7
1962	0	3	0	3	1	2	9	0.5
1963	1	5	1	4	2	3	16	0.7
Larves/pied ²	0.4	1.2	1.1	2.7	1.3	0.5		1.3

2. SUIVANT DIFFERENTES HAUTEURS

	Hauteur des mâts (en pieds)				Total des larves
	10	12	14	16	
1960	0	1	5	4	10
1961	1	4	21	47	73
1962	1	1	5	2	9
1963	1	3	2	10	16
Larves/pied ²	0.2	0.6	1.1	2.3	

3. SUIVANT LA DIRECTION DES VENTS

1960	2	1	7	0	10
1961	23	20	19	11	73
1962	2	3	2	2	9
1963	5	3	1	7	16
Larves/pied ²	1.5	1.2	1.4	0.9	

Les larves d'A. argyrosphilus demeurent cependant sujettes aux affections pathogènes puisque Knull (1932) fait état de mortalités larvaires très élevées survenues en Pennsylvannie et imputables au champignon entomophyte Entomophthora sphaerosperma Fres.; Regan (1923), de son côté, fait mention d'une maladie bactérienne décimant les larves de cette même tortricide dans l'Etat du Montana.

OISEAUX

La plus forte mortalité survenue annuellement chez les larves âgées est attribuable à l'avifaune du verger et des milieux environnants. Il n'a pas été possible d'établir les pourcentages des larves exclusivement victimes des oiseaux, mais leur action prédatrice additionnée à la dispersion larvaire ainsi qu'à l'effet de quelques facteurs encore indéterminés se traduit par des réductions annuelles de l'ordre de 32 à 86 pour cent (tableaux 10-16). Les oiseaux observés le plus fréquemment dans la pommeraie expérimentale, lors du développement des larves âgées, se classent d'abord dans la famille des Icteridae et sont le carouge à épauettes, Agelaius phoeniceus*, le mainate bronzé, Quiscalus quiscula, l'oriole de Baltimore, Icterus spurius et la vacher, Molothrus ater;

*Les oiseaux ont été identifiés avec l'aide de M. L. Cinq-Mars, professeur à la Faculté d'Agriculture, Université Laval, Québec, qui était attaché antérieurement à la Station de Recherches de St-Jean, Québec. Les photos apparaissant à la Planche VI sont de M. J. Santerre, Station de Recherches, La Pocatière, P.Qué., et représentent des spécimens d'oiseaux conservés au Musée du Collège de Ste-Anne-de-la-Pocatière.

viennent ensuite le merle américain, Turdus migratorius de la famille des Turdidae; le moqueur-chat, Dumetella carolinensis des Mimidae; le pinson familier, Spizella passerina des Fringilidae et la tourterelle triste, Zenaidura macroura des Columbidae (Pl. VI, fig. 19). Plusieurs de ces espèces font du verger leur habitat de prédilection car, chaque année, il nous a été donné de découvrir sur les pommiers, des nids du pinson familier, du merle américain et de la tourterelle triste. Ces espèces plutôt solitaires de nature, constituent toutefois des prédateurs moins importants que certaines autres qui, bien que nichant en dehors des limites du verger, manifestent une tendance au grégarisme, tels les carouges et les mainates. En fait, le carouge à épaulettes s'est révélé l'espèce la plus agressive vis-à-vis les larves et chrysalides d'A. argyrospilus. L'importance de son rôle semble être liée, d'une part, à son habileté à découvrir et à attraper sa proie et, d'autre part, au synchronisme entre l'incidence de ces stades de l'insecte et la période d'alimentation des nichées. A l'aide de jumelles, nous avons pu suivre le comportement du carouge qui, se déplaçant de branche en branche sur les arbres, explore tous les endroits du feuillage et déloge rapidement des feuilles enroulées larves et chrysalides.

A l'encontre des insectes parasites et prédateurs, les oiseaux et plus spécialement le carouge à épaulettes se sont montrés étroitement dépendants de la densité des populations larvaires, c'est-à-dire que leur population et leur activité ont été d'autant plus notables que les larves étaient plus abondantes.

FACTEURS TROPHIQUES

Chaque année, soit à la fin de juin ou au début de juillet, il y a eu évaluation des feuilles endommagées par A. argyropilus ainsi que par l'ensemble des espèces compétitrices. Les résultats obtenus sont rapportés au tableau 20 et démontrent que le taux total de feuilles attaquées, au cours de la pullulation, a été relativement élevé, variant de 18 à 69 pour cent, mais que dans la plupart des cas les déprédations couvraient moins de la moitié de la surface de la feuille. Par ailleurs, le verger expérimental, dans son ensemble, n'a jamais présenté de symptômes de défeuillaison ou de rabougrissement, en raison sans doute des conditions de fertilité du sol qui favorisaient, chez les arbres, la reconstitution du feuillage. Il ne semble donc pas avoir eu carence de nourriture qui aurait limité le développement des larves âgées. Le taux de dégâts foliaires attribuables à A. argyropilus, considéré en fonction des densités de populations larvaires, a permis de tracer une droite de régression qui indique que ces dégâts sont proportionnels, dans une large mesure, à l'intensité de l'insecte (fig. 20). Parmi les principales espèces venant en compétition pour la nourriture sur le feuillage des arbres, nous avons noté S. ocellana, C. serratella et A. pomi; cependant, au cours des trois dernières années, ces espèces ont subi une forte baisse numérique, tandis que les populations de la tordeuse pâle, P. mali et des mineuses, Lithocolletis spp. et Bucculatrix pomifoliella Clem. ont augmenté sensiblement.

En plus de se nourrir sur les feuilles, les larves d'A. argyropilus attaquent fréquemment les fruits; dans le verger expérimental, elles ont

endommagé annuellement de 3 à 35 pour cent des pommes (tableau 21). Le coefficient de corrélation* entre le taux de pommes attaquées et la densité des populations larvaires s'établit à 0.6, tandis qu'entre le taux de pommes attaquées et la densité des larves multipliée par la récolte moyenne par arbre (exprimée en minots), le coefficient s'élève à 0.8, impliquant ainsi une relation beaucoup plus étroite. Ces données viennent à l'appui des observations visuelles révélant que les larves n'émigrent pas nécessairement des feuilles aux fruits et que le nombre de pommes attaquées, l'étant plutôt "accidentellement", dépend à la fois de la densité de l'insecte et de la quantité de pommes présentes sur les arbres. Cette interdépendance est représentée par une droite de régression tracée à la figure 21 et dont l'équation est $y = 8.7 x + 21.7$.

En tant que source de nourriture, il ne semble pas que les feuilles et les fruits aient affecté de quelque façon les populations de larves âgées.

$$* r = \frac{\sum (X - \bar{X}) (Y - \bar{Y})}{N \sigma_X \sigma_Y}$$

TABLEAU 20.

Estimé des dégâts causés aux feuilles de pommier par les larves âgées
d'A. argyrosphilus et les autres espèces compétitrices

Année	Total des feuilles examinées	Pourcentage de feuilles endommagées			
		par <u>A. argyrosphilus</u>		par toutes les espèces	
		(1)	(2)	(1)	(2)
1958	4000	41.1	33.7	68.5	55.8
1959	4000	49.8	40.6	68.8	59.1
1960	2400	20.1	17.6	31.2	26.3
1961	2400	13.1	10.3	17.6	15.0
1962	2400	23.5	19.7	35.1	29.2
1963	2400	4.9	4.5	39.4	31.5

(1) Pourcentage total des feuilles endommagées.

(2) Pourcentage des feuilles dont moins de la moitié du limbe est
endommagé.

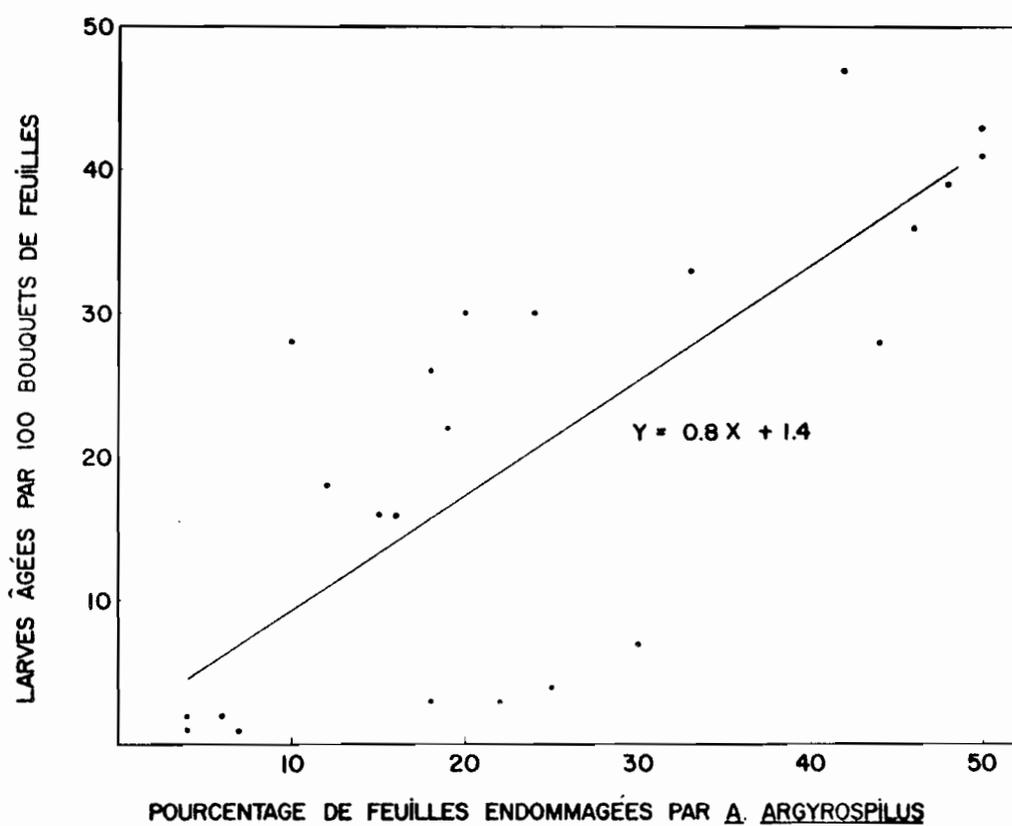
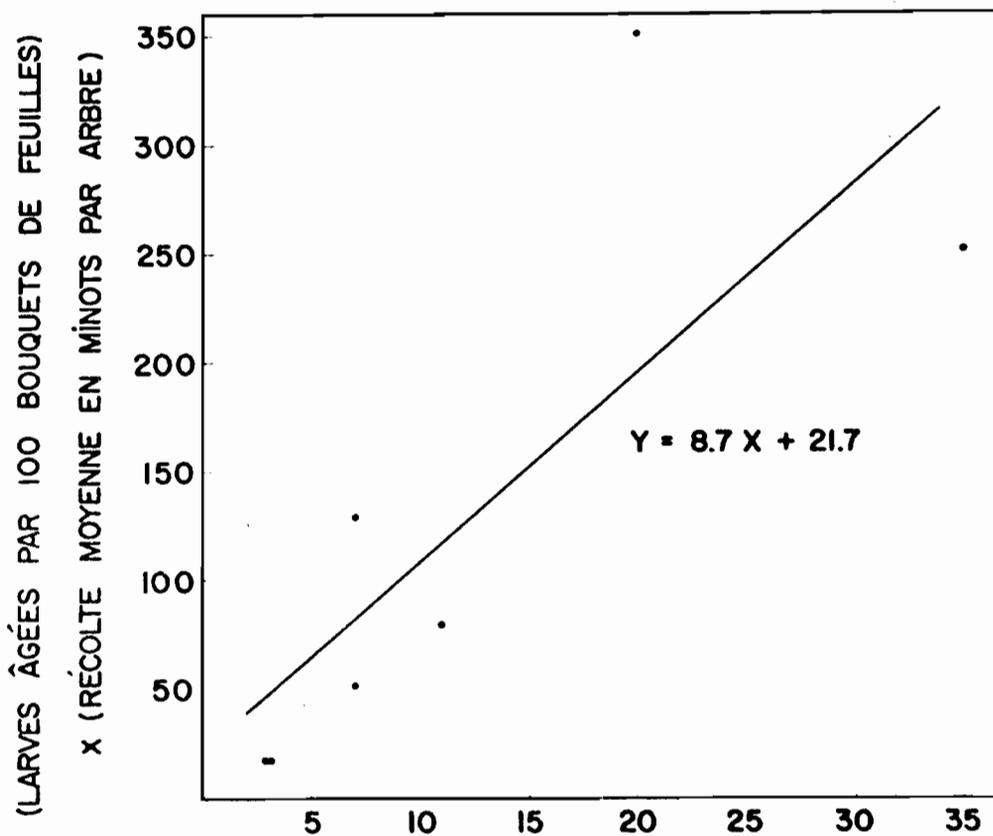


Fig. 20- Droite de régression illustrant la corrélation entre la densité des populations larvaires d'A. argyrospilus et le pourcentage de feuilles endommagées sur les pommiers; 1958-1963, Rougemont, Qué.

TABLEAU 21.

Estimé annuel de la récolte de pommes McIntosh dans le verger expérimental
et des dégâts causés par les larves âgées d'A. argyrospilus

Année	Nombre d'arbres	Récolte moyenne en minots	Nombre de pommes examinées	Pourcentage de pommes attaquées
1957	20	2.7	3200	2.6
1958	20	7.4	1600	35.1
1959	20	2.4	1600	7.4
1960	20	14.1	1600	20.2
1961	20	4.4	1600	11.0
1962	20	12.4	1600	7.4
1963	20	10.4	1600	3.0



POURCENTAGE DE POMMES ATTAQUEES PAR A. ARGYROSPILUS

Fig. 21- Droite de régression illustrant la corrélation entre la densité des populations larvaires d'A. argyrospilus, la quantité de pommes par arbre et le taux de fruits endommagés; 1957-1963, Rougemont, Qué.

LES CHRYSALIDES

Les variations de population chez les chrysalides d'A. argyrosphilus, considérées pour l'ensemble des générations, offrent une allure assez différente de celles prévalant au cours des stades précédents (tableaux 10-16). En effet, de 1957 à 1959 ou durant les trois premières générations, les densités de population ne varient que de 2.7 à 3.5 chrysalides par 100 bourgeons, demeurant ainsi à peu près stationnaires; au cours des deux générations subséquentes, les densités atteignent leur niveau maximum et s'établissent successivement à 8.4 et 9.4 individus par unité d'échantillonnage, puis elles sont réduites à 0.8 et 0.44 individu, en 1962 et 1963 lors des dernières générations. On constate donc que les fluctuations annuelles ont moins d'amplitude qu'aux stades précédents et que les densités maxima accusent un décalage dans le temps par rapport à celles observées chez les oeufs et les larves (fig. 13).

A l'intérieur des générations, les populations de chrysalides sont réduites annuellement dans une proportion de 30 à 82 pour cent; parmi les antagonistes responsables, on trouve les insectes parasites, les insectes prédateurs, les causes d'ordre physiologique et les oiseaux.

PARASITES

Le taux de parasitisme chez les chrysalides est comparativement plus élevé que chez les larves; évalué lors des relevés de population et au moyen de quelque 300 chrysalides recueillies chaque année dans le verger, il varie de 7 à 32 pour cent; ce parasitisme est attribuable

premièrement à Itoplectis conquisitor (Say) et, très secondairement, à Amblymerus verditer (Nort.) et à Gelis tenellus (Say).

Itoplectis conquisitor.- Il s'agit d'un endoparasite très commun puisqu'on lui reconnaît, comme hôtes, plus de 80 espèces de Lépidoptères appartenant à une vingtaine de familles différentes (Townes, 1944); il est également très répandu pour avoir été collectionné, à plusieurs reprises, dans la plupart des Etats américains et des Provinces canadiennes (Townes et Townes, 1960). Cet Ichneumon a souvent été mentionné comme parasite d'A. argyrospilus (Gill, 1913; Herrick et Leiby, 1915 et Regan, 1923); au cours des présentes recherches, nous l'avons obtenu chaque année et il a réduit les populations de chrysalides dans une proportion de 6 à 22 pour cent (tableaux 10-16); comparativement à tous les parasites qui se sont attaqués à la tordeuse du pommier, I. conquisitor a été l'espèce numériquement la plus importante.

I. conquisitor accomplit tout son cycle évolutif à l'intérieur de la chrysalide de son hôte qu'il finit par remplacer complètement à l'intérieur de la cuticule nymphale. A l'éclosion du parasite, l'extrémité antérieure de la cuticule se sectionne transversalement (Pl. IV, fig. 15-H); ce mode particulier de déhiscence permet de différencier, dans le verger, les sorties d'I. conquisitor de celles des adultes d'A. argyrospilus. Les sorties du parasite s'échelonnent de la fin de juin au début d'août et accusent un certain retard sur celles des adultes d'A. argyrospilus; le décalage est de 6 à 10 jours et demeure sensiblement constant d'une année à l'autre (fig. 22). Dans

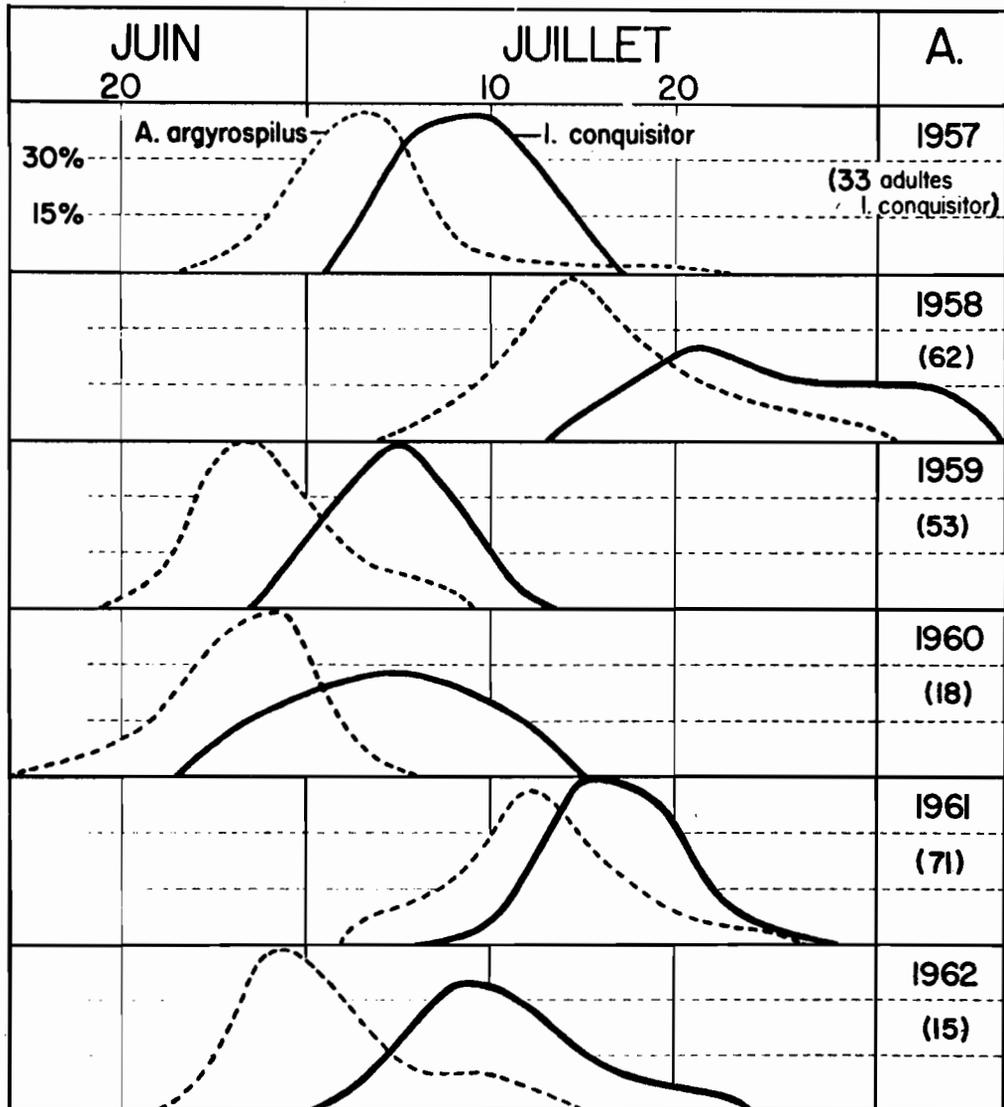


Fig. 22- Ecllosion des adultes d'A. argyrospilus en comparaison avec celle du parasite I. conquisitor; Rougemont, Qué.

une récente étude sur l'éthologie d'I. conquisitor, Leius (1960 et 1961) mentionne que les adultes butinent les fleurs du panet cultivé, Pastinaca sativa L., de l'asclépiade commune, Asclepias syriaca L., du laiteron potager, Sonchus oleraceus L. etc. et que de plus les femelles, à l'aide de leur tarière, piquent leur proie et aspirent les gouttelettes de liquide qui en exsudent; ce dernier aliment serait essentiel à l'ovulation. L'auteur rapporte également que les mâles et femelles, élevés en laboratoire avec diète appropriée, ont une longévité moyenne de 45 et 60 jours respectivement et que le potentiel de fécondité de l'espèce s'établit à plus de 300 oeufs. I. conquisitor passe l'hiver à l'intérieur de la chrysalide de son hôte (Schaffner, 1959), en conséquence il a besoin d'une espèce autre qu'A. argyrospilus pour compléter son cycle évolutif.

Cet Ichneumon est noir avec tergites abdominaux marginés de blanc; les pattes sont jaunes, mais les tibias et les tarse des deux dernières paires sont marqués de noir et de blanc (Pl. IV, fig. 15-G et H). Les adultes sont de taille très variable; ainsi la longueur moyenne de l'aile antérieure mesurée chez une dizaine de femelles dites de petite, moyenne et de grande taille, est respectivement de 5.6, 7.8 et 9.3 mm, tandis que la longueur moyenne de leur corps est de 7.4, 10.7 et 12.7 mm.

Amblymerus verditer.— Ce Chalcidien polyphage est assez commun au Canada et dans la partie nord-est des Etats-Unis (Muesebeck et al., 1951 et Peck, 1963). Cependant il a été trouvé pour la première fois, au cours de ces études, se développant sur la tordeuse du pommier.

Il est apparu d'abord en 1958 et s'est attaqué à près de 10 pour cent des chrysalides. En 1959 et 1960, il était en densité beaucoup plus faible puisque son taux de parasitisme n'a pas dépassé un pour cent. Durant les générations subséquentes de 1961 et 1962, il a semblé totalement absent, mais est réapparu en 1963, s'attaquant alors à environ 7 pour cent des chrysalides. Comme agent de régulation, son action s'avère donc irrégulière et sporadique.

Dans ses attaques contre Choristoneura fumiferana (Clem.), A. verditer est tantôt considéré comme hyperparasite (Dowden et Carolin, 1950), tantôt comme parasite primaire (McGugan et Blais, 1959); il semble donc que cette espèce, à l'instar de plusieurs autres Ptéromalides, s'attaque indifféremment aux chrysalides saines ou déjà parasitées (Bernard, 1951). Chez la tordeuse du pommier, l'espèce est apparue surtout comme parasite primaire en raison, sans doute, de la prédominance de chrysalides saines.

A. verditer est reconnu comme grégaire et, en fait, nous avons recueilli de 4 à 17 adultes par chrysalide parasitée; ces adultes ont fait leur apparition du 22 juillet au 12 août; ils mesurent environ 3 mm de longueur; leur couleur prédominante est vert foncé ou vert bleuâtre à reflets métalliques très brillants, tandis que les pattes sont ivoire.

Gelis tenellus.— Cet Ichneumon, considéré avant tout comme hyperparasite, a été obtenu en 1958, 1959 et 1961; son taux de parasitisme, relativement faible, a varié de 0.6 à 1.5 pour cent. Bien que trouvé chez un grand nombre d'insectes (Muesebeck et Dohanian, 1927), G. tenellus n'avait pas jusqu'ici été mentionné en relation avec A. argyrosphilus. Les quelques

adultes recueillis sont apparus du 1er au 12 août; ils mesurent de 5 à 6 mm de longueur et leur coloration est plutôt noirâtre à la face dorsale et brun rouille à la face ventrale. Les ailes antérieures sont traversées par deux bandes grises très apparentes (Pl. IV, fig. 15-I).

PREDATEURS

Les insectes prédateurs constituent, de leur côté, des agents de régulation chez les populations de chrysalides. Leur action, en terme de réduction ou de mortalité, est de l'ordre de 3 à 25 pour cent, mais s'établit en moyenne à 7 pour cent. De façon générale, leur action est deux fois moindre que celle attribuable aux insectes parasites. Les principaux entomophages observés sont les mêmes que ceux déjà signalés chez les larves âgées, à savoir les Pentatomides P. maculiventris, P. serieventris, le Reduviide Z. exsanguis, le Miride du genre Deraeocoris sp. et des Planipennes du genre Chrysopa spp.

CAUSES PHYSIOLOGIQUES

Chaque année un certain nombre d'adultes d'A. argyrosphilus ne parviennent pas à éclore et meurent à l'intérieur de la cuticule nymphale. Ce facteur, qui n'a pas été étudié dans ses causes fondamentales, est désigné dans les tables par "causes physiologiques" et a donné lieu à des taux de mortalité variant, suivant les générations, de 4 à 17 pour cent (tableaux 10-16). Ce facteur a été numériquement plus important au cours des dernières générations, soit durant la phase de régression de l'insecte, que durant les premières générations.

OISEAUX

Dans les réductions numériques attribuables aux facteurs encore indéterminés est incluse l'action prédatrice des oiseaux. L'activité des carouges et mainates a été notée spécialement en 1960 et 1961 et a été occasionnée, très vraisemblablement, par la densité des populations de chrysalides qui était définitivement plus élevée que celle observée au cours des autres années.

LES ADULTES

Les populations d'adultes sont déterminées à partir du taux d'adultes normalement éclos des chrysalides et en interpolant ce taux à la densité initiale des chrysalides. Les données ainsi obtenues apparaissent dans les tables de survie et, au cours de la présente pullulation, présentent des variations saisonnières sensiblement équivalentes à celles signalées chez le stade nymphal. Au début de la pullulation, les densités ne varient que de 1.7 à 2.3 par unité d'échantillonnage et se révèlent ainsi relativement stables. La densité maximum des adultes, s'élevant à 4.4 individus, prend place en 1960, tandis que durant les générations suivantes la population d'adultes décroît rapidement pour atteindre une densité minime de 0.17 individu en 1963 (tableaux 10-16 et figure 13).

Les données concernant les populations d'adultes doivent d'abord être modifiées en raison de la répartition numérique des sexes; cette répartition, portant sur plus de 3700 individus, s'établit à 56 mâles pour 44 femelles (tableau 1). Du point de vue de la survie de l'insecte,

ce surplus d'individus mâles qui s'est révélé sensiblement constant à chacune des générations, constitue donc un facteur de réduction affectant les densités initiales des adultes de quelque 12 pour cent.

LES FEMELLES

Pour une génération donnée, la densité des femelles est facilement déduite des populations d'adultes; cependant, dans les tables de survie, leur nombre est toujours doublé dans le but d'équilibrer les effectifs qui y sont rapportés et d'en faciliter les calculs (Morris et Miller, 1954). Un premier ajustement vis-à-vis la densité des femelles résulte des différences existant entre la fécondité moyenne de l'espèce telle que déterminée au cours d'une génération et la fécondité moyenne qui prévaut pour l'ensemble des générations. D'après les données rapportées antérieurement sur la fécondité de l'espèce, la moyenne générale s'établit à 102 oeufs (fig. 23), tandis que les moyennes annuelles oscillent de 82 à 112 oeufs (tableau 3). La densité initiale des femelles est donc augmentée ou réduite selon que la fécondité moyenne annuelle est supérieure ou inférieure à la moyenne générale; les données corrigées constituent la densité des femelles dites 'normales'. Les écarts saisonniers inhérents au potentiel de fécondité de l'insecte ont occasionné, chez les femelles, des fluctuations de population de l'ordre de -12 à +15 pour cent (tableaux 10-16).

Après détermination de la densité et de la fécondité des femelles d'une génération donnée, il devient possible d'établir la densité théorique des oeufs prévue pour la génération suivante; il s'agit

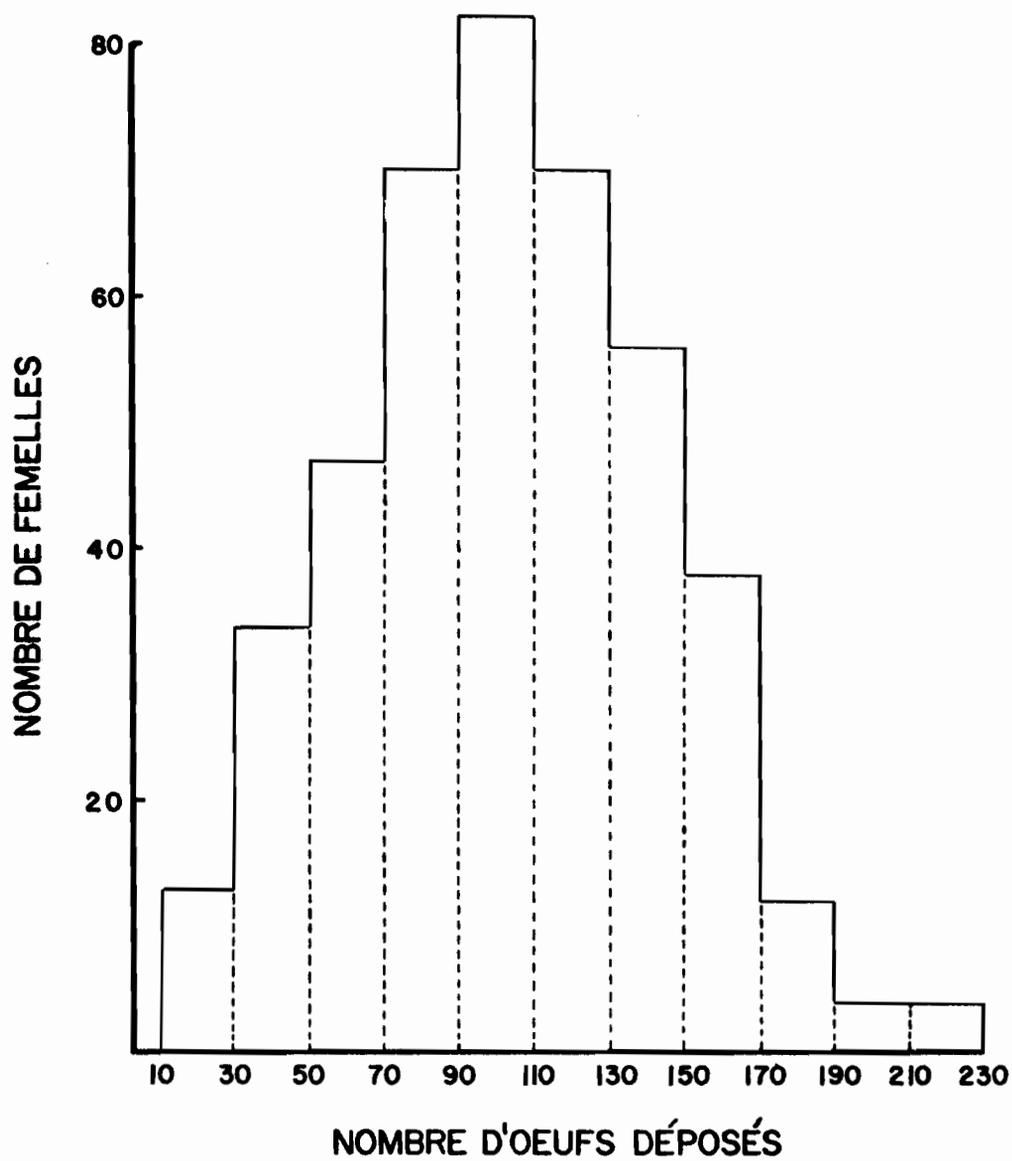


Fig. 23- Histogramme de la fécondité de 450 femelles d'A. argyrosphilus (cf. tableau 3, p. 24).

simplement de multiplier la densité de ces femelles par leur fécondité moyenne. Aux tableaux 10-16, apparaissent les densités théoriques des oeufs en regard des densités réelles, c'est-à-dire telles qu'évaluées, par la suite, dans le verger. En 1957 et 1958, les densités réelles ont été plus élevées que les densités théoriques ou prévues, impliquant ainsi un apport ou une immigration d'adultes dans le verger expérimental; par contre, de 1959 à 1963, les densités réelles sont plus faibles que celles prévues, ce qui suggère une émigration ou dispersion des adultes. Conformément au nombre d'oeufs observés dans le verger, les données concernant la population des femelles sont donc sujettes à une seconde modification afin de rétablir leur densité 'effective' ou réelle. Les fluctuations saisonnières de population résultant ainsi de la migration des adultes et de certains autres facteurs encore indéterminés présentent une amplitude considérable qui est de l'ordre de -94 à +86 pour cent des densités des femelles 'normales' (tableaux 10-16).

III. TAUX TOTAL DE MORTALITE CHEZ LES GENERATIONS

Après cette étude des principaux facteurs de régulation qui déterminent le niveau des populations d'A. argyrospilus à chacun de ses stades évolutifs, il convient de considérer le taux global de réduction cumulé à chacune des générations. Ces taux, évalués à partir de la densité des oeufs dénombrés au début d'une génération et de la densité effective des femelles au terme de la génération, varient annuellement de 91.3 à 99.7 pour cent (tableaux 10-16). Ces valeurs trouvent leur signification principalement lorsqu'elles sont comparées au taux de réduction susceptible de maintenir la population d'A. argyrospilus à un niveau constant d'une génération à l'autre. En se reportant à la fécondité moyenne des femelles (102 oeufs) et au rapport numérique des sexes (1.3 mâle: 1 femelle), le taux de réduction impliquant une densité constante est égal à 100 ($102 - 2.3/102$), soit 97.7 pour cent. Il s'ensuit qu'un taux global de mortalité inférieur à 97.7 pour cent se traduit par une augmentation de population à la génération suivante, comme ce fut le cas pour les générations de 1957-58, 1958-59 et 1960-61; par contre, un taux total de réduction supérieur à 97.7 pour cent apporte une diminution de population comme il fut noté après les générations de 1959, 1961 et 1962 (tableaux 10-16). Ainsi, ces taux de réduction demeurent des critères très importants pour formuler des prévisions sur les mouvements de la population.

INDICE DU MOUVEMENT DE LA POPULATION ET CONSIDERATIONS GENERALES
SUR LA PULLULATION

Les accroissements ou les réductions de population qui prennent place d'une génération à l'autre trouvent une expression quantitative ou mathématique dans l'indice du mouvement de la population. Cet indice, tel qu'établi par Balch et Bird (1944), est simplement la densité des oeufs de la nouvelle génération exprimée en pourcentage de celle de la génération précédente; comme les oeufs de la nouvelle génération peuvent avoir une valeur théorique ou réelle, il s'ensuit que l'indice peut être également calculé ou observé. Les écarts entre les indices théoriques et observés sont notables pour les générations de 1958-59, 1960-61 et 1962-63; ils constituent alors une mesure de l'importance des mouvements de migration régularisant les populations d'adultes (tableaux 10-16).

L'indice du mouvement de la population constitue donc le taux de survie de l'insecte tel qu'observé d'une génération à l'autre et résulte, en définitive, des taux de survie prévalant à chacun des stades évolutifs. Au moyen d'un modèle mathématique simplifié, Watt (1963) fait usage de cet indice et de ses composants pour déterminer le ou les stades évolutifs qui, du point de vue de la survie des individus d'une génération, ont une action déterminante sur le mouvement général des populations. L'équation qu'il suggère, appliquée aux tables de survie de la tordeuse du pommier, peut s'exprimer comme suit:

$$I = S_0 S_{L \text{ I-II}} S_{L \text{ III-V}} S_C P_F F S_A$$

I désigne l'indice du mouvement de la population (Nombre d'oeufs de la nouvelle génération/Nombre d'oeufs de la génération en cours);

S_0 le taux de survie des oeufs (Nombre de jeunes larves/Nombre d'oeufs);

$S_{L \text{ I-II}}$ le taux de survie des jeunes larves (Nombre de larves âgées/Nombre de jeunes larves);

$S_{L \text{ III-V}}$ le taux de survie des larves âgées (Nombre de chrysalides/Nombre de larves âgées);

S_C le taux de survie des chrysalides (Nombre d'adultes/Nombre de chrysalides);

P_F la proportion des femelles chez les adultes;

F la fécondité moyenne des femelles de la génération en cours;

S_A le taux de survie des adultes (Nombre d'oeufs réel/Nombre d'oeufs théorique).

En considérant comme variables indépendantes, les différents taux de survie, et comme variables dépendantes, les indices du mouvement de la population, on peut calculer les coefficients de corrélation pour chacun des multiplicandes ou facteurs et découvrir ainsi ceux qui présentent le plus fort degré de liaison avec les indices des fluctuations de population. Ces analyses de simples régressions ont été effectuées pour six générations successives d'A. argyrosphilus tout en tenant compte des répétitions fournies par les quatre parcelles du verger; les résultats obtenus sont présentés au tableau 22 et

démontrent assez clairement que les indices du mouvement de la population sont reliés, en premier lieu, aux populations d'adultes et, en second lieu, aux populations de chrysalides. A cet égard, les populations larvaires n'ont joué qu'un rôle secondaire, tandis que la répartition des sexes, la fécondité des femelles et la viabilité des oeufs n'ont exercé aucune action évidente sur les fluctuations générales des populations. Une revue de la pullulation, telle qu'elle se présenta dans le temps et sous les conditions du milieu, permet de comprendre l'action déterminante que les facteurs de régulation, à l'intérieur des stades imaginal et nymphal, ont exercé sur la progression et la régression générales de l'insecte. Au début de la phase de progression, en 1957, le taux de survie des larves âgées et des chrysalides a été plus élevé qu'au cours des années subséquentes; en outre, la population d'adultes dans le verger expérimental s'est accrue d'environ 17 pour cent par suite d'immigration (tableau 10). En 1958, il y eut à nouveau immigration des adultes qui, vis-à-vis la population imaginale existante, s'est traduite par une augmentation de 94 pour cent (tableau 11). Au cours de la phase de régression, s'étendant de 1959 à 1963, les adultes, par contre, ont subi des baisses continues de population allant jusqu'à 86 pour cent (tableau 15); par ailleurs le taux de survie des chrysalides était généralement faible en raison de l'action du parasite I. conquisitor et de l'activité des oiseaux insectivores, deux facteurs qui, en l'occurrence, se sont révélés dépendants de la densité de leur hôte. Les mouvements d'immigration et d'émigration des adultes trouvent

explication dans les faits suivants: au cours de la période s'étendant de 1956 à 1958, il y eut invasion et multiplication d'A. argyrospilus dans tout le sud-ouest du Québec, ainsi que l'attestent les rapports annuels sur les conditions des insectes ravageurs; le verger expérimental, à l'instar des autres vergers, a été sujet à des invasions d'adultes en provenance de différents foyers de multiplication. En 1959 et 1960, les applications généralisées de traitements insecticides contre cet insecte, alors qu'il était déjà en régression, l'ont pratiquement éliminé dans tous les vergers commerciaux environnants, tandis que dans le verger expérimental, où était exclue toute lutte chimique, les densités d'A. argyrospilus sont demeurées plus statiques, mais le mouvement d'immigration des adultes a cessé et s'est transformé en celui d'émigration. Tel est donc l'exposé schématique des conditions qui ont prévalu au cours de cette multiplication de la tordeuse du pommier.

TABLEAU 22. (cf. page suivante)

Corrélation entre les taux de survie d'A. argyrosphilus à ses différents stades évolutifs et les indices du mouvement des populations

Génération Parcelle	Larves I-II / Oeufs S_0	Larves III-V / Larves I-II $S_{L I-II}$	Chrysalides / Larves III-V $S_{L III-V}$	Adultes / Chrysalides S_C
1957				
L	.833	.267	.450	.611
M	.821	.391	.344	.742
N	.815	.227	.540	.852
O	.870	.300	.533	.594
1958				
L	.873	.473	.088	.625
M	.943	.347	.103	.586
N	.741	.528	.057	.555
O	.760	.347	.071	.695
1959				
L	.833	.312	.074	.689
M	.891	.284	.077	.789
N	.851	.297	.087	.611
O	.870	.304	.086	.540
1960				
L	.935	.758	.345	.592
M	.967	.500	.256	.506
N	.956	.337	.320	.520
O	.943	.309	.334	.482
1961				
L	.852	.183	.625	.180
M	.867	.161	.411	.157
N	.885	.212	.392	.181
O	.851	.195	.555	.180
1962				
L	.888	.375	.233	.628
M	.933	.214	.400	.625
N	.894	.411	.128	.555
O	.882	.266	.125	.600
Coefficient de corrélacion	$r = -.087$	$r = .274$	$r = .343$	$r = .410^*$

*Significatif au seuil de 5%.

TABLEAU 22. (suite)

Corrélation entre les taux de survie d'A. argyrosipilus à ses différents stades évolutifs et les indices du mouvement des populations

Génération		Proportion des femelles	Fécondité moyenne annuelle	Oeufs observés/Oeufs calculés	Indice du mouvement de la population
Parcelle		P_F	F	S_A	I
1957	L	.40	113	1.74	4.81
	M	.52	97	.76	3.14
	N	.49	99	1.07	4.43
	O	.35	119	1.53	5.27
1958	L	.45	108	1.55	1.70
	M	.57	112	1.77	2.18
	N	.42	105	2.45	1.34
	O	.41	123	2.00	1.32
1959	L	.46	109	.310	.206
	M	.44	91	.516	.319
	N	.45	122	.768	.569
	O	.46	109	.890	.548
1960	L	.40	102	.554	3.28
	M	.47	71	.930	1.94
	N	.41	80	.908	1.60
	O	.42	75	.818	1.21
1961	L	.43	83	.141	.088
	M	.51	79	.341	.123
	N	.40	110	.216	.127
	O	.34	100	.279	.157
1962	L	.40	106	.155	.322
	M	.39	88	.061	.110
	N	.41	97	.142	.162
	O	.48	117		.140
Coefficient de corrélation		$r = .017$	$r = .194$	$r = .559^{**}$	

**Significatif au seuil de 1%.

V. INTERPRETATION STATISTIQUE DES DONNEES ECOLOGIQUES

Un dernier aspect de cette étude a trait à l'interprétation des données écologiques envisagée sous l'angle de la statistique. Comme cette étude était basée sur la méthode d'échantillonnage, il a fallu nécessairement se conformer à certaines normes de la biométrie*. Sans décrire ici les techniques détaillées des échantillonnages, nous essaierons de déterminer le genre de distribution propre aux différents stades évolutifs d'A. argyrospilus; ces connaissances, une fois acquises, permettent d'envisager les transformations à apporter aux données recueillies pour qu'elles puissent être soumises à l'analyse de variance. Enfin l'analyse de variance met en évidence les différences de population pouvant se rencontrer tant à l'intérieur des arbres qu'entre les arbres et les parcelles.

Répartition d'A. argyrospilus.— Un premier examen portant sur les estimés numériques des ooplaques, des larves et des chrysalides révèle que la variance, S^2 , est parfois égale, mais le plus souvent supérieure à la moyenne, \bar{x} (tableaux 26-28); cette caractéristique suggère que la répartition des individus, à ces stades de développement, s'écarte de la distribution normale pour se rapprocher soit d'une distribution binomiale

*Nous tenons à mentionner ici l'assistance reçue du statisticien C. Reimer qui, lors de la planification de ces travaux de recherches, est venu passer quelque temps sur les lieux et nous a fourni de judicieux conseils. M. Reimer était, jusqu'à son décès survenu en 1959, attaché au Service de Recherches statistiques du Ministère de l'Agriculture du Canada, à Ottawa.

négative, soit d'une distribution de Poisson. - La distribution binomiale négative est également connue comme distribution de Pascal (Gurland, 1957). - Après l'ajustement des fréquences observées à l'un et l'autre de ces modèles, le critérium X^2 est utilisé comme test de comparaison et permet d'établir quelle distribution hypothétique présente le plus de similitude à la distribution observée. Les fréquences théoriques des ooplaques, des larves et des chrysalides, en regard des fréquences observées, sont présentées aux tableaux 23-25. Les données originelles ont été ajustées conformément à la loi de Poisson à l'aide des équations suivantes qui sont formulées, entre autres, par Croxton (1959):

$$\begin{aligned}
 F &= e^{-\bar{x}} \times N && \text{pour } x = 0 \\
 F &= e^{-\bar{x}} \times \bar{x}/1 \times N && \text{pour } x = 1 \\
 F &= e^{-\bar{x}} \times \bar{x}/1 \times \bar{x}/2 \times N && \text{pour } x = 2 \text{ etc.}
 \end{aligned}$$

F désigne la fréquence théorique ou calculée; e, la base des logarithmes népériens; x, le nombre d'individus par échantillon; \bar{x} , la moyenne des x et N, le nombre total d'échantillons. L'ajustement effectué en relation avec la distribution de Pascal, $(q - p)^{-k}$, a pu être réalisé par la méthode des deux premiers moments, $\bar{x} = kp$; $S^2 = kp(1+p)$, et en suivant les normes exposées par Anscombe (1949) et Gurland (1959); p désigne la probabilité de trouver un individu dans l'un des échantillons prélevés et q, la probabilité de n'en point trouver. Enfin le test X^2 ou de comparaison consiste à faire la sommation des $(F - f)^2/F$, où F et f représentent respectivement la fréquence théorique et la fréquence observée. Dans ce test, les degrés de liberté, déterminés selon le nombre de paramètres,

TABLEAU 23.

Distribution des ooplaques d'A. argyrosphilus selon les fréquences obtenues dans le verger et ajustées d'après les modèles de Poisson et de Pascal

Nombre d'ooplaques	Fréquences observées (f)	Fréquences calculées (F)	
		Poisson	Pascal
par 25 bourgeons 1957-1960			
0	952	924.2	949.4
1	241	286.5	246.3
2	51	44.4	52.2
3	16	4.6	12.1
$\bar{x} = .310$ $S^2 = .371$	N = 1260	$\chi^2 = 21.94$ P < .05	$\chi^2 = 1.41$ P > .05
par 50 bourgeons 1961			
0	151	140.6	148.1
1	104	115.6	107.1
2	39	47.5	45.1
3	23	13.0	14.5
4	3	2.6	5.2
		15.6	19.7
$\bar{x} = .822$ $S^2 = .934$	N = 320	$\chi^2 = 6.96$ P < .05	$\chi^2 = 2.99$ P > .05

TABLEAU 24.

Distribution des larves âgées d'A. argyrosphilus selon les fréquences obtenues dans le verger et ajustées d'après les modèles de Poisson et de Pascal

Nombre de larves	Fréquences observées (f)	Fréquences calculées (F)	
		Poisson	Pascal
par 25 bouquets de feuilles 1958-1960			
0	3	.2	1.1
1	5	1.3	5.3
2	10	5.0	13.4
3	21	13.5	24.6
4	41	27.0	36.5
5	47	43.4	46.4
6	51	58.1	52.3
7	60	66.7	53.7
8	53	67.0	51.0
9	44	59.8	45.4
10	35	48.0	38.3
11	30	35.0	30.8
12	20	23.5	23.8
13	16	14.5	17.7
14	11	8.3	12.8
15	13	4.5	9.0
16	8	2.2	6.1
17	3	1.1	4.1
18	6	.5	2.7
19	2	.2	1.7
20	1	.1	3.3
		4.1	11.8
$\bar{x} = 8.031$		$\chi^2 = 200.32$	$\chi^2 = 9.84$
$S^2 = 13.776$		$P < .05$	$P > .05$
par 50 bouquets de feuilles 1962			
0	31	20.0	30.0
1	39	41.5	41.0
2	40	43.2	35.0
3	19	30.0	24.0
4	10	15.7	14.4
5	14	6.5	7.9
6	4	2.3	4.0
7	1	.7	2.0
8	2	.2	1.7
		3.2	3.7
$\bar{x} = 2.081$		$\chi^2 = 25.70$	$\chi^2 = 8.07$
$S^2 = 3.175$		$P < .05$	$P > .05$

TABLEAU 25.

Distribution des chrysalides d'A. argyrospilus selon les fréquences obtenues dans le verger et ajustées d'après les modèles de Poisson et de Pascal

Nombre de chrysalides	Fréquences observées (f)	Fréquences calculées (F)	
		Poisson	Pascal
par 25 bouquets de feuilles 1957-1960			
0	295	255.6	294.0
1	231	263.3	227.7
2	112	135.6	116.4
3	48	46.5	49.3
4	18	12.0	18.7
5	10	2.5	6.6
6	1	.4	2.2
7	1	.1	1.1
		15.0	9.9
$\bar{x} = 1.03$		$\chi^2 = 32.19$	$\chi^2 = .96$
$s^2 = 1.37$		$P < .05$	$P > .05$
par 30 bouquets de feuilles 1961			
0	8	9.7	
1	32	27.1	
2	33	38.1	
3	36	35.6	Ne s'applique pas: S^2 \bar{x}
4	30	25.0	
5	9	14.0	
6	7	6.5	
7	4	2.6	
8	1	0.9	
		10.0	
$\bar{x} = 2.81$		$\chi^2 = 5.0$	
$s^2 = 2.78$		$P > .05$	
par 50 bouquets de feuilles 1962			
0	105	105.9	Ne s'applique pas: S^2 \bar{x}
1	46	43.7	
2	7	9.0	
3	2	1.2	
$\bar{x} = .412$		$\chi^2 = 1.11$	
$s^2 = .405$		$P > .05$	

se chiffrent à 3, tandis que le seuil minimum de probabilité s'établit à 5 pour cent. A l'examen des résultats qui sont présentés aux tableaux 26 et 27, on constate que les fréquences obtenues, lors des échantillonnages des ooplaques et des larves âgées, correspondent très bien à une distribution de Pascal ou binomiale négative, mais non au modèle de Poisson. Chez les chrysalides, comme la variance a une valeur sensiblement égale à la moyenne, il s'ensuit que les fréquences obtenues suivent tantôt la loi de Pascal (tableau 28, 1957 à 1960) et tantôt la loi de Poisson (1961 et 1962). De façon générale, cependant, on peut conclure que la répartition de l'insecte aux stades d'oeufs, de larves et de chrysalides s'ajuste principalement à une distribution binomiale négative. Cette distribution est souvent décrite comme 'contagieuse' et traduit, en fait, un phénomène d'aggrégation qui est commun chez les populations d'insectes (Waters, 1959). Dans le cas d'A. argyrospilus, l'aggrégation des individus résulte principalement des oeufs qui sont déposés en groupe ou ooplaque; de plus, lors des échantillonnages, nous avons observé assez souvent la présence de deux ooplaques localisées à faible distance l'une de l'autre, laissant supposer qu'elles avaient été déposées par la même femelle.

Transformation des données observées.- Les distributions de Poisson ou de Pascal impliquent une corrélation entre la variance et la moyenne; de ce fait, les données observées qui s'ajustent à ces modes de distribution et qui doivent être soumises à l'analyse de variance sont sujettes à certaines corrections afin de 'stabiliser' la variance. Les transformations racine carrée et logarithmique, qui sont souvent recommandées dans ces cas, ont été appliquées aux données se rapportant aux ooplaques,

TABLEAU 26.

La moyenne et la variance des échantillonnages des ooplaques d'A. argyrosphilus
effectués de 1957 à 1962

Echantillonnage	Données observées		Données ajustées $\sqrt{x + 1}$		Données ajustées $\log x + 2$	
	Moyenne	Variance	Moyenne	Variance	Moyenne	Variance
1	.090	.095	1.04	.0154	.317	.0027
2	.381	.436	1.15	.0551	.363	.0105
3	.344	.325	1.14	.0491	.359	.0086
4	.581	.718	1.22	.0932	.392	.0156
5	.500	.537	1.19	.0728	.382	.0124
6	.225	.249	1.08	.0394	.335	.0064
7	.244	.259	1.10	.0397	.342	.0070
8	.812	.902	1.30	.1104	.427	.0034
9	.162	.198	1.06	.0300	.328	.0052
	r = .992		r = .986		r = .348	
	P < .01		P < .01		P > .05	

TABLEAU 27.

La moyenne et la variance des échantillonnages des larves âgées d'A.argyrosphilus, effectués de 1957 à 1963

Echantillonnage	Données observées		Données ajustées $\sqrt{x + 1}$		Données ajustées $\log x + 1$	
	Moyenne	Variance	Moyenne	Variance	Moyenne	Variance
1	1.571	1.494	1.557	.148	.356	.0501
2	8.919	15.712	3.087	.453	.963	.0283
3	7.717	10.236	2.982	.290	.934	.0271
4	10.753	31.042	3.335	.635	1.020	.0455
5	6.725	9.924	2.715	.329	.843	.0472
6	4.894	13.520	2.311	.439	.678	.0921
7	4.419	8.671	2.265	.288	.685	.0445
8	2.081	3.175	1.684	.244	.415	.0680
9	.637	.818	1.239	.102	.160	.0322
10	.769	1.553	1.271	.154	.174	.0542
	r = .903 P < .01		r = .861 P < .01		r = -.214 P > .05	

TABLEAU 28.

La moyenne et la variance des échantillonnages de chrysalides d'A. argyrospilus
effectués de 1958 à 1963

Echantillonnage	Données observées		Données ajustées $\sqrt{x + 1}$		Données ajustées $\log x + 1$	
	Moyenne	Variance	Moyenne	Variance	Moyenne	Variance
1	.594	.579	1.23	.079	.159	.0354
2	.575	.532	1.23	.074	.157	.0333
3	.881	.967	1.33	.109	.223	.0427
4	.750	.687	1.29	.090	.654	.0383
5	2.112	1.850	1.72	.152	.447	.0435
6	1.331	1.346	1.48	.137	.314	.0476
7	2.806	2.781	1.90	.187	.534	.0440
8	.975	.912	1.37	.108	.247	.0426
9	.412	.405	1.16	.058	.115	.0273
10	.219	.208	1.09	.033	.063	.0167
	r = .901 P < .01		r = .903 P < .01		r = .392 P > .05	

aux larves âgées et aux chrysalides. Les variances et les moyennes des données originelles ainsi que celles des données transformées apparaissent aux tableaux 26-28; en se référant au coefficient de corrélation, r , calculé dans chacun des cas, on constate que seules les transformations $\log x + 2$ pour les ooplaques et $\log x + 1$ pour les larves et les chrysalides apportent suffisamment de disparité entre la variance et la moyenne pour que les résultats puissent être soumis à l'analyse de la variance.

Analyse de la variance.- Pour connaître le degré d'homogénéité dans la répartition de l'insecte à travers le verger expérimental ainsi qu'entre les arbres et sur les arbres, nous avons recours à une analyse comparative des variabilités des échantillons. Un modèle de cette analyse est donné au tableau 29, tandis que les résultats obtenus, après transformation des données, sont colligés au tableau 30. Les analyses de variance démontrent, en premier lieu, que l'insecte, à ses différents stades et tout au cours de la pullulation, était plutôt uniformément distribué dans tout le verger expérimental puisque les variations de population émanant des différentes parcelles sont rarement significatives. Par contre, les variations de population notées d'un arbre à l'autre, s'avèrent plus importantes et constituent un fait assez constant principalement chez les populations larvaires. Considérant la distribution de l'insecte sur l'arbre lui-même, les analyses révèlent des densités uniformes relativement aux quatre points cardinaux, mais des densités qui ont tendance à être plus élevées dans la partie supérieure de l'arbre; la ligne de démarcation entre l'étage inférieur et supérieur

des arbres étant fixée à quelque six pieds du sol, on constate, par exemple, que la proportion des populations larvaires est en moyenne de 55 pour cent à l'étage supérieur et de 45 pour cent à l'étage inférieur.

Ainsi, d'après ces considérations d'ordre statistique, il ressort que la distribution des principaux stades évolutifs d'A. argyropilus s'ajuste à une distribution binomiale négative et que les estimés des populations, après transformation logarithmique, peuvent être soumises à l'analyse de la variance. Cette dernière analyse révèle que l'insecte est plutôt uniformément réparti sur toute l'étendue du verger, mais que des différences significatives de population, notées principalement chez les larves âgées, prennent place entre les arbres de même qu'entre les étages inférieur et supérieur des arbres.

TABLEAU 29.

Modèle d'une analyse de variance portant sur la densité d'une population
 établie après examen d'un total de 160 échantillons de
 25 bourgeons chacun*

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen théorique
<u>Entre les arbres</u>		
Parcelles (P.)	3	$\sigma_r^2 + 8\sigma_a^2 + 40\sigma_b^2$
Arbres dans les parcelles (A.)	16	$\sigma_r^2 + 8\sigma_a^2$
<u>Sur les arbres</u>		
Niveaux (N.)	1	$\sigma_r^2 + 80\sigma_l^2$
Quadrants (Q.)	3	$\sigma_r^2 + 40\sigma_q^2$
N. X Q.	3	$\sigma_r^2 + 20\sigma_{lq}^2$
<u>Résiduel</u>		
P. X N.	3	133 σ_r^2
P. X Q.	9	
P. X N. X Q.	9	
A. X B. X L.	16	
A. X B. X Q.	48	
A. X L. X Q.	48	

*Les échantillons sont prélevés sur 5 arbres, déterminés au hasard dans chacune des 4 parcelles, et à raison de 8 échantillons par arbre selon les quadrants nord sud est et ouest du haut et du bas de l'arbre.

TABLEAU 30.

Importance des variations de population d'A. argyrospilus entre les différents sites d'échantillonnage et déterminée d'après l'analyse de variance des données corrigées

Génération et Stade	Parcelles L-M-N-O	Arbres	Niveaux (haut et bas des arbres)	Quadrants N-S-E-O	Niveaux X Quadrants
1958					
Ooplaques	-	-	-	-	-
Larves III-V	**	*	**	-	-
Chrysalides	-	**	*	-	-
1959					
Ooplaques	-	*	-	-	-
Larves III-V	-	**	**	*	**
Chrysalides	-	-	-	-	-
1960					
Ooplaques	-	-	-	*	-
Larves III-V	-	**	-	-	-
Chrysalides	-	-	*	-	-
1961					
Ooplaques	-	-	**	*	**
Larves III-V	-	**	**	-	-
Chrysalides	**	-	-	-	-
1962					
Ooplaques	-	-	-	-	-
Larves III-V	**	-	*	-	-
Chrysalides	-	*	-	-	-

Le tiret indique que les différences de populations ne sont pas significatives;

*, des différences de population significatives au seuil de 5 pour cent;

** , des différences significatives au seuil d'un pour cent.

VI. RESUME ET CONCLUSIONS

Dans la première partie de ce travail, nous signalons qu'Archips argyrospilus (Wlk.) se classe parmi les principaux tortricidés phytophages en Amérique du Nord et que l'espèce, désignée alternativement sous les noms de Retinia argyrospila, Tortrix furvana, Tortrix v-signata, Lozotaenia furvana et Cacoecia argyrospila, a été reconnue comme ravageur d'importance économique dès la fin du siècle dernier. Cet insecte infeste principalement les essences ligneuses de la famille des Rosacées qui comprend, entre autres, les pommiers, poiriers, abricotiers, pruniers, framboisiers, etc.; il pullule également sur plusieurs essences forestières, tels les bouleaux, les peupliers, les chênes, etc. Son aire de répartition semble s'élargir et s'étendre continuellement, comme le prouve une invasion récente et très dévastatrice signalée dans les vergers de citrus en Californie. Les pullulations sont intermittentes et généralement soudaines, tandis que l'importance des dégâts peut aller jusqu'à la défoliation complète des arbres.

De 1956 à 1963, nous avons étudié le comportement biologique et écologique de cette espèce dans une pommeraie du sud-ouest du Québec. Les observations portant sur sa biologie ont d'abord permis de déterminer avec précision son cycle évolutif. Ainsi, de façon générale, les larves éclosent vers le milieu de mai, soit à l'époque où les pommiers sont aux stades phénologiques du 'bouton vert avancé' et du 'bouton rose'. Les larves s'attaquent d'abord aux bourgeons en voie de développement, puis exercent leurs ravages sur les fleurs, les feuilles et les fruits.

La durée moyenne du développement larvaire varie annuellement de 35 à 48 jours et est fonction, entre autres, de conditions de la température. La nymphose prend place principalement pendant la dernière quinzaine de juin, tandis que l'éclosion des adultes s'échelonne de la fin de juin au 20 juillet. La durée moyenne du stade nymphal est de 12 jours et la longévité des adultes, 9 jours. La période d'oviposition débute quatre ou cinq jours après la sortie des femelles, soit au tout début de juillet et elle se prolonge jusqu'à la fin de ce mois. Les femelles pondent une centaine d'oeufs groupés ordinairement en deux ooplaques. A. argyrosphilus n'a qu'une génération par année et passe l'hiver au stade d'oeufs; la phase embryonnaire comporte ainsi une diapause hivernale qui s'étend sur plus de 300 jours.

Les études sur la dynamique des populations naturelles d'A. argyrosphilus ont permis d'établir des tables de survie pour sept générations successives qui s'intègrent dans la durée complète d'une pullulation. Ces tables mettent d'abord en évidence les fluctuations saisonnières de population en rapport avec les facteurs de régulation exerçant leur action à chacun des stades évolutifs. Chez les oeufs, les réductions numériques sont relativement faibles, ne variant annuellement que de 6 à 18 pour cent; elles sont dues principalement à la dessiccation, à la mortalité embryonnaire ainsi qu'au délogement des ooplaques de leur substrat. Les populations de jeunes larves, par contre, subissent d'importantes réductions qui sont de l'ordre de 58 à 81 pour cent et qui sont attribuables, en premier lieu, à la dispersion et, en second lieu, à l'action du froid. Chez les larves âgées,

les mortalités annuelles varient de 53 à 92 pour cent; parmi les facteurs de régulation, on note l'action prédatrice des oiseaux, la dispersion, les insectes parasites et prédateurs. Les facteurs trophiques, par ailleurs, ne semblent avoir eu aucun effet évident sur les réductions des populations larvaires. A l'état de chrysalides, les densités sont réduites annuellement dans une proportion de 30 à 82 pour cent, par suite, principalement, de l'action des oiseaux, des prédateurs et du parasite I. conquisitor. Chez les adultes, une première diminution de population résulte de la prédominance des mâles sur les femelles; cependant, les fluctuations numériques les plus importantes, à ce stade, varient de -94 à +86 pour cent et sont attribuables à la migration.

Comme il est démontré par une série d'analyses de régression, les facteurs de régulation qui ont joué un rôle prépondérant sur le mouvement général des populations aussi bien durant la phase de pullulation (1957-1959) que durant la phase de régression (1959-1963) sont, d'une part, les migrations des adultes et, d'autre part, les antagonistes naturels des chrysalides, notamment les oiseaux et le parasite I. conquisitor. Les mouvements d'immigration et d'émigration des adultes ont résulté des conditions d'environnement, tandis que les facteurs de régulation chez les chrysalides se sont révélés dépendants, dans une bonne mesure, de la densité de l'hôte.

L'interprétation statistique des données écologiques accumulées révèle que la distribution des principaux stades évolutifs d'A. argyrosipilus s'ajuste à une distribution binomiale négative. En outre, l'analyse de

la variance, portant sur les valeurs logarithmiques des estimés des populations, démontre que l'insecte était plutôt uniformément réparti dans chacune des parcelles du verger expérimental, mais que des différences significatives de population, notées principalement chez les larves âgées, prenaient place entre les arbres ainsi qu'entre la partie inférieure et supérieure des arbres.

VII. REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma gratitude au Docteur E.J. LeRoux, Professeur au Collège Macdonald, pour l'assistance et les précieux conseils qu'il m'a fournis tout au cours de la réalisation de ce travail.

Mes remerciements s'adressent également à M. A.A. Beaulieu, Directeur de la Station de Recherches de St-Jean, où ces études ont été poursuivies, ainsi qu'aux aides-entomologistes et secrétaire de cette Station, MM. L.-G. Simard et A. Clément et Mme Y. Bonneau dont la collaboration m'a été très précieuse dans la réalisation matérielle de ce travail.

VIII. BIBLIOGRAPHIE

- Aldrichi, J.M. et R.T. Webber. 1924. The North American species of parasitic two-winged flies belonging to the genus Phorocera and allied genus. United States Nat. Mus., Proc. 63: 76.
- Anonyme. 1952. Liste officielle des noms français des insectes d'importance économique au Canada. Rapp. Soc. Québec Prot. Pl. Suppl. (1951): 73 p.
- Anscombe, F.J. 1949. The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. Biometrics 5: 165-173.
- Balch, R.E. et F.T. Bird. 1944. A disease of the European spruce sawfly, Gilpinia hercyniae (Htg.) and its place in natural control. Sci. Agr. 25: 65-80.
- Barnes, W. et J. McDunnough. 1917. Check list of the Lepidoptera of Boreal America. pp. 176-177. Herald Press, Decatur, Illinois.
- Beaulieu, A.A. 1941. L'enrouleuse ou tordeuse des feuilles du pommier. Minist. Agr. Canada, Div. Ent. pp. 1-7. Pamphlet autocopié.
- Bernard, F. 1951. Super-famille des Chalcidoidea. In P.P. Grassé, Traité de Zoologie, Masson et Cie Paris. Tome X, fasc. 1: 947-948.
- Blatchley, W.S. 1926. Heteroptera of eastern North America. The Nature Publishing Company, Indianapolis; 1087 p.
- Brittain, W.H. 1914. Report from the Okanagan district: insect pests of the year in the Okanagan. Proc. Ent. Soc. British Columbia 4: 15.
- Burgess, A.F. et S.S. Crossman. 1923. Imported insect enemies of the gipsy moth and the brown-tail moth. United States Dept. Agr. Tech. Bull. 86: 52-67.
- Caesar, L. 1915. Insects of the season in Ontario. Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 45 (1914): 42-49.
- Caesar, L. 1916. Leaf-rollers attacking apples. Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 46 (1915): 163-178.
- Chapman, R.N. 1931. Animal ecology with especial reference to insects. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, London. 464 p.

- Chapman, P.J., G.W. Pearce et A.W. Avens. 1941. The use of petroleum oil as insecticides. III. Oil deposit and the control of the fruit tree leafroller and other apple pests. J. Econ. Ent. 34: 639-647.
- Childs, L. 1917. Further observations on the control of the fruit tree leaf roller in the Hood River Valley. Oregon State Coll. Agr. Expt. Sta. Bull. 141: 17-27.
- Collins, D.L. et M.W. Nixon. 1930. Responses to light of the bud moth and leaf roller. New York Agr. Expt. Sta. (Geneva) Bull. 583: 1-32.
- Couturier, A. 1938. Contribution à l'étude biologique de Podisus maculiventris Say, prédateur américain du doryphore. Ann. des Epiphyties et de Phytogénétique 4: 95-165.
- Croxton, F.E. 1959. Elementary statistics with applications in medicine and biological sciences. Dovers Publications, Inc. New York, N.Y.; iv + 376 p.
- Daviault, L. 1950. Les parasites de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana Clem.) dans la province de Québec. Rapp. Soc. Québec Prot. Pl. 31 (1948-49): 41-47.
- Dever, D.A. 1954. Identification of the larvae of the more important insect pests of sour cherry in Wisconsin. Wisconsin Trans. Acad. Sci. 43: 83-88.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol. 34: 238-314.
- Dowden, P.B., W.D. Buchanan et V.M. Carolin. 1948. Natural control factors affecting the spruce budworm. J. Econ. Ent. 41: 457-464.
- Dowden, P.B. et V.M. Carolin. 1950. Natural control factors affecting the spruce budworm in the Adirondacks during 1946-48. J. Econ. Ent. 43: 774-783.
- Dyar, H.G. 1902. Descriptions of the larvae of some moths from Colorado. Proc. United States Nat. Mus. 25: 400.
- Ebeling, W. 1959. Subtropical fruit pests. Univ. of California, Division of Agricultural Sciences; 436 p.
- Fernald, C.H. 1883. A synonymical catalogue of the described Tortricidae of North America north of Mexico. Trans. Amer. Ent. Soc. 10: 12.
- Flint, W.P. et J.H. Bigger. 1926. Control of the fruit tree leaf roller with lubricating oil emulsion. J. Econ. Ent. 19: 49-52.

- Forbes, W.T.M. 1923. The Lepidoptera of New York and neighboring states. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta., Mem. 68: 497.
- Freeman, T.N. 1958. The Archipinae of North America (Lepidoptera: Tortricidae). Canadian Ent., Suppl. 7: 10, 24-25, 68-69.
- Gill, J.B. 1913. The fruit-tree leaf roller. United States Dept. Agr., Bur. Ent. Bull. 116, Part 5: 91-110.
- Gillette, C.P. 1892. Observations upon injurious insects, season of 1891. Colorado Agr. Expt. Sta. Bull. 19: 1-19.
- Gillette, C.P. et G.P. Weldon. 1912. The fruit-tree leaf-roller in Colorado. Office of the State Entomologist, Colorado. Circ. 5: 1-44.
- Greenwood, D.E. 1943. Life history studies of six species of leaf rollers infesting apple in western New York. Ph. D. Thesis. Univ. of Cornell, Ithaca, New York.
- Gurland, J. 1957. Some interrelations among compound and generalized distributions. Biometrika 44: 265-268.
- Gurland, J. 1959. Some applications of the negative binomial and other contagious distributions. Amer. J. Public Hlth. 49: 1388-1399.
- Hall, J.A. 1934. Apple leaf rollers in Ontario. Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 64 (1933): 21-31.
- Harcourt, D.G. 1963. Major mortality factors in the population dynamics of the diamondback moth, Plutella maculipennis (Curt.) (Lepidoptera: Plutellidae). In E.J. LeRoux et al., Population dynamics of agricultural and forest insect pests. Ent. Soc. Canada, Mem. 32: 55-66.
- Harman, S.W. 1928. The fruit tree leaf roller in western New York. New York State Agr. Expt. Sta. (Geneva) Bull. 561: 4.
- Herrick, G.W. 1912. The fruit-tree leaf-roller. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Bull. 311: 279-292.
- Herrick, G.W. 1917. The fruit-tree leaf-roller in New York State. Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 47 (1916): 132-137.
- Herrick, G. et R.W. Leiby. 1915. The fruit-tree leaf-roller. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta., Bull. 367: 247-279.
- Knull, J.N. 1932. Observations on three important forest insects. J. Econ. Ent. 25: 1199-1201.

- Landis, B.J. 1937. Insect hosts and nymphal development of Podisus maculiventris Say and Perillus bioculatus F. (Hemiptera, Pentatomidae). Ohio J. of Sci. 37: 252-259.
- Lavoie, J.H. 1915. Guide de l'arboriculteur. Minist. Agr. Québec, Bull. 16: 94.
- Leius, K. 1960. Attractiveness of different food and flowers to the adults of some hymenopterous parasites. Canadian Ent. 92: 369-376.
- Leius, K. 1961. Influence of food on fecundity and longevity of adults of Itopectis conquisitor (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Canadian Ent. 93: 771-780.
- Leonard, M.D. 1928. A list of the insects of New York with a list of the spiders and certain other allied groups. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem. 101: 569.
- LeRoux, E.J. et C. Reimer. 1959. Variation between samples of immature stages, and of mortalities from some factors, of the eye-spotted bud moth, Spilonota ocellana (D. & S.) (Lepidoptera: Olethreutidae), and the pistol casebearer, Coleophora serratella (L.) (Lepidoptera: Coleophoridae), on apple in Quebec. Canadian Ent. 91: 428-499.
- LeRoux, E.J., R.O. Paradis et M. Hudon. 1963. Major mortality factors of the eye-spotted bud moth, the pistol casebearer, the fruit-tree leaf roller and the European corn borer. In E.J. LeRoux et al., Population dynamics of agricultural and forest insect pests. Ent. Soc. Canada, Mem. 32: 67-82.
- MacKay, M.R. 1962. Larvae of the North American Tortricidae (Lepidoptera: Tortricidae). Canadian Ent. Suppl. 28: 49-50, 131-133.
- Maheux, G. 1924. Insects of the season in Quebec in 1923. Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 54 (1923): 73.
- Maltais, J.B., A.A. Beaulieu et C.E. Petch. 1943. Insects of the season in Quebec. Canadian Insect Pest Rev. 21: 29.
- McDunnough, J. 1939. Check list of the Lepidoptera of Canada and the United States of America. Part 2. Microlepidoptera. S. California Acad. Sci. Mem. 2: 56-57.
- McGugan, B.M. et J.R. Blais. 1959. Spruce budworm parasite studies in northwestern Ontario. Canadian Ent. 91: 758-783.
- Meyrick, E. 1913. Lepidoptera Heterocera, Fam. Tortricidae. In P. Wytzman, Genera Insectorum, fasc. 149: 25.

- Milne, A. 1962. On a theory of natural control of insect population. J. Theoret. Biol., 3: 19-50.
- Morrill, A.W. 1906. Some observations on the spined soldier bug. United States Dept. Agr. Bur. Ent. Bull. 60: 155-161.
- Morris, R.F. (editor). 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. Ent. Soc. Canada, Mem. 31: 332 p.
- Morris, R.F. et C.A. Miller. 1954. The development of life tables for the spruce budworm. Canadian J. Zool. 32: 283-301.
- Moss, W.W. 1960. Description and mating behaviour of Allothrombium lerouxii, new species, (Acarina: Trombidiidae), a predator of small arthropods in Quebec apple orchards. Canadian Ent., 92: 898-905.
- Muesebeck, C.F.W. et S.M. Dohanian. 1927. A study of hyperparasitism, with particular reference to the parasites of Apanteles melanoscelus (Ratzeburg). United States, Dept. Agr., Dept. Bull. 1487: 35 p.
- Muesebeck, C.F.W., H.K. Krombein, et H.K. Townes. 1951. Hymenoptera of America north of Mexico. United States Dept. Agr., Agr. Monogr. 2: 211 et 550.
- Nicholson, A.J. 1958. Dynamics of insect populations. Ann. Rev. Ent., 3: 107-136.
- Packard, A.S. 1870. The V-marked tortrix. Massachusetts Board of Agr. Rept. Sec. 17: 238-239.
- Paradis, R.O. 1957. Fruit and ornamental insects in southwestern Quebec in 1956. Canadian Insect Pest Rev. 35: 88.
- Paradis, R.O. 1960. Répression de la tordeuse du pommier, Archips argyrospilus (Wlk.) dans le sud-ouest du Québec. Rapp. Soc. Québec Prot. Pl. 41 (1959): 76-82.
- Paradis, R.O. 1962(A). Essais de traitements insecticides pour la répression simultanée du charançon de la prune, Conotrachelus nenuphar (Hbst.) et de la tordeuse du pommier, Archips argyrospilus (Wlk.). Rapp. Soc. Québec Prot. Pl. 42 (1960): 14-19.
- Paradis, R.O. 1962(B). Essai d'analyse des facteurs de mortalité chez Archips argyrospilus (Wlk.) (Lépidoptères: Tortricidae). Ann. Soc. ent. Québec 6 (1960): 59-69.
- Paradis, R.O. et E.J. LeRoux. 1962. A sampling technique for population and mortality factors of the fruit-tree leaf roller, Archips argyrospilus (Wlk.) (Lepidoptera: Tortricidae), on apple in Quebec. Canadian Ent. 94: 561-573.

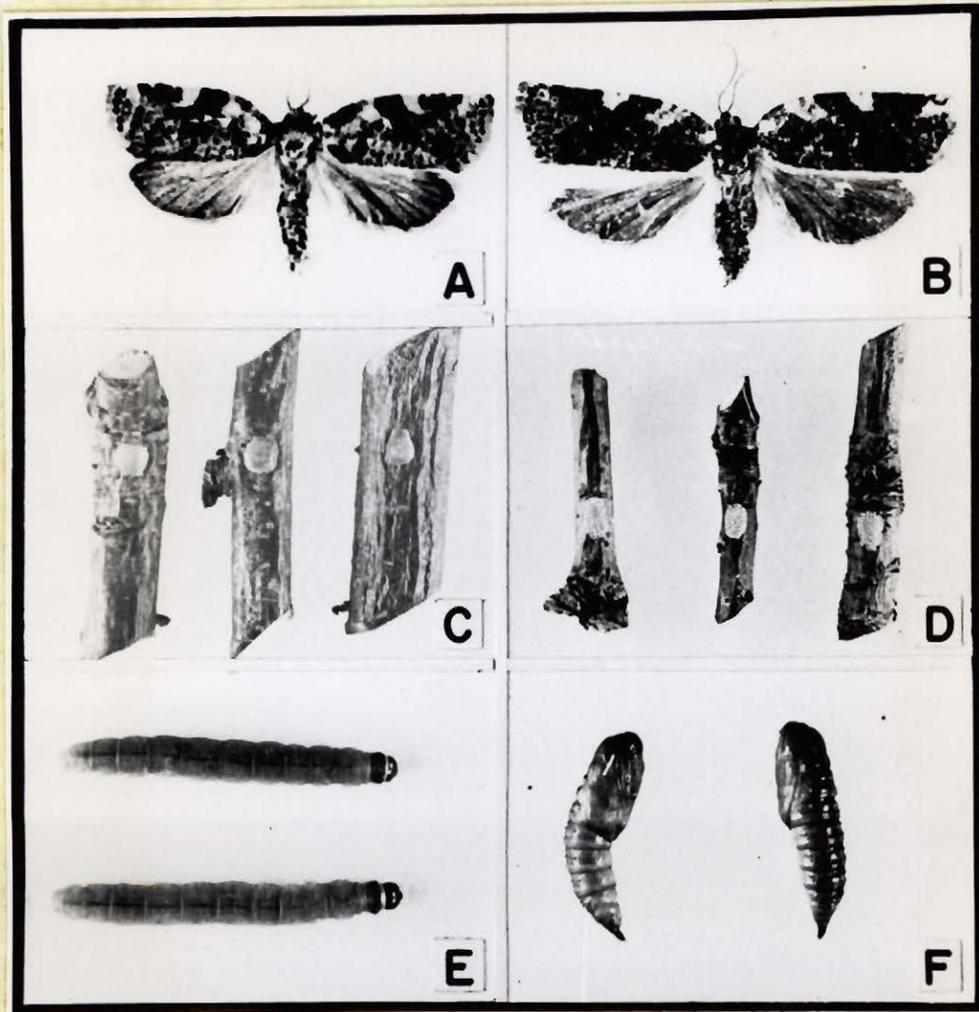
- Paradis, R.O. et B. Parent. 1959. Fruit and ornamental insects in southwestern Quebec in 1958. Canadian Insect Pest Rev. 37: 87.
- Peck, O. 1963. A catalogue of the nearctic Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera). Canadian Ent. Suppl. 30: 662-663.
- Petch, C.E. 1915. Orchard sprays. Rept. Pomol. Soc. Quebec (1914): 17.
- Petch, C.E. 1916. Insects injurious to fruit in Quebec during 1915. Rept. Pomol. Soc. Quebec (1915): 51.
- Petch, C.E. 1942. The fruit tree leaf roller in Quebec. Canada Dept. Agr., Div. Ent. pp. 1-2. Pamphlet autocopié.
- Petch, C.E. et al. 1941. Insects of the season 1940 in Quebec. Canadian Insect Pest Rev. 19: 27.
- Peterson, A. 1951. Larvae of insects. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera. Edwards Bros. Inc., Ann Arbor, Michigan. 2nd ed.: 111 et 174.
- Pettit, R.H. et Ray Hutson. 1931. The insect situation in Michigan Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 61 (1930): 33-38.
- Putman, W.L. 1935. Notes on the hosts and parasites of some lepidopterous larvae. Canadian Ent. 67: 105-110.
- Regan, W.S. 1923. The fruit-tree leaf-roller in the Bitter Root Valley. Montana Agr. Expt. Sta. Bull. 154: 57 p.
- Robinson, C.T. 1869. Notes on American Tortricidae. American Ent. Soc. Trans. 2: 265.
- Roehrich, R. 1962. Contribution à l'étude écologique des populations de la tordeuse du pêcher (Gropholita molesta Busck) dans la région aquitaine. Ann. des Epiphyties (hors série): 114 p.
- Schaffner, J.V. 1959. Microlepidoptera and their parasites reared from field collections in the northeastern United States. United States Dept. Agr., Misc. Pub. 767: 67-68.
- Schvester, D. 1957. Contribution à l'étude écologique des Coléoptères scolytides. Essai d'analyse des facteurs de fluctuation des populations chez Ruguloscolytus rugulosus Muller 1818. Paris, Ann. Inst. Nat. Res. Agr. (hors série): 162 p.
- Smith, H.S. 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities. J. Econ. Ent. 28: 873-898.

- Spuler, A. 1923. The orchard leaf roller. Washington Agr. Expt. Sta. Bull. 172: 3-9.
- Stedman, J.M. 1906. The fruit-tree leaf-roller. Missouri Agr. Exp. Sta. Bull. 71: 21 p.
- Stultz, H.T. 1962. Fruit-tree leaf roller, Archips argyrospilus (Wlk.). Canadian Insect Pest Rev. 40: 105.
- Thompson, W.R. 1956. The fundamental theory of natural and biological control. Ann. Rev. Ent., 1: 379-402.
- Tothill, J.D. et L.S. McLaine. 1916. The introduction and establishment in Canada of the natural enemies of the brown-tail and gipsy moths. Agr. Gazette of Canada 3: 20-25, 111-116.
- Townes, H.K. 1944. A catalogue and reclassification of the Nearctic Ichneumonidae (Hymenoptera); Part I. The subfamilies Ichneumoninae, Tryphoninae, Cryptinae, Phaeogeninae, and Lissonotinae. Amer. Ent. Soc. Mem. 11: 71-77, 128-129.
- Townes, H. et M. Townes. 1959. Ichneumon-flies of America north of Mexico: 1. Subfamily Metopiinae. United States Nat. Mus. Bull. 216: 175-219; 284-298.
- Townes, H. et M. Townes. 1960. Ichneumon - flies of America north of Mexico: 2. Subfamilies Ephialtinae, Xoridinae, Acaenitinae. United States Nat. Mus. Bull. 216: 280-293.
- Viereck, H.L. 1924. Descriptions of new reared Hymenoptera from Nova Scotia and British Columbia. Canadian Ent. 56: 64-69.
- Walker, F. 1863. List of the specimens of Lepidopterous Insects in the collection of the British Museum, London. Part 28: 373.
- Walsingham, T. 1879. Illustrations of typical specimens of Lepidoptera Heterocera in the collection of the British Museum, London. Part 4: 8.
- Walsingham, T. 1897. Revision of the West-Indian Micro-Lepidoptera, with descriptions of new species. Proc. Zool. Soc. London (1897). Part I: 133.
- Waters, W.E. 1959. A quantitative measure of aggregation in insects. J. Econ. Ent. 52: 1180-1184.
- Watt, K.E.F. 1963. Mathematical population models for five agricultural crop pests. In E.J. LeRoux et al., Population dynamics of agricultural and forest insect pests. Ent. Soc. Canada, Mem. 32: 83-91.

- West, A.S. et B. DeLong. 1955. Notes on the biology and laboratory rearing of a predatory insect, Zelus exsanguis (Stahl) (Hemiptera: Reduviidae). Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario 86: 97-101.
- Wilkes, A., H.C. Coppel et W.G. Mathers. 1948. Notes on the insect parasites of the spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Clem.), in British Columbia. Canadian Ent. 80: 138-155.
- Winn, A.F. 1912. A preliminary list of insects of the province of Quebec. Part I. Lepidoptera. Ann. Rept. Quebec Soc. Prot. Pl. Suppl. 1912: 91.
- Wishart, G. 1945. Aplomya caesar (Aldrichi), a tachinid parasite of the European corn borer. Canadian Ent. 77: 157-167.
- Woglum, R.S. et H.C. Lewis. 1947. Leaf roller attacks citrus trees. California Citrograph 32: 308-309.
- Zeller, P.C. 1875. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 25: 219.

Pl. I, Fig. 2- Stades évolutifs d'A. argyrosphilus: A) mâle;
B) femelle; C) ooplaques; D) ooplaques après
éclosion; E) larves; F) chrysalides.

(Photos, L.-G. Simard)



Pl. II, Fig. 7- Stades phénologiques du pommier McIntosh et
éclosion des larves d'A. argyrosphilus

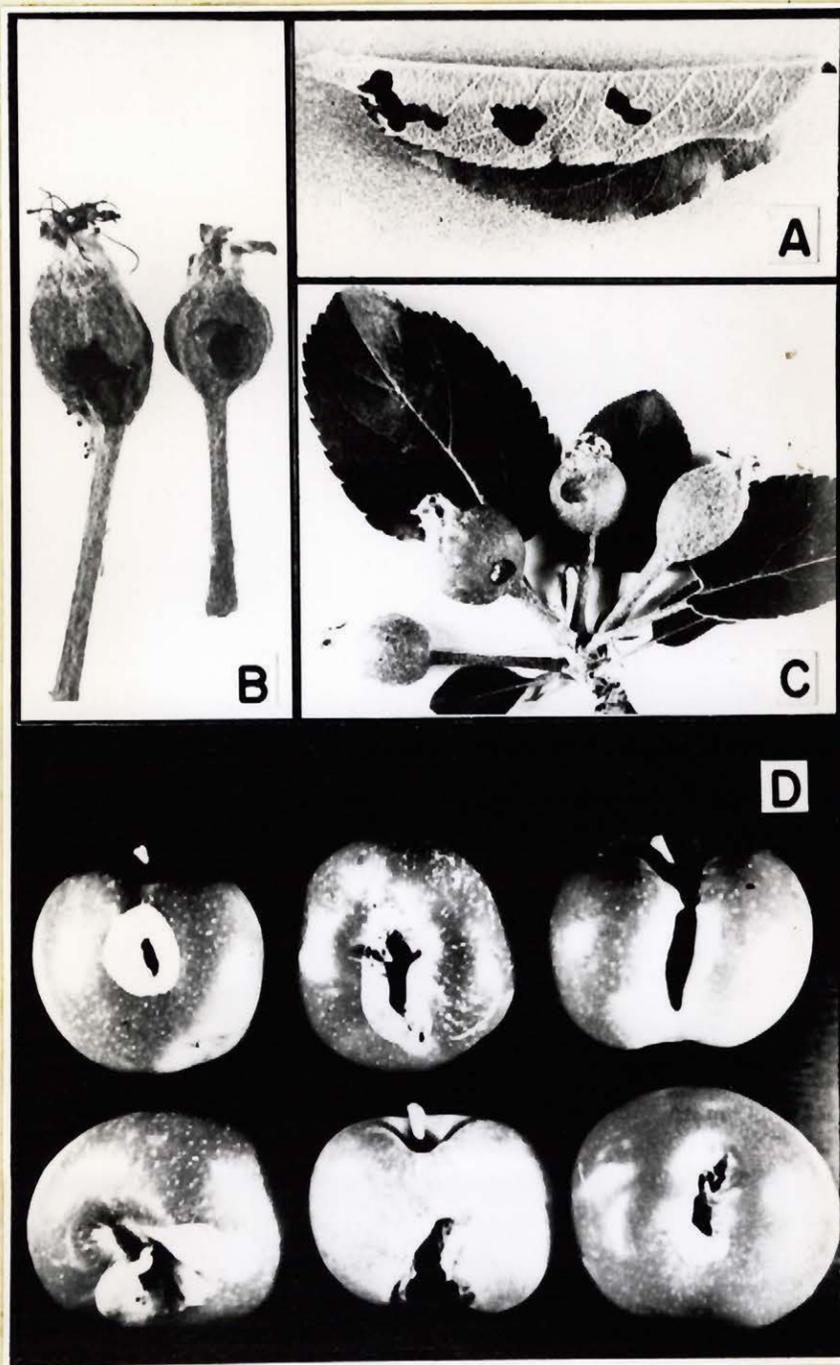
- A) bouton vert avancé - début d'éclosion larvaire;
- B et C) bouton rose - maximum d'éclosion;
- D) floraison - fin de l'éclosion.

(Photos, L.-G. Simard)



Pl. III, Fig. 10- Dégâts causés par les larves d'A. argyrosipilus
sur le pommier: A) feuille endommagée et
repliée fourreau, servant d'abri à la larve;
B et C) jeunes pommes grugées; D) malformations
des pommes grugées lorsque parvenues à maturité.

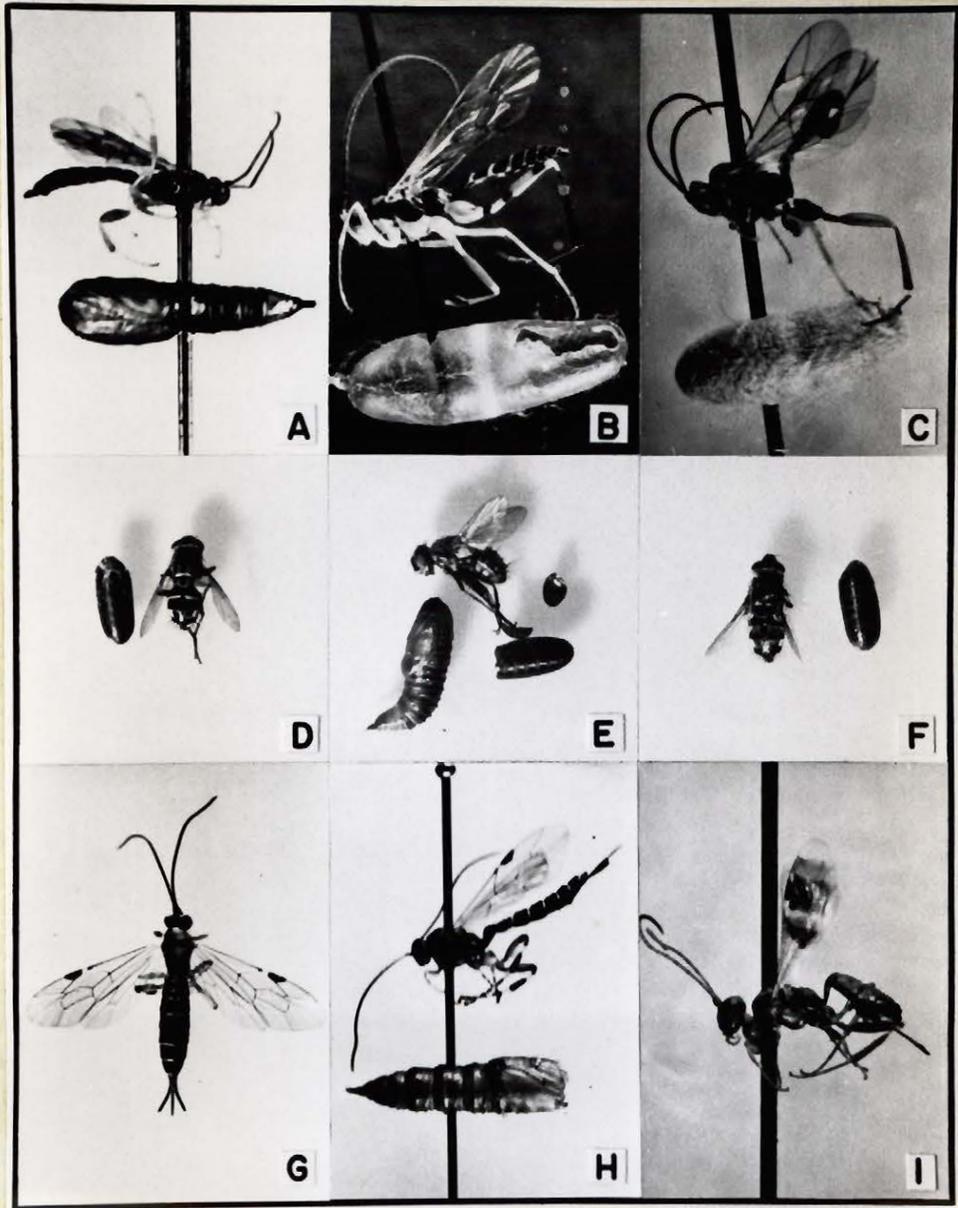
(Photos, L.-G. Simard)



Pl. IV, Fig. 15- Insectes parasites des larves et des chrysalides
d'A. argyrosphilus.

- A) Exochus nigripalpis tectulum Tow. & Tow.;
- B) Phytodietus vulgaris Cr.;
- C) Diadegma cacoeciae (Vier.);
- D) Eumea caesar (Ald.);
- E) Ceratochaeta tortricis (Coq.)
- F) Compsilura concinnata (Mg.);
- G) Itoplectis conquisitor (Say);
- H) I. conquisitor et cuticule nymphale d'A. argyrosphilus;
- I) Gelis tenellus (Say).

(Photos, J. Santerre)



Pl. V, Fig. 18- Insectes prédateurs des larves et des chrysalides

d'A. argyrosphilus:

A) Podisus maculiventris Say;

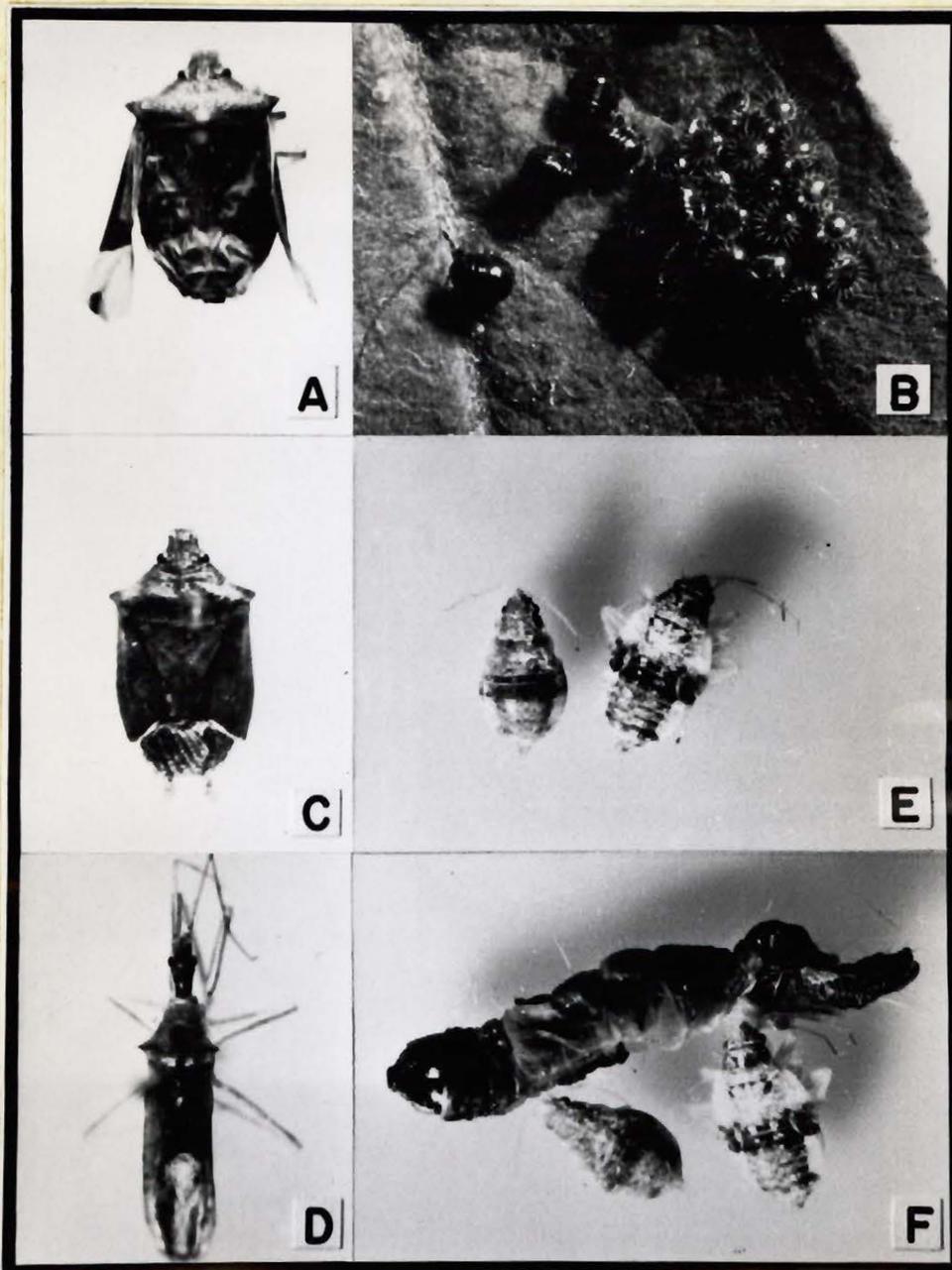
B) oeufs et jeunes larves de P. maculiventris;

C) Podisus serieventris Uhler;

D) Zelus exsanguis (Stål);

E et F) Deraeocoris sp.

(Photos, L.-G. Simard)



Pl. VI, Fig. 19- Oiseaux se nourrissant de larves et de chrysalides

d'A. argyrospilus:

A) Carouge à épauettes, Agelaius phoeniceus;

B) Mainate bronzé, Quiscalus quiscula;

C) Oriole de Baltimore, Icterus galbula;

D) Moqueur-chat, Dumetella carolinensis;

E) Merle américain, Turdus migratorius;

F) Tourterelle triste, Zenaidura macroura.

(Photos, L.-G. Simard)

