



**HAL**  
open science

# Induction des préférences olfactive et gustative chez les lépidoptères foreurs de graminées en Afrique en l'Est : effet des expériences pré-imaginale et imaginale

Christophe Petit

► **To cite this version:**

Christophe Petit. Induction des préférences olfactive et gustative chez les lépidoptères foreurs de graminées en Afrique en l'Est : effet des expériences pré-imaginale et imaginale. Sciences du Vivant [q-bio]. Paris Saclay, 2015. Français. NNT: . tel-03002112

**HAL Id: tel-03002112**

**<https://hal.science/tel-03002112v1>**

Submitted on 12 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## UNIVERSITÉ PARIS-SUD

### ÉCOLE DOCTORALE 145 : SCIENCES DU VÉGÉTAL

Laboratoire : Evolution, Génomes, Comportement et Ecologie

## *THÈSE* Biologie

par

**Christophe PETIT**

Induction des préférences olfactive et gustative chez les  
lépidoptères foreurs de graminées en Afrique en l'Est : effet  
des expériences pré-imaginale et imaginale

**Date de soutenance : 05/11/2015**

#### **Composition du jury :**

Directrice de thèse :	Myriam HARRY	Professeure, Université Paris-Sud/EGCE Gif-sur-Yvette
Co-directeur de thèse :	Paul-André CALATAYUD	Chargé de Recherche IRD, EGCE Gif-sur-Yvette
Rapporteurs :	Emmanuelle JACQUIN-JOLY Eric DARROUZET	Directeur de recherche, INRA Versailles Maître de Conférences, Université de Tours
Examineurs :	Brigitte FREROT François LIEUTIER	Ingénieure de recherche, INRA Versailles Professeur, Université d'Orléans



## REMERCIEMENTS

Je remercie Emmanuelle JACQUIN-JOLY et Eric DARROUZET d'avoir accepté d'évaluer mon manuscrit de thèse, ainsi qu'aux membres du jury Brigitte FREROT et François LIEUTIER. Merci à l'IRD, à l'*icip*e (African Insect Science for Food and Health) et au Ministère des Affaires Etrangères pour leur apport financier ayant permis le bon déroulement de ces travaux de thèse et le financement de ma bourse de thèse. Un immense merci à Paul-André CALATAYUD pour sa précieuse aide sur le plan rédactionnel, sa grande contribution à ces travaux de recherche, sa patience et sa disponibilité tout au long de ces trois ans. Merci à Bruno LE RU pour ses conseils, sa disponibilité, ses révisions d'articles et son partage d'expériences en Afrique. Je remercie chaleureusement tous les membres de l'équipe NSBB : Peter AHUYA, Gerphas OKUKU, Boaz MUSYOKA, Julius OBONYO, Antony KIBE, Peter MALUSI et son équipe, pour m'avoir apporté une aide considérable tant au niveau des expériences de comportement au laboratoire qu'au niveau des collectes sur le terrain. Merci au grand chef de la french coffee break Jean MANIANIA pour sa constante bonne humeur, ainsi qu'à ses membres assidus : Bruno LE RU, Paul-André CALATAYUD, Régis BABIN, Thibaud MARTIN et Fabrice PINARD ; la pause café quotidienne et les diverses conversations ont été bien agréables en votre compagnie. Merci à Brigitte FREROT pour son soutien sans faille et ses nombreux conseils. Je remercie Fritz SCHULTHESS pour avoir pris le temps de commenter et corriger plusieurs versions du papier accepté à PloS ONE et de celui soumis à Journal of Pest Science. Merci à Stéphane DUPAS pour son aide sur les analyses statistiques, notamment celles de la méta-analyse. Merci à Nina SIMONE, Aretha FRANKLIN, Cesaria EVORA, Ray CHARLES, Frédéric CHOPIN et j'en passe pour m'avoir accompagné dans les périodes laborieuses de rédaction. Je remercie mon coach de squash John pour m'avoir permis de me défouler lorsque la rédaction n'avancait pas. Merci à Mama Maggy (Margareth OCHANDA) pour sa bonne humeur à toute épreuve, pour avoir facilité des démarches administratives et pour m'avoir fait arrêter de fumer. Merci à mes parents et mon frangin pour leur soutien permanent, leur patience et j'en passe. Merci aux membres du comité de thèse Laurence OLLIVIER et Marie-Anne AUGER-ROZENBERG pour leurs précieux conseils et remarques. Enfin, je remercie Myriam HARRY pour avoir facilité les démarches me permettant de concilier mon contrat de volontariat international avec mes deux premières années de thèse.

Enfin, merci à toutes les personnes que j'ai pu côtoyer, de près ou de loin, durant ces trois années au Kenya riches en expériences. « Peutite » vous salue bien bas et espère vous revoir autour d'un mbuzi choma et de quelques Tusker baridi.

## SOMMAIRE

<b>REMERCIEMENTS</b> .....	3
<b>SOMMAIRE</b> .....	5
<b>PROBLEMATIQUE GENERALE</b> .....	7
<b>INTRODUCTION</b> .....	10
A. Les lépidoptères foreurs de graminées en Afrique.....	10
1. Généralités et systématique.....	10
2. Distribution géographique et spectre d'hôtes.....	13
B. La sélection de la plante-hôte chez les insectes phytophages.....	15
1. Sélection à distance de la plante.....	16
2. Sélection au contact de la plante.....	19
3. Chimioréception.....	20
4. Spectres d'hôtes.....	22
C. Mécanismes induisant la préférence pour une plante-hôte.....	22
1. Expériences pré-imaginale et imaginale.....	24
2. Influence du degré de polyphagie de l'insecte sur les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte suite à des expériences pré-imaginale et imaginale.....	26
<b>MATERIELS ET METHODES</b> .....	27
A. Description des espèces étudiées.....	27
1. <i>Sesamia nonagrioides</i> .....	27
2. <i>Busseola fusca</i> .....	30
3. <i>Busseola nairobica</i> .....	32
B. Méthodes expérimentales.....	33
1. Olfactomètre en tube Y.....	34
2. Electroantennographie.....	35
3. Expériences préliminaires.....	36
4. Dispositif analysant la préférence alimentaire des larves de 3 <sup>ème</sup> stade.....	40
5. Analyses statistiques.....	41
<b>RESULTATS</b> .....	43

A. Influence du degré de polyphagie de l'insecte sur les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte suite à des expériences pré-imaginale et imaginale (article 1, soumis à Journal of Pest Sciences).....	43
1. Contexte et objectifs.....	43
2. Protocole général.....	43
3. Résultats .....	44
4. Conclusions .....	44
B. Influence de l'expérience sensorielle sur l'induction de préférence olfactive (article 2, publié dans PloS ONE) .....	74
1. Contexte et objectifs.....	74
2. Protocole général.....	74
3. Résultats .....	76
4. Conclusions .....	77
C. Influence de la sélection sur l'induction de préférence olfactive (article 3, en préparation) .....	97
1. Contexte et objectifs.....	97
2. Protocole général.....	98
3. Résultats .....	99
4. Conclusions .....	101
D. Influence de l'expérience sensorielle sur l'induction de préférence d'alimentation des larves (article 4, en préparation).....	102
1. Contexte et objectifs.....	102
2. Protocole général.....	103
3. Résultats .....	104
4. Conclusions .....	106
<b>DISCUSSION GENERALE</b> .....	107
<b>PERSPECTIVES</b> .....	114
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....	118
Annexe 1. La vanilline .....	135
Annexe 2. Composition du milieu de Onyango & Ochieng'-Odero (1994) .....	136

## PROBLEMATIQUE GENERALE

Chez les insectes phytophages, la sélection de la plante-hôte est cruciale pour la survie et le bon développement de la descendance. Les signaux émis par la plante sont responsables de l'attraction de l'insecte vers celle-ci. Grâce à ces signaux, l'insecte est capable d'identifier une plante adaptée à son développement et ainsi de différencier une plante-hôte d'une non hôte. Dans un environnement spatio-temporellement hétérogène, la disponibilité et la densité des plantes-hôtes peuvent varier considérablement. L'insecte doit ainsi être capable d'identifier précisément la plante sur laquelle il va pondre ou s'alimenter. Une expérience préalable de celle-ci permet aux insectes en général d'optimiser la période de recherche et d'identification de la plante hôte.

Dans cette étude, nous avons travaillé sur des espèces de lépidoptères foreurs, dont les chenilles forent les tiges de graminées. Ces insectes constituent l'une des principales contraintes de production des céréales (particulièrement maïs et sorgho) en Afrique subsaharienne (Kfir et al. 2002). Ces lépidoptères constituent un élément clef des biocénoses car ils interfèrent fréquemment avec l'homme en tant que ravageurs, en particulier dans les régions tropicales où se concentre une forte proportion de la diversité entomologique. En Afrique, l'homme a introduit des plantes cultivées exotiques (arachide, manioc, maïs, etc.), ou a domestiqué des espèces végétales locales pour créer des variétés dont il a intensifié la culture (e.g. *Sorghum bicolor*). Dans certains cas, des insectes transportés avec leurs plantes hôtes se sont adaptés à de nouveaux biotopes et, en l'absence de compétiteurs locaux, ont pu devenir des espèces invasives. C'est le cas de *Chilo partellus* (Lepidoptera : Crambidae), important ravageur du maïs originaire d'Asie et introduit accidentellement en Afrique vers 1930. Dans d'autres cas, des insectes locaux se sont adaptés à une ressource végétale domestiquée ou nouvellement introduite, comme par exemple *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) vis-à-vis du sorgho et du maïs (Calatayud et al. 2006). Les insectes phytophages, en général, sont des spécialistes caractérisés par une gamme d'hôtes étroite et un fort conservatisme taxonomique dans l'utilisation de leur plante-hôte (voir Schoonhoven et al. [2005] pour revue). C'est le cas de la plupart des lépidoptères foreurs de graminées identifiés en Afrique subsaharienne (Le Ru et al. 2006a & b) dont certains d'entre eux sont si étroitement inféodés au maïs et sorgho qu'ils en sont d'importants ravageurs (Kfir et al. 2002). Historiquement, ces ravageurs de céréales ont été signalés à maintes reprises sur graminées sauvages. Cependant, des études taxonomiques précises (Le Ru et al. 2006a & b) ou des analyses génétiques (Bourget 2000; Ong'amo et al. 2008) ont montré que les



populations rencontrées sur les céréales sont en fait des espèces différentes de celles présentes sur graminées sauvages ou des populations différentes de celles issues des habitats sauvages. Le rôle relatif des facteurs génétiques et non génétiques dans ces mécanismes de préférence de l'hôte chez ces insectes et dans l'origine et l'évolution de ces populations reste méconnu. Les interactions entre les foreurs actuels et leurs plantes-hôtes peuvent être très anciennes et ont été conservées au cours du temps. Par exemple, pour les lépidoptères foreurs de tige de la tribu des Apameini (Noctuidae), leur diversification sur les Poacées daterait du Miocène (Toussaint et al. 2012). Le conservatisme des interactions plantes - foreurs implique que des contraintes fortes jouent sur le phénomène de changement d'hôte végétal, facteur majeur de spéciation et donc de diversification de ces insectes phytophages.

L'étude des mécanismes à l'origine de ces interactions spécifiques graminées - lépidoptères foreurs et de changement d'hôte doit aider à mieux comprendre les mécanismes à l'origine de l'apparition d'un ravageur chez les lépidoptères foreurs et, plus généralement, de la diversification de ces insectes.

Ce mémoire commence par une **introduction** qui décrit le groupe des lépidoptères foreurs de graminées en Afrique, rappelle les mécanismes de sélection et d'identification de la plante hôte chez les insectes phytophages et explique comment ces mécanismes peuvent être modulés en fonction de l'expérience préalable d'un nouvel hôte.

Une partie **matériels et méthodes** décrit ensuite les trois espèces de foreurs étudiées dans cette thèse et les méthodes expérimentales et d'analyse des données utilisées pour chacune des expériences menées dans ce travail.

La partie **résultats** est scindée en quatre chapitres. Le premier présente les résultats d'une méta-analyse (soumis à Journal of Pest Sciences) réalisée sur 137 études dont l'objectif est de déterminer, chez les insectes phytophages holométaboles, si le stade de développement impliqué dans les mécanismes modulant la préférence de l'hôte dépend du degré de polyphagie de l'insecte (mono-, oligo- et polyphage) et de son identité taxonomique (diptères, coléoptères et lépidoptères). Les chapitres suivants présentent des expérimentations. La première expérience (**article 2**, accepté à PloS ONE), conduite sur des larves et des femelles des trois espèces *Sesamia nonagrioides* (polyphage), *Busseola fusca* (oligophage) et *Busseola nairobiica* (monophage), a pour but de montrer comment un substrat d'alimentation enrichi en vanilline peut induire une préférence olfactive des insectes pour les odeurs de ce substrat ; et comment cette induction varie en fonction du degré de polyphagie de l'insecte. Cette expérience a également pour objectif de tester si cette induction est transmise des parents à la

progéniture et si elle est liée à une modification de la sensibilité des nerfs olfactifs des antennes des femelles à la vanilline.

La deuxième expérience (**article 3**, en préparation) a pour but de montrer si une exposition plus longue (cinq générations) des larves et des femelles au substrat d'alimentation enrichi en vanilline induit une préférence olfactive des insectes pour les odeurs de ce substrat, quelque soit le degré de polyphagie des trois espèces étudiées.

Dans la troisième expérience (**article 4**, en préparation), nous avons testé, en conditions de choix, l'effet d'une exposition de larves 3<sup>ème</sup> stade au milieu enrichi en vanilline pendant deux générations sur l'induction de préférence alimentaire de celles-ci. Cette préférence a également été testée selon le degré de polyphagie de l'espèce. Cette expérience est différente de la précédente étant donné que l'appareil gustatif est ici mis à contribution dans le choix de la larve. En effet, la larve est cette fois-ci en contact direct avec le milieu artificiel.

Une **discussion générale** fait la synthèse des apports de chacune de ces études par rapport aux problématiques énoncées plus haut et à ce qui a été étudié dans la littérature.

Une partie **perspectives** fait le bilan des études en cours et les perspectives à ces travaux y sont exposées.

## INTRODUCTION

### A. Les lépidoptères foreurs de graminées en Afrique

#### 1. Généralités et systématique

Le maïs (*Zea mays* L. [Poaceae]) est une culture extrêmement importante pour des centaines de millions de personnes en Afrique. Principalement cultivé à petite échelle dans le cadre d'une agriculture dite de subsistance, il est utilisé pour la consommation humaine et l'excédent comme fourrage pour les animaux (Minja 1990; Kfir et al. 2002). Depuis les années 1980, de nombreux pays d'Afrique subsaharienne sont restés importateurs nets de maïs (FAO 2008). Cependant, dans les zones densément peuplées de l'Afrique de l'Est à fort potentiel de rendement, le maïs est cultivé en permanence dans les mêmes parcelles en raison de fortes pressions démographique et d'utilisation des terres. Ceci entraîne une baisse régulière de la fertilité des sols et des rendements (FEWS 2008). De plus, la culture du maïs est tributaire des précipitations, peu d'agriculteurs utilisant des systèmes d'irrigation. Dans un contexte de changement climatique, cette culture devient de plus en plus difficile à gérer. Cette situation est aggravée par divers facteurs tels que : le manque d'intrants agricoles, l'apparition de maladies, l'incapacité à contrôler les mauvaises herbes et les pertes de récolte dues aux dommages causés par les insectes ravageurs (voir Obonyo [2009] pour revue).

Parmi les divers insectes ravageurs du maïs en Afrique, les lépidoptères foreurs de graminées sont considérés comme les plus destructeurs (Kfir et al. 2002) (Fig. 1). Les estimations de pertes de récolte varient considérablement dans les différentes régions et zones agro-écologiques et peuvent aller jusqu'à plus de 80% (Le Ru B., com. pers.). En Afrique, le maïs est généralement cultivé dans de petites parcelles souvent entourées de graminées sauvages (Fig. 2). Pendant plusieurs décennies, ces plantes sauvages ont été considérées comme des réservoirs potentiels de foreurs de tiges s'attaquant aux cultures (Bowden 1976).

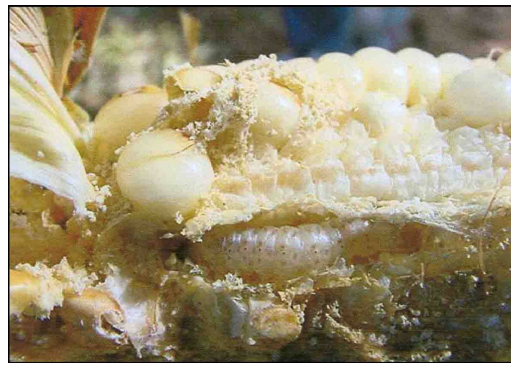
**A**



**B**



**C**



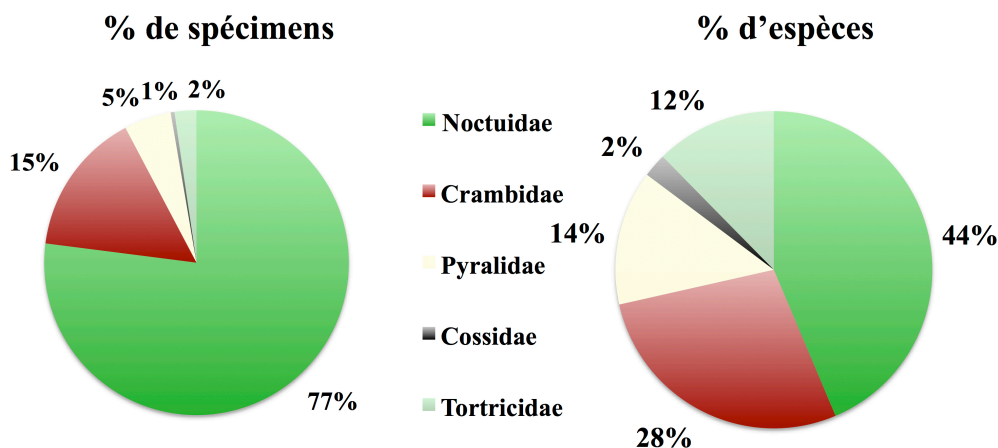
**Figure 1.** Dégâts provoqués par les lépidoptères foreurs de graminées sur feuilles (A), tiges (B) et épis (C) de maïs (sources: *icip*e stemborer project [A and B] et Catherine Gitau [C]).



**Figure 2.** Petite parcelle de maïs entourée de graminées sauvages au second plan (source: *icip*e stemborer project).

La diversité des foreurs apparaît beaucoup plus importante qu'on ne le considérait jusqu'à présent (Le Ru et al. 2006a & b). Depuis 2001, le nombre d'espèces a augmenté de plus de 80 pour celles décrites et valides et de 140 pour celles à décrire. Beaucoup d'entre elles sont spécialisées sur une espèce végétale (monophagie) ou un petit nombre d'espèces appartenant à la même famille botanique (oligophagie) (Le Ru et al. 2006a & b; Ong'amo et al. 2006; Otieno et al. 2006). Une espèce est dite polyphage lorsqu'elle s'attaque à plusieurs plantes-hôtes appartenant à diverses familles (Bernays & Chapman 1994). Ces définitions de polyphagie, oligophagie et monophagie seront détaillées plus loin dans ce chapitre. Très peu de foreurs inféodés aux graminées sauvages sont ravageurs du maïs (Le Ru et al. 2006a & b; Ong'amo et al. 2006). Les lépidoptères foreurs de tiges de graminées ont été classés initialement en trois familles: Crambidae, Pyralidae et Noctuidae (Bleszynski 1969; Harris 1987) auxquelles il faut ajouter les deux familles : Tortricidae et Cossidae (Le Ru et al. 2006a & b). Parmi ces familles, celles des Noctuidae et Crambidae sont les plus représentées (Fig. 3).

### 55681 chenilles, 291 espèces

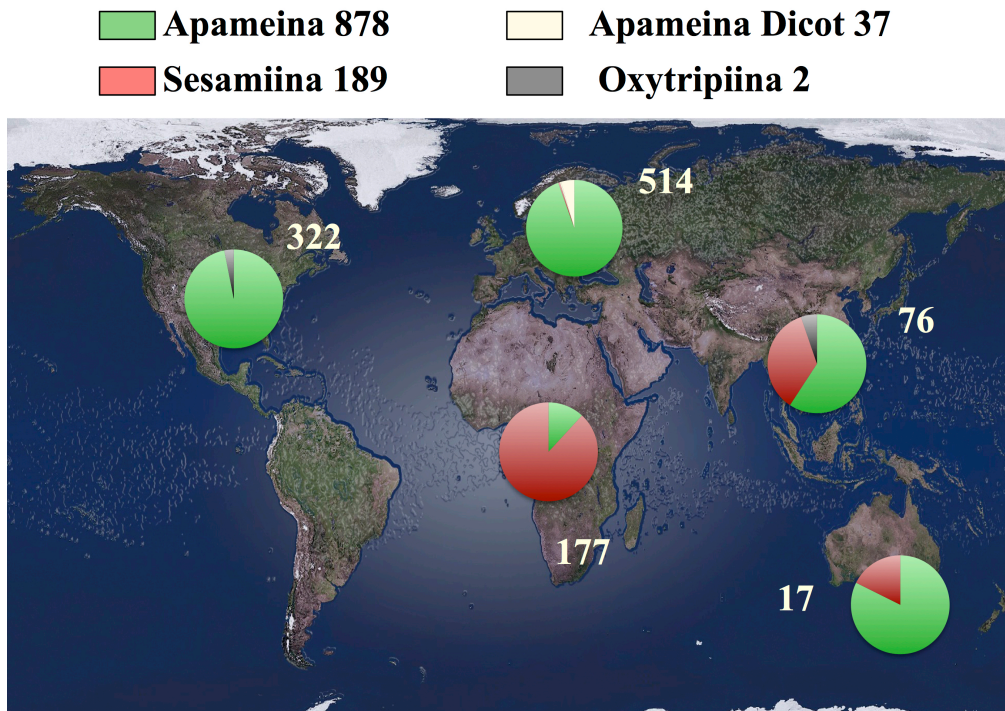


**Figure 3.** Abondance et diversité des différentes familles de lépidoptères foreurs de graminées en Afrique subsaharienne sur 291 espèces de foreurs collectés dans 1157 localités réparties sur 15 pays de 2002 à 2012 (source : Bruno Le Ru, Présentation au MNHN, 2012, Paris).

En Afrique subsaharienne, les espèces de foreurs de tiges de cultures céréalières les plus ravageuses et largement distribuées sont les crambides *Chilo partellus* (Swinhoe) et *Chilo*

*orichalcociliellus* (Strand), les noctuelles *Busseola fusca* (Fuller) et *Sesamia calamistis* Hampson et la pyrale *Eldana saccharina* (Walker) (Youdeowei 1989).

Chez les Noctuidae, les espèces qui se caractérisent comme foreurs se situent dans la tribu des Apameini au sein de laquelle les Sesamiina sont les plus représentées en Afrique (Fig. 4). Il existe plus de 15 genres de Sesamiina, dont les plus connus sont les genres *Busseola* et *Sesamia* dont certaines espèces sont souvent des ravageurs du maïs (Le Ru B., com. pers.).



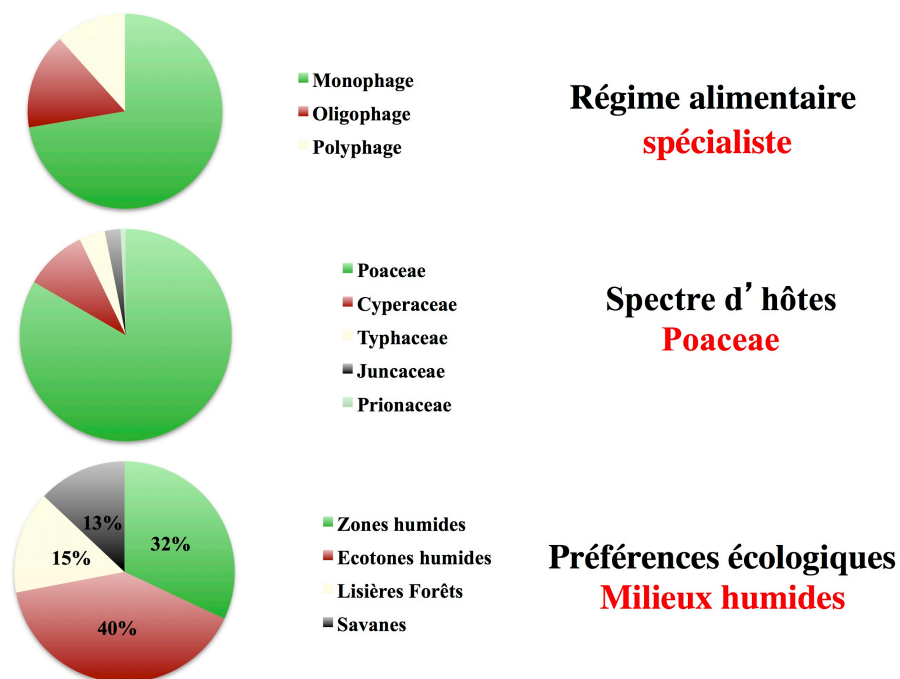
**Figure 4.** Distribution géographique des Apameini (source : Bruno Le Ru, Présentation au MNHN, 2012, Paris).

## 2. *Distribution géographique et spectre d'hôtes*

Les lépidoptères foreurs de graminées sont présents dans tous les pays d'Afrique subsaharienne y compris dans les îles de Zanzibar et de Madagascar (Seshu Reddy 1998; Overholt et al. 2001; Le Ru et al. 2006a). Dès 1997, Maes reporte 20 espèces dont le statut de ravageur varie en fonction des conditions environnementales. Cet aspect a été confirmé plus tard (Songa et al. 1998; Ndemah et al. 2001). Par exemple, *S. calamistis*, *B. fusca* et *E. saccharina* se rencontrent dans toute l'Afrique subsaharienne (Polaszek & Khan 1998) mais leur statut de ravageur varie en fonction des régions. *S. calamistis* et *E. saccharina* sont ainsi d'importants ravageurs du maïs en Afrique de l'Ouest mais pas en Afrique de l'Est où *B. fusca* et *C. partellus* les remplacent (Overholt et al. 2001). Au Kenya, la distribution de *B.*

*fusca*, *C. partellus*, *S. calamistis* et aussi d'un autre Crambide *C. orichalcociliellus* est différente avec souvent un chevauchement de ces espèces dans le temps et dans l'espace (Seshu Reddy 1983; Khan et al. 1997; Overholt et al. 2001). Il est généralement reporté que *B. fusca* est l'espèce dominante dans les régions à haut potentiel de production de maïs (hautes terres tropicales, zone humide de transition et zone humide d'altitude moyenne) alors que l'espèce *C. partellus* est dominante dans les petites exploitations à faible potentiel de production de maïs (zone sèche d'altitude moyenne, zone sèche de transition et zone tropicale de basse altitude) (Kfir 1997; Kfir et al. 2002; Ong'amo et al. 2006). Harris & Nwanze (1992) remarquent que ces différences de distribution sont liées à des conditions différentes de température (facteur le plus important), d'humidité et de pluviométrie.

Les Sesamiina se rencontrent principalement sur Poaceae, la plupart des espèces sont dans des zones humides et présentent un comportement alimentaire spécialisé ; la majorité des espèces est monophage (Le Ru et al. 2006b) (Fig. 5).



**Figure 5.** Caractéristiques biologiques et écologiques des Sesamiina (source : Bruno Le Ru, Présentation au MNHN, 2012, Paris).

## **B. La sélection de la plante-hôte chez les insectes phytophages**

La plupart des insectes sont très sélectifs, ils choisissent avec précision la plante sur laquelle ils vont pondre et/ou s'alimenter. Le comportement de sélection de l'hôte peut différer en fonction du stade de développement de l'insecte, en partie à cause des différents objectifs qu'ils accomplissent avec la plante (Schoonhoven et al. 2005). Par exemple, chez les noctuelles foreuses de graminées, la femelle adulte utilise la plante exclusivement comme site de ponte alors que la larve s'y nourrit. Chez la plupart des insectes holométaboles, la femelle pond généralement sur une plante-hôte adaptée au développement de sa descendance. Les larves émergentes peuvent cependant rejeter la plante choisie par la femelle et doivent alors chercher et identifier une nouvelle plante plus adaptée pour s'y développer (e.g. Košťál 1992). Ce processus de sélection larvaire peut aussi avoir lieu lorsque la plante choisie par la femelle est adaptée au développement larvaire mais que la quantité des ressources est insuffisante, obligeant certaines larves à se déplacer vers d'autres plantes. Les larves comme les adultes ont ainsi la capacité de déterminer la qualité d'une plante, et ainsi de différencier une plante-hôte d'une plante non hôte (Saxena & Shashi 1975; Bernays & Chapman 1994).

Lors de la sélection de la plante-hôte, l'insecte rencontre deux obstacles. Le premier est d'être capable de localiser son hôte à distance au sein d'un habitat hétérogène. Le deuxième est, une fois arrivé au contact de la plante, d'être capable de confirmer son identité en termes de qualité.

Différentes étapes du processus de sélection de la plante-hôte sont généralement admis (Schoonhoven et al. 2005) : i) l'insecte n'a aucun contact physique avec la plante et se déplace de façon aléatoire en marchant ou en volant ; ii) il détecte les signaux visuels et/ou odorants de la plante ; iii) il répond à ces signaux en se rapprochant de la plante ; iv) il trouve la plante puis entre en contact avec elle ; v) il examine la surface de la plante (palpation de la surface des feuilles par exemple) ; vi) la plante est acceptée si l'insecte y pond ou s'y alimente. Si l'insecte repart aussitôt, la plante est rejetée.

De plus, cinq termes sont communément utilisés pour décrire le comportement de sélection de l'hôte (Schoonhoven et al. 2005). Le terme *recherche* est utilisé lorsque l'insecte est à distance d'une plante potentiellement hôte et qu'il doit la chercher puis la trouver. Pour localiser une plante-hôte, l'insecte a besoin de se déplacer puis de rentrer en contact avec elle, ou au moins de s'en approcher pour analyser ses caractéristiques chimiques et visuelles. Le terme *recherche* signifie "regarder attentivement dans un lieu et faire l'effort d'y trouver



quelque chose”. Ce terme est souvent confondu avec *découverte*, plutôt caractérisé comme le résultat de la recherche. La recherche de la plante-hôte apporte la notion d’orientation vers la plante, qui peut être faite au hasard ou de façon orientée. Au sens propre du terme, le terme *sélection* signifie « choisir parmi plusieurs options ». Pour cela, l’insecte doit être doté d’un système de perception sensorielle lui permettant de faire son choix entre différentes plantes. Le terme *acceptation* est employé lorsque les comportements d’alimentation ou de ponte se produisent à la suite des phases de recherche et de sélection. L’acceptation est affectée par la motivation de se nourrir ou de pondre, résultant de l’intégration de paramètres d’états physiologiques internes tels que la satiété et l’état de maturation des oeufs. L’acceptation est différente de l’acceptabilité, qui est définie plutôt comme la probabilité d’une plante d’être choisie comme site d’alimentation ou de ponte. La *préférence* est un concept relatif et applicable seulement à l’ensemble des espèces végétales qui sont disponibles à l’insecte. En conditions de test de choix binaire ou multiple, lorsqu’un insecte s’alimente ou pond plus sur une plante que sur les autres, on dit qu’il préfère cette plante aux autres. En conditions naturelles, lorsque le degré d’alimentation ou de ponte sur une espèce de plante particulière est plus élevé que celui attendu relativement à son abondance, on parle aussi de préférence. Le terme *reconnaissance* est souvent utilisé en lien avec l’acceptation. Il se réfère à un processus neuronal, impliquant que l’identité de la plante a été enregistrée au sein du système nerveux central (SNC) lors d’une précédente rencontre. Lors de la recherche de la plante-hôte, l’insecte compare les identités des différentes plantes rencontrées, puis reconnaît celle qu’il a enregistrée précédemment. Cette identité est généralement fixée génétiquement mais peut être modifiée par l’expérience (voir introduction partie C. Mécanismes induisant la préférence pour une plante-hôte).

La décision d’accepter ou de rejeter une plante est basée sur l’information sensorielle émise par les signaux de la plante mais dépend aussi du statut physiologique de l’insecte (satiété, maturité sexuelle, etc) (Browne 1993). L’intégration de ces deux variables et de l’information enregistrée lors d’une précédente expérience est stockée dans le SNC (Dethier 1982).

### ***1. Sélection à distance de la plante***

Des caractéristiques odorantes et visuelles de la plante sont utilisées comme signaux directionnels pour les insectes herbivores. Les odeurs émises par la plante ont des distributions et concentrations très variables, qui dépendent de la vitesse du vent, de la température, et de l’intensité lumineuse. La qualité et la quantité des composés organiques volatils (COVs) émis par la plante peuvent varier selon son statut physiologique (e.g. stade de

développement, état de déficience hydrique, attaquée ou non par des insectes,...). En revanche, les caractéristiques visuelles de la plante sont relativement constantes et indépendantes de la température, de la situation géographique et de la vitesse du vent ; elles dépendent par contre de l'intensité lumineuse (Schoonhoven et al. 2005).

#### **a) Caractéristiques odorantes**

Les insectes sont capables de se déplacer et de s'orienter vers leurs plantes hôtes par l'intermédiaire du transport par le vent des COVs émis. En effet, les plantes émettent un nombre considérable de COVs qui peuvent être divisés en deux groupes clairement définis par Dethier et al. (1960). Les composés attractifs permettent à l'insecte de s'orienter vers la source du signal odorant alors que les composés répulsifs lui permettent de s'orienter dans le sens opposé. Ces signaux sont émis sous forme de poches, distribuées par périodes de temps très courtes. L'insecte perçoit donc une série de "poches odorantes", séparées par des périodes sans odeur (Elkinton & Cardé 1984; Murlis 1986). Plus la distance est grande entre la plante et l'insecte, plus le gradient de concentration des signaux odorants est faible. L'insecte se déplace dans le sens inverse du vent en utilisant ses cils mécano-récepteurs antennaires sensibles à la direction du vent (Bernays & Chapman 1994; Visser & Taanman 1987). Si la force du vent est trop forte, l'insecte perd ses repères et fait demi-tour pour capter de nouveau les signaux odorants de la plante.

De plus, les insectes répondent à des mélanges d'odeurs dans des ratios précis plutôt qu'à un composé unique. Par exemple, Roseland et al. (1992) ont montré que *Smicronyx fulvus* LeConte (Coleoptera : Curculionidae) est attiré par un mélange de cinq terpénoïdes répartis dans des proportions précises alors que le mélange de seulement trois d'entre eux n'a aucun effet.

La chimioréception résulte d'une détection périphérique des signaux et de leur intégration dans le système nerveux central. Les structures sensorielles périphériques assurant l'olfaction et la gustation chez les lépidoptères sont généralement situées sur les antennes, les pattes, les pièces buccales (plus ou moins atrophiées selon les espèces) et l'organe de ponte chez les adultes alors qu'ils sont présents sur les antennes et les pièces buccales chez les larves (chenilles) (Schoonhoven et al. 2005). L'unité sensorielle est la sensille. Une sensille gustative contient généralement 4 à 5 neurones chimiorécepteurs et 1 neurone mécanorécepteur. Une sensille olfactive peut, quant à elle, comprendre jusqu'à 130 cellules nerveuses chez les fourmis mais chez les lépidoptères hétérocères elle contient le plus souvent 1 à 4 neurones chimiorécepteurs (voir Calatayud et al. [2013] pour plus de détails). Dans les

deux cas, les dendrites des neurones chimiorécepteurs s'insèrent dans le corps de la sensille jusqu'à son extrémité. Des protéines réceptrices associées à la membrane des dendrites réagissent aux molécules et induisent une impulsion nerveuse. Ces impulsions sont ensuite transmises le long de l'axone du neurone chimiosensoriel vers le premier relai synaptique où va avoir lieu l'intégration du signal. Les neurones de récepteurs olfactifs (NRO) convergent vers les lobes antennaires au niveau de structures morpho-fonctionnelles d'intégration des informations olfactives appelées les glomérules. Chaque glomérule ne reçoit que les informations olfactives en provenance d'un même type de NRO répondant à un ou des composés particuliers. Par conséquent, une carte d'activation périphérique correspond une carte d'activation des glomérules du lobe antennaire. Pour les sensilles gustatives, les impulsions nerveuses convergent vers de nombreux centres nerveux différents en fonction de leur position : les porte-ganglions sous-œsophagiens lorsqu'elle sont sur les antennes ou le proboscis, les ganglions thoraciques et abdominaux lorsqu'elles sont sur les pattes et l'ovipositeur (Mitchell et al., 1999 ; Stocker, 1994). Lorsqu'une sensille est activée, une série de potentiels d'action s'en suit. Deux techniques sont alors utilisées pour étudier la sensibilité et la spécificité, par exemple, du système olfactif chez les insectes. L'électroantennographie (EAG) permet d'enregistrer la réponse globale des neurones olfactifs antennaires alors que la "single-cell recording" est plus sensible puisqu'elle enregistre la réponse des neurones au niveau d'une seule sensille.

Pour maintenir un vol orienté, les insectes se repèrent aussi par des images visuelles ; on parle alors de réponse optomotrice (Murlis et al. 1992).

### ***b) Caractéristiques visuelles***

Il est démontré que l'efficacité des signaux odorants n'est pas plus forte que celle des signaux visuels (Bernays & Chapman 1994; Prokopy & Owens 1983). En effet, en conditions naturelles, ces signaux agissent de façon complémentaire et les insectes utilisent la combinaison de ces signaux lors de la recherche de la plante. La couleur et la forme d'une plante varient fortement entre les espèces, expliquant que ces signaux visuels complètent les signaux olfactifs lors de l'attraction de l'insecte (Bernays & Chapman 1994). Le fait que toutes les plantes soient vertes a fortement influencé les chercheurs à écarter les signaux visuels dans la sélection de la plante. Pourtant, l'intensité lumineuse réfléchiée par la plante peut différer d'une espèce à l'autre, due à la présence plus ou moins prononcée de couches cireuses à la surface des feuilles. Des facteurs biotiques (âge, état nutritionnel) et abiotiques

(densité, intensité de la lumière incidente) sont aussi sources de différences visuelles entre plantes (Schoonhoven et al. 2005).

Les trois caractéristiques visuelles de la plante influencent le comportement de sélection de l'hôte : la qualité spectrale, la taille et la forme (Prokopy & Owens 1983). Bien que la taille et la forme des plantes montrent une variation considérable entre espèces végétales, ces caractéristiques visuelles sont surtout utilisées à courte distance par l'insecte.

## **2. *Sélection au contact de la plante***

Lorsque l'insecte entre en contact avec la plante, il utilise ses pattes, ses antennes, ses pièces buccales et son ovipositeur pour évaluer les caractéristiques physiques et chimiques de celle-ci (Städler & Roessingh 1991; Bernays & Chapman 1994; Eigenbrode & Espelie 1995), caractéristiques qui n'étaient pas perçues à distance. A la suite de cette évaluation, il peut endommager la plante pour que celle-ci émette un mélange de métabolites primaires et secondaires. Lorsque ces informations sensorielles sont attractives, l'insecte s'alimente ou pond sur la plante. Ce choix est crucial dans le processus de sélection de l'hôte puisqu'il agit directement sur la prise de nutriments et d'énergie ou sur la survie de la progéniture (Schoonhoven et al. 2005).

### **a) *Caractéristiques physiques***

Les insectes sont équipés de nombreuses sensilles mécano-sensorielles (McIver 1985) permettant d'évaluer les caractéristiques physiques de la plante telles que la structure et la texture de la surface de ses organes. La surface d'une plante est, par exemple, couverte de fines excroissances (trichomes), qui peuvent être glandulaires ou non. Ces structures peuvent être un obstacle pour les comportements d'alimentation et de ponte, en particulier chez les insectes de petite taille. Les trichomes glandulaires peuvent aussi constituer une combinaison de résistances chimique et morphologique contre l'attaque des insectes. Les sécrétions de ces glandes peuvent être répulsives, dissuasives et/ou toxiques, ou peuvent coller les petites espèces à la surface de la plante (Griffiths et al. 2001).

### **b) *Caractéristiques chimiques***

Toutes les plantes contiennent des métabolites primaires comme les sucres et les acides aminés, provenant de l'activité photosynthétique. Tous les insectes utilisent les sucres tels que le sucrose, fructose et glucose comme phagostimulants. Les sucres sont aussi connus pour agir sur le choix du site de ponte, comme par exemple chez la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera : Pyralidae) (Derridj et al. 1989; Derridj et al. 1996). Les

concentrations en métabolites primaires de la plante varient beaucoup en fonction de son stade de développement, de ses conditions physiologiques et des facteurs environnementaux, renseignant ainsi l'insecte sur l'état de la plante et sur ses caractéristiques nutritives pour le développement de sa descendance.

Quant aux composés azotés, ce sont les acides aminés isolés, et non les protéines, qui agissent comme phagostimulants (Bernays & Simpson 1982). D'autres substances, moins étudiées, participent au métabolisme primaire des plantes et affectent la prise de nourriture telles que l'inositol (Glendinning et al. 2000), les phospholipides, les nucléotides, les minéraux et les vitamines (Bernays & Simpson 1982; Hsiao 1985).

Le métabolisme secondaire se définit comme l'ensemble des voies de synthèse de la plante non communes à toutes les plantes supérieures, se différenciant en fonction de leurs appartenances taxonomiques. Ces substances sont limitées donc à certains taxons végétaux et la chémo-réception de ces composés permet ainsi à l'insecte d'identifier précisément l'espèce végétale. Initialement, Fraenkel (1959) avait considéré les métabolites secondaires comme des substances défensives inhibant la prise alimentaire chez la majorité des espèces phytophages. Il s'avère de plus en plus que certains insectes ont détourné la fonction première de ces composés (i.e. composés de défense pour le végétal) pour les exploiter dans la communication chimique et la défense contre les prédateurs (e.g. phénomène de séquestration) (voir Bermudez-Torres et al. [2013] pour revue). Elles peuvent contribuer, dans certains cas, à des processus évolutifs de spécialisation chimique où la chimie des plantes (*via* ces substances secondaires) constitue la contrainte majeure dans l'évolution des insectes phytophages. Dans ce cas, les insectes vont se diversifier sur des plantes contenant des composés secondaires similaires (voir Jusselin et al. [2013] pour revue).

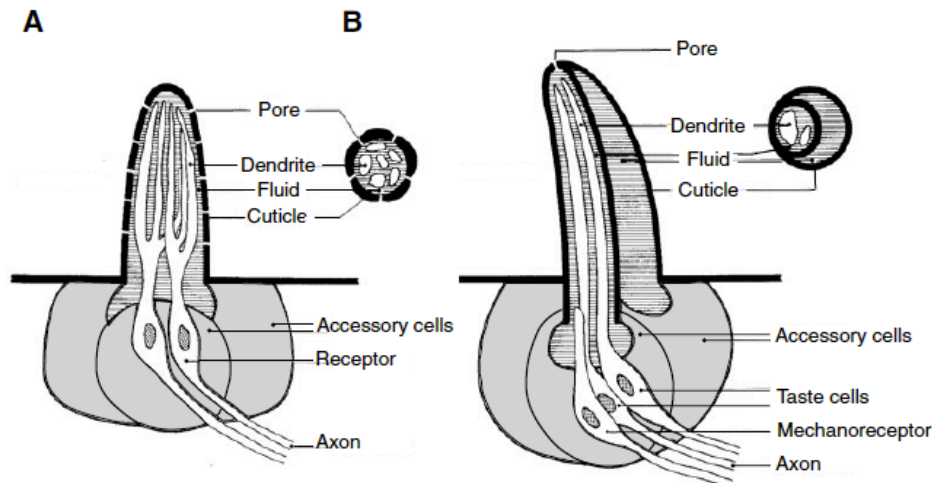
Il est généralement admis qu'au moment de choisir une plante, l'insecte intègre à la fois les effets stimulants et dissuasifs des métabolites primaires et secondaires ; c'est l'équilibre entre ces deux effets qui détermine son choix (Schoonhoven et al. 2005).

De plus, la sélection d'une plante-hôte par un insecte n'est pas un processus cloisonné, mais est en interaction permanente avec des contraintes écologiques.

### **3. *Chimioréception***

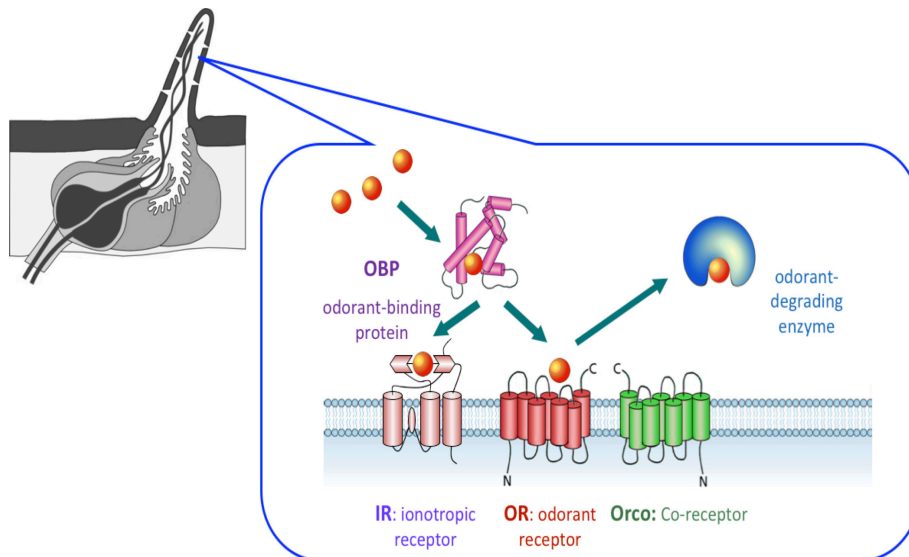
Comme mentionné précédemment, les unités sensorielles périphériques, assurant l'olfaction et la gustation, i.e. les sensilles sont impliquées dans la détection des composés chimiques en suspension dans l'air ou à la surface (ou à l'intérieur) d'un substrat (voir Calatayud et al. [2013] pour revue). Pour ce faire, les molécules doivent pénétrer à l'intérieur de la sensille et

accéder aux membranes nerveuses. Les sensilles chimioréceptrices se distinguent des mécanorécepteurs par la présence de pores au travers de leur paroi. Les sensilles olfactives possèdent de nombreux pores disséminés sur leur surface alors que les gustatives ne possèdent qu'un pore terminal ou une couronne de pores à leur extrémité (Fig. 6).



**Figure 6.** Vues schématiques (sections longitudinales et transversales) d'une sensille olfactive (A) et gustative (B) (d'après Schoonhoven et al. [2005]).

Pour être perçues par les neurones, les molécules volatiles qui sont généralement lipophiles (insolubles dans l'eau) doivent pénétrer dans la sensille pour accéder à la membrane des neurones. Pour cela les molécules pénètrent dans la sensille par de minuscules pores disséminés le long de celle-ci puis circulent dans la lymphe sensillaire (liquide aqueux) par l'intermédiaire de protéines spécifiques solubles dans l'eau et présentes en grande quantité dans la lymphe de la sensille : les protéines liant les odorants (Odorant-Binding Proteins, OBP et Chemosensory Proteins, CSP), analogues fonctionnellement à des lipocalines (protéines qui transportent des ligands hydrophobes chez les vertébrés et les invertébrés) (Fig. 7). Les molécules odorantes arrivées près des neurones olfactifs sont libérées et détectées par des récepteurs localisés dans la membrane des dendrites : des récepteurs ionotropiques (IR) et/ou des récepteurs olfactifs (OR) associés à un co-récepteur (ORco) (voir Glaser [2013] pour revue).



**Figure 7.** Les différentes protéines de la lymphe sensillaire et de la membrane des neurones (source : Glaser [2013]).

#### 4. *Spectres d'hôtes*

Quelques auteurs utilisent les termes *monophage*, *oligophage* et *polyphage* en relation directe avec le nombre d'espèces de plantes attaquées, sans prendre en compte leurs affiliations taxonomiques. Cependant si nous nous référons à la définition de Bernays & Chapman (1994), un insecte *monophage* se nourrit sur une seule espèce de plante ou sur plusieurs espèces végétales appartenant au même genre. Le terme d'*oligophage* est utilisé pour qualifier une espèce d'insecte se nourrissant sur des plantes de genres taxonomiques différents mais appartenant à la même famille. Enfin, un insecte *polyphage* se nourrit sur un grand nombre d'espèces de plantes appartenant à différentes familles (Bernays & Chapman 1994).

Ainsi, tout au long de cette étude, nous avons utilisé les termes *monophage*, *oligophage* et *polyphage* en prenant en compte ces définitions.

### C. Mécanismes induisant la préférence pour une plante-hôte

La préférence pour une plante-hôte est très variable d'un insecte à l'autre en fonction de son statut taxonomique (ordre, famille, espèce) et même au sein d'une espèce. Le spectre alimentaire d'un insecte n'est pas strictement fixé ; par exemple, des populations différentes de la même espèce peuvent s'attaquer à des hôtes sensiblement différents. La préférence d'un insecte phytophage pour une plante-hôte a vraisemblablement une base génétique mais peut être induite et modulée par l'expérience sensorielle. Cette variation phénotypique de

préférence de la plante-hôte est de nos jours communément admise au sein des insectes herbivores (Schoonhoven et al. 2005; Anderson & Anton 2014). La variation géographique peut aussi influencer sur les préférences de plante-hôte. Par exemple, *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre) (Lepidoptera : Noctuidae) est présente significativement sur maïs en France alors qu'au Kenya elle ne s'attaque au maïs que de façon sporadique (Kader 2012; Glaser 2013). Des différences de comportement peuvent aussi être observées entre les populations d'une même espèce situées dans une même localité géographique. Par exemple, au Kenya, il est possible de rencontrer une population de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera : Plutellidae) spécialisée sur chou et une autre n'inféodée qu'au pois (Henniges-Janssen et al. 2014). Les facteurs environnementaux modulent aussi la préférence des insectes tels que la saisonnalité, la température, la présence de prédateurs. Enfin, le stade de développement et le sexe de l'insecte peuvent aussi agir sur la préférence de l'hôte chez les insectes phytophages.

Comme mentionné précédemment, l'expérience entraîne des changements importants dans la préférence de l'hôte chez les insectes phytophages. Des expériences olfactives et gustatives peuvent être à l'origine de ces changements comportementaux.

Différents mécanismes sont impliqués dans ces changements, et interagissent au niveau physiologique. La terminologie est basée sur des définitions comportementales selon Bernays & Chapman (1994). On parle d'*habituation* lorsque, suite à des expositions répétées d'un stimulus, l'insecte s'y habitue et l'intensité des réponses sensorielles vis-à-vis de ce stimulus décroît. Le terme *sensibilisation* est utilisé lorsque l'insecte s'habitue aux expositions répétées d'un stimulus mais, à l'inverse de l'habituation, l'intensité des réponses sensorielles vis-à-vis du stimulus augmente. Lorsque l'insecte apprend à associer un stimulus à effet neutre avec un stimulus ayant un effet positif ou négatif sur lui, on parle d'*apprentissage associatif*. Ainsi, au moment d'une future rencontre avec le stimulus neutre, l'insecte réagit comme s'il était en contact avec le stimulus effectif. Il y a *induction de préférence* lorsque l'insecte préfère la plante sur laquelle il a déjà été exposé (i.e. sur laquelle il a déjà eu une expérience), peu importe si cette plante est compatible ou non avec son développement optimal.

Ces expériences ont lieu au cours du développement pré-imaginal et/ou imaginal chez les insectes holométaboles.



## 1. *Expériences pré-imaginale et imaginale*

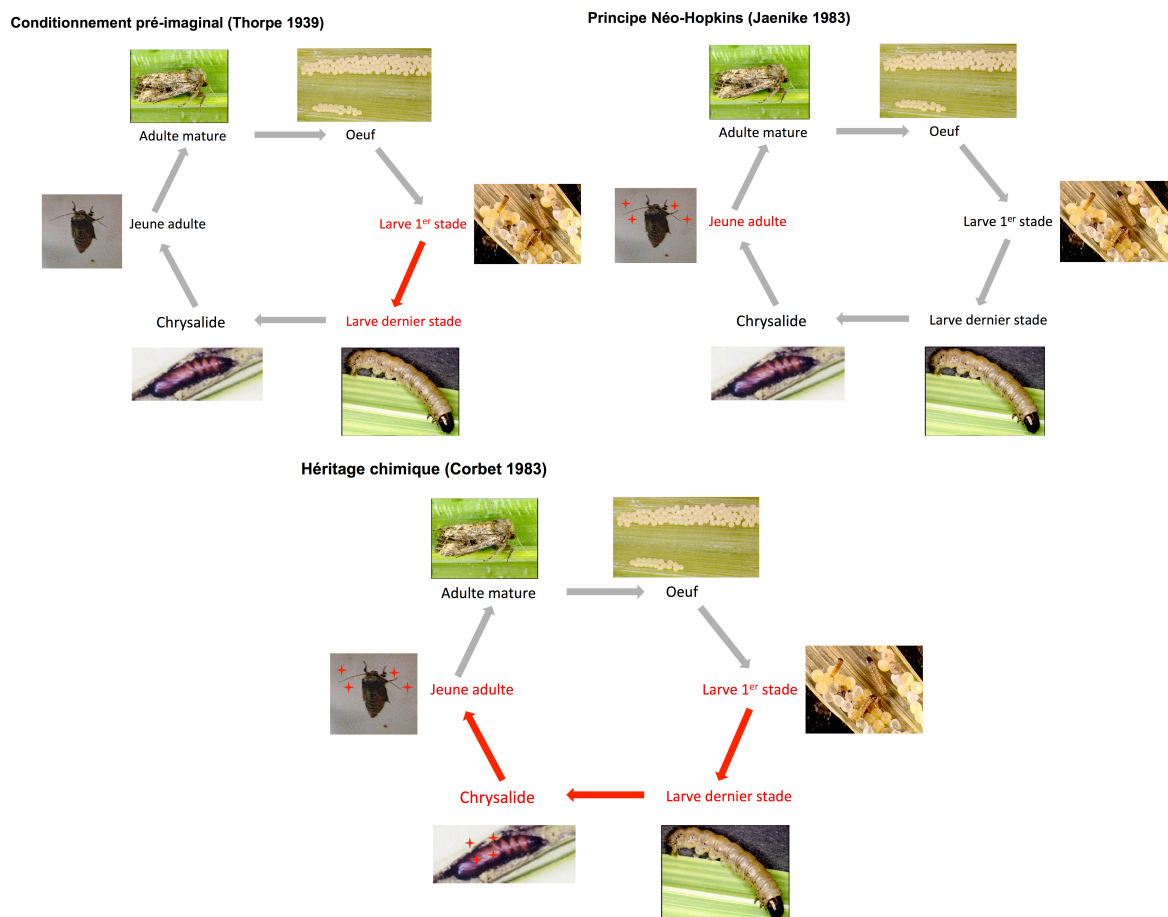
### *Mécanismes intra-générationnels*

Au sein d'une même génération, de nombreuses études ont montré qu'une expérience sensorielle durant les premiers stades larvaires affecte le comportement alimentaire de ces mêmes larves aux stades plus avancés (Jermy 1987; Papaj & Prokopy 1989; Bernays 1995). Chez les larves de lépidoptères, l'effet de l'expérience sur la localisation des COVs a été découverte initialement chez *Manduca sexta* L. (Lepidoptera : Sphingidae) (Saxena & Schoonhoven 1982). Les larves de cette espèce ont une préférence pour les plantes de la famille des Solanacées. A l'issue d'une prise de nourriture des jeunes larves sur une plante n'appartenant pas aux Solanacées, les larves aux derniers stades s'orientent préférentiellement vers la plante sur laquelle elles ont été préalablement exposées (Saxena & Schoonhoven 1982). De la même façon, des larves de *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera : Noctuidae) préalablement exposées à une plante montrent au stades larvaires avancés une plus forte attraction vis-à-vis des COVs émis par cette plante par rapport à des larves naïves (Carlsson et al. 1999). Une larve peut donc apprendre à associer un COV avec un stimulus gustatif, attractif ou dissuasif, indiquant que les COVs sont impliqués dans cette modulation de préférence (Jørgensen et al. 2007; Salloum et al. 2011). Le rôle des odeurs dans l'induction de préférence due à l'expérience n'est cependant pas encore bien établi (Bernays & Weiss 1996) mais il est probable que des changements de sensibilité vis-à-vis des attractifs et répulsifs jouent un rôle prépondérant dans cette modulation de préférence chez les larves (Anderson & Anton 2014).

De plus, certains entomologistes ont suggéré au début du XXIème siècle que l'expérience larvaire sur une plante augmente les chances que cette plante soit choisie comme site d'alimentation et/ou de ponte au stade adulte. Hopkins (1916) a été le premier à publier ce phénomène. Le principe de sélection d'hôte d'Hopkins stipule que « *une espèce qui se reproduit sur deux ou plusieurs hôtes préférera continuer à se reproduire sur l'hôte sur lequel il s'est adapté* » (Hopkins 1916). Ce principe a ensuite été nommé conditionnement pré-imaginal « *Les femelles préfèrent pondre sur les espèces de plantes sur lesquelles elles se sont développées au stade larvaire* » (Fig. 8) par Thorpe & Jones (1937). Cependant, certaines études n'apportent pas de preuves de la validité de cette théorie, comme celles de Rojas et Wyatt (1999) sur *Mamestra brassicae* (L.) (Lepidoptera : Noctuidae) ou celles de Olsson et al. (2006) sur *Plodia interpunctella* Hübner (Lepidoptera : Pyralidae). D'autres études ont démontré que l'expérience pré-imaginale pouvait affecter le comportement des

adultes chez les insectes phytophages tels que les coléoptères (Rietdorf & Steidle 2002), les diptères (Videla et al. 2010) et les lépidoptères (Akhtar & Isman 2003; Hora et al. 2005; Olsson et al. 2006; Moreau et al. 2008; Anderson et al. 2013).

Jaenike (1983) a ensuite démontré que les femelles adultes préfèrent pondre sur une plante émettant les mêmes COVs que ceux présents au moment où elles ont émergé. Dans ce cas, le terme de principe néo-Hopkins est employé (Fig. 8). Enfin, Corbet (1985) apporte une nouvelle notion appelée héritage chimique (Fig. 8) où il démontre que les COVs présents dans l'environnement larvaire sont stockés dans l'hémolymphe des insectes ou à la surface des chrysalides. Les femelles adultes sont attirées par ces mêmes COVs au moment de la recherche d'un site de ponte.



**Figure 8.** Représentation schématique des mécanismes, liés à l'expérience, modulant la préférence de la plante-hôte chez les insectes phytophages holométaboles. Ces mécanismes diffèrent selon les stades de développement de l'insecte au cours desquels l'expérience a lieu (représentés en rouge). Les étoiles rouges symbolisent les composés organiques volatils qui seront mémorisés par l'insecte ; principe néo-Hopkins : les COVs sont dans l'espace environnant la chrysalide au moment de l'émergence de l'adulte ; héritage chimique : les COVs sont à la surface de la chrysalide.

## ***Mécanismes inter-générationnels***

L'expérience sensorielle d'un insecte peut aussi avoir un effet sur la préférence d'une plante-hôte à la génération suivante, on parle alors de mécanisme inter-générationnel (Chow et al. 2005). En d'autres termes, la mémoire des parents sur l'identité de leur plante-hôte est conservée jusqu'à la génération suivante et peut avoir une influence sur la préférence alimentaire de la progéniture au stade larvaire, ou bien sur la préférence du site de ponte au stade adulte.

Ces mécanismes inter-générationnels ont été peu étudiés contrairement aux mécanismes intra-générationnels. A notre connaissance, deux études ont porté sur ces mécanismes, parmi lesquelles Ledón-Rettig et al. (2013) ont suggéré que des modifications épigénétiques au niveau du développement embryonnaire prédisposent la progéniture à se développer sur la même plante-hôte que celles des parents.

La sélection génétique (l'insecte s'adaptant à une nouvelle plante hôte) peut aussi être considéré comme un mécanisme inter-générationnel.

### ***2. Influence du degré de polyphagie de l'insecte sur les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte suite à des expériences pré-imaginale et imaginale***

Comme mentionné précédemment, le conditionnement pré-imaginal, le principe de néo-Hopkins et l'héritage chimique sont des mécanismes qui modulent la préférence de la plante hôte chez les insectes phytophages holométaboles. Ces mécanismes diffèrent selon les stades de développement de l'insecte au cours desquels l'expérience sensorielle a lieu. Cependant, aucune étude n'a montré si le mécanisme modulant la préférence d'hôte d'un insecte phytophage est lié à son degré de polyphagie. Dans ce contexte, une méta-analyse portant sur 137 études (détaillée dans la partie résultats) montre que les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte, suite à des expériences pré-imaginale et imaginale (conditionnement pré-imaginal, principe néo-Hopkins, héritage chimique), ont lieu tout aussi bien chez les espèces polyphages que chez les espèces oligo- et monophages et ce quel que soit leur statut taxonomique.

## MATERIELS ET METHODES

### A. Description des espèces étudiées

Les trois espèces de lépidoptères foreurs de graminées utilisées dans cette étude sont *Sesamia nonagrioides*, *Busseola fusca* et *Busseola nairobiica*. Elles ont des spectres alimentaires différents. Leur classification taxonomique commune est présentée ci-dessous :

**Classe:** Insecta

**Ordre:** Lepidoptera

**Sous ordre:** Heteroneura

**Division:** Ditrysia

**Sous –division:** Heterocera

**Super famille:** Noctuoidea

**Famille:** Noctuidae

**Sous famille:** Amphipyrinae

Les larves *S. nonagrioides* ont été collectées sur *Typha domingensis* Pers. à Makindu (Est du Kenya). Le temps de développement de l'œuf à l'adulte est d'environ 52 jours à  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  (Petit C., obs. pers.). Les larves *B. fusca* sont issues de plants de maïs provenant de Gilgil et Mahi-Mahiu (Vallée du Rift, Kenya). Le temps de développement entre l'œuf et l'adulte est d'environ 60 jours à  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  (Petit C., obs. pers.). Les larves de *B. nairobiica* ont été collectées sur *Panicum deustum* dans la forêt de Ngong (Nairobi, Kenya). Le temps de développement de l'œuf jusqu'à l'émergence de l'adulte est d'environ 90 jours à  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  (Petit C., obs. pers.).

A partir d'individus sauvages, les colonies de chaque espèce ont été établies sur milieu artificiel (Onyango & Ochieng'-Odero 1994) pendant plus de 10 générations au laboratoire ( $26 \pm 1^\circ\text{C}$  and 50-60% RH).

#### 1. *Sesamia nonagrioides*

##### a) Statut taxonomique

*Sesamia nonagrioides* (Fig. 9) décrit pour la première fois en 1824 en Sicile (Lefèbvre 1827) a ensuite porté plusieurs noms : *Cossus nonagrioides* Lefèbvre, 1827 ; *Nonagria hesperica* Rambur, 1837; *Sesamia nonagrioides* Lefèbvre, 1852; *Nonagria sacchari* Wollaston, 1858; *Tapinostola gracilis* Rebel, 1899 ; *Sesamia vuteria* f. *ciccarelli* Mariani, 1934. Ce n'est qu'en

1953 que Tams & Bowden révisent le genre *Sesamia* et précisent les caractères morphologiques. Quelques années plus tard, Nye (1960) remarque que *S. nonagrioides* est très proche morphologiquement d'une espèce décrite en Afrique subsaharienne, *Sesamia botanephaga*, et propose de les considérer comme deux sous espèces, *S. nonagrioides nonagrioides* et *S. nonagrioides botanephaga*, distribuées respectivement au Nord et au Sud du Sahara. Moyal et al. (2011) apportent des précisions sur le statut taxonomique de *S. nonagrioides* et proposent un scénario de son histoire évolutive. Ainsi, *S. nonagrioides* ne présenterait pas deux sous espèces comme le pensait Nye. Il y aurait en fait trois populations isolées, une dans la région Paléarctique, une en Afrique de l'Est et une en Afrique de l'Ouest. Selon Moyal et al. (2011), la population paléarctique serait issue du croisement entre les populations de l'Est et de l'Ouest africain. Une récente étude indique que la diversification de *S. nonagrioides* a eu lieu entre 1,24 et 4,33 millions d'années et vraisemblablement au cours des changements environnementaux pendant le Pléistocène (Kergoat et al. 2015). Ces auteurs confirment également l'origine Est africaine de *S. nonagrioides* (autour de 0,178 millions d'années) des populations paléarctiques.



**Figure 9.** *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre 1827) (Lepidoptera : Noctuidae) (Photo : Calatayud P.-A.).

#### **b) Plantes hôtes et distribution**

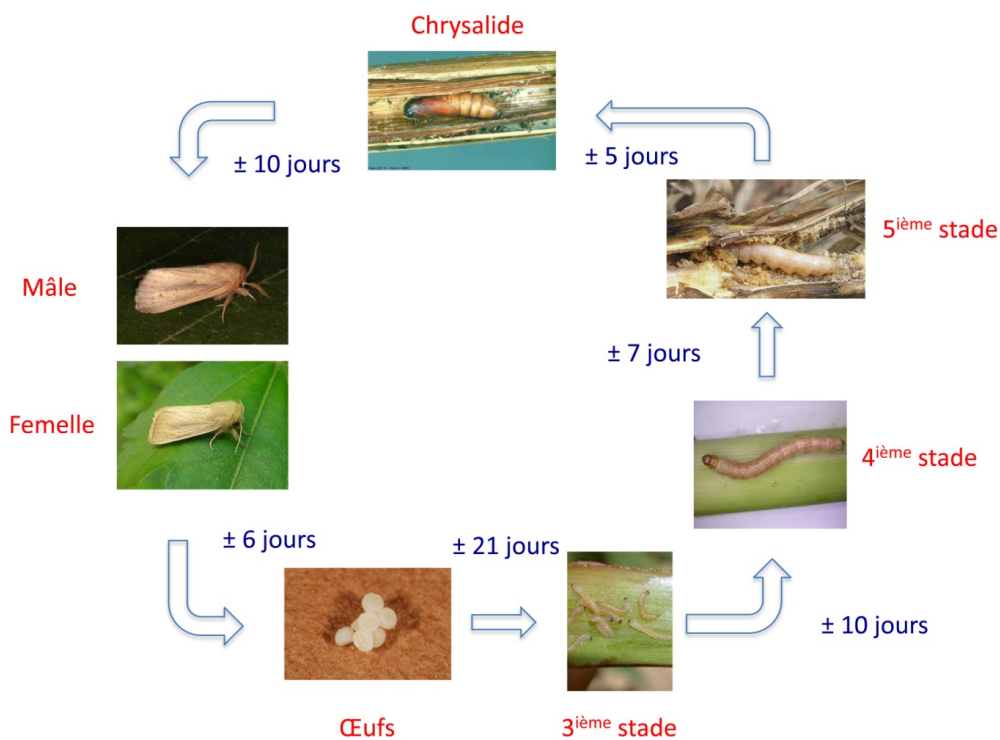
*Sesamia nonagrioides* est considérée comme une espèce polyphage avec une gamme assez large de plantes hôtes de différentes familles végétales comme les Poaceae, les Cyperaceae et les Typhaceae (Le Ru et al. 2006a & b; Ong'amo et al. 2006).

Cet insecte se rencontre en Afrique de l'Ouest, Centrale et de l'Est. Il se trouve également dans les régions Paléarctiques de l'Ouest de l'Europe au Nord de l'Afrique jusqu'en Iran (Eizaguirre & Fantinou 2012).

Il est considéré comme l'un des plus importants ravageurs du maïs en Espagne depuis 1929 (Delgado de Torres 1929) et, de façon générale, dans tout le bassin méditerranéen (Stavrakis 1967; Anglade 1972; Melamed-Madjar & Tam 1980; Rousseau 2009). En Afrique, il peut causer aussi d'importants dégâts sur maïs jusqu'à 63% de perte de rendement par exemple au Ghana (Leyenaar & Hunter 1977). En Afrique de l'Est et particulièrement au Kenya, *S. nonagrioides* peut se rencontrer dans les parcelles de maïs mais il n'y est pas considéré comme un important ravageur. Il est d'ailleurs plus fréquemment rencontré dans des endroits humides, vivant sur Typhaceae et Cyperaceae (Le Ru et al., 2006a & b).

### **c) *Biologie et développement***

En Europe, sa survie hivernale à l'état de chenilles diapausantes est sous la dépendance de l'intensité du froid hivernal et de la pluviométrie. La diapause est induite par le raccourcissement de la durée du jour (voir Glaser [2013] pour revue). *Sesamia nonagrioides*, comme tous les lépidoptères holométaboles, présente un développement en quatre phases : œuf, chenille, chrysalide, adulte (Fig. 10). Après l'émergence des adultes et les accouplements, les femelles fécondées pondent des œufs entre la gaine foliaire et la tige de la plante (Ameline 1999). Les adultes possèdent un dimorphisme sexuel marqué au niveau des antennes : celles des mâles sont bipectinées alors que celles des femelles sont filiformes (voir Glaser [2013] pour revue). Les chenilles néonates éclosent et se nourrissent des jeunes feuilles. Son développement passe ensuite par cinq stades larvaires. Dès qu'elles atteignent le stade L3, les chenilles forent les tiges pour s'y nourrir. Au quatrième stade larvaire intervient une phase de dispersion des larves vers les pieds voisins. Ce stade est communément appelé "stade baladeur" (Ameline 1999). C'est à ce stade qu'elles deviennent diapausantes le cas échéant, entraînant l'apparition d'un stade additionnel. Les chenilles diapausantes se transforment en chrysalide dès que les conditions environnementales le permettent.



**Figure 10.** Cycle de développement de *Sesamia nonagrioides* (Source : Glaser [2013]).

## 2. *Busseola fusca*

### a) Statut taxonomique

*Busseola fusca* (Fig. 11) a été mentionné pour la première fois comme *Sesamia fusca* par Fuller (1901) et décrit sous le même nom par Hampson (1902). En 1953, les espèces africaines de *Sesamia* et les genres connexes ont été morpho-taxonomiquement révisés pour placer *S. fusca* dans le genre *Busseola* (Tams & Bowden 1953).



**Figure 11.** *Busseola fusca* (Fuller 1901) (Lepidoptera : Noctuidae) (Photo : Le Ru B.).

### **b) Plantes hôtes et distribution**

Depuis le manuel d'information publié sur *B. fusca* en 1992 (Harris & Nwanze 1992), cet insecte a été considéré plutôt comme polyphage capable de s'alimenter non seulement de maïs, de sorgho cultivé et sauvage, mais aussi de nombreuses graminées sauvages comme *Pennisetum purpureum*, *Panicum maximum*, *Hyparrhenia rufa*, *Rottboellia exaltata* et *Phragmites* sp.. La liste de ses plantes hôtes a été étendue plus tard à d'autres genres de graminées comme *Cymbopogon*, *Cynodon*, *Echinochloa*, *Setaria*, *Sporobolus* et *Tripsacum*, représentant un total de 18 espèces de graminées sauvages (voir Calatayud et al. [2014] pour revue). Plus récemment, une meilleure expertise taxonomique combinant les outils morphologiques aux moléculaires a permis de montrer que la gamme de plantes hôtes initialement attribuée à *B. fusca* n'est pas aussi large que cela avec une plus faible présence de cet insecte sur graminées sauvages que ce qui avait été reporté (voir Calatayud et al. [2014] pour revue). En effet, un travail de collecte menée au cours de la dernière décennie a montré que *B. fusca* représente moins de 1% des chenilles foreuses trouvées sur hôtes sauvages (Le Ru B., com. pers.). La majorité des larves a été collectée sur maïs ainsi que sur sorgho cultivé et sauvage. La gamme de plantes hôtes de *B. fusca* ne présente que sept espèces différentes de graminées au lieu de 18 espèces initialement reportées (voir Calatayud et al. [2014] pour revue). Cette espèce est maintenant considérée comme oligophage.

*Busseola fusca* est présente dans toute l'Afrique subsaharienne (Kfir et al. 2002), mais absente de Zanzibar et de Madagascar (Le Ru et al. 2006a). En Afrique de l'Ouest, elle est d'une importance mineure dans les zones humides du Sud, mais c'est l'espèce dominante sur sorgho cultivé dans les zones de savane sèche du Nord (Harris & Nwanze 1992). En Afrique Centrale, les enquêtes sur le terrain ont indiqué que *B. fusca* était l'espèce dominante sur toutes les zones agro-écologiques du niveau de la mer jusqu'aux montagnes et de la forêt humide jusqu'aux zones sèches de savane (Cardwell et al. 1997). De même, en Afrique de l'Est, *B. fusca* est présente dans toutes les zones agro-écologiques des savanes arides et semi-arides des plaines jusqu'aux forêts d'altitude des montagnes humides d'Afrique, bien qu'elle ne soit pas prédominante au-dessus de 1500 m d'altitude (Le Ru et al. 2006a & b; Ong'amo et al. 2006). Une tendance similaire a été observée en Afrique du Sud où *B. fusca* est présente dans les zones de basses altitudes (Krüger et al. 2008) et les zones côtières (Waladde et al. 2002) jusque dans les régions de montagne du Lesotho à une altitude de 2131 m (Ebenebe et al. 1999).



### **c) *Biologie et développement***

*Busseola fusca*, comme *S. nonagrioides*, présente un développement holométabole en quatre phases : œuf, chenille, chrysalide, adulte. Cependant, la diapause est facultative chez *B. fusca*, le facteur déclenchant étant la qualité de nourriture plutôt que la température (Le Ru B., com. pers.). Les femelles pondent de 100 à 800 oeufs entre la gaine foliaire et la tige de la plante-hôte. Environ une semaine plus tard, les chenilles néonates nouvellement écloses migrent vers les jeunes feuilles dont elles se nourrissent. Son cycle de développement passe par cinq stades larvaires et ce n'est qu'à partir du troisième stade que les larves forent les tiges pour s'y alimenter.

## **3. *Busseola nairobica***

### **a) *Statut taxonomique***

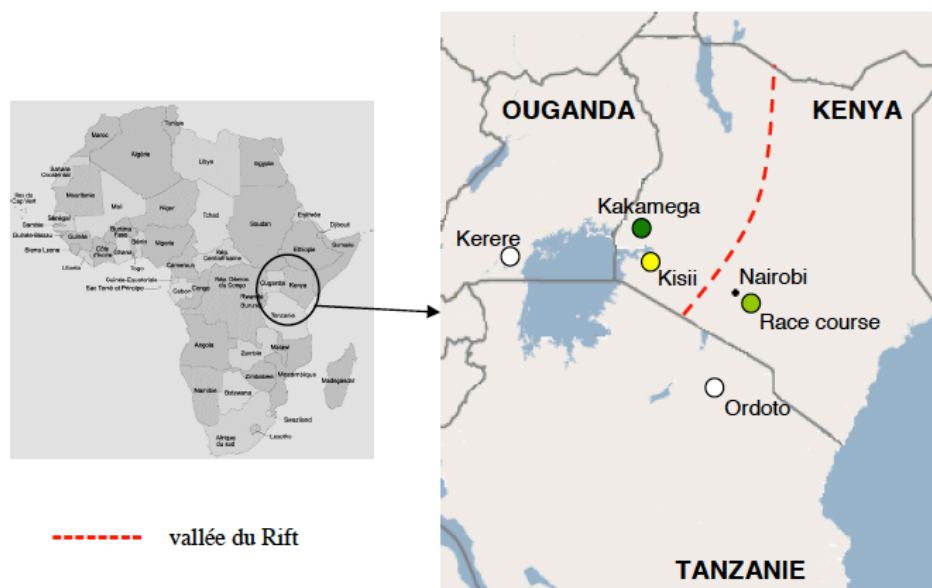
*Busseola nairobica* (Fig. 12) est une espèce proche de *B. fusca*, initialement confondue avec *B. segeta* Bowden (Félix 2008). Elle a été récemment décrite et nommée *B. nairobica* Le Ru n. sp..



**Figure 12.** *Busseola nairobica*, Le Ru n. sp. (Lepidoptera : Noctuidae) (Photo : Le Ru B.).

### **b) *Plantes hôtes et distribution***

*Busseola nairobica* est monophage s'alimentant sur *Panicum deustum* Thunb 1794 (Felix et al. 2013). Cette espèce est surtout rencontrée au Sud du Kenya à l'Est de la vallée du Rift (Fig. 13), et en Tanzanie près de la frontière kenyane (Le Ru B., com. pers.).



	<b>Forêt tropicale humide</b>	<i>Busseola segeta</i> (population de Kakamega)	<i>Pennisetum purpureum</i>
	<b>Actuellement savane (mais avant forêt tropicale humide comme pour Kakamega)</b>	<i>Busseola segeta</i> (population de Kisii)	<i>Pennisetum purpureum</i>
	<b>Forêt claire ombrophile</b>	<i>Busseola nairobica</i>	<i>Panicum deustum</i>

**Figure 13.** Carte du Kenya indiquant les localités où l'on rencontre *Busseola segeta* et *Busseola nairobica*, leur situation géographique, l'écologie du lieu d'échantillonnage et la plante-hôte sur laquelle ces espèces se trouvent fréquemment (Source : Félix [2008]).

### c) *Biologie et développement*

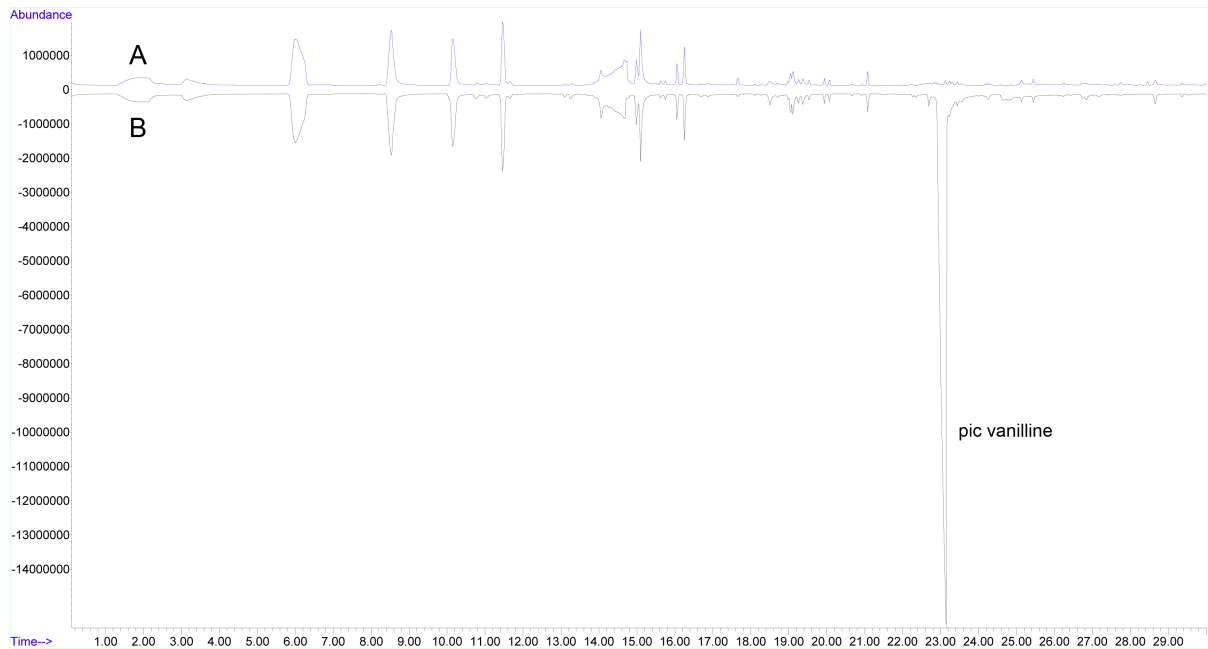
Le cycle de développement de *B. nairobica* est le même que pour les deux espèces précédentes passant par cinq stades de développement larvaires. Les femelles pondent leurs œufs entre la gaine foliaire et la tige de la plante. Il n'y a pas de diapause connue pour cette espèce (Félix 2008).

## B. Méthodes expérimentales

Les tests de comportement conduits durant ces travaux de thèse ont évalué, en situation de choix, la préférence de site d'alimentation ou de ponte des trois espèces citées ci-dessus. En majorité, les expériences ont été conduites en conditions de laboratoire (articles 2, 3 et 4). Les insectes ont été maintenus pendant une, deux ou cinq générations sur un milieu artificiel enrichi ou non en vanilline<sup>1</sup> (Fig. 14), puis leurs préférences liées à l'alimentation ou à la ponte ont été enregistrées. Seules des larves de 3<sup>ème</sup> stade ont été utilisées car c'est à ce stade que les chenilles commencent à être mobiles, se déplaçant activement d'une plante à l'autre

<sup>1</sup> Voir annexe 1.

(Kaufmann 1983). Un olfactomètre en tube Y a été utilisé pour les tests de préférence olfactive sur des femelles gravides et des larves de 3<sup>ème</sup> stade ayant été exposées à la vanilline selon différentes procédures (articles 2 et 3). Les tests de l'article 2 ont été couplés à une étude électroantennographique afin de déterminer si une modulation de préférence de l'hôte chez une femelle adulte peut être liée à une modification de sa sensibilité antennaire. Pour les tests de préférence alimentaire des larves (article 4), un dispositif en test de choix binaire a été mise au point et utilisé.

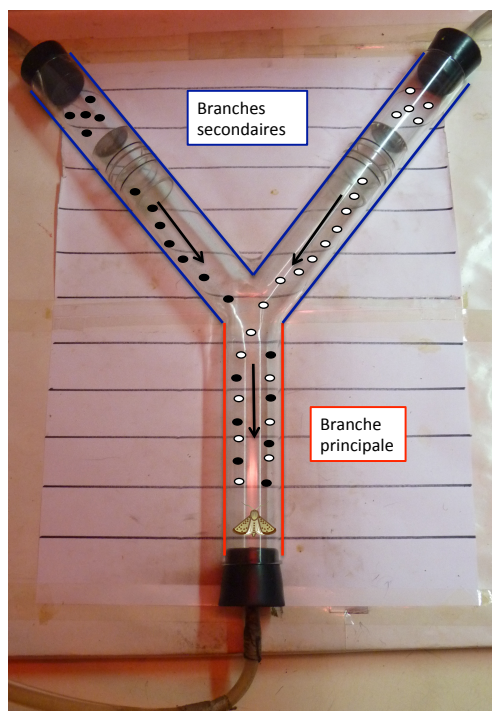


**Figure 14.** Profil de chromatographie en phase gazeuse des composés organiques volatils (COVs) dégagés par le milieu témoin (A) et le milieu vanilline à 1g/l (B). La collecte des COVs s'est faite en utilisant des fibres SPME (Solid-Phase Microextraction), à température ambiante.

### 1. *Olfactomètre en tube Y*

Calatayud et al. (2014) ont démontré que, pour les femelles de *B. fusca*, l'olfactomètre en tube Y est mieux adapté que le tunnel de vol pour mesurer des différences d'attractivité à des odeurs végétales. Ainsi, nous avons préféré utiliser un dispositif en tube Y plutôt qu'un tunnel de vol.

Un olfactomètre en tube Y est un dispositif permettant de décrire le comportement de choix d'un insecte lié à ses préférences olfactives (Fig. 15). Dans notre étude, la femelle gravide ou la larve de 3<sup>ème</sup> stade a eu le choix entre des odeurs émises par un milieu artificiel enrichi en vanilline et un milieu témoin (i.e. sans vanilline), sans avoir de contact direct avec l'un ou l'autre des milieux ; les capacités gustatives de l'insecte ne sont donc pas mises à contribution dans ce dispositif.



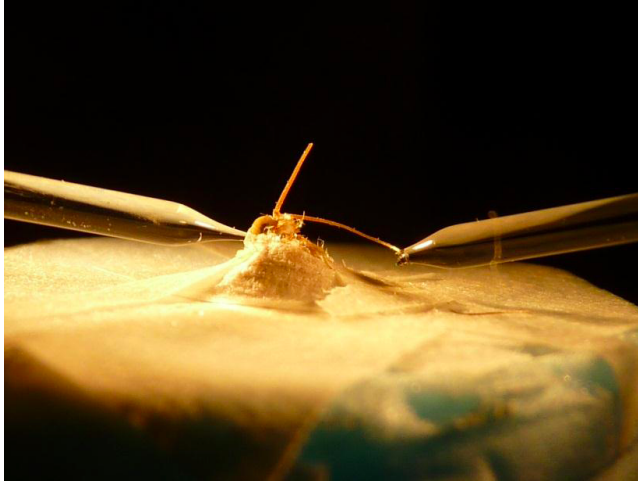
**Figure 15.** Description de l'olfactomètre en tube Y utilisé lors des expérimentations. Les points blancs et noirs représentent les COVs dégagés par chacun des milieux artificiels (enrichi en vanilline ou non). Les flèches noires représentent le sens et la direction du flux d'air. L'insecte se déplace à contre-sens du flux d'air.

Un olfactomètre en tube Y décrit par Ngi-Song et al. (1996) a été utilisé (Fig. 15). L'air entrant dans les branches du tube a préalablement été purifié en traversant du charbon actif. Le flux d'air était de  $15 \text{ cm s}^{-1}$  au sein de chaque branche. Toutes les expériences en tube Y ont été conduites à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  et 50–60% HR. Les femelles gravides et les larves de 3<sup>ème</sup> stade ont été relâchées individuellement dans la branche principale. Chaque individu testé a eu le choix entre des odeurs du milieu témoin (échantillon de  $3\text{cm}^3$ ) et celles du milieu vanilline (échantillon de  $3\text{cm}^3$ ) pendant un maximum de 10 minutes. Un choix a été considéré lorsque l'insecte restait au moins 20s au-delà de 5cm après l'intersection entre la branche principale et une des branches secondaires (Fig. 15). Tous les cinq insectes, les branches du tube Y ont été nettoyées et les sources d'odeurs interverties pour minimiser le biais lié à la position de ces sources. Les analyses statistiques n'ont porté que sur le nombre d'insectes ayant fait un choix. Cette technique a été utilisée dans les articles 2 et 3.

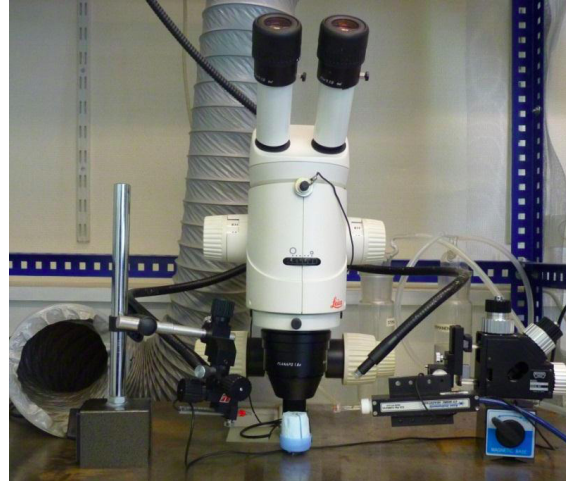
## 2. *Electroantennographie*

Cette technique permet de traduire électriquement une réponse du nerf olfactif de l'insecte vis-à-vis d'un COV. Une électrode de référence est plantée dans le cou de la femelle adulte tandis que l'électrode de mesure est connectée à une des deux antennes. L'antenne est ensuite

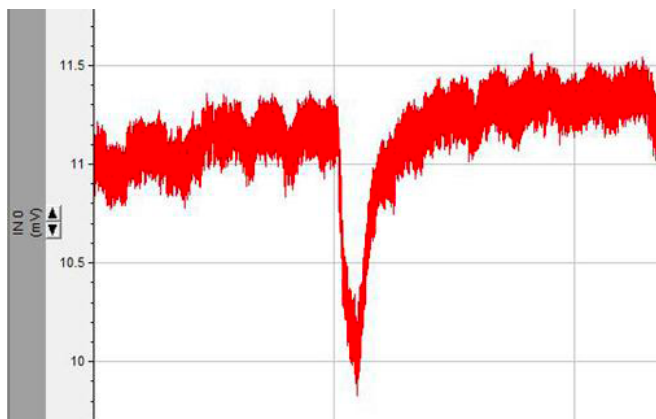
stimulée par un pulse d'air contenant une certaine quantité du composé à tester ; la réponse des nerfs olfactifs est alors traduite sous forme de dépolarisations électriques (en mV). Cette technique a été utilisée dans l'article 2.



Montage expérimental EAG



Matériel expérimental EAG



Exemple de réponse EAG : dépolarisation mesurable quantitativement en mV

### 3. *Expériences préliminaires*

Avant de commencer les tests en conditions de laboratoire, des expériences préliminaires ont été effectuées afin de répondre aux questions suivantes :

Quelle concentration en vanilline incorporer au milieu artificiel ?

La première étude préliminaire a consisté à déterminer la concentration de vanilline à incorporer au milieu artificiel de Onyango & Ochieng'-Odero (1994)<sup>2</sup>. L'objectif était de déterminer, pour chaque espèce, la plus forte concentration de vanilline à incorporer au milieu artificiel permettant de maintenir des taux de développement et de survie suffisamment élevés pour poursuivre des élevages sur plusieurs générations dans ce type de milieu. Pour cela, des larves de chaque espèce ont été maintenues sur milieu artificiel contenant différentes concentrations en vanilline (0, 0.1, 0.5, 1, 5 et 10 g/l). Après 26 jours pour *S. nonagrioides* et *B. fusca* et 50 jours pour *B. nairobiica* (dépendant de la durée du cycle de développement de chaque espèce), nous avons évalué les taux moyens de développement et les taux de survie (Tableau 1). Le taux moyen de développement correspond à la moyenne de la masse de chaque larve à l'issue de l'élevage, divisée par le nombre de jours de développement.

Pour chaque espèce, nous avons choisi la concentration en vanilline la plus importante permettant aux larves d'avoir des taux de développement et taux de survie suffisamment élevés pour élever massivement les insectes sur ce type de milieu. Ainsi, nous avons choisi 1g/l pour *S. nonagrioides* et *B. fusca*. Le cycle de développement de *B. nairobiica* étant environ deux fois plus long que ceux de *S. nonagrioides* et *B. fusca*, nous avons utilisé une concentration en vanilline deux fois plus faible pour *B. nairobiica*, soit 0,5g/l, afin que l'intensité d'exposition à la vanilline soit similaire pour les trois espèces

---

<sup>2</sup> Voir composition du milieu en annexe 2.

**Tableau 1.** Influence de la concentration en vanilline incorporée dans le milieu artificiel sur les taux de développement moyens (mg.jour<sup>-1</sup>, moyenne ± ES) et les taux de survie (%) des larves de *Sesamia nonagrioides*, *Busseola fusca* et *Busseola nairobica*. n<sub>i</sub> correspond au nombre de chenilles néonates introduites initialement dans chaque milieu artificiel. Les données représentées en bleu correspondent aux concentrations qui ont finalement été choisies lors des procédures de conditionnement à la vanilline de chacune des espèces.

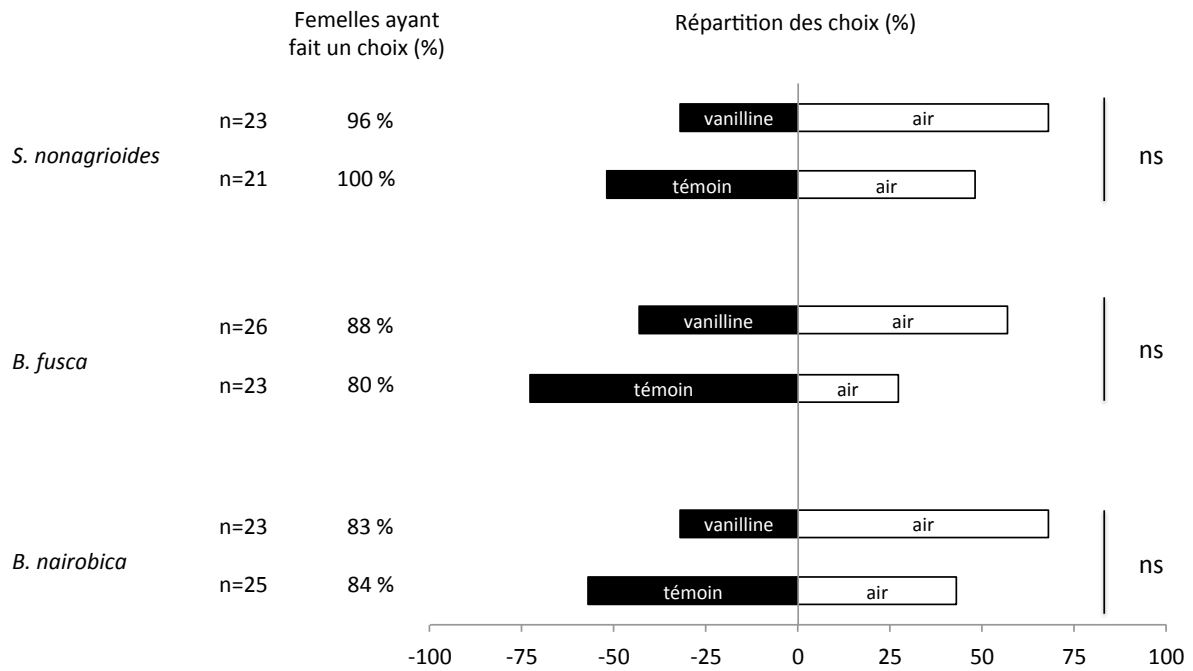
Concentration en vanilline (g.l <sup>-1</sup> )	<i>S. nonagrioides</i> (n <sub>i</sub> =60)		<i>B. fusca</i> (n <sub>i</sub> =60)		<i>B. nairobica</i> (n <sub>i</sub> =120)	
	Taux de développement moyen	Taux de survie (%)	Taux de développement moyen	Taux de survie (%)	Taux de développement moyen	Taux de survie (%)
0	5.32 ± 0.52	55	4.17 ± 0.39	62	2.51 ± 0.21	52
0.1	4.91 ± 0.47	65	3.00 ± 0.27	67	2.48 ± 0.18	38
0.5	3.96 ± 0.40	48	2.69 ± 0.27	70	2.62 ± 0.20	41
1	3.95 ± 0.38	77	2.45 ± 0.25	53	2.37 ± 0.30	22
5	2.74 ± 0.58	30	0	0	0.49	1
10	0	0	0	0	1.70 ± 0.52	2

#### Vanilline, composé attractif ou répulsif ?

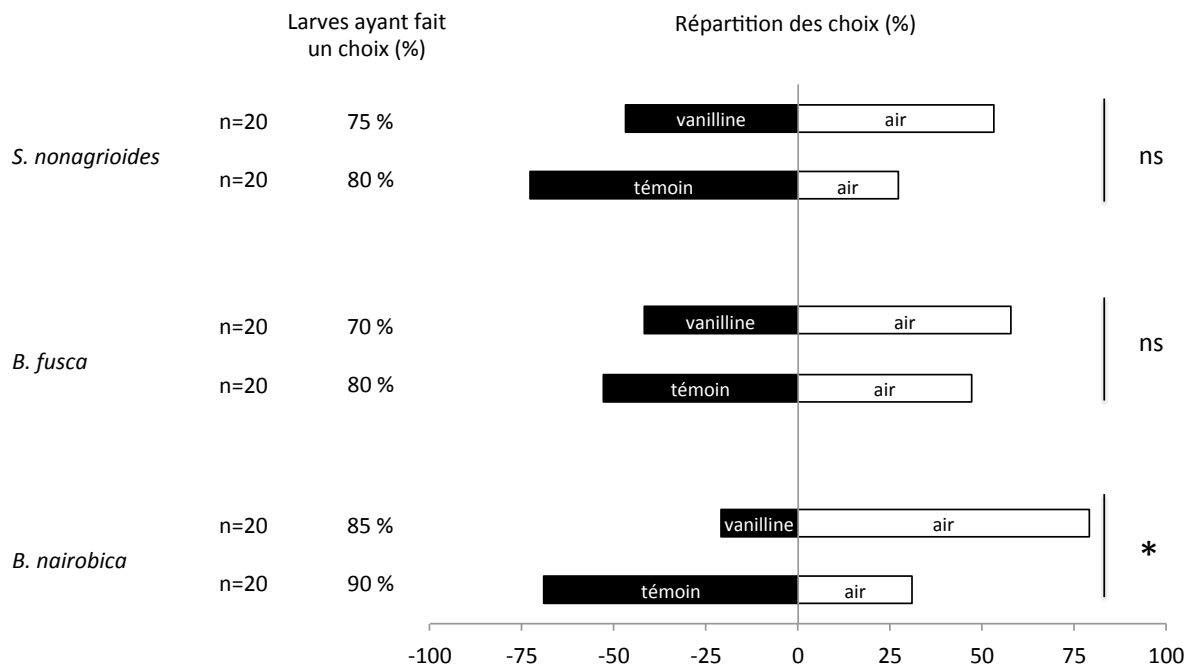
La deuxième étude préliminaire a consisté à déterminer si la vanilline est initialement attractive ou répulsive pour les femelles gravides et les larves de 3<sup>ème</sup> stade des différentes espèces à l'étude. Pour cela, nous avons travaillé exclusivement sur des individus naïfs (n'ayant jamais été en contact avec la vanilline) et avons testé leur préférence en olfactomètre en tube Y entre : i) le milieu vanilline et l'air et ii) le milieu témoin et l'air.

Les résultats de préférence des femelles sont représentés sur la figure 16, ceux des larves de 3<sup>ème</sup> stade sur la figure 17.

Pour les trois espèces, les femelles adultes naïves ne sont ni attirées ni repoussées par le milieu enrichi en vanilline. Seules les larves de 3<sup>ème</sup> stade de *B. nairobica* ont été repoussées significativement par les odeurs du milieu vanilline (P = 0.0136). Pour les deux autres espèces, aucune orientation significative n'a été obtenue chez les larves de 3<sup>ème</sup> stade.



**Figure 16.** Comparaison des préférences de femelles naïves gravides de *Busseola nairobica*, *B. fusca* et *Sesamia nonagrioides* lorsqu'elles ont le choix entre les odeurs émises par le milieu vanilline et l'air ou entre les odeurs émises par le milieu témoin et l'air (ns = non significatif selon le test de Fisher).

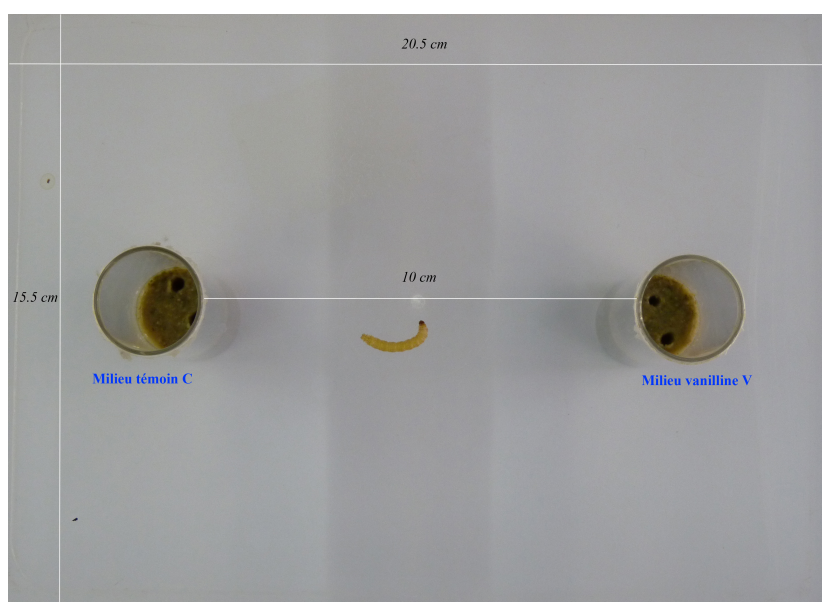


**Figure 17.** Comparaison des préférences de larves de 3<sup>ème</sup> stade de *Busseola nairobica*, *Busseola fusca* et *Sesamia nonagrioides* lorsqu'elles ont le choix entre les odeurs émises par le milieu vanilline et l'air ou entre les odeurs émises par le milieu témoin et l'air (\* $P < 0.05$ , ns = non significatif selon le test de Fisher).



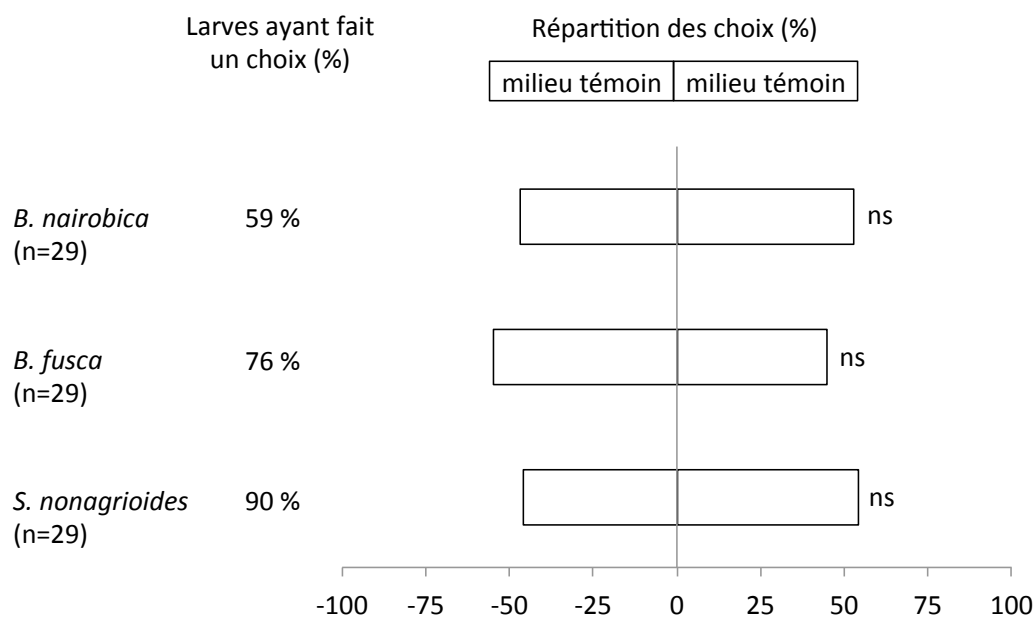
#### 4. *Dispositif analysant la préférence alimentaire des larves de 3<sup>ème</sup> stade*

Ce dispositif (Fig. 18) offre à la larve le choix entre s'alimenter sur du milieu témoin ou du milieu vanilline. Chaque milieu était déposé au fond d'un tube en verre. Trois jours après que les larves aient été introduites individuellement dans les boîtes, leurs choix ont été notés. Les expériences ont été conduites à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  et 50–60% HR. Après chaque test, le dispositif a été nettoyé et les tubes en verre contenant les milieux ont été alternés pour minimiser le biais lié à la position. Les analyses statistiques n'ont porté que sur le nombre d'insectes ayant fait un choix.



**Figure 18.** Dispositif expérimental en test de choix binaire utilisé pour les larves de 3<sup>ème</sup> stade. Une seule larve est testée dans le dispositif qui est placé continuellement dans l'obscurité tout le long de l'expérience pour éviter tout biais de déplacement phototrope des larves.

Une expérience préliminaire a été réalisée pour évaluer le bon fonctionnement du dispositif. Pour cela, le choix des larves de 3<sup>ème</sup> stade a été testé vis-à-vis de deux milieux identiques (Fig. 19). Nous avons choisi de n'utiliser que le milieu témoin. La répartition des choix était identique entre chacun des deux milieux rendant ainsi le dispositif fiable pour mettre en évidence un choix quelconque des larves entre deux milieux différents.



**Figure 19.** Répartition des choix de larves de 3<sup>ème</sup> stade de *Busseola nairobica*, *B. fusca* et *Sesamia nonagrioides* entre deux milieux identiques. Le nombre n de larves de 3<sup>ème</sup> stade testées est représenté entre parenthèses. « ns » indique qu'il n'y a pas de différence significative de répartition des choix entre les deux milieux témoin (test du Chi<sup>2</sup>).

## 5. Analyses statistiques

Pour la méta-analyse, les relations phylogénétiques de toutes les espèces d'insectes rencontrées dans cette étude ont été estimées. Le logiciel « PartitionFinder » (Lanfear et al. 2012) a été utilisé pour déterminer le meilleur sous-ensemble de partitions. Les partitions testées étaient basées sur les différents gènes et sur les positions des codons. Le meilleur modèle de substitution pour chaque partition a été déterminé en utilisant le critère d'information bayésien. Les relations phylogénétiques ont été estimées par inférence bayésienne utilisant le programme « MrBayes v3.2.1 » (Ronquist & Huelsenbeck 2003). Une période de quatre millions de générations de « burn-in » a été utilisée. Le support des nœuds a été estimé par la probabilité postérieure des clades (RPC). Par la suite, une phylogénie généralisée des moindres carrés (pGLS) selon Grafen (1989) (dans R [Freckleton et al. 2002], pGLS) a été utilisée pour déterminer la présence d'un signal phylogénétique sur le mécanisme de modulation de préférence de l'hôte. Les stades de développement et le type d'activité ont été considérés. Les traits d'apprentissage comportementaux ont été traités de façon binaire pour chaque étude ; 0 et 1, signifiant respectivement aucun (pour 0) ou un effet significatif de l'expérience sur la modulation de la préférence de l'hôte (pour 1). Avant que l'analyse statistique soit faite, les études identiques (utilisant la même espèce et donnant les mêmes résultats) ont été agrégées en utilisant une fonction moyenne, la somme étant de 1. Par

ailleurs, lorsque deux études ont été réalisées sur le même trait et la même espèce mais ont donné deux conclusions différentes, elles ont toutes les deux été incluses dans l'analyse statistique.

Pour les résultats obtenus concernant les tests en tube Y, des tests exacts de Fisher ont été utilisés pour comparer les nombres d'insectes préférant le milieu vanilline ou le milieu témoin entre chaque procédure de conditionnement (comparaison deux à deux).

Pour l'article 2, un test GLM a été utilisé afin de déterminer l'effet global de l'expérience des parents et de celles de la progéniture, avec une distribution erreur binomiale. Pour cela, des valeurs ont été assignées pour chaque type de milieu ; 1 pour le milieu vanilline et 0 pour le milieu témoin. Pour évaluer l'effet de la procédure de conditionnement sur la réponse EAG des antennes des femelles, une ANOVA avec mesures répétées a été utilisée.

Pour les résultats sur la préférence alimentaire des larves (voir article 4), des tests exacts de Fisher ont été utilisés pour comparer les nombres d'insectes préférant s'alimenter sur milieu vanilline ou sur milieu témoin selon la procédure de conditionnement (comparaison deux à deux). De plus, pour chaque espèce et chaque type de conditionnement, un test de  $\chi^2$  d'homogénéité a été utilisé pour comparer la répartition des choix des larves entre les deux types de milieu testés.

## RESULTATS

### **A. Influence du degré de polyphagie de l'insecte sur les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte suite à des expériences pré-imaginale et imaginale (article 1, soumis à Journal of Pest Sciences)**

#### **1. Contexte et objectifs**

Le conditionnement pré-imaginal, le principe de néo-Hopkins et l'héritage chimique sont des mécanismes qui se réfèrent aux mécanismes d'induction de préférence d'un l'hôte chez les insectes phytophages holométaboles suite à des expériences pré-imaginale et imaginale. Ces mécanismes diffèrent selon les stades de développement de l'insecte au cours desquels l'expérience sensorielle a lieu. Aucune étude n'a montré si le mécanisme modulant la préférence d'hôte d'un insecte phytophage est lié à son degré de polyphagie. Dans ce contexte, une méta-analyse a été faite sur 137 études, analysant les effets de ces mécanismes (conditionnement pré-imaginal, principe néo-Hopkins et héritage chimique) sur les préférences de site d'alimentation des larves et/ou adultes, et sur la préférence de site de ponte. Etant donné qu'il est parfois difficile de différencier ces trois mécanismes de conditionnement, suivant la précision des informations données dans chaque étude, les stades de développement (larve, chrysalide, adulte) ont été pris en compte. Ainsi, cette analyse détermine si le stade de développement impliqué dans les mécanismes modulant la préférence d'hôte diffère selon le degré de polyphagie de l'insecte. Cette étude s'est limitée aux insectes phytophages holométaboles et sur les mécanismes intra-générationnels.

#### **2. Protocole général**

Toutes les études disponibles depuis 1939 qui ont tenté de déterminer le ou les mécanisme(s) qui module(nt) la préférence de l'hôte chez les insectes phytophages holométaboles ont été considérées dans cette méta-analyse. De plus, pour toutes les espèces d'insectes rencontrées dans ces études, un gène mitochondrial COI et un gène nucléaire EF1A disponibles dans GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>, dernier accès le 20 mars 2015) ont été utilisés afin de déterminer les relations phylogénétiques et de voir s'il y a un quelconque signal phylogénétique sur le mécanisme de modulation de préférence de l'hôte.

Une phylogénie généralisée des moindres carrés a été réalisée (analyse en contraste indépendant) a été utilisée (voir chapitre « Matériels et Méthodes »). Cette analyse a permis de déterminer si le stade de développement impliqué dans les mécanismes modulant la préférence d'hôte différait selon le degré de polyphagie de l'insecte en considérant sa dépendance phylogénétique.

### **3. Résultats**

Parmi les 137 études impliquant des insectes holométaboles (diptères, coléoptères, lépidoptères), 84 ont porté sur des espèces polyphages, contre 36 sur des oligophages et 17 sur des monophages. Dans toutes ces études rencontrées dans la littérature, le comportement de ponte a été majoritairement testé, comparativement aux comportements d'alimentation des larves et des adultes. L'analyse comparée appelée « phylogénie » généralisée des moindres carrés (test pGLS), prenant en compte tous les facteurs (degré de polyphagie, stade de développement testé et son statut taxonomique) n'a pas montré de lien entre le spectre alimentaire de l'insecte et l'effet de l'expérience sur l'induction de préférence.

### **4. Conclusions**

En conclusion, cette méta-analyse montre que les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte (théorie d'Hopkins, principe néo-Hopkins et héritage chimique) suite à des expériences pré-imaginale et imaginale (mécanismes intra-générationnels) ont lieu tout aussi bien chez les espèces polyphages que chez les espèces oligo- et monophages et ce quel que soit leur statut taxonomique.

# **A meta-analysis of the mechanisms modulating host preference in holometabolous phytophagous insects with respect to their host plant specialization**

**Christophe Petit<sup>1,2,3\*</sup>, Denis Thiéry<sup>4</sup>, Stéphane Dupas<sup>2,3</sup>, Claire Capdevielle-Dulac<sup>2,3</sup>, Bruno Le Ru<sup>1,2,3</sup>, Myriam Harry<sup>2,3</sup>, Paul-André Calatayud<sup>1,2,3</sup>**

<sup>1</sup>Noctuid Stem Borer Biodiversity team, Institut de Recherche pour le Développement c/o *icipe*, African Insect Science for Food and Health, Nairobi, Kenya

<sup>2</sup>Unité Mixte de Recherche 247, Evolution, Génomes, Comportement et Ecologie, Institut de Recherche pour le Développement, Centre National de la Recherche Scientifique, Gif sur Yvette, France

<sup>3</sup>Université Paris-Sud, Orsay, France

<sup>4</sup>Unité Mixte de Recherche 1065, Santé et Agroécologie du Vignoble, Institut National de la Recherche Agronomique, Institut des Sciences de la Vigne et du Vin, Université de Bordeaux, Villenave d'Ornon, France

\*Corresponding author

E-mail: [christophepetit86@gmail.com](mailto:christophepetit86@gmail.com) (CP)

## **Abstract**

In phytophagous insects, adult females and larvae determine host-plant selection through oviposition and feeding sites preferences, respectively. Pre-imaginal and imaginal experiences with plant chemical-related cues can modulate these preferences. This meta-analysis provides a first quantitative synthesis of studies carried out since 1939 on the role of experience on the modulation of host preference in holometabolous phytophagous insects. For each study, the host-plant range of the insect, the kind of activity (larval or adult feeding, oviposition), its phylogenetic dependence, and the developmental stage(s) exposed to the experience were considered. The analysis indicated that experience played an important role in the modulation of host-plant preference and it occurred equally in polyphagous, oligophagous and monophagous species regardless of the insect's taxonomic affiliation. It is suggested that the absence of a relationship between the capacity of an insect to modulate its host-plant preference and its host-plant range was probably due to lack of data on monophagous and oligophagous species as compared to polyphagous species and/or due to the fact that most of the studies were done with laboratory-reared insects. The implication of previous experience for host plant range expansion and resulting new association with crop species are discussed.

## **Key words**

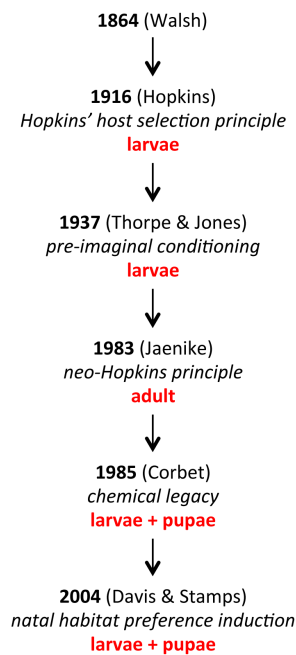
Holometabolous phytophagous insects; host-plant range; sensory experience; host preference induction; Hopkins' host selection principle; neo-Hopkins principle; chemical legacy

## **Introduction**

Host plant selection in phytophagous insects is a crucial event since it has a direct effect on development and survival (Bernays and Chapman 1994; Schoonhoven et al. 2005). Host selection is usually determined by the ovipositing female (Bernays and Chapman 1994; Schoonhoven et al. 2005) except for highly mobile larvae of some Lepidoptera species (Wiklund 1975; Bernays and Chapman 1994; Berdegué and Trumble 1996). Feeding and oviposition behaviours are influenced by plant chemical-related cues (Schoonhoven et al. [2005] for a recent review). For phytophagous insects, finding a suitable host plant can be difficult given the large spatial and temporal variation in plant resources and availability of plants (Carrasco et al. 2015). This can be improved by behavioural changes related to host preference modulated by experience with plant cues during the different stages of their life (Anderson and Anton 2014).

Walsh (1864) and Hopkins (1916) were the first to study the influence of natal host plants on host preference modulation (Fig. 1). Hopkins (1916) working with bark beetles stated that “a species which breeds in two or more hosts will prefer to continue to breed in the host to which it has become adapted”. This was called the Hopkins' Host Selection Principle (HHSP) until Thorpe and Jones (1937) renamed it pre-imaginal conditioning (Fig. 1). Various studies were conducted on different species of holometabolous phytophagous insects belonging mainly to the Lepidoptera, Coleoptera and Diptera families to demonstrate or invalidate the effect of pre-imaginal conditioning on habitat preference (see Table 1 in appendix). Some studies demonstrated that pre-imaginal conditioning influenced larval feeding and oviposition site preference (see Table 1 in appendix). Thereby, chemical cues are memorized in the central nervous system during the larval stage and stored through metamorphosis to the adult stage. However, some researchers questioned this hypothesis given that the metamorphosis involves a major restructuring of the central nervous system which "erases" the transfer of chemical cues memory to the adult stage (Tissot and Stocker 2000; Blackiston et al. 2008). Jaenike (1983) showed that, in contrast to conditioning at the imago stage, pre-imaginal conditioning had no influence on the oviposition site preference in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). This imaginal conditioning mechanism was named neo-Hopkins principle (Fig. 1). It states that the newly emerged adult detects the chemical cues present in its immediate environment, memorizes them, and looks for similar ones when in search for oviposition or feeding sites. Concurrently, Corbet (1985) described a mechanism named chemical legacy (Fig. 1). It states that the chemical cues coming from the natal habitat are stored in the hemolymph of the larva or at the surface of the pupa. These chemical cues can be memorized through metamorphosis and be detected by the adult insect during emergence.





**Fig. 1** History of the different mechanisms of phenotypic plasticity described since 1864 , which modulate host preference in phytophagous insects. The name of the mechanism is represented in italic letters. The experienced developmental stage(s) involved in the modulation of host preference is represented in red bold letters.

All three mechanisms refer to the behavioural phenotypic plasticity of phytophagous insects in relation to their host preference. They differ in the developmental stage(s) when conditioning takes place that modulate host preference (Fig. 1). However, it is not easy to differentiate them experimentally (Barron 2001). For example, it is difficult to separate the pre-imaginal conditioning from the chemical legacy. It was tried to separate the influence of the two mechanisms by rinsing the pupae with water, but this works only if the semiochemicals stored at the surface of the pupae are water soluble (Thiéry and Moreau 2013). In addition, if chemical cues are stored in the hemolymph as suggested by the chemical legacy, the differentiation between pre-imaginal conditioning and chemical legacy is even more difficult (Barron 2001).

Davis (2004) merged pre-imaginal conditioning and chemical legacy under the notion of Natal Habitat Preference Induction (NHPI) (Fig. 1). This notion is more general and it was applied to many animal taxa such as mammals, birds and reptiles. NHPI states that animals prefer to develop in a habitat similar to their native one.

Studies conducted on the three mechanisms covered various insect species with different host-plant ranges varying from mono-, oligo- to polyphagous. However, it is not known if these

mechanisms are host-plant range dependent. In the present meta-analysis that included 137 studies, we analyzed the effects of these mechanisms according to the following three insect activities: larval feeding site preference, adult feeding site preference and oviposition site preference. Since it is difficult to separate these mechanisms and as the information is not always provided accurately, the developmental stages (larvae, pupae and adults) were taken into consideration rather than the mechanism tested in the study. In this context, we determined if the developmental stages involved in the mechanism modulating host preference (MMHP) differed according to the host-plant range of the insect taking into consideration its phylogenetic dependence.

## **Methods**

### ***Data collection***

All available studies since 1939 which have attempted to determine the MMHP in holometabolous phytophagous insects were considered. These mechanism(s) involved experience of an insect with chemical cues at a specific development stage.

The definitions of Bernays and Chapman (1994) were used to describe the host-plant ranges. Monophagous species feed on different plant species within a single plant genus, oligophagous species on different genera of plants within one plant family, and polyphagous species feed on different genera of plants from different plant families.

Because the behaviour of an insect varies with its developmental stage and depends on whether it is looking for food or an oviposition site (Bell 1990), the information was separated into three types of activities, namely larval feeding, adult feeding and oviposition, and split according to the developmental stages at which the experience took place (larvae, adult, pupae, pupae + adult, larvae + pupae + adult). However, if the activity (i.e oviposition or feeding) tested was not specified or the conditioning was done during a very short period, for example during the neonate stage only, the study was not included.

The studies considered in this meta-analysis are listed in the Table 1 in appendix with the corresponding references.

For all insect species, COI and EF1a genes available at GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>, last access 20 March, 2015) were used to determine the phylogenetic relationships. Accession numbers for COI and EF1a sequences of these species are given in Table 2 in appendix.

### ***Data analysis***

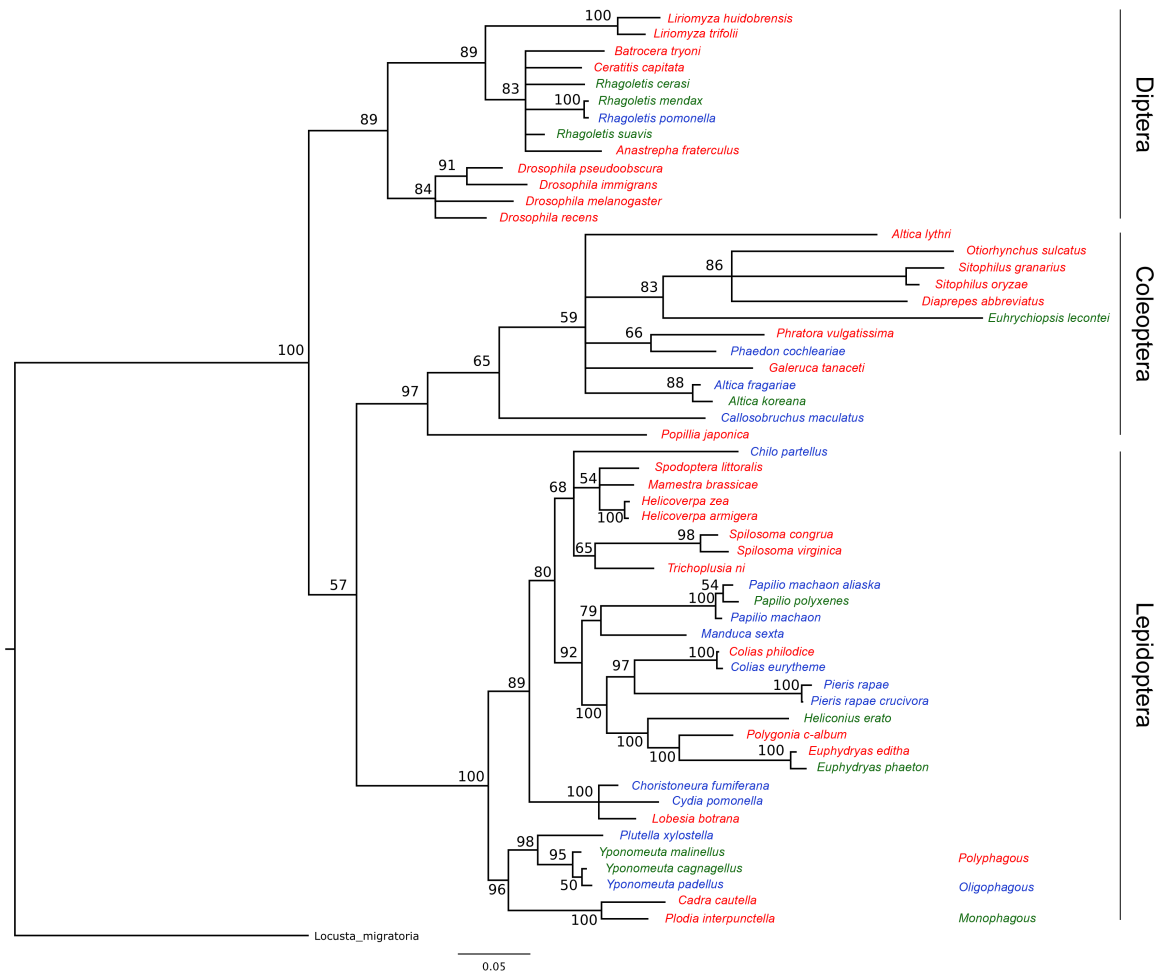
First, the phylogenetic relationships of the insect species were estimated. The software PartitionFinder (Lanfear et al. 2012) was used to determine the best subset of partitions. The tested partitions were based on the different genes and on codon positions. The best-fit model of substitution for each partition was determined using the Bayesian information criterion. The phylogenetic relationships were estimated with Bayesian inference using the program MrBayes v3.2.1 (Ronquist and Huelsenbeck 2003). The run consisted of two independent analyses with the following settings: four Markov chains of twenty million generations, random starting trees, default priors, and trees sampled every 100 generations (branch lengths were also saved). A burn-in period of four million generations was used. Node support was estimated by clade posterior probability (CPP).

Thereafter, a phylogenetic generalized least square (pgls) according to Grafen (1989) (pgls ‘caper’ package of R [Freckleton et al. 2002]) was used to determine if the developmental stages involved in the modulation of host preference within each insect’s activity were related to the host-plant range of the insect. Behavioural traits learning were binary within each study, whereby 0 and 1 meant, respectively, no or a significant effect of experience on host preference modulation.

Before the statistical analysis was carried out, the lines of the data set (Table 1 in appendix) corresponding to the same species and same results were aggregated using a mean function. There was a proportion of 1 across studies of the same trait in the same species. However, when two studies were done on the same trait and the same species but they yielded different conclusions, they were both included in the statistical analysis.

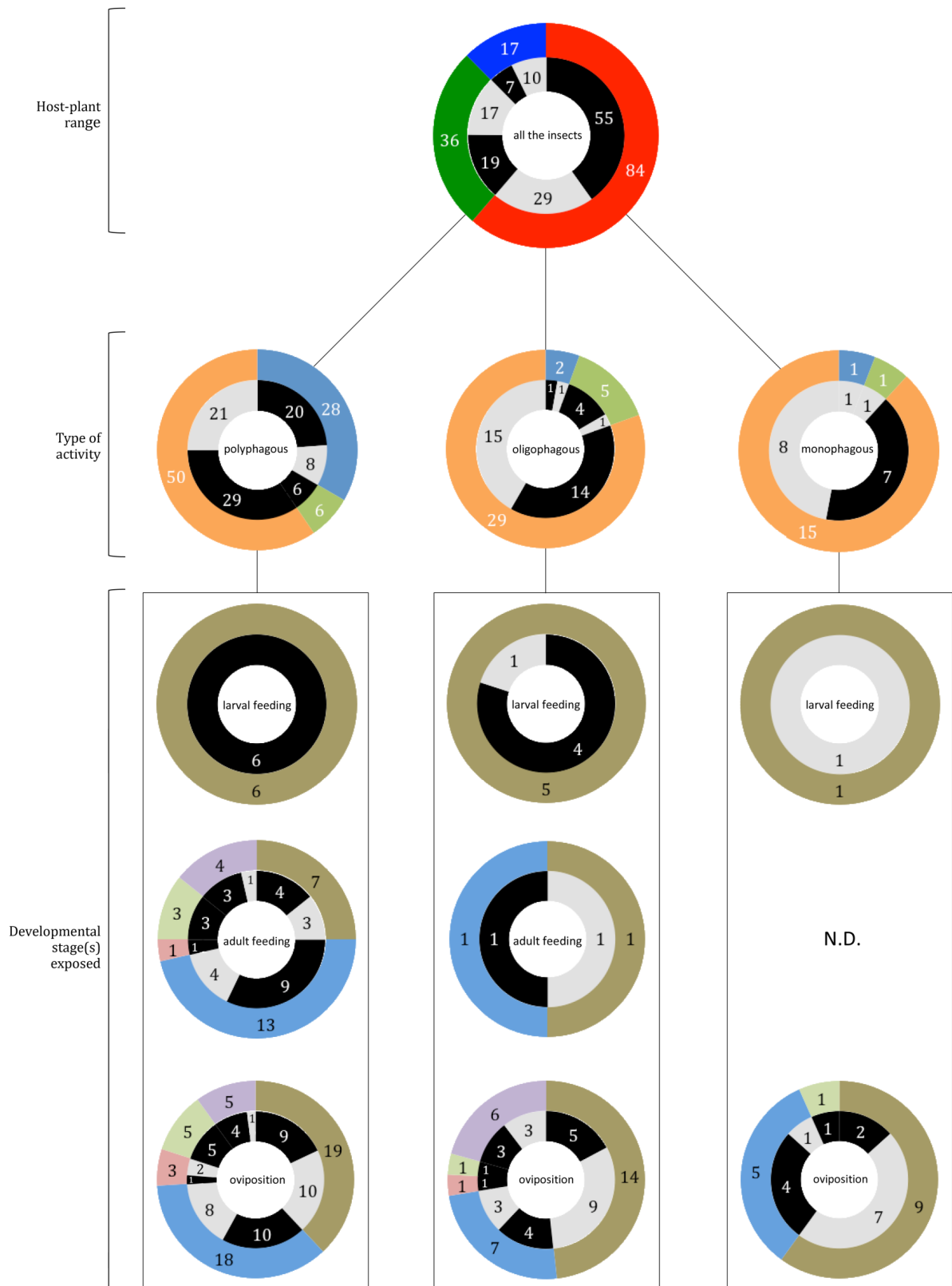
### **Results**

A phylogenetic Bayesian tree was performed on the insect species from the 137 studies used for the meta-analysis (Fig. 2). The tree confirmed the monophyly of each genus, and three orders of holometabolous insects were represented, namely Diptera, Coleoptera and Lepidoptera.














**Fig. 2** Phylogenetic Bayesian tree using 1896 bp (COI + EF1a) of the species used in the meta-analysis (see Table 1 in appendix). Posterior probabilities are given at nodes. *Locusta migratoria* is used as outgroup.

Information on both the type of activity and developmental stage involved, which allowed for validation or rejection of MMHP, was available for 84 polyphagous, 36 oligophagous and 17 monophagous species (Fig. 3, *host-plant range*). Of the studies involving polyphagous species 65.5% validated the MMHP, while for oligophagous and monophagous species it was only 50% of the studies.



**Fig. 3** Representation of the number of studies, which did (■) or did not (□) validate the mechanism(s) modulating host preference (inner doughnut charts) according to three criteria (outer doughnut charts): host-plant range of the insect (mono-, oligo- and polyphagous), type

of activity analysed (larval feeding, adult feeding and oviposition), and developmental stage(s) exposed to the experience (larvae [L], adult [A], pupae [P], P+A and L+P+A).

<i>Host-plant range</i>	<i>Type of activity</i>	<i>Developmental stage(s) exposed</i>
 monophagous	 larval feeding	 larvae
 oligophagous	 adult feeding	 adult
 polyphagous	 oviposition	 pupae
		 pupae + adult
		 larvae + pupae + adult

Considering the type of activity tested within host-plant range (Fig. 3, *type of activity*), most studies were carried out on oviposition activity, at the rate of 60% for polyphagous, 81% for oligophagous and 88% for monophagous species.

A significant effect of host-plant range on the modulation of larval feeding preference only after larval experience was observed (Fig. 3, *developmental stage(s) exposed – larval feeding*). However, the effects were only significant when comparing polyphagy vs monophagy (p-value = 0.041, pglst-test) and oligophagy vs monophagy (p-value = 0.024, pglst-test). By contrast, host-plant range did not affect the modulation of adult feeding or oviposition preferences (pglst-test, p-values > 0.1; Fig. 3, *developmental stage(s) exposed – adult feeding and oviposition*).

## Discussion

This analysis provides a first quantitative synthesis of the studies carried out on the effect of insect experience on MMHP according to host-plant range, activity and developmental stage at which the conditioning took place. The study revealed that MMHP occurred in all three insect order selected. Surprisingly, the majority of the studies done on this subject focussed on polyphagous species although phytophagous insects are known to be generally specific or at least oligophagous (Bernays and Chapman 1994; Schoonhoven et al. 2005). Also, the host-plant range appeared to have no influence though it is expected that polyphagous species are more flexible in their choice of host plants than mono- or oligophagous species (Bernays 2001). The meta-analysis indicated that mono-, oligo- and polyphagous species have a similar behavioral flexibility in response to experience, suggesting that they adapt to new conditions in the same degree. However, the large number of studies carried out on polyphagous species

as compared to oligo- and monophagous species renders an interpretation of the influence of host-plant range on the validation of the MMHP difficult.

Moreover, in the present analysis, only the type of activity and the developmental stage exposed to the experience were considered. However, other important factors such as the experimental protocol, which could have an influence on the validation of the MMHP, were not considered. For example, for the oligophagous *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Chrysomelidae), Messina & Johnson (2014) observed a significant modulation of oviposition preference using a no-choice test. By contrast, Kawecki & Mery (2003) using a dual-choice test for the same species did not observe any effect.

In addition, the insect's activity may also vary depending on the rearing conditions, i.e. the insects were reared in the laboratory or collected in the field. It is well known that rearing of insects under artificial conditions for several generations can cause drastic phenotypic or genotypic changes. For example, some insect species may accept plants outside their known natural host range (Schoonhoven 1967) or may lose their sensitivity to recognize their original host plant (Calatayud et al. 2008). In our literature analysis, most of the studies used laboratory-reared insects. Therefore, the behaviour displayed by the insects might not reflect their behaviour in the field, which might be the reason for the lack of differences between poly-, oligo- and monophagous species.

The modulation of host-plant preference by insect's experience may result in a host plant range expansion, i.e. the establishment of populations on a new host plant (Brown et al. 1995; Agosta 2006). By definition, if this modulation leads to the loss of ability to feed only on the original host plant, it is considered as host shift (Tabashnik 1983; Bernays and Chapman 1994). This might explain why some insect species or populations shifted from the wild to cultivated habitats and why they became pests. Such host shifts are not surprising for polyphagous insects since they live in variable habitats, thus innate behavioural responses are modulated by experience enabling them to cope with environmental variations (Jaenike 1988; Papaj and Prokopy 1989; Via 1999; Cunningham et al. 1999; Dukas 2008). Examples of insects shifting from the wild to cultivated habitats are well reported in polyphagous insects such as the African sugar cane borer *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) which shifted from *Cyperus* sp. to sugar cane in South Africa and to maize in West Africa (Atkinson 1980), and *Caryedon serratus* (Coleoptera: Bruchidae) which shifted from wild *Caesalpinaceae* to groundnuts in West Africa (Delobel 1995). Nevertheless several examples of such shift are also reported in oligo- and monophagous insects. For oligophagous insects several examples are given. The Lepidoptera stem borer *Busseola fusca* (Lepidoptera:

Noctuidae) became an important pest of maize in sub-Saharan Africa since the introduction of this crop in this continent (Kfir et al. 2002). Similarly, the diamondback moth *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) was found on sugar peas in Kenya (Löhr 2001), the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera, Tephritidae) shifted from the native hawthorn (*Crataegus* sp.) to apple (*Malus* sp.) (Bush 1969) and the legume feeding butterfly *Colias philodice eriphyle* (Lepidoptera: Pieridae) expanded its host plant range to *Medicago sativa* L. (Fabaceae) (Tabashnik 1983), a plant cultivated for livestock feed around the world. For monophagous insects, we can report *Conicofrontia sesamoides* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae), specialized to *Miscanthus capensis* (Poaceae), which was found recently on sugar cane in South Africa (Le Ru et al. 2015).

In accordance with this meta-analysis, we can therefore conclude that the modulation of host-plant preference by insect's experience occurred equally in polyphagous, oligophagous and monophagous species regardless of the insect's taxonomic affiliation.

However, in order to clarify the MMHP, further studies should test the effect of each mechanism on the same insect species and under the same conditions. So far, only two studies have done so, namely Moreau et al. (2008) on *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) and Blackiston et al. (2008) on *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae).

Moreover, further studies should also investigate additional factors that elucidate the effect of insect experience on MMHP such as the effect of time (e.g., Ward 1987) and the co-evolutionary history of the plant-insect associations tested (e.g., Agosta 2006).

## **Acknowledgements**

Thanks are given to the French Ministry of Foreign Affairs, IRD (Institut de Recherche pour le Développement) and *icipe* (Nairobi, Kenya) for their financial supports. Thanks are also given to Fritz Schulthess for his review of the manuscript.

## **References**

- Agosta SJ (2006) On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos* 114:556–565.
- Anderson P, Anton S (2014) Experience-based modulation of behavioural responses to plant volatiles and other sensory cues in insect herbivores. *Plant, Cell Environ* 37:1826–1835.



- Atkinson PR (1980) On the biology, distribution and natural host-plants of *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae). *J Entomol Soc South Africa* 43:171–194.
- Barron AB (2001) The life and death of Hopkins' host-selection principle. *J Insect Behav* 14:725–737.
- Bell WJ (1990) Searching behavior patterns in insects. *Annu Rev Entomol* 35:447–467.
- Berdegúe M, Trumble JT (1996) Effects of plant chemical extracts and physical characteristics of *Apium graveolens* and *Chenopodium murale* on host choice by *Spodoptera exigua* larvae. *Entomol Exp Appl* 78:253–262.
- Bernays EA (2001) Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annu Rev Entomol* 46:703–727.
- Bernays EA, Chapman RF (1994) Host-plant selection by phytophagous insects.
- Blackiston DJ, Casey ES, Weiss MR (2008) Retention of memory through metamorphosis: can a moth remember what it learned as a caterpillar? *PLoS One*.
- Brown JM, Abrahamson WG, Packer RA, Way PA (1995) The role of natural-enemy escape in a gallmaker host-plant shift. *Oecologia* 104:52–60.
- Bush GL (1969) Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution* (N Y) 23:237–251.
- Calatayud P-A, Juma G, Njagi PGN, et al (2008) Differences in mate acceptance and host plant recognition between wild and laboratory-reared *Busseola fusca* (Fuller). *J Appl Entomol* 132:255–264.
- Carrasco D, Larsson MC, Anderson P (2015) Insect host plant selection in complex environments. *Curr Opin Insect Sci* 8:1–7.
- Corbet SA (1985) Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol Entomol* 10:143–153.

- Cunningham JP, Zalucki MP, West SA (1999) Learning in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): a new look at the behaviour and control of a polyphagous pest. *Bull Entomol Res* 89:201–207.
- Davis JM, Stamps JA (2004) The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends Ecol Evol* 19:411–416.
- Delobel A (1995) The shift of *Caryedon serratus* Ol. from wild Caesalpiniaceae to groundnuts took place in West Africa (Coleoptera: Bruchidae). *J Stored Prod Res* 31:101–102.
- Dukas R (2008) Evolutionary biology of insect learning. *Annu Rev Entomol* 53:145–160.
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Am Nat* 160:712–726.
- Grafen A (1989) The phylogenetic regression. *Philos Trans R Soc London B, Biol Sci* 326:119–157.
- Hopkins AD (1916) Economic investigations of the scolytid bark and timber beetles of North America. *US Dep Agric Progr Work* 353.
- Jaenike J (1983) Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58:320–325.
- Jaenike J (1988) Effects of early adult experience on host selection in insects: some experimental and theoretical results. *J Insect Behav* 1:3–15.
- Kawecki TJ, Mery F (2003) Evolutionary conservatism of geographic variation in host preference in *Callosobruchus maculatus*. *Ecol Entomol* 28:449–456.
- Kfir R, Overholt WA, Khan ZR, Polaszek A (2002) Biology and management of economically important lepidopteran cereal stem borers in Africa. *Annu Rev Entomol* 47:701–731.
- Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S (2012) PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Mol Biol Evol* 29:1695–1701.

- Le Ru B, Capdevielle-Dulac C, Conlong D, et al (2015) A revision of the genus *Conicofrontia* Hampson (Lepidoptera, Noctuidae, Apameini, Sesamiina), with description of a new species: new insights from morphological, ecological and molecular data. *Zootaxa* 3925:56–74.
- Löhr B (2001) Diamondback moth on peas, really. *Biocontrol News Inf* 19:38N–39N.
- Messina FJ, Johnson D (2014) Specificity of adaptation to a novel host plant by a seed beetle. *Entomol Exp Appl* 1–9.
- Moreau J, Rahme J, Benrey B, Thiéry D (2008) Larval host plant origin modifies the adult oviposition preference of the female European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Naturwissenschaften* 95:317–324.
- Papaj DR, Prokopy RJ (1989) Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu Rev Entomol* 34:315–350.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572–1574.
- Schoonhoven LM (1967) Loss of hostplant specificity by *Manduca sexta* after rearing on an artificial diet. *Entomol Exp Appl* 10:270–272.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M (2005) *Insect-Plant Biology*.
- Tabashnik BE (1983) Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by the butterfly, *Colias philodice eriphyle*. *Evolution* (N Y) 37:150–162.
- Thiéry D, Moreau J (2013) Induction natale de la préférence pour l’habitat (NHPI). In: *Interactions insectes-plantes*. p 7
- Thorpe WH, Jones FGW (1937) Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc R Soc B Biol Sci* 124:56–81.
- Tissot M, Stocker RF (2000) Metamorphosis in *Drosophila* and other insects: the fate of neurons throughout the stages. *Prog Neurobiol* 62:89–111.

Via S (1999) Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids . I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution* (N Y) 53:1446–1457.

Walsh BD (1864) On phytophagic varieties and phytophagic species. *Proc Entomol Soc Philadelphia* 3:403–430.

Ward SA (1987) Optimal habitat selection in time-limited dispersers. *Am Nat* 129:568–579.

Wiklund C (1975) The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* 18:185–197.

## Appendix

**Table 1** List of studies since 1939, which attempted to determine the mechanisms modulating the host preference in holometabolous phytophagous insects. The host-plant range of the species, the type of activity analyzed, and the developmental stage(s) exposed to the experience are given.

Developmental stage(s): L = larval stage; P = pupal stage; A = adult stage

The developmental stage(s) are represented in red capital letters when the study showed a significant effect of the experience on host preference modulation.

Insect species	Host-plant range	Type of activity	Developmental stage(s)	Source
<i>Altica fragariae</i>	oligophagous	adult feeding	L	(Xue and Yang 2007)
		oviposition	L	(Xue and Yang 2007)
<i>Altica koreana</i>	monophagous	adult feeding	L	(Xue and Yang 2007)
		oviposition	L	(Xue and Yang 2007)
<i>Anastrepha fraterculus</i>	polyphagous	adult feeding	A	(Gregório et al. 2015)
		oviposition	L; A	(Gregório et al. 2015)
<i>Callosobruchus maculatus</i>	oligophagous	oviposition	L; A	(Mark 1982)
		oviposition	A; L+P+A	(Kawecki and Mery 2003)
		oviposition	L+P+A	(Messina and Johnson 2014)
<i>Caryedon serratus</i>	polyphagous	oviposition	L+P+A	(Sembène et al. 2012)
<i>Ceratitidis capitata</i>	polyphagous	oviposition	A	(Cooley et al. 1986)
		oviposition	A	(Papaj et al. 1987)

<i>Chilo partellus</i>	oligophagous	oviposition	L	(Midega et al. 2011)
<i>Choristoneura fumiferana</i>	oligophagous	larval feeding	L	(Mader et al. 2012)
		oviposition	L	(Mader et al. 2012)
<i>Colias eurytheme</i>	oligophagous	oviposition	L; A	(Tabashnik et al. 1981)
<i>Colias philodice</i>	polyphagous	larval feeding	L	(Karowe 1989)
<i>Cydia pomonella</i>	oligophagous	oviposition	L	(Phillips and Barnes 1975)
		oviposition	L	(Witzgall et al. 2005)
<i>Dacus tryoni</i>	polyphagous	oviposition	A	(Prokopy and Fletcher 1987)
<i>Deloyala guttata</i>	monophagous	oviposition	L; A	(Rausher 1983)
<i>Diacrisia virginica</i>	polyphagous	larval feeding	L	(Dethier 1980)
<i>Diaprepes abbreviatus</i>	polyphagous	adult feeding	A	(Harari and Landolt 1999)
<i>Drosophila spp.</i>	polyphagous	adult feeding	L	(Manning 1967)
		adult feeding	A	(Tempel et al. 1983)
		adult feeding	L	(Tully et al. 1994)
<i>Drosophila immigrans</i>	polyphagous	oviposition	L; A	(Jaenike 1982)
<i>Drosophila melanogaster</i>	polyphagous	adult feeding	L; A	(Thorpe 1939)
		adult feeding	L	(Hershberger and Smith 1967)
		adult feeding	A	(Quinn et al. 1974)
		adult feeding	A	(Tully and Quinn 1985)
		adult feeding	A	(Jaenike 1986)
		adult feeding	A	(Jaenike 1988)
		adult feeding	L; P	(Veltman and Corbet 1991)
		adult feeding	L+P+A	(Barron and Corbet 1999a)
		adult feeding	L; P; P+A	(Barron and Corbet 1999b)
		adult feeding	L; A; L+P+A	(Barron and Corbet 2000)
		adult feeding	A	(Chakraborty et al. 2009)
		oviposition	L; A	(Jaenike 1982)
		oviposition	L; A	(Jaenike 1983)
oviposition	A	(Hoffman 1985)		
oviposition	L+P+A	(Mery and Kawecki 2002)		
oviposition	L; A; L+P+A	(Flaven-Pouchon et al. 2014)		
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	polyphagous	oviposition	L; A	(Jaenike 1982)
<i>Drosophila recens</i>	polyphagous	oviposition	L; A	(Jaenike 1982)
<i>Ephestia cautella</i>	polyphagous	oviposition	L; P+A	(Olsson et al. 2006)
<i>Estigmene congrua</i>	polyphagous	larval feeding	L	(Dethier 1980)
<i>Euhrychiopsis lecontei</i>	monophagous	oviposition	L; P+A	(Solarz and Newman 2001)
<i>Euphydryas editha</i>	polyphagous	adult feeding	A	(McNeely and Singer 2001)
		oviposition	A	(McNeely and Singer 2001)
<i>Euphydryas Phaeton</i>	monophagous	larval feeding	L	(Bowers et al. 1992)

		oviposition	L	(Bowers et al. 1992)
<i>Galeruca tanacetii</i>	polyphagous	adult feeding	L+P+A	(Tremmel and Müller 2014)
<i>Haltica lythri</i>	polyphagous	larval feeding	L	(Phillips 1977)
		adult feeding	L; A	(Phillips 1977)
<i>Heliconius erato</i>	monophagous	oviposition	L; A	(Kerpel and Moreira 2005)
<i>Helicoverpa armigera</i>	polyphagous	adult feeding	A	(Cunningham et al. 2004)
		oviposition	L; A	(Firempong and Zalucki 1991)
		oviposition	A	(Cunningham et al. 1998)
<i>Heliothis zea</i>	polyphagous	larval feeding	L	(Jermy et al. 1968)
		oviposition	L	(Palmiter 1966)
<i>Leptinotarsa undecimlineata</i>	monophagous	oviposition	L	(Eben and López-Carretero 2008)
<i>Liriomyza huidobrensis</i>	polyphagous	adult feeding	L; P+A	(Facknath and Wright 2007)
		adult feeding	L; A; L+P+A	(Videla et al. 2010)
		adult feeding	L+P+A	(Okoth et al. 2014)
		oviposition	L; P+A	(Facknath and Wright 2007)
		oviposition	L; A; L+P+A	(Videla et al. 2010)
		oviposition	L+P+A	(Okoth et al. 2014)
<i>Liriomyza trifolii</i>	polyphagous	adult feeding	L; P+A	(Facknath and Wright 2007)
		adult feeding	A	(Merwin and Parrella 2014)
		oviposition	L; P+A	(Facknath and Wright 2007)
		oviposition	A	(Merwin and Parrella 2014)
<i>Lobesia botrana</i>	polyphagous	oviposition	L; P; A	(Moreau et al. 2008)
<i>Mamestra brassicae</i>	polyphagous	oviposition	L; A	(Rojas and Wyatt 1999)
<i>Manduca sexta</i>	oligophagous	larval feeding	L	(Jermy et al. 1968)
		larval feeding	L	(Saxena and Schoonhoven 1982)
		larval feeding	L	(de Boer and Hanson 1984)
		larval feeding	L	(de Boer 1992)
		adult feeding	A	(Daly and Smith 2000)
<i>Otiorynchus sulcatus</i>	polyphagous	adult feeding	A	(Coyle et al. 2011)
		oviposition	A	(Coyle et al. 2011)
<i>Papilio machaon</i>	oligophagous	larval feeding	L	(Wiklund 1973)
		oviposition	L	(Wiklund 1974)
<i>Papilio machaon aliaska</i>	oligophagous	oviposition	L	(Murphy 2007)
<i>Papilio polyxenes</i>	monophagous	oviposition	L	(Heinz and Feeny 2005)
<i>Phaedon cochleariae</i>	oligophagous	oviposition	L+P+A	(Kühnle and Müller 2011)
<i>Phratora vulgatissima</i>	polyphagous	adult feeding	A	(Austel et al. 2014)
		oviposition	A	(Austel et al. 2014)
<i>Pieris rapae</i>	oligophagous	larval feeding	L	(Hovanitz and Chang 1962)
		larval feeding	L	(Hovanitz and Chang 1965)

		larval feeding	L	(Hovanitz 1969)
		oviposition	L	(Hovanitz 1969)
		oviposition	A	(Traynier 1984)
<i>Pieris rapae crucivora</i>	oligophagous	oviposition	L+P+A	(Hovanitz and Chang 1963)
<i>Plodia interpunctella</i>	polyphagous	oviposition	L; P+A	(Olsson et al. 2006)
<i>Plutella xylostella</i>	oligophagous	larval feeding	L	(Henniges-Janssen et al. 2014)
		oviposition	L; P	(Akhtar and Isman 2003)
		oviposition	A; P+A	(Liu et al. 2005)
		oviposition	L; P; A; P+A	(Liu and Liu 2006a)
		oviposition	A	(Liu and Liu 2006b)
		oviposition	A; P+A	(Zhang and Liu 2006)
		oviposition	A	(Zhang et al. 2007)
		oviposition	L+P+A	(Henniges-Janssen et al. 2011)
		oviposition	L+P+A	(Ryan and Bidart-Bouzat 2014)
<i>Polygonia c-album</i>	polyphagous	oviposition	L	(Janz et al. 2009)
<i>Popillia japonica</i>	polyphagous	adult feeding	A	(Potter and Held 1999)
		adult feeding	A	(Held et al. 2001)
<i>Rhagoletis cerasi</i>	monophagous	oviposition	A	(Boller et al. 1998)
<i>Rhagoletis mendax</i>	monophagous	oviposition	A	(Prokopy et al. 1993)
<i>Rhagoletis pomonella</i>	oligophagous	oviposition	A	(Prokopy et al. 1982)
		oviposition	A	(Papaj and Prokopy 1986)
		oviposition	A	(Papaj and Prokopy 1988)
		oviposition	L	(Prokopy et al. 1988)
		oviposition	A	(Prokopy et al. 1993)
		oviposition	A	(Prokopy et al. 1994)
<i>Rhagoletis suavis</i>	monophagous	oviposition	A	(Prokopy et al. 1993)
<i>Sitophilus granarius</i>	polyphagous	oviposition	L; P+A	(Rietdorf and Steidle 2002)
<i>Sitophilus oryzae</i>	polyphagous	adult feeding	L+P+A	(Trematerra et al. 2013)
<i>Spodoptera littoralis</i>	polyphagous	oviposition	L	(Anderson et al. 1995)
		oviposition	L	(Anderson et al. 2013)
		oviposition	L	(Thöming et al. 2013)
		oviposition	L	(Sadek et al.)
<i>Trichoplusia ni</i>	polyphagous	larval feeding	L	(Chow et al. 2005)
		oviposition	A	(Landolt and Molina 1996)
		oviposition	L; P	(Akhtar and Isman 2003)
		oviposition	L	(Chow et al. 2005)
		oviposition	P; A	(Akhtar et al. 2009)
		oviposition	L	(Shikano and Isman 2009)
		oviposition	L+P+A	(Ryan and Bidart-Bouzat 2014)
<i>Yponomeuta cagnagellus</i>	monophagous	oviposition	L	(Hora et al. 2005)

<i>Yponomeuta malinellus</i>	monophagous	oviposition	L	(Hora et al. 2005)
<i>Yponomeuta padellus</i>	oligophagous	oviposition	L	(Hora et al. 2005)

**Table 2** Accession numbers for COI and EF1a sequences (source: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) of the species studied in our meta-analysis.

<b>Insect species</b>	<b>COI</b>	<b>EF1a</b>
<i>Altica fragariae</i>	ND	JN903073
<i>Altica koreana</i>	ND	JN903082
<i>Anastrepha fraterculus</i>	HQ677034	ND
<i>Callosobruchus maculatus</i>	KJ680547	ND
<i>Caryedon serratus</i>	ND	ND
<i>Ceratitis capitata</i>	DQ006887	XM_004520631
<i>Chilo partellus</i>	KC911712	ND
<i>Choristoneura fumiferana</i>	GU438801	ND
<i>Colias eurytheme</i>	EU583857	AF173400
<i>Colias philodice</i>	AY954570	DQ157890
<i>Cydia pomonella</i>	JF707773	JX258662
<i>Bactrocera tryoni</i>	KF659810	KF184235
<i>Deloyala guttata</i>	ND	ND
<i>Spilosoma virginica</i>	EU271669	EU333596
<i>Diaprepes abbreviatus</i>	JF302968	HQ891491
<i>Drosophila immigrans</i>	JQ679115	ND
<i>Drosophila melanogaster</i>	KJ767244	NM_001299393
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	JQ679122	XM_001361784
<i>Drosophila recens</i>	AY154456	ND
<i>Cadra cautella</i>	KF399770	ND
<i>Spilosoma congrua</i>	JN262995	EU333594
<i>Euhrychiopsis lecontei</i>	KJ203066	ND
<i>Euphydryas editha</i>	AF187765	AY788745
<i>Euphydryas phaeton</i>	AF187797	AY788747
<i>Galeruca tanaceti</i>	KJ962007	EF421481
<i>Altica lythri</i>	KF163322	ND
<i>Heliconius erato</i>	KM012963	KM013001
<i>Helicoverpa armigera</i>	GU188273	U20129
<i>Helicoverpa zea</i>	EU768942	U20136
<i>Leptinotarsa undecimlineata</i>	ND	ND
<i>Liriomyza huidobrensis</i>	FJ435888	AY035320
<i>Liriomyza trifolii</i>	KC136097	ND
<i>Lobesia botrana</i>	ND	JX258665



<i>Mamestra brassicae</i>	HQ955374	ND
<i>Manduca sexta</i>	JN170091	AF234571
<i>Otiorhynchus sulcatus</i>	KJ966117	EF577085
<i>Papilio machaon</i>	GU707119	AF044828
<i>Papilio machaon aliaska</i>	FJ808909	ND
<i>Papilio polyxenes</i>	EF514466	AF044823
<i>Phaedon cochleariae</i>	KJ962432	HE962191
<i>Phratora vulgatissima</i>	KJ962797	ND
<i>Pieris rapae</i>	HQ990409	AY870550
<i>Pieris rapae crucivora</i>	GU372555	GU372646
<i>Plodia interpunctella</i>	KF492033	ND
<i>Plutella xylostella</i>	DQ076411	KC422646
<i>Polygonia c-album</i>	HQ005008	AY090188
<i>Popillia japonica</i>	JSCOL327-11.COI-5P (BOLD)	ND
<i>Rhagoletis cerasi</i>	HQ677173	ND
<i>Rhagoletis mendax</i>	DQ006861	ND
<i>Rhagoletis pomonella</i>	HQ677120	ND
<i>Rhagoletis suavis</i>	HQ677151	ND
<i>Sitophilus granarius</i>	AY131101	AY131130
<i>Sitophilus oryzae</i>	HM909105	AY131128
<i>Spodoptera littoralis</i>	KJ634300	HQ177154
<i>Trichoplusia ni</i>	KC846599	U20140
<i>Yponomeuta cagnagellus</i>	DQ792583	ND
<i>Yponomeuta malinellus</i>	FJ413023	ND
<i>Yponomeuta padellus</i>	DQ792582	ND
<i>Locusta migratoria</i> (out group)	AB497251	AB583233

## References of appendix

Akhtar Y, Isman MB (2003) Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. J Chem Ecol 29:1853–1870.

Akhtar Y, Shikano I, Isman MB (2009) Topical application of a plant extract to different life stages of *Trichoplusia ni* fails to influence feeding or oviposition behaviour. Entomol Exp Appl 132:275–282.

- Anderson P, Hilker M, Löfqvist J (1995) Larval diet influence on oviposition behaviour in *Spodoptera littoralis*. *Entomol Exp Appl* 74:71–82.
- Anderson P, Sadek MM, Larsson M, et al (2013) Larval host plant experience modulates both mate finding and oviposition choice in a moth. *Anim Behav* 85:1169–1175.
- Austel N, Björkman C, Hilker M, Meiners T (2014) Phenotypic plasticity in host plant preference of the willow leaf beetle *Phratora vulgatissima*: the impact of experience made by adults. *Agric For Entomol* 16:417–425.
- Barron AB, Corbet SA (1999a) Pre-exposure affects the olfactory response of *Drosophila melanogaster* to menthol. *Entomol Exp Appl* 90:175–181.
- Barron AB, Corbet SA (1999b) Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited. *Anim Behav* 58:621–628.
- Barron AB, Corbet SA (2000) Behavioural induction in *Drosophila* : timing and specificity. *Entomol Exp Appl* 94:159–171.
- Boller EF, Katsoyannos BI, Hippe C (1998) Host races of *Rhagoletis cerasi* L. (Dipt., Tephritidae): effect of prior adult experience on oviposition site preference. *J Appl Entomol* 122:231–237.
- Bowers D, Stamp NE, Collinge SK (1992) Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae). *Ecology* 73:526–536.
- Chakraborty TS, Goswami SP, Siddiqi O (2009) Sensory correlates of imaginal conditioning in *Drosophila melanogaster*. *J Neurogenet* 23:210–219.
- Chow JK, Akhtar Y, Isman MB (2005) The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology* 15:129–133.
- Cooley SS, Prokopy RJ, McDonald PT, Wong TTY (1986) Learning in oviposition site selection by *Ceratitis capitata* flies. *Entomol Exp Appl* 40:47–51.

- Coyle DR, Clark KE, Raffa KF, Johnson SN (2011) Prior host feeding experience influences ovipositional but not feeding preference in a polyphagous insect herbivore. *Entomol Exp Appl* 138:137–145.
- Cunningham JP, Jallow MFA, Wright DJ, Zalucki MP (1998) Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Anim Behav* 55:227–234.
- Cunningham JP, Moore CJ, Zalucki MP, West SA (2004) Learning, odour preference and flower foraging in moths. *J Exp Biol* 207:87–94.
- Daly KC, Smith BH (2000) Associative olfactory learning in the moth *Manduca sexta*. *J Exp Biol* 203:2025–2038.
- De Boer G (1992) Diet-induced food preference by *Manduca sexta* larvae: acceptable non-host plants elicit a stronger induction than host plants. *Entomol Exp Appl* 63:3–12.
- De Boer G, Hanson FE (1984) Food plant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Entomol Exp Appl* 35:177–193.
- Dethier VG (1980) Food-aversion learning in two polyphagous caterpillars, *Diacrisia virginica* and *Estigmene congrua*. *Physiol Entomol* 5:321–325.
- Eben A, López-Carretero A (2008) Asymmetry of larval diet breadth and oviposition preference in *Leptinotarsa undecimlineata*. *Entomol Exp Appl* 128:27–33.
- Facknath S, Wright DJ (2007) Is host selection in leafminer adults influenced by pre-imaginal or early adult experience? *J Appl Entomol* 131:505–512.
- Firempong S, Zalucki MP (1991) Host plant selection by *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): the role of some herbivore attributes. *Aust J Zool* 39:343–350.
- Flaven-Pouchon J, Garcia T, Abed-Vieillard D, et al (2014) Transient and permanent experience with fatty acids changes *Drosophila melanogaster* preference and fitness. *PLoS One* 9:1–10.

- Gregório PLF, Sant'Ana J, Pires PD (2015) Behavioral analysis of learning and memory in *Anastrepha fraterculus*. *Entomol Exp Appl* 1–8.
- Harari AR, Landolt PJ (1999) Feeding experience enhances attraction of female *Diaprepes abbreviatus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) to food plant odors. *J Insect Behav* 12:415–422.
- Heinz C a., Feeny P (2005) Effects of contact chemistry and host plant experience in the oviposition behaviour of the eastern black swallowtail butterfly. *Anim Behav* 69:107–115.
- Held DW, Eaton T, Potter D a. (2001) Potential for habituation to a neem-based feeding deterrent in Japanese beetles, *Popillia japonica*. *Entomol Exp Appl* 101:25–32.
- Henniges-Janssen K, Heckel D, Groot A (2014) Preference of diamondback moth larvae for novel and original host plant after host range expansion. *Insects* 5:793–804.
- Henniges-Janssen K, Schöfl G, Reineke A, et al (2011) Oviposition of diamondback moth in the presence and absence of a novel host plant. *Bull Entomol Res* 101:99–105.
- Hershberger WA, Smith MP (1967) Conditioning in *Drosophila melanogaster*. *Anim Behav* 15:259–262.
- Hoffman AA (1985) Effects of experience on oviposition and attraction in *Drosophila*: comparing apples and oranges. *Am Nat* 126:41–51.
- Hora KH, Roessingh P, Menken SBJ (2005) Inheritance and plasticity of adult host acceptance in *Yponomeuta* species: implications for host shifts in specialist herbivores. *Entomol Exp Appl* 115:271–281.
- Hovanitz W (1969) Inherited and/or conditioned changes in host-plant preference on *Pieris*. *Entomol Exp Appl* 12:729–735.
- Hovanitz W, Chang VCS (1962) Three factors affecting larval choice of food plant. *J Res Lepid* 1:51–61.

- Hovanitz W, Chang VCS (1965) The alteration of host plant specificity in larvae of *Pieris rapae* by induction. *J Res Lepid* 4:13–21.
- Hovanitz W, Chang VCS (1963) Ovipositional preference tests with *Pieris*. *J Res Lepid* 2:185–200.
- Jaenike J (1982) Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila*. *Am Nat* 119:784–802.
- Jaenike J (1986) Intraspecific variation for resource use in *Drosophila*. *Biol J Linn Soc* 27:47–56.
- Jaenike J (1988) Effects of early adult experience on host selection in insects: some experimental and theoretical results. *J Insect Behav* 1:3–15.
- Jaenike J (1983) Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58:320–325.
- Janz N, Söderlind L, Nylin S (2009) No effect of larval experience on adult host preferences in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): on the persistence of Hopkins' host selection principle. *Ecol Entomol* 34:50–57.
- Jermey T, Hanson FE, Dethier VG (1968) Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Entomol Exp Appl* 11:211–230.
- Karowe DN (1989) Facultative monophagy as a consequence of prior feeding experience: behavioral and physiological specialization in *Colias philodice* larvae. *Oecologia* 78:106–111.
- Kawecki TJ, Mery F (2003) Evolutionary conservatism of geographic variation in host preference in *Callosobruchus maculatus*. *Ecol Entomol* 28:449–456.
- Kerpel SM, Moreira GRP (2005) Absence of learning and local specialization on host plant selection by *Heliconius erato*. *J Insect Behav* 18:433–452.
- Kühnle A, Müller C (2011) Responses of an oligophagous beetle species to rearing for several generations on alternative host-plant species. *Ecol Entomol* 36:125–134.

- Landolt PJ, Molina O (1996) Host-finding by cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae): learning of host odor upon contact with host foliage. *J Insect Behav* 9:899–908.
- Liu S-S, Li Y-H, Liu Y, Zalucki MP (2005) Experience-induced preference for oviposition repellents derived from a non-host plant by a specialist herbivore. *Ecol Lett* 8:722–729.
- Liu S-S, Liu T-X (2006a) Preimaginal conditioning does not affect oviposition preference in the diamondback moth. *Ecol Entomol* 31:307–315.
- Liu T-X, Liu S-S (2006b) Experience-altered oviposition responses to a neem-based product, Neemix, by the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Pest Manag Sci* 62:38–45.
- Mader BJ, Daoust SP, Cardinal-Aucoin M, et al (2012) Larval experience induces adult aversion to rearing host plants: a novel behaviour contrary to Hopkins' host selection principle. *Ecol Entomol* 37:204–211.
- Manning A (1967) "Pre-imaginal conditioning" in *Drosophila*. *Nature* 216:338–340.
- Mark GA (1982) Induced oviposition preference, periodic environments, and demographic cycles in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Entomol Exp Appl* 32:155–160.
- McNeely C, Singer MC (2001) Contrasting the roles of learning in butterflies foraging for nectar and oviposition sites. *Anim Behav* 61:847–852.
- Merwin AC, Parrella MP (2014) Preference induction and the benefits of floral resources for a facultative florivore. *Ecol Entomol* 39:405–411.
- Mery F, Kawecki TJ (2002) Experimental evolution of learning ability in fruit flies. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:14274–14279.
- Messina FJ, Johnson D (2014) Specificity of adaptation to a novel host plant by a seed beetle. *Entomol Exp Appl* 1–9.
- Midega CAO, Khan ZR, Pickett JA, Nylin S (2011) Host plant selection behaviour of *Chilo partellus* and its implication for effectiveness of a trap crop. *Entomol Exp Appl* 138:40–47.

- Moreau J, Rahme J, Benrey B, Thiéry D (2008) Larval host plant origin modifies the adult oviposition preference of the female European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Naturwissenschaften* 95:317–324.
- Murphy SM (2007) Inconsistent use of host plants by the Alaskan swallowtail butterfly: adult preference experiments suggest labile oviposition strategy. *Ecol Entomol* 32:143–152.
- Okoth CA, Deng AL, Tabu IM, et al (2014) Effect of host plant on feeding, biological and morphological parameters of *Liriomyza huidobrensis* Blanchard (Diptera: Agromyzidae). *African Entomol* 22:577–588.
- Olsson P-OC, Anderbrant O, Löfstedt C (2006) Experience influences oviposition behaviour in two pyralid moths, *Ephestia cautella* and *Plodia interpunctella*. *Anim Behav* 72:545–551.
- Palmiter RD (1966) Absence of olfactory conditioning in an oligophagous insect, the corn earworm, *Heliothis zea* (Boddie). *Anim Behav* 14:236–238.
- Papaj DR, Prokopy RJ (1986) Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *J Chem Ecol* 12:1125–1143.
- Papaj DR, Prokopy RJ (1988) The effect of prior adult experience on components of habitat preference in the apple maggot fly (*Rhagoletis pomonella*). *Oecologia* 76:538–543.
- Papaj DR, Prokopy RJ, McDonald PT, Wong TTY (1987) Differences in learning between wild and laboratory *Ceratitis capitata* flies. *Entomol Exp Appl* 45:65–72.
- Phillips PA, Barnes MM (1975) Host race formation among sympatric apple, walnut, and plum populations of the codling moth, *Laspeyresia pomonella*. *Ann Entomol Soc Am* 68:1053–1060.
- Phillips WM (1977) Modification of feeding “preference” in the flea-beetle, *Haltica lythri* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Entomol Exp Appl* 21:71–80.
- Potter DA, Held DW (1999) Absence of food-aversion learning by a polyphagous scarab, *Popillia japonica*, following intoxication by geranium, *Pelargonium x hortorum*. *Entomol Exp Appl* 91:83–88.

- Prokopy RJ, Averill AL, Cooley SS, Roitberg CA (1982) Associative learning in egg-laying site selection by apple maggot flies. *Science* (80- ) 218:76–77.
- Prokopy RJ, Bergweiler C, Galarza L, Schwerin J (1994) Prior experience affects the visual ability of *Rhagoletis pomonella* flies (Diptera: Tephritidae) to find host fruit. *J Insect Behav* 7:663–677.
- Prokopy RJ, Cooley SS, Papaj DR (1993) How well can relative specialist *Rhagoletis* flies learn to discriminate fruit for oviposition? *J Insect Behav* 6:167–176.
- Prokopy RJ, Diehl SR, Cooley SS (1988) Behavioral evidence for host races in *Rhagoletis pomonella* flies. *Oecologia* 76:138–147.
- Prokopy RJ, Fletcher BS (1987) The role of adult learning in the acceptance of host fruit for egg-laying by the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *Entomol Exp Appl* 45:259–263.
- Quinn WG, Harris WA, Benzer S (1974) Conditioned behavior in *Drosophila melanogaster*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 71:708–712.
- Rausher MD (1983) Conditioning and genetic variation as causes of individual variation in the oviposition behaviour of the tortoise beetle, *Deloyata guttata*. *Anim Behav* 31:743–747.
- Rietdorf K, Steidle JLM (2002) Was Hopkins right? Influence of larval and early adult experience on the olfactory response in the granary weevil *Sitophilus granarius* (Coleoptera, Curculionidae). *Physiol Entomol* 27:223–227.
- Rojas JC, Wyatt TD (1999) The role of pre- and post-imaginal experience in the host-finding and oviposition behaviour of the cabbage moth. *Physiol Entomol* 24:83–89.
- Ryan SF, Bidart-Bouzat MG (2014) Natal insect experience with *Arabidopsis thaliana* plant genotypes influences plasticity in oviposition behavior. *Entomol Exp Appl* 152:216–227.
- Sadek MM, Hansson BS, Anderson P Host-plant selection by *Spodoptera littoralis*, a laboratory and field study.



- Saxena KN, Schoonhoven LM (1982) Induction of orientational and feeding preferences in *Manduca sexta* larvae for different food sources. *Entomol Exp Appl* 32:173–180.
- Sembène M, Thiaw C, Doumma A, et al (2012) Préférence de ponte et niveaux d'adaptation de différentes souches de *Caryedon serratus* Ol. (Coleoptera: Bruchidae) à l'arachide (*Arachis hypogaea* L., Fabaceae). *Ann la Société Entomol Fr* 48:106–114.
- Shikano I, Isman MB (2009) A sensitive period for larval gustatory learning influences subsequent oviposition choice by the cabbage looper moth. *Anim Behav* 77:247–251.
- Solarz SL, Newman RM (2001) Variation in hostplant preference and performance by the milfoil weevil, *Euhrychiopsis lecontei* Dietz, exposed to native and exotic watermilfoils. *Oecologia* 126:66–75.
- Tabashnik BE, Wheelock H, Rainbolt JD, Watt WB (1981) Individual variation in oviposition preference in the butterfly, *Colias eurytheme*. *Oecologia* 50:225–230.
- Tempel BL, Bonini N, Dawson DR, Quinn WG (1983) Reward learning in normal and mutant *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 80:1482–1486.
- Thöming G, Larsson MC, Hansson BS, Anderson P (2013) Comparison of plant preference hierarchies of male and female moths and the impact of larval rearing hosts. *Ecology* 94:1744–1752.
- Thorpe WH (1939) Further studies on pre-imaginal olfactory conditioning in insects. *Proc R Soc B Biol Sci* 127:424–433.
- Traynier RMM (1984) Associative learning in the ovipositional behaviour of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Physiol Entomol* 9:465–472.
- Trematerra P, Lupi C, Athanassiou C (2013) Does natal habitat preference modulate cereal kernel preferences in the rice weevil? *Arthropod Plant Interact* 7:287–297.
- Tremmel M, Müller C (2014) Diet dependent experience and physiological state shape the behavior of a generalist herbivore. *Physiol Behav* 129:95–103.

- Tully T, Cambiazo V, Kruse L (1994) Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drosophila*. *J Neurosci* 14:68–74.
- Tully T, Quinn WG (1985) Classical conditioning and retention in normal and mutant *Drosophila melanogaster*. *J Comp Physiol A* 157:263–277.
- Veltman CJ, Corbet SA (1991) In search of a model system for exploring the chemical legacy hypothesis: *Drosophila melanogaster* and geraniol. *J Chem Ecol* 17:2459–2468.
- Videla M, Valladares G, Salvo a. (2010) Differential effects of experience on feeding and ovipositing preferences of a polyphagous leafminer. *Entomol Exp Appl* 137:184–192.
- Wiklund C (1973) Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Entomol Exp Appl* 16:232–242.
- Wiklund C (1974) Oviposition preferences in *Papilio machaon* in relation to the host plants of the larvae. *Entomol Exp Appl* 17:189–198.
- Witzgall P, Ansebo L, Yang Z, et al (2005) Plant volatiles affect oviposition by codling moths. *Chemoecology* 15:77–83.
- Xue H, Yang X-K (2007) Host plant use in sympatric closely related flea beetles. *Environ Entomol* 36:468–474.
- Zhang P-J, Liu S-S (2006) Experience induces a phytophagous insect to lay eggs on a non-host plant. *J Chem Ecol* 32:745–753.
- Zhang P-J, Liu S-S, Wang H, Zalucki MP (2007) The influence of early adult experience and larval food restriction on responses toward nonhost plants in moths. *J Chem Ecol* 33:1528–1541.

## **B. Influence de l'expérience sensorielle sur l'induction de préférence olfactive (article 2, publié dans PloS ONE)**

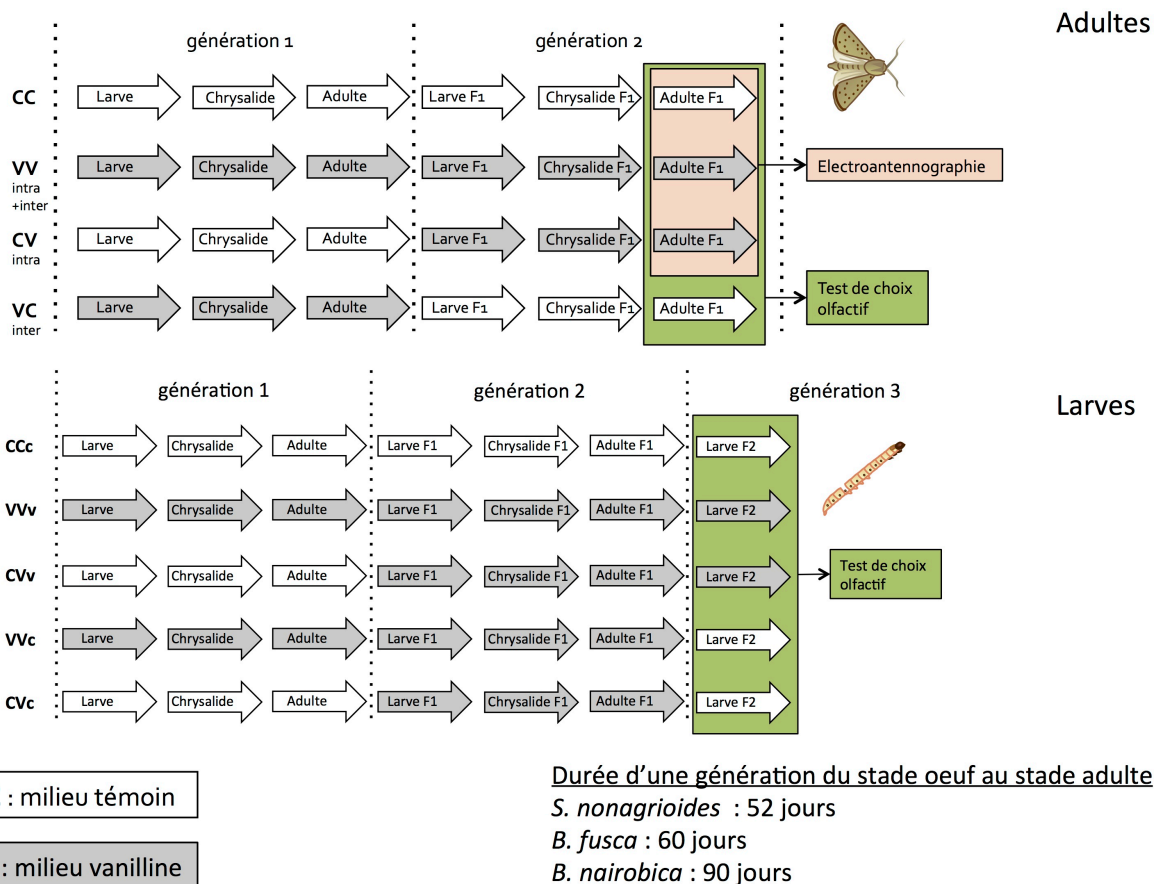
### **1. Contexte et objectifs**

La formulation de la théorie d'Hopkins a évolué dans le temps ; la notion de la fidélité à l'hôte est maintenant communément utilisée et les hypothèses tentant de l'expliquer sont clairement établies (Barron 2001). Pour ce qui nous concerne, ce principe de sélection de l'hôte d'Hopkins pourrait expliquer la fidélité à l'hôte pour bon nombre d'espèces de foreuses de graminées. Il est généralement avéré que l'expérience alimentaire d'une plante par un insecte peut induire la préférence de ses larves et de ses adultes pour cette même plante. Dans ce contexte, nous avons vérifié si:

- i) l'expérience des individus sur un substrat enrichi en vanilline peut induire une préférence olfactive des larves et des femelles pour la vanilline ;
- ii) cette induction varie en fonction du degré de polyphagie de l'insecte ;
- iii) cette induction est transmise des parents à la progéniture ;
- iv) cette induction est liée à une modification de la sensibilité du nerf olfactif à la vanilline chez les femelles adultes ;
- v) les mécanismes d'induction de préférence suite à une expérience sensorielle sont-ils intra et/ou inter-générationnels ?

### **2. Protocole général**

Pour chaque espèce (*Sesamia nonagrioides*, *Busseola fusca* et *B. nairobica*) et chaque procédure d'exposition à la vanilline, des tests de comportement de choix (olfactomètre en tube Y) entre deux odeurs émises par deux types de milieux artificiels, celui enrichi en vanilline vs celui dépourvu de vanilline (milieu témoin) ont été effectués sur les larves de 3<sup>ème</sup> stade et les femelles gravides (Fig. 20). En parallèle, la sensibilité olfactive à la vanilline chez les femelles adultes a été suivie par EAG, permettant de suivre l'évolution de la réponse olfactive de l'antenne vis-à-vis de la vanilline en fonction de la durée d'exposition au milieu enrichi en vanilline (Fig. 20). Avant de tester le comportement et les réponses antennaires de femelles gravides, nous les avons exposé pendant deux générations à un milieu enrichi en vanilline, selon différentes procédures (Fig. 20).



**Figure 20.** Procédures d'exposition des insectes pour tester la préférence olfactive des femelles et des larves.

La première lettre indique le type de milieu sur lequel l'insecte a été exposé pendant la première génération alors que la deuxième lettre indique le type de milieu sur lequel l'insecte a été exposé pendant la deuxième génération.

Ainsi, la procédure de conditionnement CC correspond aux femelles qui n'ont jamais été exposées à la vanilline avant les tests, il s'agit en quelque sorte de femelles témoins. La procédure de conditionnement VV correspond aux femelles dont les parents et elles-mêmes ont été exposées à la vanilline, pendant tout le cycle de développement. Cette procédure prends donc en compte à la fois les mécanismes intra et inter-générationnels. Le conditionnement CV teste le mécanisme intra-générationnel puisque la femelle est exposée au milieu vanilline pendant tout son cycle de développement avant d'être testée alors que ses parents sont maintenus sur milieu témoin. Par contre, VC teste le mécanisme inter-générationnel étant donné qu'avant d'être testées, les femelles sont maintenues sur milieu témoin alors que leurs parents sont conditionnés sur milieu vanilline. A la fois des mécanismes de sélection et d'imprégnation chimique peuvent intervenir dans l'évolution du comportement.

Chez les larves de 3<sup>ème</sup> stade, on a un peu le même principe d'exposition que pour les femelles au milieu vanilline sauf que l'on conditionne en plus les trois premiers stades larvaires juste avant le test de choix, indiqué par la 3<sup>ème</sup> lettre en minuscule. La procédure de conditionnement CCc correspond aux larves témoins alors que VVv correspond aux larves dont les grand parents, les parents et elles mêmes ont été maintenues sur milieu vanilline. VVv et CVv testent les mécanismes intra et inter-générationnels puisque les parents ou grands parents sont exposés, ainsi que les larves elles-mêmes. Par contre, VVc et CVc ne testent que les mécanismes inter-générationnels puisque seuls les parents ou grands parents sont exposés au milieu vanilline alors que les larves sont maintenues sur milieu témoin pendant leurs trois premiers stades avant d'être testées.

Les analyses statistiques des données sont présentées dans le chapitre « Matériels et Méthodes ».

### **3. Résultats**

Au vu des résultats (présentés dans la publication), on constate qu'il y a induction de préférence olfactive pour la vanilline pour les femelles *S. nonagrioides* CV et VV. On peut écarter l'implication de mécanisme inter-générationnel étant donné que la répartition des choix des femelles VC n'est pas différente de celle des femelles témoins CC. Par contre, il y a induction de préférence olfactive chez les femelles CV, supposant qu'un mécanisme intra-générationnel est à l'origine de l'induction. En observant uniquement la répartition des choix des femelles témoins CC, on constate que la vanilline est initialement aversive pour les femelles de cette espèce et qu'avec l'expérience, ce caractère aversif disparaît. Un effet de sélection expérimentale pourrait expliquer cette tendance. De plus, les femelles VV montrent une préférence pour le milieu vanilline si on les compare aux femelles CC et VC, alors que les VC et CV ont des choix qui ne sont pas différents de façon significative ; ces observations appuient l'hypothèse que la sélection expérimentale a un effet sur l'induction de préférence olfactive. Chez *B. fusca* et *B. nairobica*, en revanche, les répartitions de choix des femelles gravides sont les mêmes quelque soit la procédure de conditionnement ; il n'y a donc pas induction de préférence olfactive chez les femelles de ces deux espèces, écartant ainsi d'éventuelles implications de mécanismes intra ou inter-générationnels. Initialement, la vanilline n'est pas aversive pour les femelles (CC) donc il est à ce niveau difficile de mettre en cause l'effet de la sélection. Enfin, pour les trois espèces, après une ou deux générations d'exposition au milieu vanilline, les enregistrements en EAG montrent que la sensibilité antennaire des femelles vis-à-vis de la vanilline n'est pas significativement modifiée.

Concernant les larves, il y a induction de préférence olfactive pour la vanilline pour les larves CVv et VVv de *S. nonagrioides*. Ces inductions sont-elles dues à l'implication de mécanismes intra ou inter-générationnels ? Les répartitions de choix des larves CVc et VVc ne sont pas différentes de celle des témoins CCc donc on peut écarter l'implication de mécanisme inter-générationnel. De plus, étant donné qu'il y a induction de préférence olfactive chez les larves CVv et VVv et qu'on a écarté l'implication de mécanisme inter-générationnel, on peut supposer qu'un mécanisme intra-générationnel est à l'origine de l'induction de préférence chez les larves *S. nonagrioides*. En observant le choix des larves témoins CCc, on constate que, comme pour les adultes, la vanilline est initialement aversive et que cette aversion s'estompe lorsque les larves sont préalablement exposées au milieu vanilline, donc ici encore, il y a un effet possible de la sélection sur l'induction de préférence. Chez les larves de *B. fusca*, il y a induction de préférence olfactive seulement pour les larves VVv. Aucune différence de choix entre les larves CCc, CVc, VVc et CVv a pu être mise en évidence, les mécanismes intra et inter-générationnels ne semblent donc pas impliqués dans cette induction. Par contre, un effet sélection est possible puisque les répartitions de choix des larves *B. fusca* CVv et VVv sont significativement différentes. Chez les larves de *B. nairobica*, on obtient la même tendance que pour les larves de *B. fusca*, à savoir une induction de préférence olfactive seulement pour les larves VVv. On constate ici que la vanilline est aversive pour les larves témoin CCc ce qui n'était pas le cas chez les adultes de *B. nairobica*. Les femelles de cette espèce ne choisiraient donc pas forcément le « meilleur » milieu pour leur progéniture. Chez *B. nairobica* encore, l'effet sélection ne peut pas être écarté.

#### **4. Conclusions**

Dans cette étude, nous avons pu montrer que l'expérience des individus sur un substrat enrichi en vanilline peut induire une préférence olfactive des larves et des femelles pour la vanilline. Cependant, cette induction varie en fonction du degré de polyphagie de l'insecte. Uniquement chez l'espèce polyphage, *S. nonagrioides*, l'induction de préférence olfactive pour la vanilline observée chez les femelles peut être expliquée par l'implication de mécanisme intra-générationnel et d'un possible effet de la sélection. En revanche, aucune induction de préférence olfactive n'a été observée chez *B. fusca* ou *B. nairobica*. Chez *S. nonagrioides*, l'absence de mécanisme inter-générationnel pourrait vouloir dire que la

mémorisation de l'odeur de la vanilline n'est qu'éphémère et que cette odeur n'est pas gardée en mémoire en passant d'une génération à l'autre.

Quant aux larves, l'induction de préférence olfactive observée chez *S. nonagrioides* peut être expliquée par l'implication de mécanisme intra-générationnel. Pour les larves de *B. fusca* et *B. nairobiica*, on a observé une induction de préférence pour les larves VVv mais elle n'a pas pu être expliquée par l'implication de mécanismes intra ou inter-générationnels. Pour les 3 espèces, un effet de la sélection sur l'induction de préférence olfactive chez les larves est possible.

Le tableau ci-dessous résume l'implication de mécanismes intra- et/ou inter-générationnels dans l'induction de préférence olfactive suite à une expérience sensorielle chez les femelles gravides et les larves.

	Mécanisme intra-générationnel	Mécanisme inter-générationnel
<i>Sesamia nonagrioides</i>	OUI	NON
<i>Busseola fusca</i>	NON	NON
<i>Busseola nairobiica</i>	NON	NON

## **Influence of Dietary Experience on the Induction of Preference of Adult Moths and Larvae for a New Olfactory Cue**

Christophe Petit<sup>1,2,3\*</sup>, Bruno Le Ru<sup>1,2,3</sup>, Stéphane Dupas<sup>2,3</sup>, Brigitte Frérot<sup>4</sup>, Peter Ahuya<sup>1</sup>, Laure Kaiser-Arnauld<sup>2,3</sup>, Myriam Harry<sup>2,3</sup>, Paul-André Calatayud<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> Noctuid Stem Borer Biodiversity team, Institut de Recherche pour le Développement c/o *icipe*, African Insect Science for Food and Health, Nairobi, Kenya

<sup>2</sup> Unité Mixte de Recherche 247, Evolution, Génomes, Comportement et Ecologie, Institut de Recherche pour le Développement, Centre National de la Recherche Scientifique, Gif sur Yvette Cedex, France

<sup>3</sup> Université Paris-Sud, Orsay, France

<sup>4</sup> Unité Mixte de Recherche 1392, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris, Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles, France

\*Corresponding author

E-mail: [christophepetit86@gmail.com](mailto:christophepetit86@gmail.com) (CP)



## Abstract

In Lepidoptera, host plant selection is first conditioned by oviposition site preference of adult females followed by feeding site preference of larvae. Dietary experience to plant volatile cues can induce larval and adult host plant preference. We investigated how the parent's and self-experience induce host preference in adult females and larvae of three lepidopteran stem borers species with different host plant ranges, namely the polyphagous *Sesamia nonagrioides*, the oligophagous *Busseola fusca* and the monophagous *Busseola nairobica*, and whether this induction can be linked to a neurophysiological phenotypic plasticity. The three species were conditioned to artificial diet enriched with vanillin from the neonate larvae to the adult stage during two generations. Thereafter, two-choice tests on both larvae and adults using a Y-tube olfactometer and electrophysiological (electroantennography [EAG] recordings) experiments on adults were carried out. In the polyphagous species, the induction of preference for a new olfactory cue (vanillin) by females and 3<sup>rd</sup> instar larvae was determined by parent's and self-experiences, without any modification of the sensitivity of the females antennae. No preference induction was found in the oligophagous and monophagous species. Our results suggest that lepidopteran stem borers may acquire preferences for new olfactory cues from the larval to the adult stage as described by Hopkins' host selection principle (HHSP), neo-Hopkins' principle, and the concept of 'chemical legacy'.

## Introduction

In Lepidoptera, host plant selection is a crucial event for progeny survival and fitness [1]. Host plant selection is usually determined by the ovipositing female [1,2]. However many species of Lepidoptera have highly mobile larvae that can engage in host plant selection [3]. The larvae possess olfactory receptors which play an important role in discriminating odours that emanate from different plants, thus allowing for host-plant recognition and selection [4]. In this context, host plant volatile compounds are essential for distant attraction to the host plant and are involved in both oviposition and feeding sites preferences.

Experience based upon sensory sampling of the environment allows the insects to adapt to new conditions [5], as a result of a behavioural [5] and neurophysiological [6] phenotypic plasticity. It is widely accepted that dietary experience can influence the host plant selection in insects. The theory of larval memory, previously named as Hopkins' host selection

principle (HHSP) [7], postulates that (i) adult insects demonstrate a preference for the host plant species on which they developed as larvae and (ii) a memory of the feeding substrate is stored in the central nervous system and transferred through metamorphosis to the adult stage. However, there is still scarce evidence (e.g. [8–10]) for pre-imaginal conditioning of host choice as suggested by HHSP since metamorphosis involves a major restructuration of the central nervous system, which should "erase" the chemical memory stored by the larvae (see [11] for review). Alternatively, the concept of chemical legacy by Corbet [12] presumes that the chemical fingerprint of the host plant can be stored in the hemolymph of the larva and then at the surface of the pupae. Thus, when the young adults emerge, they detect the chemical signals issued from the host plant on the surface of the pupae, which cause changes in the subsequent behaviour of the adult. Experience during the imago stage can also induce a preference; this concept is named neo-Hopkins principle [13]. Imaginal experience has been demonstrated to induce oviposition site preferences in some Lepidoptera species [14–16]. However, both pre-imaginal and imaginal experiences on subsequent oviposition and feeding behaviours continue to be controversial and HHSP and chemical legacy have yet to be clearly demonstrated or negated [17].

In this study, we explore these concepts by investigating the effects of dietary experience with vanillin on the subsequent adult and larval preference for vanillin, taking into consideration the host plant range of the species. The effects of dietary experience may differ according to the host range given that poly-, oligo- and monophagous species use different host selection strategies. For example, Bernays [18] argues that oligophagous and monophagous species are more efficient when making decision for host selection than polyphagous species. We also investigated whether transfer of information from adults to offspring took place. Behavioural (Y-tube olfactometer assays) and electrophysiological (electroantennography [EAG]) experiments were carried out using a mono-, oligo- and polyphagous noctuid stem borer species.

## **Material and Methods**

### **Insects**

Three lepidopteran stem borer species belonging to the Noctuidae, which differ in their host plant range, were used in this study.

*Busseola nairobica* Le Ru recently described by Félix et al. [19] is a monophagous species feeding on the broadleaf panicum (*Panicum deustum* Thunb 1794) [20–23]. The *B. nairobica*

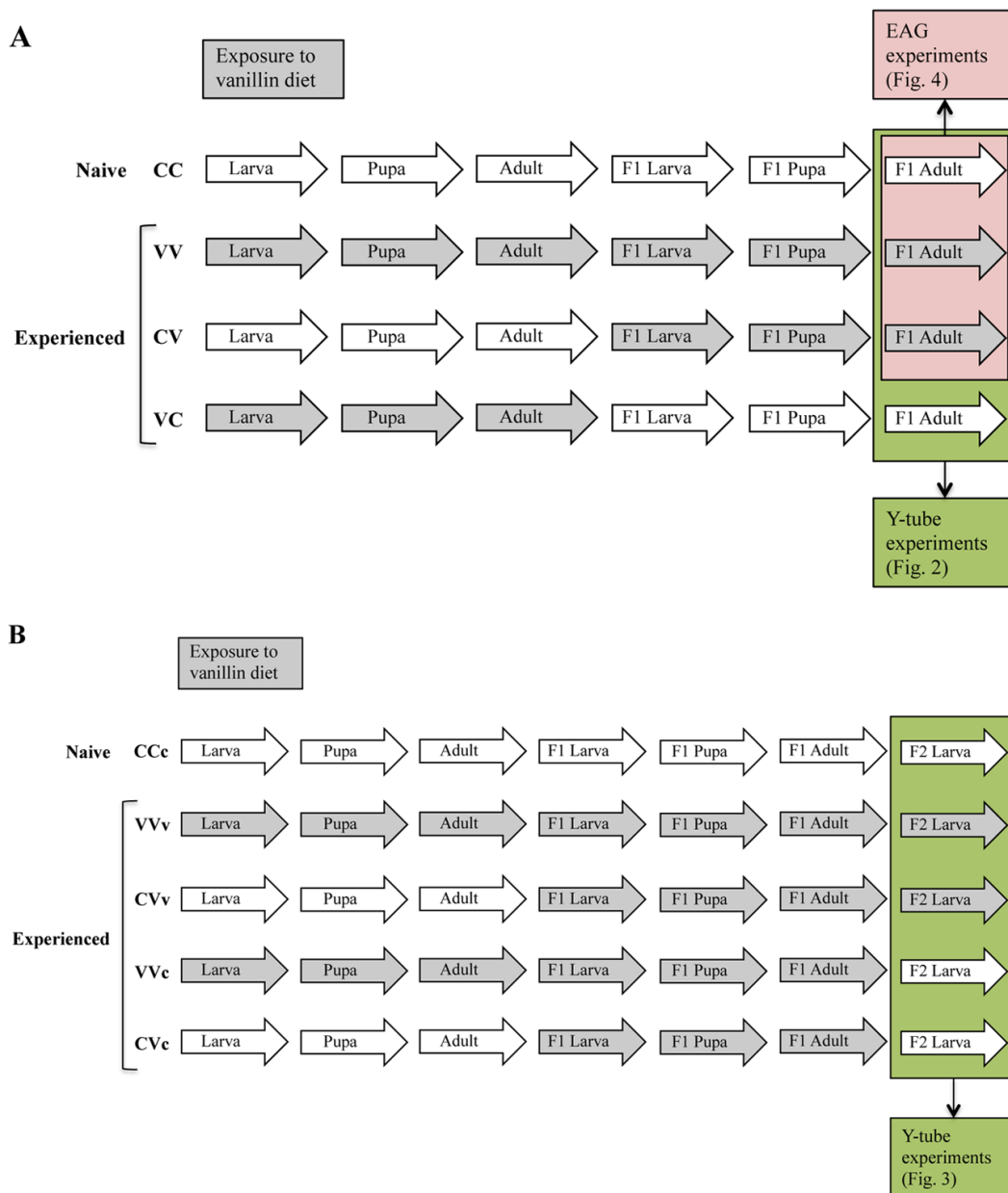
larvae used were collected from *P. deustum* in the Ngong forest (Nairobi, Kenya). The developmental time from egg to adult emergence lasts about 90 days at  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  (Petit, C., Pers. Obs.).

*Busseola fusca* (Fuller 1901) is an oligophagous species found on nine plant species belonging to the Poaceae family including maize and *Sorghum* spp. [20,24,25]. The *B. fusca* larvae used stemmed from maize plants in Gilgil and Mahi-Mahiu (Rift Valley, Kenya). The egg to adult development time lasts about 60 days at  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  (Petit C., Pers. Obs.).

*Sesamia nonagrioides* Lefebvre is a polyphagous species found on more than 30 plant species belonging to the Poaceae, Cyperaceae and Typhaceae families [20–22]. The *S. nonagrioides* larvae used stemmed from *Typha domingensis* Pers. in Makindu (Eastern Kenya). The developmental time from egg to adult emergence is 52 days at  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  (Petit C., Pers. Obs.). Colonies of each species were established on artificial diet [26] for more than 10 generations under laboratory conditions ( $26 \pm 1^\circ\text{C}$  and 50-60% RH) before being used in the experiments.

## Experimental procedures

The insects were subjected to different conditioning procedures (Fig. 1) using artificial diet enriched with vanillin (=vanillin diet), a compound not present in their natural hosts. Using a preliminary rearing experiment with larvae, the highest concentrations of vanillin not detrimental to larval survival and growth for each moth species were determined; they were 1g/l for *B. fusca* and *S. nonagrioides*, and 0.5 g/l for *B. nairobica*. *B. fusca* and *S. nonagrioides* were reared in plastic jars (16-cm-height, 9.5-cm-diameter) with ventilated lids. Each jar contained 200ml of artificial diet and was inoculated with 30 neonates. Because of a high mortality when reared in a jar, *B. nairobica* was reared in glass vials (7.4-cm-height, 2.5-cm-diameter) plugged with cotton wool. Each vial contained 12ml of artificial diet and was inoculated with two neonates. To prevent risk of odour contamination, the rearing on vanillin diet and on control diet was carried out in two separate rooms under a reversed photoperiod (12-h light/12-h dark), at  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  and 50-60% RH.



**Fig. 1. Description of the different conditioning procedures used for the experiments.**

(A) for mated female (B) for 3<sup>rd</sup> instar larvae. Capital letters indicate for each cohort the type of diet on which they have been reared (C for the control diet; V for the same diet but enriched with vanillin). For 3<sup>rd</sup> instar larvae, the last letter is in lower case because the insects were reared only up to the 3<sup>rd</sup> instar on the control diet (c) or diet enriched with vanillin (v).

## Y-tube olfactometer

Olfactometric tests on mated females of *S. nonagrioides*, *B. fusca* and *B. nairobica* subjected to the conditioning procedures CC, VV, CV and VC (Fig. 1; the first and the second capital letters indicate, respectively, the type of diet on which the parents and the mated females have been reared [C for the control diet; V for the vanillin diet]) were performed 2–4 h after onset of the scotophase, corresponding to the period of oviposition for each species (Calatayud P.-A., Pers. Obs.). The behaviour of 3<sup>rd</sup> instar larvae from CCc, VVv, CVv, VVc and CVc (Fig. 1; the last letter is in lower case because the insects were reared only up to the 3<sup>rd</sup> instar on the control diet [c] or diet enriched with vanillin [v]) were analyzed after 5h of starvation. A Y-tube olfactometer, described by Ngi-Song et al. [27], which has been shown to be useful for demonstrating differences in attractiveness to odours in moths [28], was used (length of stem: 18 cm; length of each arm: 34 cm; diameter: 4 cm). The closed ends of each chamber were connected with tubing to each arm of the Y-tube. Clean air was drawn into the system over the sample through the arms of the olfactometer. The airflow was set at 15 cm s<sup>-1</sup> per arm and measured by flow metres connected between the chambers and the activated charcoal. For 30 min prior to each test, air was left flowing through the olfactometer setup to reach equilibrium in the two chambers and the Y-tube stem. The Y-tube experiments were carried out at 25 ± 1°C and 50–60% RH. Mated females and 3<sup>rd</sup> instar larvae were released individually into the stem of the Y-tube and allowed to choose between control diet (sample of 3cm<sup>3</sup>) and vanillin diet (sample of 3cm<sup>3</sup>) odours for a maximum of 10 min. A choice was recorded when the insect passed 5 cm from the intersection into one arm and remained motionless there for more than 20 s. Those that made no choice were also recorded. Every five insects, odour sources connections to the chambers were reversed to minimise any locational bias and the chambers were cleaned thoroughly with water. For each conditioning procedure, the percentage of insects that made a distinct choice was calculated.

## EAG recordings

Vanillin was diluted in dichloromethane to obtain four dilutions: 0.1, 1, 10 and 100µg/µl. Ten microliters of the dilution were applied to a piece of Whatman filter paper (10 x 9 mm) and inserted in a glass Pasteur pipette once the solvent had evaporated. The control stimulus was dichloromethane (DCM). EAG recordings were performed at room temperature on 2-4 days old females. The reference and recording glass capillary electrodes were filled with electrolytic solution. The reference electrode was inserted in the neck while the recording

electrode covered the cut tip of the antennae. The signal was amplified (x20) with a Syntech UN-06 amplifier (The Netherlands). EAG analysis was carried out using Autospike software (Syntech, The Netherlands). Clean and humidified air was blown continuously over the antenna at a constant rate of 12ml s<sup>-1</sup> and the antennae were stimulated for 0.5 s with 10 µl vanillin dilution. Odour stimuli were applied at 30s intervals to ensure full recovery of antennal receptors.

Each dilution was tested twice per antenna starting with the lowest concentration of 0.1 µg/µl and ending with the highest concentration of 100 µg/µl to prevent premature saturation of the odorant receptors.

To account for solvent (DCM) and other background effects, we subtracted the averaged EAG responses by DCM recorded before and after the four vanillin recordings, as described by Dickens [29].

## Statistical analysis

All statistical analyses were done in R (R Core Team 2013). For the Y-tube experiments, Fisher's exact tests were applied to compare the number of insects preferring the vanillin or the control diet across treatments for each species. A Generalised Linear Model (GLM) was used to determine the global effect of the parent's and self-experiences combined, in the Y-tube responses with binomial error distribution. For this, we assigned binary values to denominate the artificial diet used for each generation whereby 1 was used for *vanillin diet* and 0 for *control diet*.

For each species, repeated measures ANOVA was used to evaluate the effect of the conditioning procedure on the EAG dose-response curves from female antennae (factors studied were vanillin concentration and conditioning procedure with a female as a random effect). The data on EAG responses were first normalised as followed:

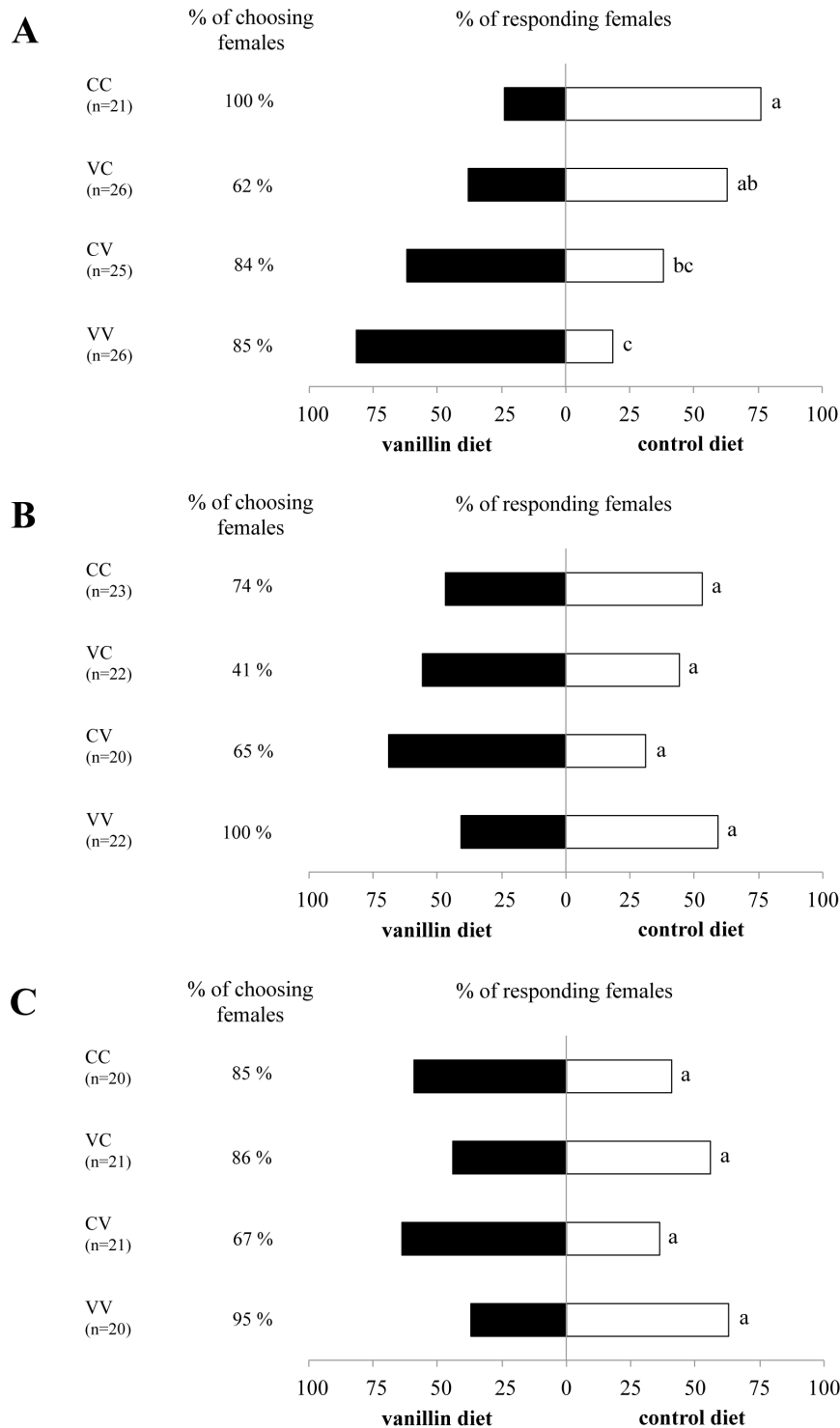
$$\text{transformed EAG response} = \sqrt{\text{EAG response} - \min(\text{EAG response})}$$

## Results

### Female preference induction

For the polyphagous species *S. nonagrioides*, when both the parents and themselves have been continuously exposed to the vanillin diet, the females oriented significantly towards odours of this diet, compared to the naïve females (i.e. without previous exposure to vanilline)

(Fig. 2A; females VV compared to females CC:  $P = 0.0002$ ). The self-experience only was sufficient for the females to show a preference for the odours of the vanillin diet, (Fig. 2A; females CV compared to females CC:  $P = 0.0278$ ). However, when their parents and themselves had not been exposed continuously to the vanillin diet, the *S. nonagrioides* females behaved like the naïve ones (Fig. 2A; females VC compared to females CC:  $P = 0.4753$ ). The parent's and self-experiences combined had a significant effect on the induction of preference (GLM for *S. nonagrioides*:  $z$  value = 3.543,  $P = 0.0004$ ).



**Fig. 2. Response of mated female to odours of vanillin and control diets in a Y-tube olfactometer according to the different conditioning procedures CC, VC, CV and VV.**

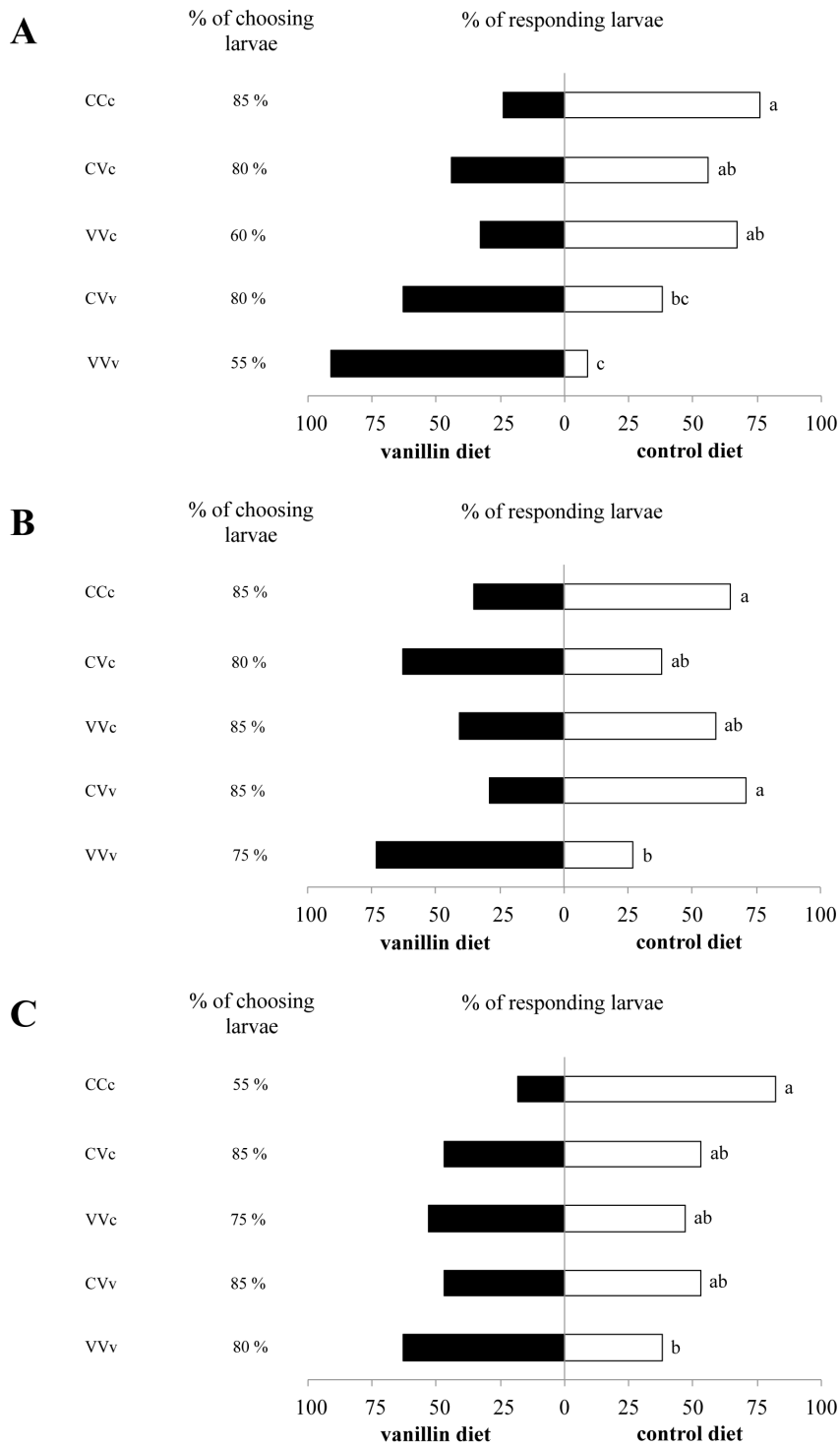
(A) *S. nonagrioides* (B) *B. fusca* (C) *B. nairobica*. Between parentheses, the number n of mated females tested. The number of mated females making a choice was set to 100% to calculate the percentage of responding females. Bars with the same letter indicate no significant differences at 5% level between treatments according to Fisher's exact test.



For the oligophagous and monophagous species, *B. fusca* and *B. nairobica*, there was no significant difference of response between the conditioning procedures (Figs. 2B and 2C). For these species, the parent's and self-experiences combined had no effect on the induction of preference (GLM for *B. fusca*:  $z$  value = -0.496,  $P = 0.620$ ; for *B. nairobica*:  $z$  value = -1.323,  $P = 0.186$ ).

## **Larval preference induction**

For the three species, when the grandparents, parents and themselves had been continuously exposed to vanillin diet, the larvae showed a preference for the odours of this diet, compared to the naïve larvae (Fig. 3A for *S. nonagrioides*, larvae VVv compared to larvae CCc:  $P = 0.0013$ ; Fig. 3B for *B. fusca*, larvae VVv compared to larvae CCc:  $P = 0.0416$ ; Fig. 3C for *B. nairobica*, larvae VVv compared to larvae CCc:  $P = 0.0473$ ). However, only for *S. nonagrioides*, the parent's and self-experiences were sufficient for the larvae to show a preference for the odours of the vanillin diet (Fig. 3A; larvae CVv compared to larvae CCc:  $P = 0.0366$ ).



**Fig. 3. Response of 3<sup>rd</sup> instar larvae to odours of vanillin and control diet in a Y-tube olfactometer according to the different conditioning procedures CCc, CVc, VVc, CVv and VVv.**

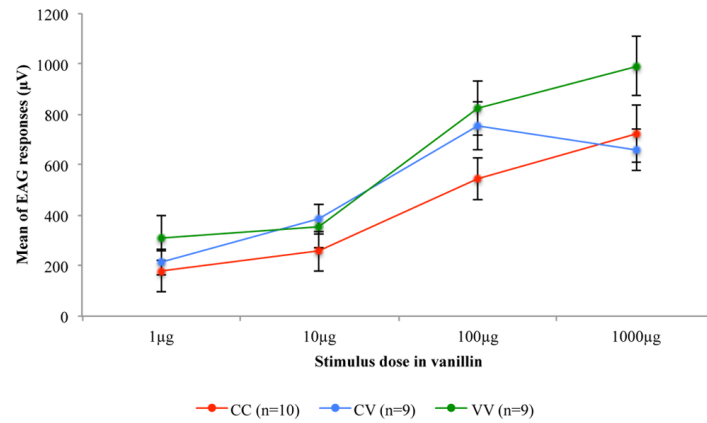
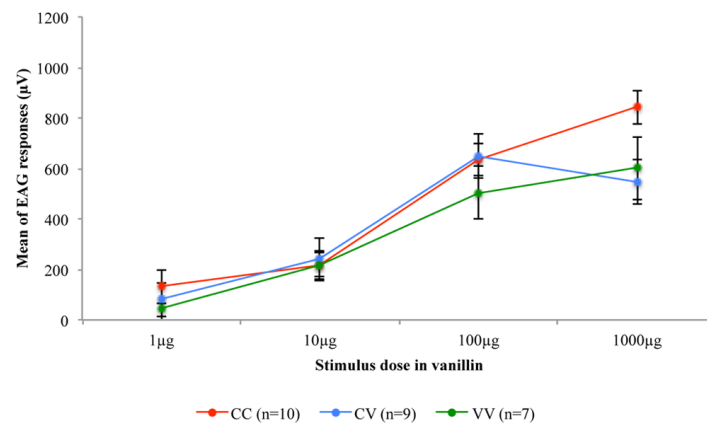
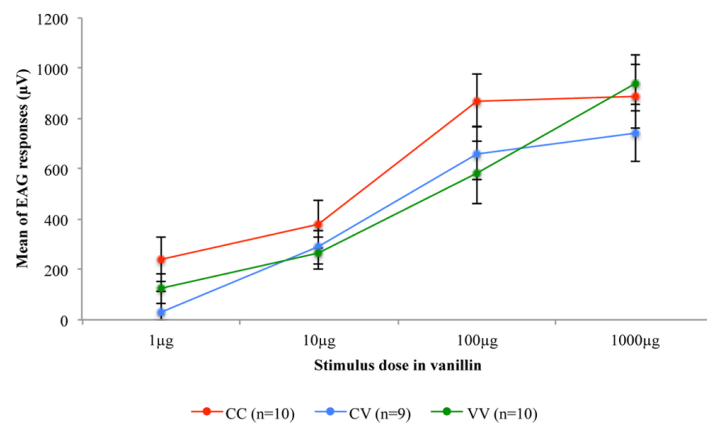
(A) *S. nonagrioides* (B) *B. fusca* (C) *B. nairobica*. Twenty 3<sup>rd</sup> instar larvae were tested for each conditioning procedure. The number of larvae making a choice was set to 100% to

calculate the percentage of responding larvae. Bars with the same letter indicate no significant differences at 5% level between treatments according to Fisher's exact test.

For the polyphagous *S. nonagrioides*, the grandparent's, parent's and self-experiences combined had a significant effect on the induction of preference (GLM for *S. nonagrioides*: z value = 3.079, P = 0.0021), while they had no significant effect for the oligophagous and monophagous species, *B. fusca* and *B. nairobica* (GLM for *B. fusca*: z value = 1.225, P = 0.22; for *B. nairobica*: z value = 1.922, P = 0.0547).

### **Female antennal sensitivity to vanillin**

For each species, no significant difference was found in the EAG dose-response curves from female antennae between conditioning procedures within the dose range tested (Fig. 4; repeated measures ANOVA for *S. nonagrioides*:  $F_{2, 25} = 1,81$ , P = 0.184; for *B. fusca*:  $F_{2, 23} = 1.066$ , P = 0.361 and for *B. nairobica*:  $F_{2, 26} = 1.115$ , P = 0.343).

**A****B****C**

**Fig. 4. Dose-response curves of electrophysiological activity of the female antennae according to the three conditioning procedures CC, CV and VV.**

(A) *S. nonagrioides* (B) *B. fusca* (C) *B. nairobica*. Means ( $\pm$  SE) of EAG responses (maximum amplitudes of  $\mu$ V deflections) during the 0.5 s stimulation period with 1 to

1000µg of vanillin are given. For each species, repeated measures ANOVA was used to evaluate the effect of the conditioning procedure on the EAG dose-response curves from female antennae.

## Discussion

This study illustrates how the olfactory dietary experience of neonate to adult insects with a new compound, vanillin, can induce adult and larval preference for vanillin-enriched diets. In adult females and 3<sup>rd</sup> instar larvae of the polyphagous species *S. nonagrioides*, the preference for vanillin-enriched diets that appeared after one generation supports the Hopkins' host selection principle, neo-Hopkins' principle and chemical legacy.

The results indicate that *S. nonagrioides* displays a stronger phenotypic plasticity and thus accepts a new substrate more readily than oligophagous and monophagous species. The capacity to memorize new odour associated with food resources might explain why polyphagous insects are often important crop pests switching easily from the wild to the cultivated habitat [2]. This happened to African sugar cane borer *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae), which switched from *Cyperus* sp. to sugar cane in South Africa and to maize in West Africa [30]. In an environment with large spatial and temporal heterogeneity, a behavioural phenotypic plasticity based upon experienced cues is advantageous over innate responses [5]. Thus, if environmental changes occur, *S. nonagrioides* has an advantage over *B. fusca* and *B. nairobica* because it can use experienced cues to adapt to such changes.

The results also suggest that the induction of preference for a new olfactory cue in *S. nonagrioides* is the result of the combination of parent's experience and self-experience by the insects, indicating a transfer of information from adults to offspring linked with parent transmission. The influence of self-experience in insects on their preference induction for a particular host plant is well reported in the literature (see [11] for review); and the parent's experience is known, for example, to affect the behaviour of the progeny through epigenetic effects [5,31] caused by a methylation of genes in gametes that pre-adapt the offspring to the environment [31,32].

After two generations of exposure to vanillin, the sensitivity of the antennae of the experienced females was the same as that of the naïve females, regardless of the moth species. Thus, the behavioural induction of preference for a new olfactory cue was not correlated with a higher sensitivity of the antennae.

This study showed that the polyphagous species *S. nonagrioides* exhibited a higher behavioural plasticity than the oligo- and monophagous species *B. fusca* and *B. nairobica*.

## Acknowledgements

Thanks are given to Gerphas Okuku, Boaz Musyoka and Anthony Kibe for their technical helps. Thanks are also given to Fritz Schulthess for his review of the manuscript.

## References

1. Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. Insect-Plant Biology. 2005. 440 p.
2. Bernays EA, Chapman RF. Host-plant selection by phytophagous insects. 1994.
3. Berdegué M, Reitz SR, Trumble JT. Host plant selection and development in *Spodoptera exigua*: do mother and offspring know best? Entomol Exp Appl. 1998;89(1):57–64.
4. Roessingh P, Xu S, Menken SBJ. Olfactory receptors on the maxillary palps of small ermine moth larvae: evolutionary history of benzaldehyde sensitivity. J Comp Physiol A. 2007;193:635–47.
5. Anderson P, Anton S. Experience-based modulation of behavioural responses to plant volatiles and other sensory cues in insect herbivores. Plant, Cell Environ. 2014;37:1826–35.
6. Chakraborty TS, Goswami SP, Siddiqi O. Sensory correlates of imaginal conditioning in *Drosophila melanogaster*. J Neurogenet. 2009 Jan;23(1-2):210–9.
7. Hopkins AD. Economic investigations of the scolytid bark and timber beetles of North America. US Dep Agric Progr Work. 1916;353.
8. Akhtar Y, Isman MB. Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. J Chem Ecol. 2003 Aug;29(8):1853–70.

9. Hora KH, Roessingh P, Menken SBJ. Inheritance and plasticity of adult host acceptance in *Yponomeuta* species: implications for host shifts in specialist herbivores. *Entomol Exp Appl*. 2005 Apr;115(1):271–81.
10. Anderson P, Sadek MM, Larsson M, Hansson BS, Thöming G. Larval host plant experience modulates both mate finding and oviposition choice in a moth. *Anim Behav*. Elsevier Ltd; 2013 Jun;85(6):1169–75.
11. Barron AB. The life and death of Hopkins' host-selection principle. *J Insect Behav*. 2001;14(6):725–37.
12. Corbet SA. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol Entomol*. 1985;10(2):143–53.
13. Jaenike J. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*. 1983 Jun;58(3):320–5.
14. Traynier RMM. Associative learning in the ovipositional behaviour of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Physiol Entomol*. 1984 Dec;9(4):465–72.
15. Cunningham JP, Jallow MFA, Wright DJ, Zalucki MP. Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Anim Behav*. 1998;55:227–34.
16. Zhang P-J, Liu S-S, Wang H, Zalucki MP. The influence of early adult experience and larval food restriction on responses toward non host plants in moths. *J Chem Ecol*. 2007 Aug;33(8):1528–41.
17. Chow JK, Akhtar Y, Isman MB. The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*. 2005 May 30;15(3):129–33.
18. Bernays EA. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annu Rev Entomol*. 2001;46:703–27.
19. Felix A-E, Calatayud P-A, Le Ru B, Capdevielle-Dulac C, Ong'amo G, Silvain J-F, et al. To be or not to be a species: use of reproductive isolation experiments and genetic

- analysis to clarify the taxonomic status of two *Busseola* (Lepidoptera: Noctuidae) species in Kenya. *Ann la Société Entomol Fr.* 2013;49(3):345–54.
20. Le Ru BP, Ong’amo G, Moyal P, Muchugu E, Ngala L, Musyoka B, et al. Geographic distribution and host plant ranges of East African noctuid stem borers. *Ann la Société Entomol Fr.* 2006;42(3-4):353–61.
  21. Le Ru BP, Ong’amo GO, Moyal P, Ngala L, Musyoka B, Abdullah Z, et al. Diversity of lepidopteran stem borers on monocotyledonous plants in eastern Africa and the islands of Madagascar and Zanzibar revisited. *Bull Entomol Res.* 2006;96:555–63.
  22. Ong’amo GO, Le Ru BP, Dupas S, Moyal P, Calatayud P-A, Silvain J-F. Distribution , pest status and agro-climatic preferences of lepidopteran stem borers of maize in Kenya. *Ann la Société Entomol Fr.* 2006;42(2):171–7.
  23. Ong’amo GO. Diversity, ecology and population dynamics of lepidopteran stem borers in Kenya. 2009.
  24. Ndemah R, Schulthess F, Le Rü B, Bame I. Lepidopteran cereal stemborers and associated natural enemies on maize and wild grass hosts in Cameroon. *J Appl Entomol.* 2007;131(9-10):658–68.
  25. Moolman J, Van den Berg J, Conlong D, Cugala D, Siebert S, Le Ru B. Species diversity and distribution of lepidopteran stem borers in South Africa and Mozambique. *J Appl Entomol.* 2014;138:52–66.
  26. Onyango FO, Ochieng’-Odero JPR. Continuous rearing of the maize stem borer *Busseola fusca* on an artificial diet. *Entomol Exp Appl.* 1994;73:139–44.
  27. Ngi-Song AJ, Overholt WA, Njagi PGN, Dicke M, Ayertey JN, Lwande W. Volatile infochemicals used in host an host habitat location by *Cotesia flavipes* Cameron and *Cotesia sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of stemborers on graminiae. *J Chem Ecol.* 1996;22(2):307–23.
  28. Calatayud P-A, Ahuya P, Le Ru B. Importance of the experimental setup in research on attractiveness of odours in moths: an example with *Busseola fusca*. *Entomol Exp Appl.* 2014 Jul 18;152(1):72–6.



29. Dickens JC. Olfaction in the boll weevil, *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae): electroantennogram studies. *J Chem Ecol.* 1984;10(12):1759–85.
30. Atkinson PR. On the biology, distribution and natural host-plants of *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae). *J Entomol Soc South Africa.* 1980;43(2):171–94.
31. Ledón-Rettig CC, Richards CL, Martin LB. Epigenetics for behavioral ecologists. *Behav Ecol.* 2013;24(2):311–24.
32. Youngson NA, Whitelaw E. Transgenerational epigenetic effects. *Annu Rev Genomics Hum Genet.* 2008;9:233–57.

## C. Influence de la sélection sur l'induction de préférence olfactive (article 3, en préparation)

### 1. Contexte et objectifs

Dans un nouvel environnement, l'adaptation des animaux aux ressources alimentaires disponibles dépend principalement de leur adaptation génétique et de leur expérience sensorielle, agissant à différentes échelles de temps (Cattin et al., 2004; Milo et al., 2007). Il est, par exemple, noté que des insectes élevés en conditions de laboratoire perdent avec le temps leur sensibilité pour leur plante d'hôte d'origine (Calatayud et al. 2008a), voire même leur capacité à se développer sur celle-ci (Guthrie & Carter 1972). Dans certains cas, ils se développent sur de nouvelles plantes hôtes, différentes de celles appartenant à leur spectre d'hôte d'origine (Schoonhoven 1967). Une pression de sélection peut expliquer ces résultats. Cette sélection peut nécessiter un temps plus ou moins long. Witzgall et al. (2005) ont montré que pour sélectionner une population de *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae) adaptée aux conditions de laboratoire, une seule génération suffit. Pour *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) (Diptera : Agromyzidae), une génération d'exposition à une nouvelle plante-hôte ne suffit pas à induire une préférence de ponte sur celle-ci (Videla et al. 2010), alors que cinq générations successives sur cette nouvelle plante-hôte entraînent une modulation de la préférence de ponte pour cette nouvelle plante (Okoth et al., 2014).

Cependant, dans certains cas, une longue exposition n'est pas suffisante pour induire une réponse adaptative. Par exemple, Kühnle & Müller (2011) ont testé, sur *Phaedon cochleariae* (F.) (Coleoptera : Chrysomelidae), l'effet d'une exposition prolongée sur trois plantes hôtes alternatives sur la préférence de ponte. Après 10 générations d'exposition, la plupart des femelles préféraient pondre sur leur plante-hôte d'origine *Brassica rapa* L. (Cruciferae) indépendamment de leur expérience, suggérant une fixation génétique de la préférence de l'hôte. Kawecki & Mery (2003) ont évalué, sur les variations de préférence de l'hôte chez *Callosobruchus maculatus* (Fab.) (Coleoptera : Bruchidae), les contributions relatives de i) l'origine géographique ii) la récente utilisation prolongée d'un hôte et iii) l'expérience individuelle de courte durée. Ils ont démontré une variation géographique considérable dans la préférence de l'hôte, suggérant que cette préférence est inflexible au niveau comportemental et conservée d'un point de vue évolutif.

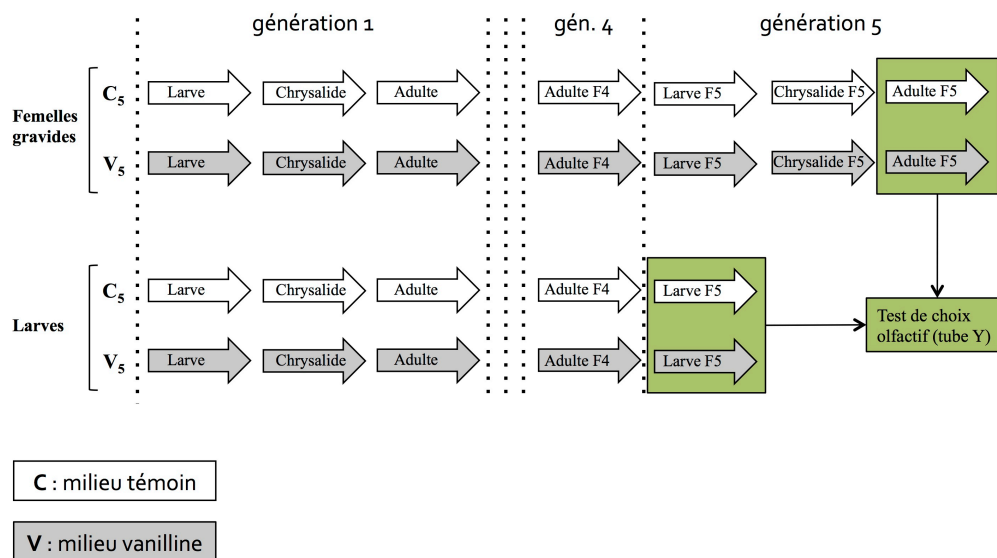
En revanche, chez *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera : Drosophilidae), Mery & Kawecki (2002) ont déterminé, en observant le comportement de ponte, un apprentissage du

caractère répulsif de la quinine après 20 générations en contact avec un milieu fruité enrichi en ce composé. Ils ont associé cet apprentissage à l'évolution des capacités de rapidité d'apprentissage et une meilleure mémoire. Sur la même espèce, Flaven-Pouchon et al. (2014) ont montré que des individus sauvages ayant été exposés à un milieu artificiel enrichi avec deux types d'acides gras durant une période de 1 et 10 générations ont dans les deux cas été affectés par un tel conditionnement, suggérant que la sélection d'une population de *D. melanogaster* adaptée à de nouvelles sources de nourriture est déterminée à la fois par des caractéristiques de l'espèce, son adaptation génétique et sa plasticité sensorielle.

Dans l'article 2, nous avons déterminé qu'une génération d'exposition au milieu enrichi en vanilline était suffisante pour induire une préférence olfactive pour les odeurs de ce milieu chez les larves de 3<sup>ème</sup> stade et les femelles gravides de l'espèce polyphage *S. nonagrioides* uniquement. En revanche, aucune induction de préférence olfactive pour ce type de milieu n'a été obtenue pour les espèces plus spécifiques, *B. fusca* et *B. nairobica*. Nous avons voulu vérifier ici si une exposition plus longue (cinq générations sur milieu enrichi en vanilline) pouvait induire une préférence olfactive significative pour ce milieu chez *B. fusca* et *B. nairobica*.

## 2. Protocole général

Pour chacune des trois espèces (*S. nonagrioides*, *B. fusca* et *B. nairobica*), les insectes ont été maintenus sur milieu artificiel enrichi en vanilline (=milieu vanilline) selon deux procédures d'élevage différentes (Fig. 21).



**Figure 21.** Description des procédures d'élevage utilisées avant les tests de comportement sur les larves de 3<sup>ème</sup> stade et les femelles gravides.

Les procédures de conditionnement sont ici plus simples que pour le chapitre précédent. Les femelles C5 n'ont jamais été exposées à la vanilline donc correspondent aux femelles « témoin ». Quant aux femelles V5, elles ont été maintenues continuellement pendant 5 générations sur milieu vanilline. Concernant les larves, les larves C5 correspondent aux larves « témoin ». Les larves V5 proviennent de femelles exposées durant 4 générations sur le milieu vanilline, qui ont ensuite elles-mêmes été exposées à la vanilline durant leurs 3 premiers stades larvaires.

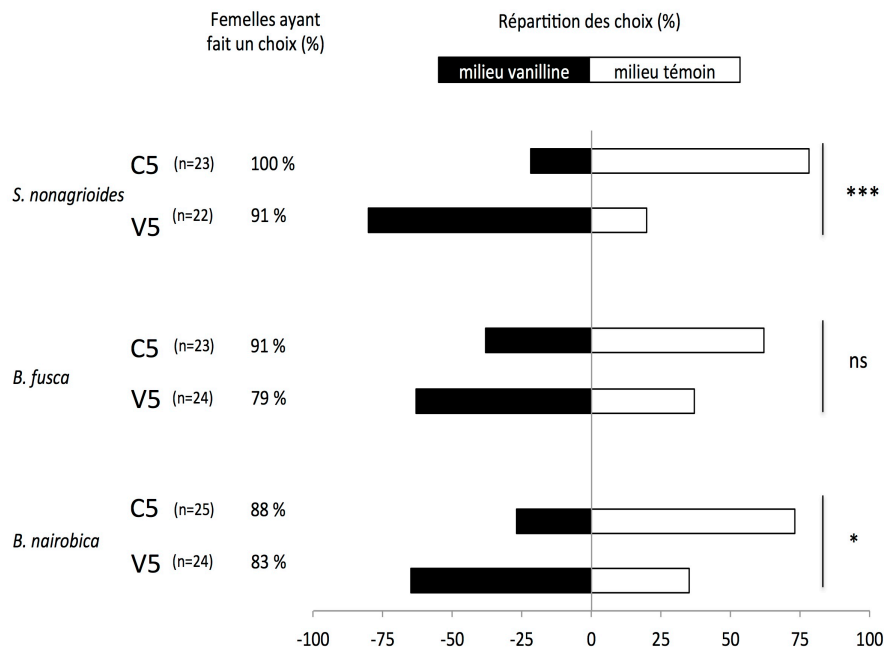
A l'issue de ces procédures de conditionnement, les larves et femelles gravides ont été testées en choix olfactif, toujours en utilisant l'olfactomètre en tube Y. Pour les femelles, les tests ont été conduits entre 2 et 4 h après le début de la scotophase, correspondant à la période de recherche du site de ponte pour chacune des espèces (Calatayud P.-A., obs. pers.). Pour les larves, elles ont préalablement subi 5h de jeûne avant les tests.

Pour chaque espèce, des tests de Fisher ont été utilisés pour comparer les choix des individus naïfs (C) avec ceux des individus exposés à la vanilline (V). Le logiciel R (R Core Team 2013) a été utilisé.

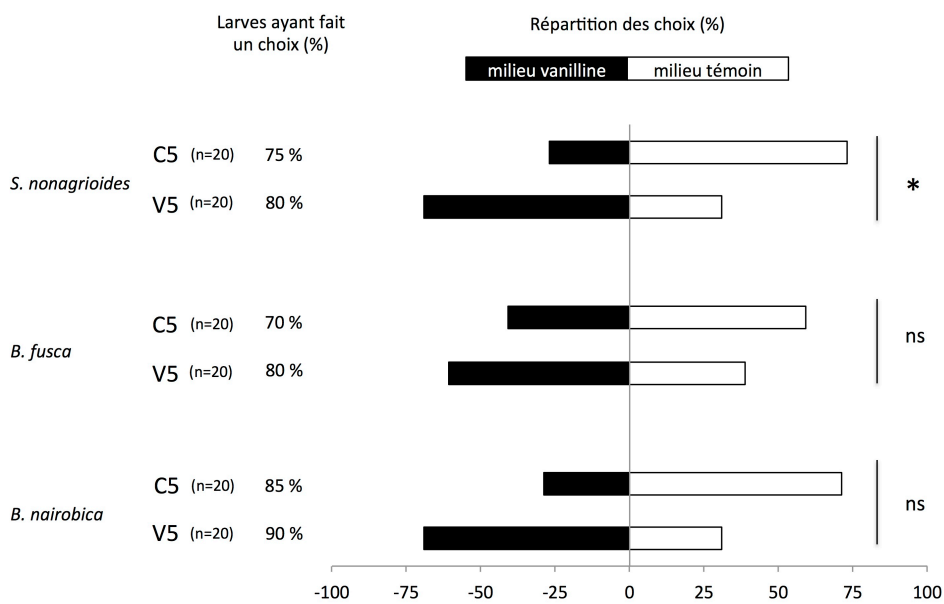
### 3. *Résultats*

Pour *S. nonagrioides*, les femelles V5 étaient significativement plus attirées par les odeurs du milieu vanilline que les femelles naïves C5 (Fig. 22,  $P = 0.0002$ ). Les mêmes résultats ont été obtenus pour les larves de 3<sup>ème</sup> stade mais avec des résultats moins hautement significatifs (Fig. 23,  $P = 0.0320$ ). Il en est de même pour les femelles de *B. nairobica*, pour qui une exposition prolongée a induit une préférence pour les odeurs du milieu vanilline (Fig. 22,  $P = 0.0286$ ). Pour cette espèce, ce résultat renforce l'hypothèse que la sélection expérimentale a un effet sur l'induction de préférence pour la vanilline. Cependant, leurs larves de 3<sup>ème</sup> stade n'ont pas montré cette même préférence de façon significative (Fig. 23,  $P = 0.0656$ ). *Busseola nairobica* aurait donc besoin de plus de temps que *S. nonagrioides* pour induire une préférence olfactive au milieu vanilline.

En revanche, les femelles et les larves de 3<sup>ème</sup> stade de *B. fusca* n'ont montré aucune préférence significative pour les odeurs du milieu vanilline après cinq générations sur milieu enrichi en vanilline (Fig. 22,  $P = 0.2049$ ; Fig. 23,  $P = 0.3175$ ). L'effet sélection serait donc moins marqué pour cette espèce.



**Figure 22.** Comparaison des choix de femelles naïves (C5) et de femelles ayant été exposées durant cinq générations sur milieu vanilline (V5), pour *Sesamia nonagrioides*, *Busseola fusca* et *B. nairobica*. Chaque femelle a le choix entre les odeurs émises par le milieu vanilline et celles émises par le milieu témoin (test de Fisher, ns = non significatif, \* $P < 0.05$  et \*\*\* $P < 0.001$ ).



**Figure 23.** Comparaison des choix de larves de 3<sup>ème</sup> stade naïves (C5) et provenant de femelles ayant été exposées durant quatre générations sur milieu vanilline (V5), pour *Sesamia nonagrioides*, *Busseola fusca* et *B. nairobica*. Chaque larve a le choix entre les odeurs émises par le milieu vanilline et celles émises par le milieu témoin (test de Fisher, ns = non significatif, \* $P < 0.05$ ).

#### 4. Conclusions

Pour les adultes comme pour les larves, c'est chez l'espèce polyphage, *S. nonagrioides*, que l'induction de préférence olfactive, aussi bien après 2 générations d'exposition (voir chapitre précédent) qu'après 5 générations, pourrait être expliquée par un des mécanismes intra-générationnels tels que le conditionnement pré-imaginal, l'héritage chimique ou le principe de néo-Hopkins. *Busseola fusca* conserve son choix initial, donc l'expérience sensorielle n'a pas d'effet sur l'induction de préférence olfactive chez cette espèce. Chez *B. nairobica*, il y a induction de préférence après exposition prolongée (5 générations).

En conclusion, l'espèce polyphage *S. nonagrioides* est capable d'« adopter » les odeurs du milieu vanilline plus rapidement que l'espèce monophage *B. nairobica*, alors que ce n'est pas le cas pour l'espèce oligophage, *B. fusca*. Il n'y aurait vraisemblablement pas de lien entre l'induction de préférence olfactive et le spectre alimentaire lorsqu'on expose les individus sur plusieurs générations.

Enfin, un effet sélection est envisageable pour toutes les espèces aux stades adultes et larvaires.

Le tableau ci-dessous résume l'implication de mécanismes intra-générationnels dans l'induction de préférence olfactive suite à une expérience sensorielle sur plusieurs générations chez les femelles gravides et les larves en fonction du degré de polyphagie.

	<b>Au bout de 2 générations</b>	<b>Au bout de 5 générations</b>
<b>Adultes</b>		
<i>Sesamia nonagrioides</i>	OUI	OUI
<i>Busseola fusca</i>	NON	NON
<i>Busseola nairobica</i>	NON	OUI
<b>Larves</b>		
<i>Sesamia nonagrioides</i>	OUI	OUI
<i>Busseola fusca</i>	NON	NON
<i>Busseola nairobica</i>	NON	OUI

## **D. Influence de l'expérience sensorielle sur l'induction de préférence d'alimentation des larves (article 4, en préparation)**

### ***1. Contexte et objectifs***

Chez les insectes phytophages, la sélection de la plante-hôte se fait en deux étapes successives. La première à distance de la plante où l'insecte utilise ses capacités olfactives pour identifier les composés organiques volatils émis par celle-ci; alors que la deuxième met en jeu ses capacités gustatives lorsque l'insecte est en contact direct avec la plante (Schoonhoven et al. 2005). La sélection de la plante-hôte est généralement le fait des femelles, cherchant un site de ponte qui constituera le futur habitat de ses descendants (Bernays & Chapman 1994; Schoonhoven et al. 2005). Par ailleurs, beaucoup d'espèces de lépidoptères sont suffisamment mobiles au stade larvaire pour migrer d'une plante à l'autre en fonction de leur préférence gustative pour une plante (Berdegué et al. 1998) et participent ainsi à la sélection de la plante-hôte. Chez les larves, des chémorécepteurs olfactifs et gustatifs sont impliqués dans la reconnaissance et la sélection de la plante-hôte (e.g. Roessingh et al. 2007; Juma et al. 2008).

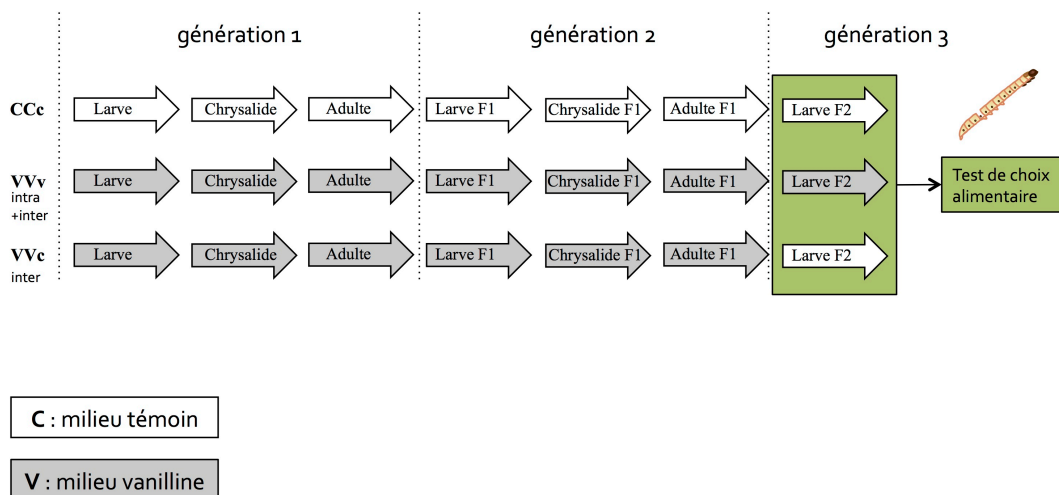
La majorité des études ayant traité de l'effet de l'expérience sensorielle sur l'induction de préférence chez les insectes phytophages a essentiellement porté sur le comportement d'oviposition, quelque soit le stade de développement au cours duquel l'expérience a eu lieu (voir la méta-analyse). En revanche, l'influence de l'expérience sensorielle sur le comportement d'alimentation des larves a été peu étudiée. Parmi les études ayant porté sur ces aspects, la majorité a montré que l'expérience des jeunes larves sur une plante ou un substrat particulier induisait une préférence gustative pour des larves plus âgées au sein de la même génération. De plus, Henniges-Janssen et al (2014) ont maintenu sur chou, durant les trois premiers stades larvaires, des larves de *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Plutellidae) provenant initialement de pois. Ils ont ensuite testé les préférences d'alimentation des larves de 4<sup>ème</sup> stade en test de choix (chou vs pois) et ont finalement montré que l'exposition des trois premiers stades larvaire sur chou avait induit une préférence alimentaire des larves de 4<sup>ème</sup> stade pour cette même plante.

Très peu d'études ont été faites dans le but de tester l'effet d'une exposition de plus d'une génération sur la préférence de l'hôte au stade larvaire. Dans ce contexte, nous avons voulu vérifier si des larves de 3<sup>ème</sup> stade provenant d'individus élevés sur un milieu artificiel enrichi

en vanilline pendant deux générations préféraient s'alimenter en condition de choix sur ce type de milieu. En parallèle, nous avons voulu vérifier si cette induction était liée au degré de polyphagie de l'espèce testée.

## 2. *Protocole général*

Les insectes ont été maintenus sur milieu artificiel enrichi en vanilline (=milieu vanilline) selon deux procédures d'élevage différentes (Fig. 24).



**Figure 24.** Description des procédures d'élevage utilisées avant les tests de choix alimentaire des larves. Les lettres en capitales indiquent le type de milieu artificiel sur lequel les individus ont été maintenus pendant une génération complète. La dernière lettre est en minuscule car les larves F2 ont été maintenues seulement jusqu'à la fin de leur 2<sup>ème</sup> stade, avant d'être expérimentées en test de choix au cours de leur 3<sup>ème</sup> stade.

Pour chaque espèce, des tests de choix binaires ont été menés sur des larves de 3<sup>ème</sup> stade CCc, VVc et VVv (Fig. 24). Le dispositif expérimental utilisé pour suivre la préférence alimentaire larvaire de deux types de milieu est décrit dans le chapitre « Matériels et méthodes » (Fig. 18). Contrairement aux deux premières expériences, les larves sont ici en contact direct avec le milieu artificiel.

Les analyses statistiques ont été faites sur R (R Core Team 2013). Un test de  $\chi^2$  d'homogénéité a été utilisé pour comparer la répartition des choix des larves entre les deux types de milieu testés, pour chaque espèce. Pour les comparaisons des choix de larves de 3<sup>ème</sup> stade entre les différentes procédures d'élevage, des tests exacts de Fisher ont été utilisés en faisant des comparaisons deux à deux.



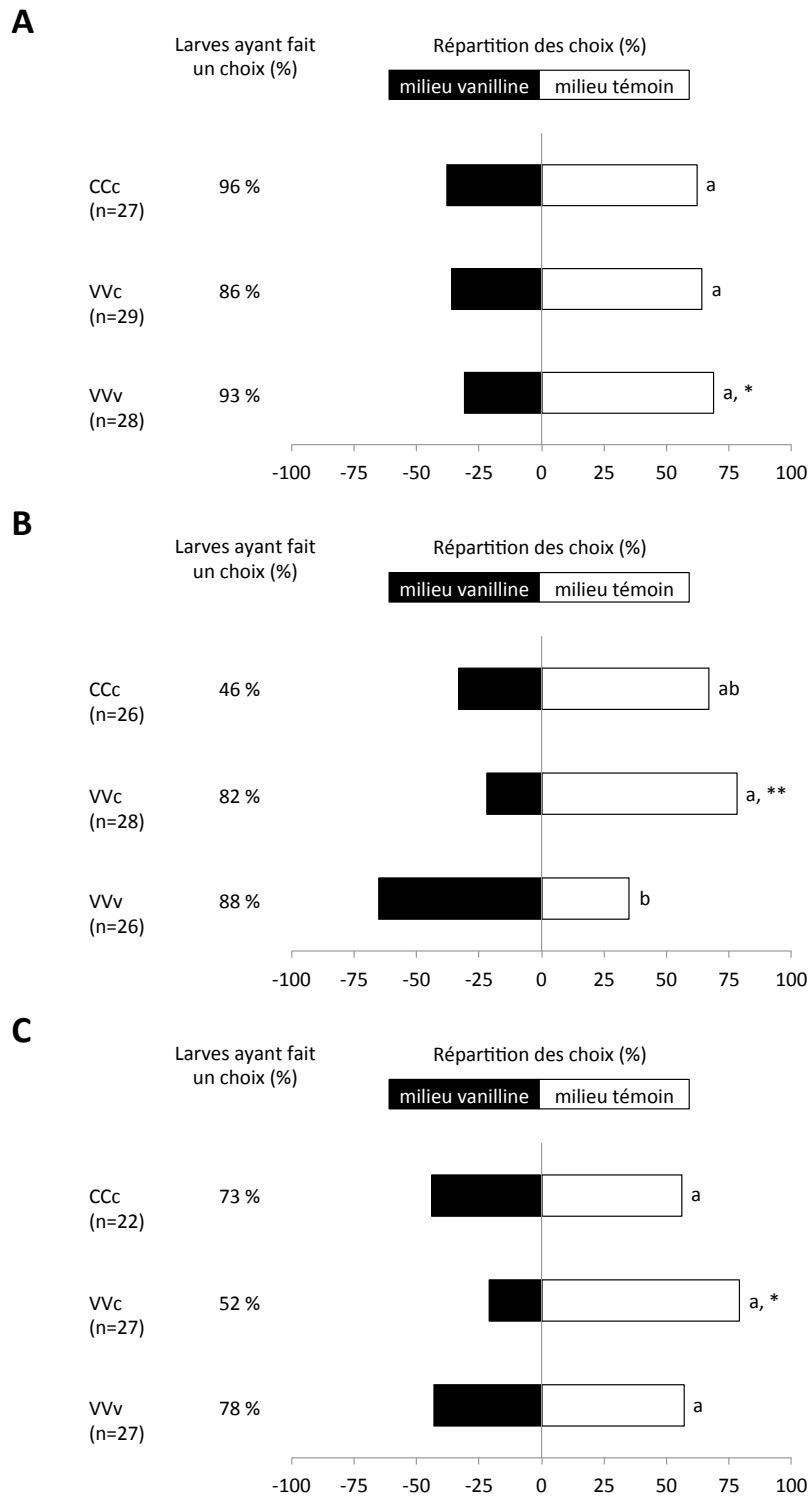
### 3. *Résultats*

Les larves n'ont pas de préférence alimentaire (milieu témoin vs vanilline) sauf dans les trois cas : VVv pour *S. nonagrioides* ( $P = 0.0499$ ), VVc pour *B. fusca* ( $P = 0.0067$ ) et *B. nairobica* ( $P = 0.0325$ ).

Lorsque l'on compare pour une espèce donnée les différents conditionnements, il n'y a pas de différences significatives entre les modalités de conditionnement pour *S. nonagrioides* et *B. nairobica* (Figs. 25A et 25C,  $P > 0.05$ ).

En revanche, pour *B. fusca*, lorsque les jeunes larves sont issues d'individus conditionnés durant deux générations sur vanilline, et sont également exposées au milieu vanilline, les larves de 3<sup>ème</sup> stade ont choisi préférentiellement le milieu vanilline, par rapport à celles issues de jeunes larves non exposées à la vanilline mais provenant d'individus conditionnés sur vanilline sur deux générations (Fig. 25B, comparaison VVv avec VVc,  $P = 0.0067$ ). Il y aurait une éventuelle induction par un mécanisme intra-générationnel. Cependant, leur répartition de choix n'est pas significativement différent de celui des larves n'ayant jamais été élevées sur milieu vanilline (Fig. 25B, comparaison VVv avec CCc,  $P = 0.0896$ ).

En général, quelque soit l'espèce, il n'y a pas induction de préférence alimentaire. Une saturation d'odeur en vanilline dans la boîte en plastique pourrait expliquer ce résultat.



**Figure 25.** Comparaison des choix de larves de 3<sup>ème</sup> stade entre les différentes procédures d'élevage, pour (A) *Sesamia nonagrioides* (B) *Busseola fusca* et (C) *B. nairobiica*. Le nombre n de larves de 3<sup>ème</sup> stade testées pour chaque procédure d'élevage est représenté entre parenthèses. Le nombre de larves ayant fait un choix est fixé à 100% pour calculer les pourcentages de répartition des choix. Les barres avec les mêmes lettres indiquent qu'il n'y a pas de différence significative de répartition des choix entre les procédures d'élevage (tests exacts de Fisher :  $P > 0.05$ ). Pour chaque espèce et chaque procédure d'élevage, un test de  $\chi^2$  d'homogénéité compare la répartition des choix des larves entre les deux types de milieu testés (\*  $P < 0,05$  ; \*\*  $P < 0,01$ ).

#### 4. Conclusions

Dans cette étude, nous avons voulu montrer si l'expérience sensorielle chez les larves avait le même effet sur la préférence olfactive et sur la préférence alimentaire. Il apparaît clairement que ce n'est pas le cas. Pour les 3 espèces, il y a antinomie entre la préférence olfactive et la préférence alimentaire.

Il serait intéressant de ne tester que la préférence gustative plutôt que la préférence alimentaire qui inclut à la fois la gustation, l'ingestion et la digestion. Dans ce contexte, il serait également important d'étudier la préférence gustative vis-à-vis de la vanilline chez les adultes pour l'acceptation d'un support pour la ponte.

Le tableau ci-dessous résume l'effet de l'expérience sensorielle sur la préférence olfactive et alimentaire des larves.

larves VVv

	Préférence olfactive	Préférence alimentaire
<i>Sesamia nonagrioides</i>	OUI	NON
<i>Busseola fusca</i>	OUI	NON
<i>Busseola nairobica</i>	OUI	NON

## DISCUSSION GENERALE

Chez les insectes phytophages, la sélection de la plante-hôte est cruciale pour leur survie et leur bon développement. Les signaux émis par la plante ainsi que ses caractéristiques physico-chimiques de surface sont responsables de sa sélection par l'insecte pour la ponte et/ou son alimentation. Grâce à ces signaux et ces caractéristiques, l'insecte est capable d'identifier une plante adaptée à son développement et ainsi de différencier une plante-hôte d'une non hôte. Dans un environnement spatio-temporellement hétérogène, la disponibilité et la densité des plantes-hôtes peuvent varier considérablement. L'insecte doit ainsi être capable d'identifier précisément et rapidement la plante sur laquelle il va pondre ou s'alimenter. En général, une expérience préalable de celle-ci permet aux insectes d'optimiser cette période de recherche et d'identification de la plante hôte.

Au début du XX<sup>ième</sup> siècle, il a été suggéré que l'expérience larvaire sur une plante augmente les chances que cette plante soit choisie comme site d'alimentation et/ou de ponte au stade adulte. Hopkins (1916) a été le premier à publier ce phénomène. Jaenike (1983) a ensuite démontré que les femelles adultes préfèrent pondre sur une plante émettant les mêmes volatils que ceux présents au moment où elles ont émergé. Le terme de principe néo-Hopkins est alors employé. Enfin, Corbet (1985) apporte une nouvelle notion appelée héritage chimique où il démontre que les volatils présents dans l'environnement larvaire sont stockés dans l'hémolymph des insectes ou à la surface des chrysalides ; les femelles adultes sont attirées par ces mêmes volatils au moment de la recherche d'un site de ponte.

Une méta-analyse a été réalisée sur 137 études afin de vérifier si ces différents mécanismes modulant la préférence d'un hôte chez les insectes holométaboles dépendaient du degré de polyphagie et/ou du rang taxonomique. Etonnamment, la majorité des études de la littérature sur ce sujet a porté sur des espèces polyphages alors que les insectes phytophages sont connus pour être majoritairement monophage ou oligophage (Bernays & Chapman 1994; Schoonhoven et al. 2005). De plus, cette analyse montre que ces mécanismes ne dépendent pas du degré de polyphagie de l'insecte, ni de son appartenance taxonomique en ce qui concerne la préférence du site de ponte et de l'alimentation chez les adultes, ces mécanismes ayant lieu aussi bien chez les monophages, que chez les oligophages et les polyphages; qu'ils soient diptères, coléoptères ou lépidoptères.

Les adultes des espèces mono-, oligo- et polyphage auraient donc la même capacité d'induction de changement de comportement en réponse à une expérience sensorielle alors qu'a priori, il était plutôt attendu que les espèces polyphages soient les plus influençables

dans leur choix de plante-hôte que les espèces mono- et oligophages (Bernays 2001). Précisons que le nombre d'études utilisant des espèces polyphages s'est avéré beaucoup plus important que celles portant sur des espèces oligo- et monophages dans cette analyse, modulant de ce fait les résultats obtenus sur la même capacité d'induction comportementale quel que soit le type de régime alimentaire des insectes. De plus, seuls le type d'activité (ponte et alimentation) et le stade de développement au cours duquel l'expérience a eu lieu ont été considérés dans l'analyse. D'autres facteurs importants pouvant avoir une influence sur la validation des mécanismes modulant la préférence de l'hôte, tels que le protocole expérimental, n'ont pas été considérés. Par exemple, sur *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Chrysomelidae), Messina & Johnson (2014) ont observé une modulation de la préférence de ponte en condition de non-choix. En revanche, Kawecki & Mery (2003), utilisant un test de choix sur la même espèce, n'ont obtenu aucun effet. Ajoutons que le comportement d'un insecte peut aussi varier en fonction des conditions d'élevage (laboratoire vs sauvage). Il est, par exemple, bien connu que la maintenance d'individus en conditions de laboratoire pendant plusieurs générations peut causer d'importants changements phénotypiques voire génétiques. A l'issue d'un tel élevage, certaines espèces d'insectes peuvent accepter une plante non incluse dans leur spectre alimentaire d'origine (Schoonhoven 1967) ou peuvent perdre leur capacité à reconnaître leur plante-hôte d'origine (Calatayud et al. 2008a). Dans cette méta-analyse, les études ont majoritairement utilisé des insectes maintenus au laboratoire. Par conséquent, le comportement des insectes reportés ici pourrait ne pas refléter celui dans leur milieu naturel, ce qui pourrait également expliquer le manque de différences entre les espèces mono-, oligo- et polyphages.

La modulation de la préférence d'une plante-hôte à la suite d'une expérience sensorielle peut aboutir à l'expansion du spectre alimentaire, c'est-à-dire à l'établissement de nouvelles populations sur une nouvelle plante-hôte (Brown et al. 1995; Agosta 2006). Par définition, si cette modulation de préférence conduit à la perte de capacité à s'alimenter sur l'hôte d'origine, cela est considéré comme un changement d'hôte (Tabashnik 1983; Bernays & Chapman 1994). Ceci expliquerait pourquoi certaines espèces ou populations d'insectes ont migré d'habitats sauvages à des habitats cultivés et pourquoi ils sont devenus ravageurs. Comme le montre notre méta-analyse, la modulation de préférence de l'hôte par l'expérience pré-imaginale et imaginale a lieu tout aussi bien chez les polyphages que les oligo- et monophages, permettant ainsi à toutes ces espèces de s'adapter aux variations environnementales (Jaenike 1988; Papaj & Prokopy 1989; Via 1999; Cunningham et al. 1999; Dukas 2008). Ainsi, des exemples de migration d'habitats sauvages à cultivés sont largement

reportés chez les espèces polyphages telles que *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera : Pyralidae) qui a migré de *Cyperus sp.* (Cyperaceae) à la canne à sucre *Saccharum spp.* (Poaceae) en Afrique du Sud et au maïs *Zea mays* (Poaceae) en Afrique de l'Ouest (Atkinson 1980), ou *Caryedon serratus* (Coleoptera : Bruchidae) qui a migré de plantes sauvages de la famille des Caesalpiniaceae à l'arachide *Arachis hypogaea* (Fabaceae) en Afrique de l'Ouest (Delobel 1995). Concernant les oligophages, différents exemples peuvent être cités. Ainsi, l'une de nos espèces d'étude, *Busseola fusca*, n'a eu le statut de ravageur du maïs en Afrique subsaharienne qu'après l'introduction de cette culture sur ce continent (Kfir et al. 2002). De même, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera : Plutellidae), initialement sur *Brassica oleracea* (Brassicaceae), a été observée sur le pois *Pisum sativum* (Fabaceae) au Kenya (Löhr 2001), *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera : Tephritidae) a migré de l'aubépine *Crataegus sp.* (Rosaceae) au pommier *Malus sp.* (Rosaceae) (Bush 1969) et *Colias philodica eriphyle* (Lepidoptera : Pieridae) a inclus *Medicago sativa* (Fabaceae) dans son spectre alimentaire (Tabashnik 1983). Concernant les espèces monophages, nous pouvons citer *Conicofrontia sesamoides* Hampson (Lepidoptera : Noctuidae) spécialisé sur *Miscanthus capensis* (Poaceae) et qui a récemment été observé sur la canne à sucre *Saccharum spp.* (Poaceae) en Afrique du Sud (Le Ru et al. 2015). Afin de confirmer les conclusions de notre méta-analyse, un plus grand nombre d'études devrait être envisagé pour tester l'effet de chaque mécanisme (conditionnement pré-imaginal, principe néo-Hopkins, héritage chimique) sur la même espèce et dans les mêmes conditions expérimentales.

Les travaux de cette thèse ont ensuite été faits dans le but de déterminer l'effet d'une expérience sensorielle, de durée plus ou moins longue, en conditions de laboratoire, sur la modulation de la préférence de l'hôte pour un volatile chez trois espèces de noctuelles foreuses de graminées ayant des degrés de polyphagie différents.

La première expérience montre comment une exposition sensorielle à un nouveau composé, la vanilline, du stade chenille néonate au stade adulte, peut ou non induire une préférence olfactive de la descendance pour un milieu artificiel enrichi en ce composé. Chez l'espèce polyphage *S. nonagrioides*, les préférences olfactives pour ce type de milieu sont induites après seulement une génération d'exposition au milieu vanilline, alors qu'aucune induction de préférence n'est observée chez *B. fusca* et *B. nairobiensis*. Ceci indique que *S. nonagrioides* montre une capacité d'acceptation plus rapide à un nouveau substrat contrairement aux deux autres espèces. Cette facilité et rapidité d'adaptation à de nouvelles conditions de *S. nonagrioides* pourrait s'expliquer par son caractère polyphage. Cependant, ceci ne peut pas se généraliser à toutes les espèces polyphages. Par exemple, Videla et al (2010) ont testé, sur

l'espèce polyphage *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) (Diptera : Agromyzidae), l'effet d'une exposition à une plante-hôte alternative sur la préférence de ponte et n'ont montré aucun effet. Sous réserve d'études portant sur un plus grand nombre d'espèces, cette capacité à mémoriser une nouvelle odeur associée à une source alimentaire pourrait expliquer que les insectes polyphages sont d'importants ravageurs capables de migrer de plantes sauvages à des plantes cultivées (Bernays & Chapman 1994). Comme mentionné précédemment, il existe plusieurs exemples dans la littérature impliquant des insectes polyphages migrant du milieu sauvage au milieu cultivé pour devenir d'importants ravageurs. Cependant, de nombreux cas existent aussi chez les oligo- et monophages. De plus, les résultats de ce deuxième article indiquent également que l'induction de préférence chez *S. nonagrioides* est due à l'exposition continue sur milieu enrichi en vanilline des parents et de la progéniture, indiquant qu'il y a transmission de l'information chimique des parents à leur progéniture par sélection. L'influence de l'expérience larvaire sur l'induction de préférence pour une plante est bien étudiée dans la littérature (Barron 2001) ; et l'expérience parentale est connue, par exemple, pour affecter le comportement de la progéniture au travers des effets épigénétiques (Ledón-Rettig et al. 2013; Anderson & Anton 2014) causés par une méthylation de gènes au niveau des gamètes permettant une adaptation de la progéniture à l'environnement dans lequel elle va se développer (Youngson & Whitelaw 2008; Ledón-Rettig et al. 2013). En conclusion, il s'est avéré que chez l'espèce polyphage *S. nonagrioides*, les larves et les femelles issues d'insectes élevés dans un milieu enrichi en vanilline s'orientent préférentiellement vers les odeurs émises par ce type de milieu validant à la fois la théorie d'Hopkins, le principe néo-Hopkins et l'héritage chimique chez cette espèce. De plus, cette induction de préférence olfactive révélée chez *S. nonagrioides* n'est pas liée à une augmentation de la sensibilité des antennes des femelles à la vanilline.

Dans la première expérience, nous avons donc observé qu'une génération d'exposition au milieu enrichi en vanilline était suffisante pour induire une préférence olfactive pour les odeurs de ce milieu chez les larves de 3<sup>ème</sup> stade et les femelles gravides de l'espèce polyphage *S. nonagrioides* uniquement. En revanche, aucune induction de préférence olfactive pour ce type de milieu n'a été obtenue pour les espèces plus spécifiques, *B. fusca* et *B. nairobica*. Nous avons voulu vérifier dans la seconde expérience si une exposition plus longue (cinq générations sur milieu enrichi en vanilline) pouvait induire une préférence olfactive pour ce milieu chez *B. fusca* et *B. nairobica*. Les résultats indiquent qu'un allongement du temps d'exposition à la vanilline jusqu'à cinq générations n'induit pas pour autant une préférence olfactive pour ce composé chez *B. fusca*, l'espèce oligophage de cette

étude. En revanche, une induction de préférence aux odeurs du milieu enrichi en vanilline a eu lieu pour les femelles de *B. nairobica* (monophage) et est confirmée pour les femelles ainsi que pour les larves de 3<sup>ème</sup> stade de l'espèce polyphage *S. nonagrioides*. Une augmentation du temps d'exposition a donc permis d'induire une préférence olfactive à une nouvelle odeur chez *B. nairobica*, espèce monophage. La préférence olfactive chez *B. fusca*, espèce oligophage, semble être moins inductible d'un point de vue comportemental que *B. nairobica*. Le spectre alimentaire qui caractérise chacune des espèces ne permet donc pas d'expliquer cette induction. De plus, les résultats de *B. nairobica* indiquent qu'après cinq générations d'exposition à la vanilline, des adaptations génétiques (liées à une sélection) induisent une préférence pour le milieu vanilline chez les femelles tandis que les larves de 3<sup>ème</sup> stade ne semblent pas touchées par ces adaptations. Les traits adaptatifs des larves et des adultes pour l'odeur du milieu vanilline peuvent avoir des bases génétiques différentes et peuvent répondre différemment à la sélection comme l'a suggéré Henniges (2011) après avoir étudié la colonisation d'une population de *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Plutellidae) sur le pois, une plante hôte drastiquement différente de son hôte d'origine, le chou. Il est à noter que le milieu enrichi en vanilline à 1g/ml procure un avantage sélectif à l'espèce *S. nonagrioides* se traduisant par un taux de survie plus important pour cette espèce qu'en absence de vanilline. L'inverse est observé pour les deux autres espèces. Les résultats obtenus pour les femelles de *B. fusca* suggèrent une fixation génétique dans la préférence olfactive du milieu sans vanilline. L'avantage sélectif chez *S. nonagrioides* pourrait participer au renforcement du mécanisme conduisant à la reconnaissance de cette nouvelle odeur et au choix de ce nouveau milieu enrichi en vanilline. Ces deux observations renforcent l'hypothèse d'une relation positive entre la performance larvaire et la préférence des femelles émise par Gripenberg et al. (2010). En effet, l'hypothèse préférence/performance stipule qu'une femelle préfère pondre sur un substrat dans lequel sa progéniture va se développer de façon optimale. Gripenberg et al. (2010) ont montré que les oligophages sont les plus susceptibles de choisir une plante-hôte de bonne qualité nutritive pour sa progéniture, comparés aux espèces mono- et polyphages. Ainsi, l'absence d'induction de préférence à la vanilline chez *B. fusca* par rapport aux autres espèces peut s'expliquer par une relation positive entre la performance larvaire et la préférence des femelles pour le milieu sans vanilline. Des études complémentaires sont nécessaires afin de tester, quel que soit le type de régime alimentaire, si le changement d'hôte est induit par une augmentation de la valeur sélective des individus en termes de fitness (taux de survie) suite à la présence d'un composé volatil conférant un avantage et comment cet avantage sélectif perdure dans le temps. L'action des deux mécanismes, induction de la



préférence d'une plante hôte et augmentation de la fitness de la population d'insectes pourraient expliquer les mécanismes coévolutifs observés dans un certain nombre d'interactions plante-insecte. De nombreux exemples montrent qu'une substance chimique émise par une plante, toxique pour certains insectes, sont « détournées » au profit d'autres espèces (Harry 2008). Ainsi *Caryedes brasiliensis* (Coleoptera: Bruchidae) est devenu un spécialiste de la canavanine, acide aminé non fonctionnel mimétique de l'arginine causant la mort des insectes qui se nourrissent sur *Dioclea megacarpa*. Possédant différentes enzymes capables de dégrader ce composé en ammonium, ce bruchide le récupère à son profit. Chez certains lépidoptères, l'établissement du système mimétique de type batésien impliquant une espèce toxique repose sur le détournement de ces toxines chez la plante hôte.

Nous avons ensuite voulu vérifier dans la troisième expérience si les larves de 3<sup>ème</sup> stade provenant d'individus élevés sur milieu artificiel enrichi en vanilline pendant deux générations qui s'orientaient préférentiellement vers les odeurs émises par ce type de milieu préféraient également s'y alimenter. Ce choix résulterait non seulement d'une expérience sensorielle olfacto-gustative mais également liée à l'ingestion et la digestion associée au milieu sur lequel elles proviennent. En parallèle, nous avons voulu vérifier si cette induction pour une préférence d'alimentation pour ce type de milieu était liée au degré de polyphagie de l'espèce testée. Les résultats indiquent que la préférence olfactive des larves pour le milieu enrichi en vanilline révélée précédemment chez *S. nonagrioides* n'est pas corrélée à une préférence d'alimentation larvaire pour ce type de milieu. Seule *B. fusca*, espèce oligophage, a montré cette préférence d'alimentation après deux générations de conditionnement alors qu'aucune induction de préférence olfactive pour ce type de milieu avait été mise en évidence précédemment. Quelle que soit l'espèce de noctuelle foreuse, une plus forte attraction des larves aux odeurs émises par le milieu vanilline n'est pas forcément associée à une plus forte phagostimulation pour ce type de milieu, et inversement. Il est bien décrit dans la littérature que l'expérience larvaire pour une nouvelle plante n'induit pas forcément une préférence alimentaire des larves pour cette plante. Par exemple, Mader et al. (2012) ont montré, sur une espèce polyphage *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera : Tortricidae), que l'expérience des jeunes larves pour une nouvelle plante n'induisait pas l'acceptation alimentaire de cette même plante par les larves plus âgées. Il en est de même pour des espèces plus spécifiques. Bowers et al. (1992) ont montré en test de choix que les larves d'une espèce monophage *Euphydryas phaeton* (Lepidoptera : Nymphalidae) préfèrent toujours s'alimenter sur leur plante-hôte d'origine *Chelone glabra* (Scrophulariaceae) alors qu'elles ont été préalablement exposées à une nouvelle plante *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). Certes, même si Del Campo et al.

(2001; 2003) ont montré, chez *Manduca sexta* (Lepidoptera : Sphingidae), que l'expérience alimentaire sur une plante-hôte augmentait l'acceptabilité des larves pour cette plante au niveau du système gustatif périphérique, il ne s'avère toujours pas clair comment ces deux systèmes olfactif et gustatif interagissent. Dans notre étude bien que l'ingestion et la digestion rentre également en jeu dans la préférence alimentaire, il apparaît, pour une première fois dans la littérature à notre connaissance, une possible absence de corrélation entre la préférence olfactive et gustative. Les systèmes olfactifs et gustatifs n'agiraient donc pas dans le même sens.

## PERSPECTIVES

Rappelons que la plupart des insectes sont très sélectifs, ils choisissent avec précision la plante sur laquelle ils vont pondre et/ou s'alimenter (Schoonhoven et al. 2005). Chez la plupart des insectes holométaboles, la femelle pond généralement sur une plante-hôte adaptée au développement de la progéniture (Gripenberg et al. 2010). De plus, les larves comme les adultes ont la capacité de déterminer la qualité d'une plante, et ainsi de différencier une plante-hôte d'une plante non hôte (Saxena & Shashi 1975; Bernays & Chapman 1994).

Lors de la sélection de la plante-hôte, l'insecte rencontre deux obstacles. Le premier est d'être capable de localiser son hôte à distance au sein d'un habitat hétérogène. Le deuxième est, une fois arrivé au contact de la plante, d'être capable de confirmer son identité en termes de qualité.

Au travers de ces travaux de thèse, l'espèce polyphage *S. nonagrioides* s'est avérée capable d'accepter et préférer de nouvelles odeurs plus rapidement que l'espèce monophage *B. nairobiica* alors que l'espèce oligophage *B. fusca* ne présente pas cette capacité. Suite à ces travaux, différentes perspectives peuvent être envisagées.

### **Influence du degré de polyphagie de l'insecte sur les mécanismes d'induction de préférence pour un hôte suite à des expériences pré-imaginale et imaginale en conditions semi-naturelles**

Des expérimentations en conditions semi-contrôlées utilisant des plantes entières et ces trois espèces de foreur permettraient de confirmer les résultats obtenus en laboratoire. Un dispositif expérimental a été élaboré dans ce sens et les données sont en cours de collecte. Dans ce plan expérimental, seuls des individus sauvages de *S. nonagrioides* ont été utilisées en collectant des larves sur Typha, près de la ville de Makindu, puis maintenues sur des tiges de Typha en laboratoire jusqu'à l'obtention des adultes. Les femelles gravides ont été ensuite directement utilisées pour des tests de choix ou ont été forcées à pondre sur maïs pour ensuite développer une colonie sur maïs pendant deux générations dans des cages (2m x 2m x 2m), sur le campus de l'*icipe*. Après deux générations sur plants de maïs, la préférence de la plante hôte pour la ponte a été évaluée en test de choix binaire. Le dispositif expérimental a consisté en une cage (1m x 1m x 1m) contenant deux pots avec respectivement du Typha et du maïs. Chaque femelle a été testée individuellement et avait le choix entre pondre sur Typha ou sur maïs. Trois jours après le début du test, les nombres d'œufs pondus sur chaque plant ont été

comparés. Les femelles n'ayant pas pondu n'ont pas été considérées. De plus, après chaque test, seuls les résultats de femelles présentant au moins un spermatophore, signe qu'elles sont bien gravides, ont été considérés. Afin d'avoir un test témoin, des femelles sauvages (provenant de Typha au champ) ont été testées de la même façon.

Les résultats partiels obtenus qui devront être complétés montrent qu'une exposition sur maïs pendant deux générations d'une population de *S. nonagrioides* adaptée naturellement au Typha induit une préférence de ponte pour cette plante cultivée ; alors que la population d'origine adaptée au Typha n'accepte pas de pondre sur maïs. Si cette facilité et rapidité d'adaptation de *S. nonagrioides* à un nouveau substrat (i.e. une plante autre que celle d'origine) est confirmée, cette rapidité à adopter une plante hôte différente de celle qu'elle préfère dans son environnement naturel procure à cette espèce un avantage sur *B. fusca* et *B. nairobica* dans le cas d'une colonisation de nouvelles plantes hôtes au sein d'un environnement spatio-temporellement hétérogène.

En parallèle, de telles expérimentations en conditions semi-contrôlées permettraient de tester l'hypothèse de préférence/performance de Gripenberg et al. (2010), aspect qui n'a pas été considéré dans ce travail de thèse, dans les processus d'adoption d'une nouvelle plante hôte en fonction du degré de polyphagie des espèces de foreurs. Pour cela, il faudrait, à l'issue d'une expérience sensorielle, associer les tests de comportement (préférence) à l'étude de fitness des larves (performance).

### **Complémentarité olfaction – gustation**

Les résultats des articles 2 et 4 suggèrent que les systèmes olfactif et gustatif n'agissent pas dans le même sens. Chez les larves, une plus forte attraction aux odeurs émises par le milieu vanilline n'est pas forcément associée à une plus forte phagostimulation pour ce type de milieu, et inversement. On peut donc penser que ces deux mécanismes bien qu'étant complémentaires n'agissent donc pas forcément dans le même sens pour l'acceptation de la plante hôte par l'insecte. Glendinning et al. (2009) ont mené des expérimentations comportementales (avant et après ablation des récepteurs gustatifs larvaires) et électrophysiologiques sur des larves de *Manduca sexta* à la suite d'une expérience sensorielle sur feuilles de pomme de terre. Ils ont montré que si l'olfaction aidait l'insecte à localiser son hôte, c'est l'appareil gustatif qui déterminait en priorité cette induction de préférence pour une plante-hôte. Il serait donc important de mener des travaux en conditions semi-contrôlées utilisant des plantes entières mentionnées précédemment afin d'étudier cette complémentarité. Certes, la sensibilité olfactive des antennes des femelles à la vanilline n'est pas modifiée (cf.

article 2), en revanche nous n'avons aucune information sur la modification de sensibilité gustative à ce composé d'individus conditionnés sur milieu vanilline. En complément à l'EAG, ce type d'information serait donc très utile à la fois sur les chenilles et les adultes. En effet, l'étude des femelles se justifie par le fait qu'elles sont pourvues de sensilles gustatives au niveau des antennes et de l'ovipositeur, jouant vraisemblablement un rôle dans la reconnaissance de la plante hôte au contact de celle-ci comme cela a été suggéré chez *B. fusca* (Calatayud et al. 2008a). Il a même été montré chez cette espèce qu'une reconnaissance de contact, impliquant l'ovipositeur (balayage de la surface de la plante par l'ovipositeur) et les antennes (tapotement de la surface de la plante par les antennes), est décisive dans l'acceptation finale de la plante hôte par la femelle pour la ponte. Les frottements provoqués à la surface de la plante par l'ovipositeur lors du balayage indiquent que la femelle peut accéder, *via* ses sensilles gustatives, à la chimie des cires épicuticulaires de la plante (Calatayud et al. 2008b).

Il apparaît donc primordial de travailler sur plante entière afin de confronter l'insecte non seulement à distance mais au contact de celle-ci pour suivre une quelconque évolution de son acceptation pour la ponte, suite à des expériences pré-imaginale et imaginale. Des tests complémentaires impliquant les chenilles doivent être menés en parallèle afin de comparer les comportements d'acceptation de ponte sur une nouvelle plante avec ceux de l'alimentation par les chenilles.

De plus, une étude au niveau moléculaire pourrait être envisagée afin d'identifier les gènes chimiosensoriels (OBP, CSP, OR, IR) plus fortement exprimés ou réprimés suite à un changement d'hôte. En effet, il a été démontré chez différents insectes que ces familles multigéniques évoluaient très rapidement parallèlement à des adaptations à de nouvelles niches écologiques. Ces changements dans la sensibilité olfactive peuvent être dus à des pertes ou à des duplications géniques (Vieira & Rozas 2011; Engsontia et al. 2014) mais également à des variants alléliques (Leary et al. 2012) et/ou à des variations d'expression géniques (voir McBride et al. [2014]). Par exemple, chez le moustique *Aedes aegypti*, la préférence pour l'hôte humain s'est accompagnée d'une variation ne touchant qu'un seul OR. Chez les noctuelles *Helicoverpa assulta* et *H. armigera*, une expression différentielle des OBP et des estérases antennaires serait impliquée dans l'adaptation à l'hôte. Ces variations affectent l'aptitude des insectes à reconnaître un hôte ou un partenaire et donc participent au processus d'adaptation à un nouvel environnement. Les études d'expression différentielle par analyse des transcriptomes de larves ou d'adultes placés dans différentes conditions expérimentales (témoin, exposition plus ou moins longue à la vanilline) sont d'autant plus

réalisables que nous possédons un transcriptome de référence pour *S. nonagrioides* (Glaser et al. 2013). De plus, il a été montré par Glaser et al. (2015) que deux populations de *S. nonagrioides* d'origine différente présentaient des taux de transcription différents pour une quinzaine de gènes chemosensoriels. La comparaison avec les autres espèces de cette étude nécessiterait au préalable la construction de transcriptomes de référence pour chacune des espèces. La comparaison des transcriptomes pourrait ainsi permettre de découvrir d'autres gènes impliqués dans le changement d'hôte. Par exemple, chez le puceron *Myzus persicae* il a été récemment démontré qu'une mutation conduisant à une surexpression d'un cytochrome P450 a été un prérequis à un changement d'hôte (Bass et al. 2013).

En conclusion, notre étude contribue à la compréhension des modalités de changement d'hôte chez les lépidoptères foreurs de graminées, et plus largement des interactions plantes-insectes dans un contexte de changement global incluant les pressions anthropiques. Les insectes peuvent éviter leur déclin face à des changements environnementaux selon trois façons: en étant plastiques, en se déplaçant ou évoluant (Jackson & Overpeck 2000), en quelque sorte en s'adaptant. Ainsi, l'intensification de la pression anthropique sur les zones les plus favorables à l'agriculture, avec en corollaire une accentuation de la disparition ou de la fragmentation des habitats naturels, contraint les insectes à quitter ces habitats et, pour certains d'entre eux, à s'adapter sur des plantes cultivées et devenir de redoutables ravageurs.

Une bonne connaissance des modalités physiologiques qui gèrent ces processus d'adaptation peut aider à mieux comprendre comment une diversité végétale modifiée/renouvelée suite à des changements globaux peut avoir des effets profonds sur la composition et la structure des populations, des espèces et des communautés d'insectes (Avisé 1998; Hewitt 2000).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agosta, S. J. (2006). On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos*, 114(3), 556–565.
- Akhtar, Y., & Isman, M. B. (2003). Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. *Journal of Chemical Ecology*, 29(8), 1853–1870.
- Ameline, A. (1999). *Identification de la phéromone sexuelle de Sesamia nonagrioides (Lep., Noctuidae) et contribution à la compréhension des mécanismes de la confusion sexuelle: Etude comportementale, physico-chimique et piégeage sexuel*. Université Paris-Nord.
- Anderson, P., & Anton, S. (2014). Experience-based modulation of behavioural responses to plant volatiles and other sensory cues in insect herbivores. *Plant, Cell and Environment*, 37, 1826–1835.
- Anderson, P., Sadek, M. M., Larsson, M., Hansson, B. S., & Thöming, G. (2013). Larval host plant experience modulates both mate finding and oviposition choice in a moth. *Animal Behaviour*, 85(6), 1169–1175.
- Anglade, P. (1972). Les Sésamies. In *Entomologie appliquée à l'agriculture Tome II* (pp. 1389–1401).
- Atkinson, P. R. (1980). On the biology, distribution and natural host-plants of *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of the Entomological Society of South Africa*, 43(2), 171–194.
- Avise, J. C. (1998). The history and purview of phylogeography: A personal reflection. *Molecular Ecology*, 7(4), 371–379.
- Barron, A. B. (2001). The life and death of Hopkins' host-selection principle. *Journal of Insect Behavior*, 14(6), 725–737.
- Bass, C., Zimmer, C. T., Riveron, J. M., Wilding, C. S., Wondji, C. S., Kausmann, M., ... Nauen, R. (2013). Gene amplification and microsatellite polymorphism underlie a recent

- insect host shift. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(48), 19460–19465.
- Berdegúe, M., Reitz, S. R., & Trumble, J. T. (1998). Host plant selection and development in *Spodoptera exigua*: do mother and offspring know best? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89(1), 57–64.
- Bermudez-Torres, K., Legal, L., & Lieutier, F. (2013). Exploitation des métabolismes secondaires de la plante-hôte. In N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, & F. Marion-Poll (Eds.), *Interactions insectes-plantes* (IRD-Quae., pp. 279–294). Versailles, France.
- Bernays, E. A. (1995). Effects of experience on host-plant selection. In R. T. Cardé & W. J. Bell (Eds.), *Chemical Ecology of Insects* (Chapman & ., pp. 47–64). New York.
- Bernays, E. A. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology*, 46, 703–727.
- Bernays, E. A., & Chapman, R. F. (1994). *Host-plant selection by phytophagous insects*.
- Bernays, E. A., & Simpson, S. J. (1982). Control of food intake. In *Advances in Insect Physiology* (pp. 59–118).
- Bernays, E. A., & Weiss, M. R. (1996). Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78(1), 1–8.
- Binder, B. F. (1999). Chemical prospecting in maize for resistance to insect pests : The role of natural aldehydes in mediating oviposition of the European corn borer. *Recent research developments in agricultural & food chemistry*, 3, 191-200.
- Bleszynski, S. (1969). The taxonomy of crambine moth borers of sugarcane. In J. R. Williams, R. Metacalfe, W. Mungomery, & R. Marthez (Eds.), *Pests of sugarcane* (p. 568). Elsevier Publishing Company.
- Bourget, D. (2000). Host-plant diversity of the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: what value for sustainable transgenic insecticidal Bt maize? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1449), 1177–1184.



- Bowden, J. (1976). Stem-borer ecology and strategy for control. *Annals of Applied Biology*, 84, 107–111.
- Bowers, D., Stamp, N. E., & Collinge, S. K. (1992). Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae). *Ecology*, 73(2), 526–536.
- Brown, J. M., Abrahamson, W. G., Packer, R. A., & Way, P. A. (1995). The role of natural-enemy escape in a gallmaker host-plant shift. *Oecologia*, 104(1), 52–60.
- Browne, L. B. (1993). Physiologically induced changes in resource-oriented behavior. *Annual Review of Entomology*, 38(1), 1–23.
- Bush, G. L. (1969). Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution*, 23(2), 237–251.
- Calatayud, P. A., Le Ru, B. P., van den Berg, J., & Schulthess, F. (2014). Ecology of the African maize stalk borer, *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) with special reference to insect-plant interactions. *Insects*, 5, 539–563.
- Calatayud, P.-A., Ahuya, P., & Le Ru, B. (2014). Importance of the experimental setup in research on attractiveness of odours in moths: an example with *Busseola fusca*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(1), 72–76.
- Calatayud, P.-A., Juma, G., Njagi, P. G. N., Faure, N., Calatayud, S., Dupas, S., ... Frérot, B. (2008a). Differences in mate acceptance and host plant recognition between wild and laboratory-reared *Busseola fusca* (Fuller). *Journal of Applied Entomology*, 132(1994), 255–264.
- Calatayud, P.-A., Guénégo, H., Ahuya, P., Wanjoya, A., Le Rü, B., Silvain, J.-F., & Frérot, B. (2008b). Flight and oviposition behaviour of the African stem borer, *Busseola fusca*, on various host plant species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 129(3), 348–355.
- Calatayud, P.-A., Guénégo, H., Le Ru, B., Silvain, J.-F., & Frérot, B. (2006). Les recherches sur les lépidoptères foreurs des graminées et leurs antagonistes : bilan et perspectives. *Annales de La Société Entomologique de France*, 42(3-4), 259–262.

- Calatayud, P.-A., Marion-Poll, F., & Thiéry, D. (2013). La réception sensorielle chez les insectes. In N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, & F. Marion-Poll (Eds.), *Interactions insectes-plantes* (IRD-Quae., pp. 137–150). Versailles, France.
- Cardwell, K. F., Schulthess, F., Ndemah, R., & Ngoko, Z. (1997). A systems approach to assess crop health and maize yield losses due to pests and diseases in Cameroon. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *65*, 33–47.
- Carlsson, M. A., Anderson, P., Hartlieb, E., & Hansson, B. S. (1999). Experience-dependent modification of orientational response to olfactory cues in larvae of *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*, *25*(11), 2445–2454.
- Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banasek-Richter, C., Baltensperger, R., & Gabriel, J.-P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, *427*, 835–839.
- Chow, J. K., Akhtar, Y., & Isman, M. B. (2005). The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, *15*(3), 129–133.
- Corbet, S. A. (1985). Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecological Entomology*, *10*(2), 143–153.
- Cunningham, J. P., Zalucki, M. P., & West, S. A. (1999). Learning in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): a new look at the behaviour and control of a polyphagous pest. *Bulletin of Entomological Research*, *89*(03), 201–207.
- Del Campo, M. L., & Miles, C. I. (2003). Chemosensory tuning to a host recognition cue in the facultative specialist larvae of the moth *Manduca sexta*. *The Journal of Experimental Biology*, *206*, 3979–3990.
- Del Campo, M. L., Miles, C. I., Schroeder, F. C., Mueller, C., Booker, R., & Renwick, J. A. (2001). Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. *Nature*, *411*(6834), 186–189.
- Delgado de Torres, D. (1929). Las orugas del maíz. *Boletín de Patología Vegetal Y de Entomología Agrícola*, *4*, 1–20.

- Delobel, A. (1995). The shift of *Caryedon serratus* Ol. from wild Caesalpiniaceae to groundnuts took place in West Africa (Coleoptera: Bruchidae). *Journal of Stored Products Research*, 31(1), 101–102.
- Derridj, S., Gregoire, V., Boutin, J. P., & Fiala, V. (1989). Plant growth stages in the interspecific oviposition preference of the european corn borer and relations with chemicals present on the leaf surfaces. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 53(3), 267–276.
- Derridj, S., Wu, B. R., Stammitti, L., Garrec, J. P., & Derrien, A. (1996). Chemicals on the leaf surface, information about the plant available to insects. In *Proceedings of the 9th International Symposium on Insect-Plant Relationships* (pp. 197–201).
- Dethier, V. G. (1982). Mechanism of host-plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31, 49–56.
- Dethier, V. G., Browne, L. B., & Smith, C. N. (1960). The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. *Journal of Economic Entomology*, 53(1), 134–136.
- Dressler, R.L. (1982) Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematic*, 13, 373 – 394.
- Dukas, R. (2008). Evolutionary biology of insect learning. *Annual Review of Entomology*, 53, 145–160.
- Ebenebe, A. A., Van den Berg, J., & Van der Linde, T. D. K. (1999). Distribution and relative abundance of stalk borers of maize and grain sorghum in Lesotho. *African Plant Protection*, 5, 77–82.
- Eigenbrode, S. D., & Espelie, K. E. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 40(1), 171–194.
- Eizaguirre, M., & Fantinou, A. a. (2012). Abundance of *Sesamia nonagrioides* (Lef.) (Lepidoptera: Noctuidae) on the edges of the Mediterranean basin. *Psyche*, 1–7.

- Elkinton, J. S., & Cardé, R. T. (1984). Odor dispersion. In *Chemical ecology of insects* (pp. 73–91). Springer US.
- Engsontia, P., Sangket, U., Chotigeat, W., & Satasook, C. (2014). Molecular evolution of the odorant and gustatory receptor genes in lepidopteran insects: implications for their adaptation and speciation. *Journal of Molecular Evolution*, *79*, 21–39.
- FAO. (2008). FAOSTAT statistical database. *Agricultural data*. Retrieved 15 September 2008, from <http://www.fao.org>
- Félix, A.-E. (2008). *Ecologie chimique et approche phylogénétique chez trois espèces de Lépidoptères africains du genre Busseola (Noctuidae)*.
- Felix, A.-E., Calatayud, P.-A., Le Ru, B., Capdevielle-Dulac, C., Ong'amo, G., Silvain, J.-F., & Frérot, B. (2013). To be or not to be a species: use of reproductive isolation experiments and genetic analysis to clarify the taxonomic status of two *Busseola* (Lepidoptera: Noctuidae) species in Kenya. *Annales de La Société Entomologique de France*, *49*(3), 345–354.
- FEWS. (2008). FEWS In-Depth Kenya. Retrieved 19 March 2008, from <http://www.fews.net/docs/Publications>
- Flaven-Pouchon, J., Garcia, T., Abed-Vieillard, D., Farine, J. P., Ferveur, J. F., & Everaerts, C. (2014). Transient and permanent experience with fatty acids changes *Drosophila melanogaster* preference and fitness. *PLoS ONE*, *9*(3), 1–10.
- Fraenkel, G. S. (1959). The raison d'être of secondary plant substance. *Science*, *129*, 1466–1470.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, *160*(6), 712–726.
- Fuller, C. (1901). *First report of the government entomologist*. Pietermaritzburg, Natal, South Africa.

- Glaser, N. (2013). *Contribution des sens chimiques à l'adaptation à l'environnement: une étude transcriptomique chez la noctuelle Sesamia nonagrioides (Lepidoptera: Noctuidae)*. AgroParisTech.
- Glaser, N., Gallot, A., Legeai, F., Harry, M., Kaiser, L., Le Ru, B., ... Jacquin-Joly, E. (2015). Differential expression of the chemosensory transcriptome in two populations of the stemborer *Sesamia nonagrioides*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 65, 28–34.
- Glaser, N., Gallot, A., Legeai, F., Montagné, N., Poivet, E., Harry, M., ... Jacquin-Joly, E. (2013). Candidate chemosensory genes in the stemborer *Sesamia nonagrioides*. *International Journal of Biological Sciences*, 9(5), 481–495.
- Glendinning, J. I., Foley, C., Loncar, I., & Rai, M. (2009). Induced preference for host plant chemicals in the tobacco hornworm: contribution of olfaction and taste. *Journal of Comparative Physiology A*, 195, 591–601.
- Glendinning, J. I., Nelson, N. M., & Bernays, E. A. (2000). How do inositol and glucose modulate feeding in *Manduca sexta* caterpillars? *The Journal of Experimental Biology*, 203, 1299–1315.
- Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 326, 119–157.
- Griffiths, D. W., Deighton, N., Birch, A. N. E., Patrian, B., Baur, R., & Städler, E. (2001). Identification of glucosinolates on the leaf surface of plants from the Cruciferae and other closely related species. *Phytochemistry*, 57(5), 693–700.
- Gripenberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M., & Roslin, T. (2010). A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, 13(3), 383–393.
- Guthrie, W. D., & Carter, S. W. (1972). Backcrossing to increase survival of larvae of a laboratory culture of the European corn borer on field corn. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(1), 108–109.
- Hampson, G. F. (1902). *Sesamia fusca*, n.sp. *Annals of the South African Museum*, 2, 296.

- Harris, K. M. (1987). Bioecology of sorghum stem borers. In *International Workshop on Sorghum Stem Borers*.
- Harris, K. M., & Nwanze, K. E. (1992). *Busseola fusca (Fuller), the African Maize Stalk Borer: a handbook of information*.
- Harry, M. (2008). *Génétique moléculaire et évolutive (2nd edition)* (Maloine.).
- Henniges-Janssen, K., Heckel, D., & Groot, A. (2014). Preference of diamondback moth larvae for novel and original host plant after host range expansion. *Insects*, 5(4), 793–804.
- Henniges-Janssen, K., Schöfl, G., Reineke, A., Heckel, D. G., & Groot, A. T. (2011). Oviposition of diamondback moth in the presence and absence of a novel host plant. *Bulletin of Entomological Research*, 101(1), 99–105.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–913.
- Hopkins, A. D. (1916). Economic investigations of the scolytid bark and timber beetles of North America. *US Department of Agriculture Program of Work*, 353.
- Hora, K. H., Roessingh, P., & Menken, S. B. J. (2005). Inheritance and plasticity of adult host acceptance in *Yponomeuta* species: implications for host shifts in specialist herbivores. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(1), 271–281.
- Hsiao, T. H. (1985). Feeding behavior. In G. A. Kerkut & L. I. Gilbert (Eds.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry & pharmacology* (pp. 497–512). New York: Pergamon Press.
- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26, 194–220.
- Jaenike, J. (1983). Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*, 58(3), 320–325.

- Jaenike, J. (1988). Effects of early adult experience on host selection in insects: some experimental and theoretical results. *Journal of Insect Behavior*, 1(1), 3–15.
- Jermey, T. (1987). The role of experience in the host selection of phytophagous insects. In R. F. Chapman, E. A. Bernays, & J. G. Stoffolano (Eds.), *Perspectives in Chemoreception and Behavior* (p. 224). Springer-Verlag.
- Jørgensen, K., Strandén, M., Sandoz, J.-C., Menzel, R., & Mustaparta, H. (2007). Effects of two bitter substances on olfactory conditioning in the moth *Heliothis virescens*. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 2563–2573.
- Jousselin, E., Silvain, J.-F., & Kergoat, G. (2013). Scénarios évolutifs des interactions insectes-plantes. In N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, & F. Marion-Poll (Eds.), *Interactions insectes-plantes* (IRD-Quae., pp. 551–563). Versailles, France.
- Juma, G., Chintawi, M., Ahuya, P. O., Njagi, P. G. N., Le Rü, B., Magoma, G., ... Calatayud, P. A. (2008). Distribution of chemo- and mechanoreceptors on the antennae and maxillae of *Busseola fusca* larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128, 93–98.
- Kader, N. J. A. (2012). *Étude écologique et phylogéographique de Sesamia nonagrioides Lef (Lepidoptera : Noctuidae) à partir de marqueurs moléculaires*. Université Pierre et Marie Curie.
- Kaufmann, T. (1983). Behavioral biology, feeding habits, and ecology of three species of maize stem-borers : *Eldana saccharina* (Lepidoptera: Pyralidae), *Sesamia calamistis* and *Busseola fusca* (Noctuidae) in Ibadan, Nigeria, West Africa. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 18(2), 255–259.
- Kawecki, T. J., & Mery, F. (2003). Evolutionary conservatism of geographic variation in host preference in *Callosobruchus maculatus*. *Ecological Entomology*, 28(4), 449–456.
- Kergoat, G. J., Toussaint, E. F. A., Capdevielle-Dulac, C., Clamens, A.-L., Ong'amo, G., Conlong, D., ... Le Ru, B. (2015). Morphological, molecular and ecological evidence reveals six new species related to the Western corn stalk borer *Sesamia nonagrioides*

- (Lefèbvre) (Lepidoptera, Noctuidae, Sesamiina). *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Kfir, R. (1997). Competitive displacement of *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) by *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90(5), 619–624.
- Kfir, R., Overholt, W. A., Khan, Z. R., & Polaszek, A. (2002). Biology and management of economically important lepidopteran cereal stem borers in Africa. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 701–731.
- Khan, Z. R., Lwande, W., & Ampong-Nyarko, K. (1997). *Use of wild habitat in the management of cereal stemborers*. Nairobi, Kenya.
- Košťál, V. (1992). Orientation behavior of newly hatched larvae of the cabbage maggot, *Delia radicum* (L.) (Diptera: Anthomyiidae), to volatile plant metabolites. *Journal of Insect Behavior*, 5(1), 61–70.
- Krüger, W., van den Berg, J., & van Hamburg, H. (2008). The relative abundance of maize stem borers and their parasitoids at the Tshiombo irrigation scheme in Venda, South Africa. *South African Journal of Plant and Soil*, 25(3), 144–151.
- Kühnle, A., & Müller, C. (2011). Responses of an oligophagous beetle species to rearing for several generations on alternative host-plant species. *Ecological Entomology*, 36(2), 125–134.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29(6), 1695–1701.
- Ledón-Rettig, C. C., Richards, C. L., & Martin, L. B. (2013). Epigenetics for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology*, 24(2), 311–324.
- Le Ru, B., Capdevielle-Dulac, C., Conlong, D., Pallangyo, B., van der Berg, J., Ong'amo, G., & Kergoat, G. J. (2015). A revision of the genus *Conicofrontia* Hampson (Lepidoptera, Noctuidae, Apameini, Sesamiina), with description of a new species: new insights from morphological, ecological and molecular data. *Zootaxa*, 3925(1), 56–74.



- Le Ru, B. P., Ong'amo, G. O., Moyal, P., Ngala, L., Musyoka, B., Abdullah, Z., ... Silvain, J. F. (2006a). Diversity of lepidopteran stem borers on monocotyledonous plants in eastern Africa and the islands of Madagascar and Zanzibar revisited. *Bulletin of Entomological Research*, 96, 555–563.
- Le Ru, B. P., Ong'amo, G., Moyal, P., Muchugu, E., Ngala, L., Musyoka, B., ... Silvain, J.-F. (2006b). Geographic distribution and host plant ranges of East African noctuid stem borers. *Annales de La Société Entomologique de France*, 42(3-4), 353–361.
- Leary, G. P., Allen, J. E., Bungler, P. L., Luginbill, J. B., Linn, C. E., Macallister, I. E., ... Wanner, K. W. (2012). Single mutation to a sex pheromone receptor provides adaptive specificity between closely related moth species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(35), 14081–14086.
- Ledón-Rettig, C. C., Richards, C. L., & Martin, L. B. (2013). Epigenetics for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology*, 24(2), 311–324.
- Lefèbvre. (1827). *Cossus nonagrioides*. *Annales de La Société Linnéenne de Paris*, 6, 98.
- Leyenaar, P., & Hunter, R. B. (1977). Effect of stem borer damage on maize yield in the coastal savanna zone of Ghana. *Ghana Journal of Agricultural Science*, 10, 67–70.
- Löhr, B. (2001). Diamondback moth on peas, really. *Biocontrol News and Information*, 19, 38N–39N.
- Mader, B. J., Daoust, S. P., Cardinal-Aucoin, M., Bauce, E., & Despland, E. (2012). Larval experience induces adult aversion to rearing host plants: a novel behaviour contrary to Hopkins' host selection principle. *Ecological Entomology*, 37(3), 204–211.
- McAndless, J.M. & Underwood, G.P. (1976). Personal Protection against Biting Flies: The Relative Effectiveness of Overjackets Treated with Various Insect Repellents. DEFENCE RESEARCH ESTABLISHMENT OTTAWA (ONTARIO), Technical note.
- McBride, C. S., Baier, F., Omondi, A. B., Spitzer, S. A., Lutomiah, J., Sang, R., ... Vosshall, L. B. (2014). Evolution of mosquito preference for humans linked to an odorant receptor. *Nature*, 515(7526), 222–227.

- McIver, S. B. (1985). Mechanoreception. In G. A. Kerkut & L. I. Gilbert (Eds.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry & pharmacology* (pp. 71–132). New York: Pergamon Press.
- Melamed-Madjar, V., & Tam, S. (1980). A field survey of changes in the composition of corn borer populations in Israel. *Phytoparasitica*, 8(3), 201–204.
- Mery, F., & Kawecki, T. J. (2002). Experimental evolution of learning ability in fruit flies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(22), 14274–14279.
- Messina, F. J., & Johnson, D. (2014). Specificity of adaptation to a novel host plant by a seed beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1–9.
- Milo, R., Hou, J. H., Springer, M., Brenner, M. P., & Kirschner, M. W. (2007). The relationship between evolutionary and physiological variation in hemoglobin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(43), 16998–17003.
- Minja, E. M. (1990). Management of *Chilo spp.* infesting cereals in eastern Africa. *International Journal of Tropical Insect Science*, 11(4-5), 489–499.
- Mitchell, B.K., Itagaki, H., & Rivet, M.P. (1999). Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microscopy Research and Technique*, 47, 401-415.
- Moreau, J., Rahme, J., Benrey, B., & Thiéry, D. (2008). Larval host plant origin modifies the adult oviposition preference of the female European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Naturwissenschaften*, 95(4), 317–324.
- Moyal, P., Tokro, P., Bayram, A., Savopoulou-soultani, M., Conti, E., Eizaguirre, M., ... Andreadis, S. (2011). Origin and taxonomic status of the Palearctic population of the stem borer *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera: Noctuidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 904–922.
- Murlis, J. (1986). The structure of odour plumes. In T. L. Payne, M. C. Birch, & C. E. J. Kennedy (Eds.), *Mechanisms in Insect Olfaction* (pp. 27–38). Clarenton Press, Owford.

- Murlis, J., Elkinton, J. S., & Carde, R. T. (1992). Odor plumes and how insects use them. *Annual Review of Entomology*, 37(1), 505–532.
- Ndemah, R., Schulthess, F., Korie, S., Borgemeister, C., & Cardwell, K. F. (2001). Distribution, relative importance and effect of lepidopterous borers on maize yields in the forest zone and mid-altitude of Cameroon. *Journal of Economic Entomology*, 94(6), 1434–1444.
- Ngi-Song, A. J., Overholt, W. A., Njagi, P. G. N., Dicke, M., Ayertey, J. N., & Lwande, W. (1996). Volatile infochemicals used in host and host habitat location by *Cotesia flavipes* Cameron and *Cotesia sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of stem borers on graminaceae. *Journal of Chemical Ecology*, 22(2), 307–323.
- Nye, L. W. B. (1960). *The insect pests of graminaceous crops in East Africa. Report of a survey carried out between March 1956 and April 1958*. London.
- Obonyo, M. (2009). *Basis of host recognition by the larval endoparasitoids: Cotesia sesamiae Cameron and Cotesia flavipes (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae)*. North West University (Potchefstroom campus), South Africa.
- Okoth, C. A., Deng, A. L., Tabu, I. M., Akutse, K. S., & Fiaboe, K. K. M. (2014). Effect of host plant on feeding, biological and morphological parameters of *Liriomyza huidobrensis* Blanchard (Diptera: Agromyzidae). *African Entomology*, 22(3), 577–588.
- Olsson, P.-O. C., Anderbrant, O., & Löfstedt, C. (2006). Experience influences oviposition behaviour in two pyralid moths, *Ephestia cautella* and *Plodia interpunctella*. *Animal Behaviour*, 72(3), 545–551.
- Ong'amo, G. O., Le Ru, B. P., Dupas, S., Moyal, P., Calatayud, P.-A., & Silvain, J.-F. (2006). Distribution, pest status and agro-climatic preferences of lepidopteran stem borers of maize in Kenya. *Annales de La Société Entomologique de France*, 42(2), 171–177.
- Ong'amo, G. O., Le Ru, B. P., Moyal, P., Calatayud, P. A., Le Gall, P., Ogol, C. K. P. O., ... Silvain, J. F. (2008). Host plant diversity of *Sesamia calamistis*: cytochrome b gene sequences reveal local genetic differentiation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128, 154–161.

- Onyango, F. O., & Ochieng'-Odero, J. P. R. (1994). Continuous rearing of the maize stem borer *Busseola fusca* on an artificial diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73, 139–144.
- Otieno, N., Le Ru, B. P., Ong'amo, G., Moyal, P., Dupas, S., Calatayud, P.-A., & Silvain, J.-F. (2006). Diversity and abundance of wild host plants of lepidopteran stem borers in two different agro-ecological zones of Kenya. *Annales de La Société Entomologique de France*, 42(3-4), 371–380.
- Overholt, W. A., Maes, K. V. N., & Goebel, F. R. (2001). *Field guide to stemborer larvae of maize, sorghum and sugarcane in Eastern and Southern Africa* (ICRPE Scie.). Nairobi, Kenya.
- Papaj, D. R., & Prokopy, R. J. (1989). Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34, 315–350.
- Polaszek, A., & Khan, Z. R. (1998). Host plants. In A. Polaszek (Ed.), *African cereal stem borers* (CAB Intern., p. 592). Nairobi, Kenya.
- Prokopy, R. J., & Owens, E. D. (1983). Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 337–364.
- Rietdorf, K., & Steidle, J. L. M. (2002). Was Hopkins right? Influence of larval and early adult experience on the olfactory response in the granary weevil *Sitophilus granarius* (Coleoptera, Curculionidae). *Physiological Entomology*, 27(3), 223–227.
- Roessingh, P., Xu, S., & Menken, S. B. J. (2007). Olfactory receptors on the maxillary palps of small ermine moth larvae: evolutionary history of benzaldehyde sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, 193, 635–647.
- Rojas, J. C., & Wyatt, T. D. (1999). The role of pre- and post-imaginal experience in the host-finding and oviposition behaviour of the cabbage moth. *Physiological Entomology*, 24(1), 83–89.
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12), 1572–1574.

- Roseland, C. R., Bates, M. B., Carlson, R. B., & Oseto, C. Y. (1992). Discrimination of sunflower volatiles by the red sunflower seed weevil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 62(2), 99–106.
- Rousseau, D. (2009). Maïs : la sésamie progress cap au nord, dans l'air marin et la douceur angevine : Progression de la sésamie dans les Pays-de-la-Loire : à gérer dans la région, à méditer ailleurs en France. *Phytoma-La Défense Des Végétaux*, 622-623, 38–41.
- Salloum, A., Colson, V., & Marion-Poll, F. (2011). Appetitive and aversive learning in *Spodoptera littoralis* larvae. *Chemical Senses*, 36(8), 725–731.
- Saxena, K. N., & Schoonhoven, L. M. (1982). Induction of orientational and feeding preferences in *Manduca sexta* larvae for different food sources. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 32(2), 173–180.
- Saxena, K. N., & Shashi, P. (1975). Relationship between the olfactory sensilla of *Papilio demoleus* L. larvae and their orientation responses to different odors. *Journal of Entomology*, 50(2), 119–126.
- Schoonhoven, L. M. (1967). Loss of hostplant specificity by *Manduca sexta* after rearing on an artificial diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 10(2), 270–272.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., & Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology*.
- Seshu Reddy, K. V. (1998). Maize and sorghum East Africa. In A. Polaszek (Ed.), *Africa cereal stemborers: economic importance, taxonomy, natural enemies and control* (CAB Intern., pp. 25–27). Wallingford, Oxon, United Kingdom.
- Seshu Reddy, K. V. (1983). Study of the stemborer complex of sorghum in Kenya. *International Journal of Tropical Insect Science*, 4(1-2), 3–10.
- Songa, J. M., Overholt, W. A., Mueke, J. M., & Okello, R. . (1998). Distribution of stemborer species in semi-arid Eastern Kenya. In *Sixth Eastern and Southern Africa Regional maize conference* (pp. 117–120).

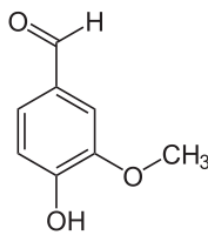
- Städler, E., & Roessingh, P. (1991). Perception of surface chemicals by feeding and ovipositing insects. In *Proceedings of the 7th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Symposia Biologica Hungarica* (pp. 71–86).
- Stavrakis, G. (1967). Contributions à l'étude des espèces nuisibles au maïs en Grèce du genre *Sesamia* (Lepidopteres, Noctuidae). *Annals of the Institute of Phytopathology Benaki*, 8, 19–22.
- Stocker, R.F. (1994). The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: a review. *Cell and Tissue Research*, 275, 3-26.
- Tabashnik, B. E. (1983). Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by the butterfly, *Colias philodice eriphyle*. *Evolution*, 37(1), 150–162.
- Tams, W. H. T., & Bowden, J. (1953). A revision of the African species of *Sesamia* Guenée and related genera (Agrotidae-Lepidoptera). *Bulletin of Entomological Research*, 43(4), 645–678.
- Thorpe, W. H., & Jones, F. G. W. (1937). Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 124, 56–81.
- Toussaint, E. F. a, Condamine, F. L., Kergoat, G. J., Capdevielle-Dulac, C., Barbut, J., Silvain, J. F., & Le Ru, B. P. (2012). Palaeoenvironmental shifts drove the adaptive radiation of a noctuid stemborer tribe (Lepidoptera, Noctuidae, Apameini) in the Miocene. *PLoS ONE*, 7(7), 1–15.
- Via, S. (1999). Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids . I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53(5), 1446–1457.
- Videla, M., Valladares, G., & Salvo, A. (2010). Differential effects of experience on feeding and ovipositing preferences of a polyphagous leafminer. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(2), 184–192.
- Vieira, F. G., & Rozas, J. (2011). Comparative genomics of the odorant-binding and chemosensory protein gene families across the arthropoda: Origin and evolutionary history of the chemosensory system. *Genome Biology and Evolution*, 3(1), 476–490.

- Visser, J., & Taanman, J. (1987). Odor-conditioned anemotaxis of apterous aphids (*Cryptomyzus korschelti*) in response to host plants. *Physiological Entomology*, *12*, 473–479.
- Waladde, S. M., Van den Berg, J., Botlohle, P. M., & Mlanjeni, N. (2002). Survey of the abundance and distribution of maize stemborers in the Eastern Cape province of South Africa. In J. Van den Berg & V. M. Uys (Eds.), *Proceedings of the Southern African Stem Borer Management Project* (pp. 13–16). Pietermaritzburg, Natal, South Africa.
- Witzgall, P., Ansebo, L., Yang, Z., Angeli, G., Sauphanor, B., & Bengtsson, M. (2005). Plant volatiles affect oviposition by codling moths. *Chemoecology*, *15*, 77–83.
- Youdeowei, A. (1989). Major arthropod pest of food and industrial crops of Africa and their economic importance. In J. S. Yaninek & H. R. Herren (Eds.), *Biological control: a sustainable solution to crop pest problems in Africa* (pp. 31–50). IITA, Ibadan, Nigeria.
- Youngson, N. A., & Whitelaw, E. (2008). Transgenerational epigenetic effects. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, *9*, 233–257.
- Zagatti, P. (1981). Comportement sexuel se la pyrale de la canne sucre *Eldana saccharina* (Wlk.) lié à deux phéromones émises par le mâle. *Behaviour*, *78*, 81-97.

# Annexe 1

## La vanilline

La vanilline est un aldéhyde aromatique (composé phénolique) produit naturellement par les gousses d'orchidées lianescentes tropicales du genre *Vanilla*.



Formule chimique de la vanilline.

Influence de la vanilline chez les insectes :

- répulsif de ponte chez *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) (Binder, 1999) ;
- répulsif d'insectes piqueurs, i.e. moustiques... (Mc Andless & Underwood, 1976) ;
- constituant majoritaire de la sécrétion aphrodisiaque émise par les androconies du male de la pyrale de la canne à sucre, *Eldana saccharina* (Lepidoptera, Pyralidae)(Zagatti, 1981) ;
- composé attractif au pollinisateurs (abeilles Euglossines) associés à la plante en Amérique central (Dressler, 1982).



## Annexe 2

### Composition du milieu de Onyango & Ochieng'-Odero (1994)

Ingrédients	Quantité pour 2 litres de milieu
<b>Fraction A</b>	
Eau distillée	800 ml
Levure de bière	45 g
Acide sorbique	1,3 g
Methyl <i>p</i> -hydroxybenzoate	2 g
Acide ascorbique	5 g
Vitamine E (300 i.u.)	4,2 g
Poudre de feuille de maïs	50 g
Poudre de graine de haricot rouge ( <i>Phaseolus vulgaris</i> )	175 g
Saccharose	70 g
<b>Fraction B</b>	
Agar (tech. No 3)	25 g
Eau distillée	800 ml
<b>Fraction C</b>	
Formaldéhyde 40%	2 ml

## Résumé

Chez les insectes phytophages, la sélection de la plante-hôte qui constitue un site de ponte et d'alimentation est cruciale pour la survie et le bon développement de la descendance. Les sens chimiques – olfaction et gustation - sont déterminants pour un insecte lors du choix de sa plante hôte. Ainsi, une expérience olfacto-gustative des signaux chimiques d'une plante permet aux insectes d'optimiser la période de recherche et d'identification de celle-ci. Dans ce travail, nous avons testé l'effet d'une expérience pré-imaginale et imaginale pour un nouveau substrat de développement (enrichi en vanilline) sur l'induction de préférence olfactive et alimentaire à ce substrat chez trois espèces de lépidoptères foreurs de graminées ayant des spectres alimentaires différents, *Sesamia nonagrioides* (polyphage), *Busseola fusca* (oligophage) et *Busseola nairobiica* (monophage). Il s'est avéré que la préférence olfactive des femelles pour les odeurs de ce substrat peut être induite par une expérience préalable pré-imaginale et imaginale pour ce nouveau substrat et que cette induction est intra-générationnelle. Elle n'est cependant pas liée à une augmentation de la sensibilité des antennes des femelles à la vanilline. De plus, elle dépend de l'espèce étudiée. Elle se manifeste plus rapidement chez l'espèce la plus polyphage (au bout de deux générations), plus tardivement chez l'espèce monophage (au bout de 5 générations) et est, par contre, absente chez l'espèce oligophage. Même si plusieurs mécanismes peuvent être impliqués dans cette induction, nos résultats valident à la fois la théorie d'Hopkins, le principe néo-Hopkins et l'héritage chimique chez les espèces qui ont présenté cette induction. Concernant les larves, nous avons pu montrer que celles-ci suivent, en général, la préférence olfactive des femelles pour les odeurs d'un nouveau substrat mais que cette préférence n'est pas corrélée avec leurs préférences alimentaires.

## Abstract

Among herbivorous insects, the selection of the host plant as an egg laying site and food is crucial for the survival and development of the offspring. The chemical senses - olfaction and gustation – of an insect are crucial in host plant selection. An olfactory-gustatory experience of plant chemical signals allows insects to optimize their search period and host identification. In this study, we tested the effect of pre-imaginal and imaginal experience for a new artificial diet (enriched in vanillin) on the induction of olfactory and food preference for this diet in three species of lepidopteran stem borers with different food spectra, namely *Sesamia nonagrioides* (polyphagous), *Busseola fusca* (oligophagous) and *Busseola nairobica* (monophagous). It was shown that the olfactory preference of females for the odor of the new diet could be induced by pre-imaginal and imaginal experience for this new diet and that this induction was intra-generational. It was however not linked to an increase in the sensitivity of the female antennae to vanillin. In addition, it depended on the species studied. It occurred after two generations only in the polyphagous species, after five generations in the monophagous species, and it was absent in the oligophagous species. Although several mechanisms may be involved in this induction, our results validate both the theory of Hopkins, neo-Hopkins principle and the chemical legacy in the species in which the induction occurred. The larvae exhibited generally the same olfactory preference than the adult females for the odors of the new diet but this preference was not correlated with their food preferences, indicating in larvae a discrepancy between olfaction and gustation.