## PRINCIPE DE CHOIX ALIMENTAIRE CHEZ LES ADULTES DU BUPRESTE NOIR *CAPNODIS TENEBRIONIS* (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) ENTRE DEUX ESPÈCES DE *PRUNUS (PRUNUS MAHALEB* ET *PRUNUS DOMESTICA*) DANS LA RÉGION DE MÉDÉA (ALGÉRIE)

Brahimi Latifa<sup>l</sup>, Benchohrahamza<sup>l</sup> et Djazouli Zahr-eddine<sup>l</sup>

1. Université Saad Dahleb,
Faculté des Sciences
Agro-vétérinaires et
Biologiques, Département des
Sciences Agronomie, B.p. 270,
Route de Soumâa, Blida, Algérie.
Tél/fax: 00213 25 43 80 78.
email:
bellabed.lati\_brahimi@yahoo.fr

### **RÉSUMÉ**

Thez les arbres à noyaux, Capnodis tenebrionis figure parmi les déprédateurs majeurs les plus dangereux mais aussi le plus mystérieux, suite a sa résistance face aux traitements phytosanitaires, ainsi qu'a son cycle biologique assez confus allant de 1 à 2 ans. La présente étude est réalisée dans l'Atlas Tellien, à Ben chicao située à 1200 mètres d'altitude, sur des vergés de Prunus domestica et de Prunus mahaleb dans le but d'appréhender la relation pouvant exister entre le support nourricier et la performance biologique de Capnodis tenebrionis. Les résultats évoquent que l'abondance des individus du capnode ainsi que leur évolution pondérale sont significativement influencés par les plantes hôte (Prunus domestica, Prunus mahaleb). Les mêmes résultats affichent la présence d'une affinité très marquée du capnode au Prunus domestica par rapport au Prunus mahaleb et cela en rapport avec les concentrations assez élevées en sucres totaux. En revanche, les quantités en composés tanniques ont permet d'installer un rapprochement divergent entre les organes analysés et la capacité d'installation du capnode. Cet état de fait nous renseigne du penchant des adultes en vers les pétioles dont les concentrations en tannins sont les plus faibles. Nos résultats suggèrent que le potentiel des tanins ne soit pas un indicateur d'antiappétence qu'à partir d'une certaine concentration et que les sucres représentent un élément clé dans le choix préférentiel du capnode pour sa plante hôte.

**Mots clés**: Abondance, *Capnodis tenebrionis*, mesures pondérales, rosacées a noyaux, sucre totaux, support nourricier, tanins condensés.

#### INTRODUCTION

Les insuffisances dont souffre le secteur des rosacées se trouvent aggravées par des problèmes liés à des contraintes d'ordre technique, organisationnel et climatiques, de ce fait, les attaques parasitaires peuvent donc être nombreuses, répétées et très dommageables.

Capnodis tenebrionis L. (1758) est connu dans plusieurs régions du bassin méditerranéen comme un insecte phytophage commun de la famille des Rosacées. Les dégâts commis par les adultes se distinguent nettement de ceux infligés par les larves, ces dernières entrainent presque invariablement la mort du sujet

contaminé. Alors que les adultes défeuillent partiellement les sujets attaqués en dévorant surtout le pétiole, détruisant les bourgeons et décortiquant en surface les pousses tendres à peine aoutées ou faiblement lignifiées [1].

La relation trophique entre insecte ravageur et plante hôte permettant un apport minimal dans la diète requis pour la survie et la croissance est principalement basé sur la disponibilité temporelle de la composition biochimiques des organes attaqués. Le degré de synchronisation de l'insecte avec les stades phénologiques va donc au-delà de la simple disponibilité de la nourriture mais essentiellement à sa qualité [2;3;4].

De copieuses recherches se sont intéressés aux exigences alimentaires des larves Capnodis notamment celui de Lichou et al. [5]. En ce sens, les composés chimiques modulant le développement des adultes sont très peu documentés. La présente étude vise à mettre le point sur les préférences alimentaires des l'adultes entre limbe et pétiole chez le Prunus domestica et Prunus mahaleb en terme de sucres totaux et en tannins condensés.

### **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

## 1. Zonage topographique et climatologie de la région d'étude

La présente étude est réalisée au cœur de l'Atlas Tellien dans la région de Ben chicao (Médéa) à 1200 mètres d'altitude. Elle se situe à 2° 51' de longitude est et 36° 12' de latitude nord, caractérisée par des pentes de grandes lignes et des crêtes formant ainsi plusieurs dépressions [6]. L'indice d'EMBERGER classe la zone de Médéa dans l'étage bioclimatique subhumide à hivers frais, avec une pluviométrie moyenne de 400 à 500mm.

Le site d'étude se trouve dans un lieu dit Haouch CHANAS, deux parcelles ont été choisi au hasard parmi 6 unités découpées suivant la nature de leur sol comportant respectivement une plantation de *Prunus domestica* et une plantation de *Prunus mahaleb*, respectivement de 5 ans et 7 ans.

#### 2. Technique de prélèvement

Le matériel biologique destiné à notre essai a été limité aux adultes *Capnodis* en plus des échantillons d'organe végétal ciblé par l'insecte, représentés par les deux compartiments foliaire (limbe et pétiole). Un dispositif linéaire à

placeaux d'observation proposé par Frontier [7] a été adopté. Les prélèvements ont été réalisés au hasard sur des arbres partiellement ou totalement miné comportant les symptômes externes signalant la présence du capnode. Les investigations se sont étalées du mois de juillet 2009 jusqu'au mois de février 2010, soit 16 sortie dont au total 128 arbres ont été prospectées.

## 3. Calcul de la croissance numérique et pondérale des individus capnode

Après dénombrement des adultes *Capnodis*, l'identification entre mâle et femelles a été réalisé au laboratoire sous microscope stéréoscopique. Les mesures pondérales ont été réalisées par une balance d'exactitude (Princeton Instruments, Model YP402N).

## 4. Extraction et dosages des composés chimiques

Les sucres solubles totaux sont dosés par la méthode de Dubois *et al.* [8]. La matière végétale est mise en contact avec de l'éthanol à 80% durant 48 heures. La solution éthanolique est évaporée à chaud. Le résidu sec obtenu est additionnée à un mélange de phénol à 5% et d'acide sulfurique concentré. Après immersion au bain-marie, la lecture de la densité optique se fera à 485 nm au bout de 10mn.

L'extraction et le dosage des tanins condensés ont été réalisés par la méthode de Price et al. [9]. Une double extraction est réalisée par un mélange d'acétone et d'eau distillée (7:3) et de la poudre végétale finement broyée. Le filtrat obtenu est évaporé sous pression réduite jusqu'à dessiccation. Les résidus secs sont humectés par 5 ml de méthanol chaud. Un mélange de

tanins méthanolique et de solution vanilline-Hcl (1:5) est chauffé au bain marie pendant 20 min à 30°C, puis l'absorbance est lu à 535 nm. Le blanc est obtenu à partir d'une série de concentrations de catéchol mélangé à l'eau distillée (1mg/ml).

5. Analyse des données

## Analyses multivariées (PAST vers. 1.37, Hammer et al, 2001) [10]

Dans le cas de variables quantitatives, les relations multivariées sont étudiées à l'aide d'une analyse en composantes principales (A.C.P.). Dans cette analyse, les abondances et le conditionnement des formes biologiques ainsi que la qualité phytochimique des pétioles et des limbes de Prunus sont groupées selon leur réaction aux différentes plantes hôtes. A partir des trois premiers axes de l'analyse factorielle, une classification ascendante hiérarchique du conditionnement et de la qualité phytochimique sont réalisées dans le but de détecter des discontinuités inter-hôtes.

## Analyses de variance (SYSTAT vers. 12, SPSS 2009) [11]

Lorsque le problème est de savoir si la moyenne d'une variable quantitative varie significativement selon les conditions (Type d'organe végétatif, formes biologiques du bioagresseur, conditionnement etc...), il est préconisé de réaliser une analyse de variance. Dans les conditions paramétriques (ANOVA pour AnalysisofVariance), la distribution de la variable quantitative doit être normale. Dans certains cas, une transformation logarithmique a été nécessaire afin de normaliser cette distribution.

Dans les cas où plusieurs facteurs sont en jeu, il peut arriver que toutes les interactions entre facteurs ne soient pas pertinentes à tester. Nous avons alors utilisé le modèle linéaire global (G.L.M.).

## Corrélations-régressions (PAST vers. 1.37, Hammer et al, 2001)

Lorsque 2 variables quantitatives varient conjointement, on doit mesurer la significativité du coefficient de corrélation. En conditions paramétriques, il s'agit du coefficient r de Pearson et en conditions non paramétriques, du coefficient rho de Spearman. L'équation de la droite de régression est calculée lorsque les distributions

sont en accord avec la normalité et que le coefficient de Pearson est significatif.

### **RÉSULTATS**

# 1. Évolution temporelle du conditionnement des adultes du capnode en fonction de la qualité phytochimique de *Prunus domestica* et *Prunus mahaleb*

L'étude c'est intéressée à la fluctuation numérique des adultes Capnodis évoluant sur deux espèces de Prunus (Prunus domestica et Prunus mahaleb). Le dénombrement a touché 116 femelles et 189 mâles le long de trois saisons. La représentation globale de la distribution des individus Capnodis le long de la

saison printanière, estivale et hivernale démontre une évolution d'abondance dissemblable entre les deux prunus hôte (figure1).

L'évolution numérique des individus sur Prunus domestica montre un pic en début été, suivi par une diminution progressive jusqu'a l'hiver. La même tendance est visible pour les individus évoluant sur Prunus mahaleb, a la différence d'effectif moins important sur ce dernier. La croissance pondérale des femelles se montre plus importante durant la saison estivale comparée aux deux autres saisons (Printemps, Hiver) qui affichent de très faibles mesures; et elle est d'autant plus prononcée sur prunier que sur Prunus mahaleb (figure1).

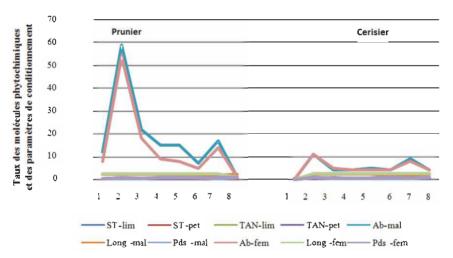


Figure1: Évolution temporelle des taux de molécules phytochimiques des *Prunus* et paramètres de conditionnement des adultes *Capnodis* 

La représentation graphique des fluctuations temporelle en éléments photochimiques du *Prunus domestica* (figure 1), fait apparaitre un très faible taux en tanin sur limbe en été qui augmente très rapidement le long de la saison hiver. Les concentrations en sucres totaux et en tanin des pétioles affichent des fluctuations relativement plus stables comparées à ceux des limbes, qui présentent toujours des

concentrations phytochimiques plus importante. Chez Prunus mahaleb, les valeurs affichées pour les sucres totaux présentent pratiquement la même tendance évolutive, contrairement aux concentrations tanniques qui se montrent plus prononcé chez les limbes avec un pic assez remarquable en hiver, alors que les concentrations au niveau des pétioles connaissent une évolution

relativement stable le long des trois saisons (figure 1).

Pour appréhender l'affinité des adultes femelles aux pétioles nous avons appliqué le modèle général linéaire (G.L.M.), aux différentes compartiments foliaire (limbe, pétiole), de manière à étudié la différence qualitative et quantitative entre les deux espèces hôte de Prunus.

Les résultats montrent clairement que les sucres totaux varie de manière très significatif dans le temps (p=0,008, p<5%), avec des quantités appréciables en été. De même, les taux des sucres totaux se distinguent significativement (p=0.01; p<5%) chez *Prunus* domestica par rapport a Prunus Il est intéressant de mahaleb. constater aussi que ces quantités en sucres totaux différent très significativement entre limbe et pétiole (p=0,01; p<5%), avec des quantités plus importante pour le limbe.

Le même test a été adopté pour évaluer la fluctuation des tannins condensés. Les résultats montrent nettement une différence quantitative significative des tanins par rapport a l'espèce hôte, avec le succès visible du *Prunus domestica* par rapport a *Prunus mahaleb* (p=0,01; p<5%). Cette différence quantitative se traduit aussi entre les compartiments, où les quantités les

plus importante s'affichent au niveau du limbe (p=0,00; p<5%).

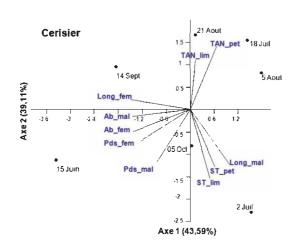
## 2. Évaluation de l'effet de la qualité phytochimique des limbes et des pétioles de *Prunus* sur le conditionnement du capnode

L'analyse en composantes principales, effectuée avec le logiciel PAST ver 1.95 et à partir des résultats, un effet temporel très contrasté est signalé entre les différentes molécules et les paramètres de conditionnement des adultes *Capnodis*. L'analyse est satisfaisante pour l'ensemble des paramètres étudiés dans la mesure où plus de 80% de la variance est exprimée sur les 2 premiers axes (figure 2).

La projection des vecteurs à travers les deux axes montre une dispersion des paramètres de conditionnement et des molécules phytochimiques dont les poids et les abondances des mâles et des femelles *Capnodis* n'extériorisent aucun rattachement aux quantités tanniques et aux sucres totaux. L'effet des sucres totaux des pétioles et des limbes se fait remarquer sur la longueur des mâles *Capnodis* qu'au début du mois de juillet (figure 2 cautaier).

Chez le *Prunus domestica*, la projection des vecteurs montre un nombre assez important d'asociabilité entre paramètres de conditionnement et les molécules phytochimiques. Il ressort un lien apparent entre tannins des pétioles/poids des femelles *Capnodis*, sucres totaux des limbes/poids des mâles *Capnodis* temporelle de la qualité phytochimique sur la longueur des mâles *Capnodis* et tannins des limbes/longueur des mâles *Capnodis* (figure 2 maies).

Enfin, il est à signaler que l'analyse en composantes principales sur l'effet des quantités tanniques et des sucres totaux sur le poids des femelles et des males est appréciable durant la saison estivoautomnale.



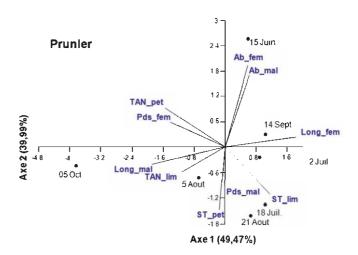


Figure 2: Projection des molécules phytochimiques des limbes et des pétioles de Prunus et des paramètres de conditionnement du capnode sur les deux axes de l'ACP

# 2. Étude de l'effet de la qualité phytochimique de *Prunus* sur les paramètres de conditionnement de *Capnodis*

On a essayé à travers la figure 3 de faire ressortir les corrélations qui peuvent exister entre la qualité phytochimique des pétioles et des limbes de *Prunus* et les paramètres de conditionnement des males et femelles *Capnodis* sous l'effet de différentes plantes hôtes par le calcul des valeurs du coefficient de Pearson.

Les deux tableaux expriment les

valeurs du coefficient de corrélation (Coefficient de Pearson) au dessous de la diagonale, alors que les probabilités associées sont mentionnées au-dessus de la diagonale

On constate à première vue, on constate l'établissement de certaines affinités entre la qualité phytochimique des pétioles et des limbes et l'évolution du poids et longueur des males et femelles Capnodis chez Prunus domestica. Cette affinité entre la qualité phytochimique et les paramètres de conditionnement n'est pas signalée

chez Prunus mahaleh.

Sous l'influence d'une installation primaire sur *Prunus domestica*, nous signalons l'existence d'une corrélation négative entre les sucres totaux des limbes et la longueur des males (r=-0,751, p= 0,05, p≤0,05), on note aussi la présence d'une corrélation négative entre les tannins des pétioles et la longueur des femelles (r=-0,812, p= 0,026, p<0,05). On note aussi la présence d'une corrélation positive marginale entre les tannins des pétioles et le poids (r=0,812, p=0,09).

Prunus mahalet	ST-lim	ST-pet	TAN-lim	TAN-pet	Ab-mal	Long-mal	Pds-mal	Ab-fem	Long-fem	Pds-fem
ST-lim	-	0,0029	0,519	0,504	0,607	0,143	0,797	0,895	0,534	0,873
ST-pet	0,924	-	0,724	0,823	0,492	0,330	0,617	0,731	0,665	0,948
TAN-lim	-0,296	-0,165	-	0,903	0,543	0,164	0,359	0,399	0,962	0,681
TAN-pet	-0,307	-0,105	0,058	-	0,785	0,331	0,418	0,676	0,744	0,412
Ab-mal	-0,238	-0,314	-0,280	-0,128	-	0,449	0,488	0,000	0,022	0,250
Long-mal	0,613	0,435	-0,589	-0,434	-0,345	-	0,871	0,576	0,065	0,537
Pds-mal	0,120	0,232	-0,412	-0,367	0,317	0,076	-	0,363	0,427	0,016
Ab-fem	-0,062	-0,161	-0,381	-0,195	0,972	-0,258	0,409	-	0,023	0,155
Long-fem	-0,286	-0,202	0,022	0,153	0,826	-0,726	0,361	0,822	-	0,121
Pds-fem	-0,075	-0,031	-0,192	-0,372	0,503	-0,284	0,848	0,599	0,641	

Prunus domesticaST-lim		ST-pet	TAN-lim	TAN-pet	Ab-mal	Long-mal	Pds-mal	Ab-fem	Long-fem	Pds-fem
ST-lim	-	0,786	0,681	0,240	0,387	0,052* 1	0,678	0,353	0,316	0,284
ST-pet	-0,127	-	0,543	0,219	0,321	0,268	0,707	0,259	0,967	0,611
TAN-lim	0,192	-0,280	-	0,494	0,380	0,885	0,476	0,428	0,502	0,470
TAN-pet	-0,512	-0,532	0,313	-	0,932	0,440	0,820	0,784	0,026* 2	0,090*3
Ab-mal	-0,390	-0,442	-0,395	0,040	-	0,626	0,433	0,000	0,294	0,953
Long-mal	<b>-0,751</b> <sub>1</sub>	0,487	0,068	0,351	-0,226	-	0,763	0,667	0,111	0,508
Pds-mal	0,193	0,176	-0,326	-0,106	-0,356	0,141	-	0,396	0,715	0,848
Ab-fem	-0,416	-0,494	-0,360	0,128	0,993	-0,200	-0,384	-	0,389	0,959
Long-fem	0,446	0,020	-0,308	-0,8122	0,464	-0,654	-0,170	0,388	-	0,182
Pds-fem	-0,472	-0,236	0,330	0,685 <sub>3\</sub>	-0,028	0,304	-0,090	-0,024	-0,569	-

Figure 3 : Effet des plantes hôtes sur les interactions paramètres de conditionnement de Capnodis / qualité phytochimique de Prunus mahaleb et Prunus domestica

#### **DISCUSSION**

Pour comprendre le comportement d'une espèce, il est nécessaire de connaitre son histoires, et les effets des interactions intra et inter spécifique [12]. La théorie des traits de vie cherche donc à fournir une explication évolutive pour interpréter la diversité et la complexité du cycle de vie d'une espèce [13]. En particulier, à travers cette étude nous avons tenté de mettre en évidence l'impact lié au stress alimentaire sur les adultes de *Capnodis tenebrionis* en matière de choix de sa plante hôte.

L'évolution numérique et pondérale de C. tenebrionis diffère très significativement en fonction de l'espèce hôte (Prunus domestica, Prunus mahaleb). Ces propos sont traduits par Costes [14], qui avance que les substances chimiques contenues dans les plantes jouent un rôle très important dans l'évolution des insectes au sain de son hôte. Ces même résultats expliquent parfaitement ceux de Lagaude, qui produit une classification décroissante des arbres attaqués par le capnode établie au Maroc, et qui démontre que le Prunus domestica japonais et commun avec 42% d'attaque se présente comme l'espèce la plus attaquée suivie par Prunus mahaleb avec un pourcentage de 34% et enfin l'Abricotier avec 12%.

Dans leur environnement, les insectes phytophages sont susceptibles de rencontrer au cours de leurs existences une gamme de ressources dont la qualité nutritive est très variable. Leurs préférences sont expliquées par la présence de composés chimiques dans la plante ayant des facultés attractif ou répulsif pour les ravageurs [15]. La qualité nutritive dépend du contenu

en éléments nutritifs (azote, sucres et eau) et peut être affectée par la présence de substance allélochimique (phénols, terpène, etc.). Cette variabilité dans la qualité nutritive du feuillage entre les plantes relève de plusieurs facteurs, tel que la nature des espèces, ces propos corrèlent avec les concentrations supérieur en sucre totaux chez Prunus domestica comparé à Prunus mahaleb. Brewer et al. [16], signalent que les sucres solubles sont des composés nutritifs qui jouent un rôle primordial dans la croissance et le développement des insectes phytophages.

Le développement des adules capnode est très fonctionnel du temps, ce résultat nous fait rappelé les propos de Hunter [17], qui trouve que la synchronisation d'attaque en fonction du développement de l'hôte joue un rôle clé dans la survie et la dynamique de certaines populations d'insectes. En général, plus la saison de croissance avance, plus la qualité de la ressource diminue [18]. C'est ce qui explique le grand nombre d'espèces sur Prunus mahaleb en période printanières, et en période estivale sur Prunus domestica, profitant ainsi des périodes de fructifications riche en éléments nutritifs.

Les succès numérique et pondéral des adultes capnode évoluant sur *Prunus domestica* va dans le même sens des résultats obtenus par l'abnalyse de la variance qui démontre des concentrations en sucre significativement supérieures sur *Prunus domestica*. Cette attraction pour les sucres est justifiée par Brewer *et al.* [16], signalent que les sucres solubles sont des composés nutritifs qui jouent un rôle primordial dans la

croissance et le développement des insectes phytophages. Ils augmentent le poids des adultes phytophage et diminuent le temps de développement [19].

La différance non significatif entre les concentrations de tanins des différentes variétés laisse à supposer que les tannins non pas eu un effet répulsif contre les ravageurs, ce résultat rejoint son précédent et laisse supposer que les concentrations des tannins au niveau des feuilles de Prunus n'avait pas encore atteint les doses toxique pour ce coléoptère, soit le ravageur dispose au niveau intestinale des enzymes capable d'hydrolyser la liaison tanninprotéine, se qui rend les tanins soluble est ainsi sans effet. Les préférences alimentaires du ravageur pour les pétioles qui renferme moins de concentration en tanin comparé au limbe, viennent renforcer notre hypothèse sur les tanins, et laisse à penser que les adultes capnode évitent les compartiments foliaire de forte concentration en tanin, d'où leur choix des pétioles comme support nourricier.

### CONCLUSION

La nature de l'espèce hôte module significativement le comportement des adultes mâle et femelle de Capnodis tenebrionis sur le plant alimentaire et agrégatif. Le succès numérique des individus capnode sur Prunus domestica désigne un effet attractif plus important comparé à Prunus mahaleb, cela signifie que la performance nutritive est plus importante sur Prunus domestica, et qui est traduite par un succès pondérales des adultes évoluant sur ce dernier.

Ce développement pondéral se montre de manière plus prononcé pendant les stades du développement reproducteur (floraison et fructification) qui coïncide avec le pic d'activité physiologique de la plante.

La préférence des adultes capnode pour le *Prunus domestica* na pas été découragé par la présence des concentrations plus importante en tanins sur *Prunus domestica* comparé à *Prunus mahaleb*. Cette appétence non détournée pour le *Prunus domestica* doit être expliqué par le choix du compartiment le plus attaqué (pétiole) qui représente les concentrations les plus basses en matière de tanin.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] Gouguenheim M.R., Perrier D., Rungs Ch., 1950 Remarques sur les larves de deux Buprestides du système radiculaire des Rosacée fruitières (Capnodis tenebrionis L. et Aurigena unicolor Ol.). Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie agricole. 29(3):152-156.
- [2] House H. L., 1965 Insect nutrition (The physiology of insecta). Vol. I. Academie Press, New York. pp. 769-813.
- [3] Mopper S., 2005 Phenology how time creates spatial structure in endophagous insect populations. *Annales Zoologici Fennici*. 42:327-333.
- [4] Barat M., 2007 Interactions plante-insecte, spécialisation et invasion biologique : Ecologie évolutive des ajoncs (genre *Ulex*) et de leurs charançons spécifiques (genre *Exapion*) en Bretagne. Thése Doct. Univ. Univ. Rennes 2, France, 167 p.

- [5] Lichou J., Mandrin J.F. and Chauvin-Buthaud B., 2009 Le capnode: un ravageur méditerranéen en recrudescence. Arboricolture Fruttiere. 637:30–32.
- [6] Skender M., 1978 Monographie de la wilaya de Médéa. Serv. D'anim. et Plan. Eco., Médéa, 126p.
- [7] Frontier S., 1983 Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson et les presses de l'univercité Laval, Paris, 494p.
- [8] Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J.K., Rebers P.A. and Smith F., 1956 Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. *Analytical Chemistry*. 28(3):350-356.
- [9] Price M.L., Van Scoyoc S. and Butler L.G., 1978 A critical evaluation of the vanillin reaction as an assay for tannin in sorghum grain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 26:1214-1218.
- [10] Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D., 2001 PAST: Paleontological Statistics Soft ware Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica, 4:1-9 pp. http://palaeoelectronica.org/2001\_1/past/issue101.htm
- [11] Systat Software Inc., 2007 Systat 12. Systat Software, Inc. San Jose, CA.
- [12] Begon M., Townsend C.R., and Harper J.H., 2006 *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Fourth Edition, London. pp. 452-459.
- [13] Barbault R., 1984 Écologie des populations et des peuplements. Ed. Masson, Paris, 200p.
- [14] Costes C., 1981 Biochimie des protéines foliaires, in : Gauthier-Villars, Costes (Eds),

- Protéines foliaires et alimentation, Ed. Bordas, Paris, 1-37.
- [15] Winks M. et Schimmer O., 1999 Modes of action of defensiv secondary metabolites, In: M. Wink, (Ed.), Function of Plant Secondary Metabolites and their Exploitation in Biotechnology, Sheffield Academic, Press, Sheffield. UK. pp 17-133.
- [16] Brewer W., Capinea J.L., Dashon R.E. et Walamsly M.L., 1985 Influence of foliar nitrogen levels on survival, development and reproduction of western spruce budworm, Choristoneura occidentalis (Lepidoptera: Tortricidae). Canadian Entomologist. 117:23-32.
- [17] Hunter M.D., 1992 A variable insect -plant interaction: the relationship between trees budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees. *Ecol. Entomol.* 16:91-95.
- [18] Hunter A.F. and Elkinton J.S., 2000 Effects of synchrony with host plant on populations of springfeeding lepidopteran. *Ecology*. 81:1248-1261.
- [19] Harvey G.T., 1974 Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) I. Soluble sugars. Canadian Entomologist, 106:353-365.