

Le planning familial chez les parasites d'insectes

■ ÉRIC WAJNBERG

Une compréhension affinée du nombre d'œufs pondus par les insectes parasites dans leurs hôtes et de la proportion mâles/femelles dans la descendance améliorera les moyens de lutte contre les insectes ravageurs de cultures.

Les deux principales questions concernant le planning familial – nombre et sexe des descendants – ne préoccupent pas uniquement le genre humain. Les contraintes que subissent les êtres vivants (concurrence pour la nourriture, pour la reproduction, etc.) les conduisent à limiter le nombre de leurs descendants et éventuellement à choisir la proportion de mâles et de femelles de leur progéniture.

Chez les insectes parasites d'autres insectes, que l'on appelle parasitoïdes, car ce type de parasitisme aboutit toujours à la mort de l'hôte, le planning familial est crucial. En effet, les femelles de ces insectes pondent leur œufs dans (ou sur) leur hôte, et le nombre de descendants déposés par hôte a une influence directe sur leur chance de survie. Par ailleurs, la majorité des espèces de parasitoïdes se reproduisent par parthénogenèse : vierges, les femelles sont capables de produire des descendants, mais ceux-ci sont tous mâles. Les femelles fécondées peuvent pondre soit des œufs fertilisés qui donneront des femelles, soit des œufs non fertilisés qui donneront des mâles. Comme les abeilles, ces femelles parasitoïdes choisissent, dans une certaine mesure, le sexe de leur descendance.

Les caractéristiques biologiques de leur reproduction, l'énorme diversité, d'une espèce à une autre, des comportements, et les temps de génération courts permettent des analyses fines en laboratoire. Aussi les parasitoïdes constituent-ils un modèle de choix pour l'analyse des prises de « décision » des femelles.

L'enjeu de telles analyses est fondamental et appliqué. Elles permettent de mieux comprendre les mécanismes évo-

lutifs qui ont conduit les femelles, au cours des générations, à prendre les décisions constatées aujourd'hui. De plus, une meilleure connaissance des modalités de la reproduction de ces espèces présente un intérêt agronomique important puisque, pour remplacer l'utilisation d'insecticides chimiques souvent nocifs ou insuffisamment efficaces, certains de ces insectes sont produits et relâchés pour lutter contre d'autres insectes ravageurs de cultures.

Planning familial et théorie des jeux

Des travaux d'un premier type s'organisent autour d'une mesure la plus précise possible, dans les conditions standardisées du laboratoire, des comportements et de leurs modifications en réponse à des variations des conditions expérimentales. Un second type de recherches tendent à se rapprocher des conditions réelles et passent par une analyse la plus exhaustive possible de mesures réalisées sur le terrain.

Ces deux approches recueillent de nombreuses informations précieuses et différentes qu'il est parfois difficile de mettre en relation. Aussi une approche synthétique, plus théorique, utilisant la modélisation mathématique, a-t-elle été développée. L'idée directrice de cette approche par modélisation, à présent répandue dans tous les domaines de l'écologie, est de comprendre le fonctionnement d'une population et ses réponses aux modifications de son environnement. On pourra alors, en utilisant les modèles élaborés, prédire ce fonctionnement à partir de quelques caractéristiques biologiques clefs.

Ainsi, pour expliquer les « décisions » que prennent les insectes parasites en matière de planning familial, et ultérieurement de prédire ces décisions pour une espèce dans un environnement donné, de plus en plus de chercheurs, sous l'influence de John Maynard-Smith, ont fait appel, depuis la fin des années 1970, à la théorie des jeux. Le raisonnement qu'ils ont adopté reprend la théorie darwinienne de l'évolution des espèces, qui postule que les contraintes de l'environnement subies par les êtres vivants constituent un ensemble de pressions sélectives auxquelles les populations doivent s'adapter pour survivre.

Supposons que la décision d'une femelle de déposer dans (ou sur) un hôte un certain nombre de descendants d'un certain sexe lui soit dictée par son patrimoine génétique, et supposons également qu'il existe, à ce niveau, une variation entre les patrimoines génétiques des différents individus composant une population donnée d'insectes. À une génération donnée, les femelles ayant un patrimoine génétique leur dictant une décision conduisant à la plus grande chance de produire des descendants eux-mêmes féconds (plus grande chance de transmettre leurs gènes à la génération suivante, c'est-à-dire plus grande valeur sélective) seront avantagées. La fréquence de ce patrimoine génétique sera donc plus élevée à la génération fille, et progressivement, au cours des générations, si les contraintes environnementales restent inchangées, la population va progressivement être envahie par ce variant génétique.

La meilleure décision, dans un contexte donné, est donc celle qui optimise cette valeur sélective. L'approche

est donc en effet essentiellement théorique, et les développements mathématiques correspondants renvoient à la théorie des jeux : jeux entre un individu (et donc son patrimoine génétique) et le reste de la population à laquelle il appartient. Par analogie, le terme de stratégies de reproduction est d'ailleurs souvent utilisé.

Combien de descendants une femelle parasite doit-elle pondre par hôte?

Dans les années 1940, un écologiste britannique, David Lack, s'est posé une question équivalente sur un modèle biologique analogue : la taille des couvées chez les oiseaux. Comme dans le cas des insectes parasites d'autres insectes, le nombre de descendants qu'une femelle peut pondre est limité par l'espace et la nourriture disponibles. Son idée a été que la sélection naturelle devait favoriser les tailles de couvée conduisant à une productivité maximale de descendants adultes par nid. Le modèle mathématique élaboré tenait compte de la viabilité

des descendants en fonction de leur nombre par nid. Cependant, la confrontation des données prédites par ce modèle avec des données observées chez plusieurs espèces de parasitoïdes montra que l'estimation du modèle de Lack était toujours nettement supérieure à celle observée.

Comment pouvait-on expliquer une telle différence? Pour Eric Charnov, de l'Université de Salt Lake City, le facteur clef est la vitesse : ce n'est pas une augmentation du nombre de descendants viables, comme le suggère le modèle de D. Lack, qui serait favorisée par la sélection naturelle, mais une augmentation de la vitesse d'acquisition de la capacité des femelles à contribuer génétiquement aux générations suivantes. Autrement dit, plus les femelles iraient vite pour produire une descendance viable et féconde, plus elles seraient avantagées.

Le modèle qu'il a mis au point, prenant donc en compte des paramètres temporels (temps nécessaire pour chercher et trouver un hôte, temps néces-

saire pour y pondre ses descendants), explique comment des nombres d'œufs déposés par hôte, inférieurs à ceux calculés par le modèle de D. Lack, sont favorisés par la sélection naturelle. Ce modèle prédit de plus que les tailles de couvée optimales doivent être d'autant plus importantes que le temps de recherche de l'hôte est élevé, et c'est ce qui est observé.

Par ailleurs, lorsque les hôtes rencontrés sont moins à même de permettre le développement des parasites (soit parce qu'ils sont plus petits ou d'un âge trop avancé, soit encore qu'ils aient déjà été précédemment parasités par d'autres femelles), le modèle de E. Charnov prédit que les femelles doivent y déposer moins de descendants, ce qui est effectivement observé.

Ce modèle apporte une explication relativement générale du nombre de descendants qu'une femelle parasite doit déposer par hôte. Cependant, certaines situations ne peuvent pas encore être expliquées par une telle approche théorique. Notamment, l'analyse de la



1. LES INSECTES PARASITES D'AUTRES INSECTES ne sont en fait pas de véritables parasites comme on en trouve chez les vertébrés : chez ces insectes, les stades larvaires se développent aux dépens des tissus de l'hôte attaqué dont émergera un adulte libre. C'est en raison de ce mode de développement particulier, qui conduit toujours à la mort de l'hôte, que ces insectes sont appelés parasitoïdes. Lorsqu'une femelle adulte (ici, une femelle de l'hyménoptère *Trichogramma*

brassicae de taille inférieure au millimètre) rencontre un hôte potentiel (ici, un œuf du papillon *Ephesia kuehniella*), elle doit «décider» combien de descendants elle doit y déposer, et quel sexe leur choisir. Les mécanismes qui interviennent dans ces «décisions» sont probablement adaptatifs, dans la mesure où ils ont été progressivement sélectionnés au cours des générations pour optimiser la capacité de ces insectes à contribuer génétiquement aux générations suivantes.

biologie de certaines espèces parasitoïdes a révélé des situations où le nombre de descendants déposés dans ou sur un hôte par une femelle diminuait au cours de la vie de celle-ci. Comment expliquer cette nouvelle donnée?

Pour répondre à cette question, Charles Godfray, de Silwood Park, en Angleterre, proposa que la sélection naturelle optimisait, dans certaines situations, non pas la productivité en descendants obtenue par hôte (modèle de Lack), ni la vitesse d'acquisition de valeur sélective par unité de temps (modèle de Charnov), mais la productivité en descendants par œuf déposé.

Ce modèle s'appliquerait notamment quand le nombre total d'œufs qu'une femelle peut produire est limité. Cette hypothèse est réaliste : une fraction importante des insectes parasites créent leur stock d'œufs aux stades larvaires et arrivent à l'âge adulte avec un nombre fixe d'œufs à pondre. Ainsi, lorsque la probabilité de survie des descendants décroît de manière monotone avec le nombre d'œufs se développant dans un hôte et que le nombre d'œufs qu'une femelle peut déposer est bien inférieur au nombre d'hôtes dont elle dispose, la plus grande chance de contribuer génétiquement à la génération suivante sera alors de ne pondre qu'un seul descendant par hôte.

En réalité, des situations intermédiaires apparaissent où les animaux sont progressivement sélectionnés pour pondre des tailles de couvée comprises entre celles qui maximisent la valeur sélective par œuf pondu et celles qui maximisent la valeur sélective par hôte attaqué. Notamment, une série de modèles mathématiques, élaborés en 1985 conjointement par l'équipe de C. Godfray et par une équipe de l'Université de Kyoto, au Japon, ont montré que le nombre optimal de descendants à produire par hôte dépendait de deux paramètres : le nombre N d'œufs à pondre dont une femelle dispose et la probabilité P de survie de cette femelle entre deux pontes successives.

Un nombre de descendants par hôte correspondant à une solution de Lack sera obtenu si N est grand par rapport à P . Si le risque qu'une femelle épuise son stock d'œufs avant sa mort augmente, le modèle prédit alors une diminution progressive du nombre d'œufs à déposer par hôte jusqu'à une situation ultime où la femelle ne devra déposer qu'un seul descendant par hôte. Ainsi, puisque le rapport N/P évolue avec l'âge de la femelle (puisque N diminue au cours de sa vie), ces modèles expliquent que la taille des couvées produites par une femelle diminue au cours de sa vie, tel que cela est observé en situation réelle.

Planning familial et conflit de générations

La situation peut se révéler plus délicate qu'il n'y paraît, car la taille optimale de la couvée, du point de vue de la mère pondreuse, peut être différente de la taille optimale de la couvée, du point de vue de ses descendants. Dans la majorité des cas, les larves qui se développent dans un hôte n'ont pas d'autre choix que de «subir» la décision maternelle. Cependant, chez certaines espèces de parasitoïdes solitaires (c'est-à-dire n'acceptant le développement que d'un seul individu par hôte), il peut se produire d'intenses luttes fratricides dans l'hôte lorsque deux descendants ou plus y sont déposés par une ou plusieurs femelles (les larves sont pourvues de puissantes mandibules de combat). Dans ce cas étonnant de conflit de générations, les descendants peuvent modifier les décisions de planning familial prises par leur mère.

La présence dans un hôte d'au moins une larve pareillement équipée empêche inéluctablement le développement de plus d'un descendant dans cet hôte ; ainsi, il est très probable que des parents produisant des larves munies de ces mandibules de combat n'auront pratiquement aucune chance de produire une taille de couvée supérieure à un, même s'ils en seraient par ailleurs avatagés selon les mécanismes et les modèles exposés ci-dessus. Il est vraisemblable que ce genre de situation n'est pas seulement hypothétique. En effet, une analyse des tailles de couvées produites par plus de 270 espèces du genre *Apanteles* (hyménoptères), publiée en 1987 par le Britannique A. LeMasurier, montre que 42 pour cent d'entre elles sont solitaires (développement d'un seul parasite par hôte) et 58 pour cent sont grégaires (développement de plus d'un parasite par hôte). Parmi les espèces grégaires, il existe une nette relation entre la taille des hôtes atteints et la taille des couvées, ce qui est prédit par le modèle de Charnov. En revanche, les espèces solitaires ont été trouvées sur des hôtes de tailles très différentes, y compris des hôtes qui pourraient permettre le développement des couvées les plus importantes des espèces grégaires.

Il semble exister là un mécanisme de régulation – combat entre les larves pourvues de mandibules – qui empêcherait les femelles d'augmenter le nombre de descendants par hôte. En supprimant ce facteur, on pourrait donc probablement «convertir» des espèces solitaires en grégaires. Cela a effectivement été réalisé chez une espèce d'un autre genre, *Brachymeria* : en utilisant du diflubenzéron, un insecticide qui inhibe la synthèse de chitine et qui empêche

donc le développement des mandibules de combat, une équipe du New Jersey, aux États-Unis, a pu, en 1985, obtenir jusqu'à 14 descendants par hôte, alors que cette espèce, naturellement solitaire, n'en produit habituellement qu'un seul.

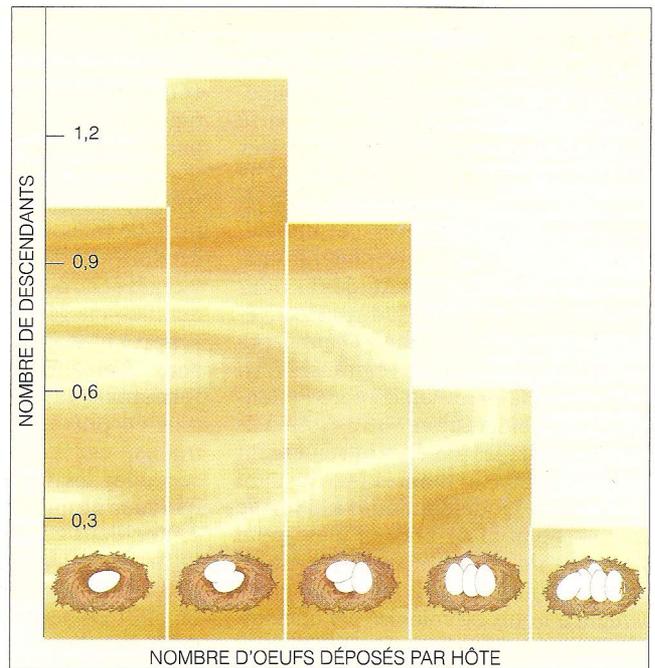
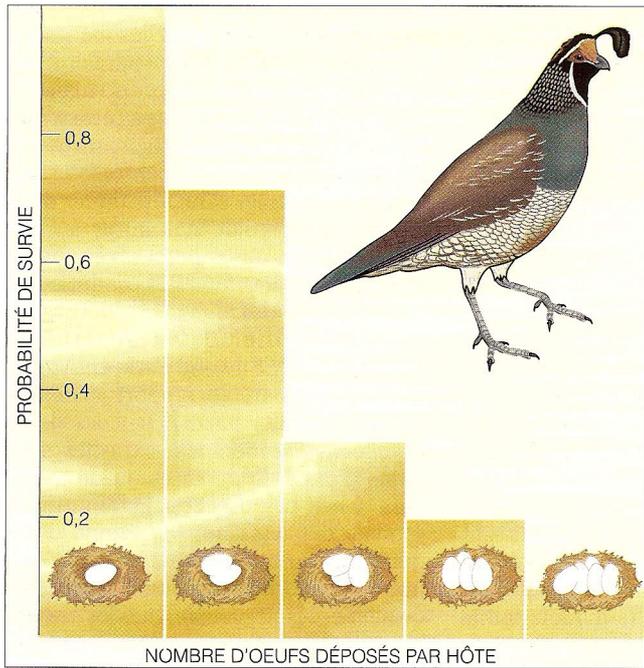
Quel sexe choisir pour sa descendance?

La question est à présent : quelle proportion de mâles et de femelles une femelle doit-elle pondre pour optimiser sa capacité à transmettre ses gènes aux générations suivantes? Avant de voir ce qui se passe dans le cas particulier des insectes parasitoïdes, examinons comment ce problème a été étudié pour l'ensemble des espèces ayant une reproduction sexuée.

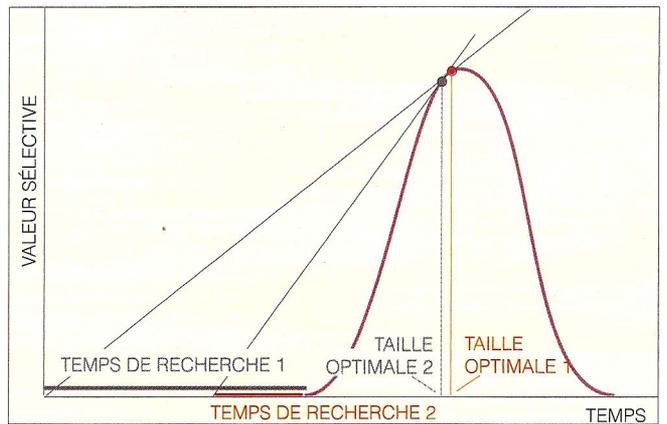
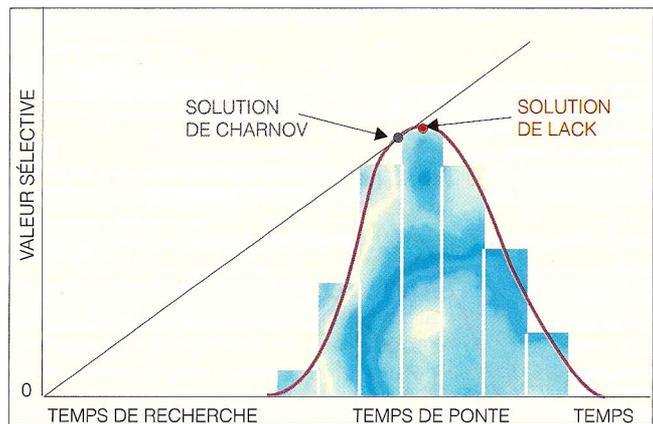
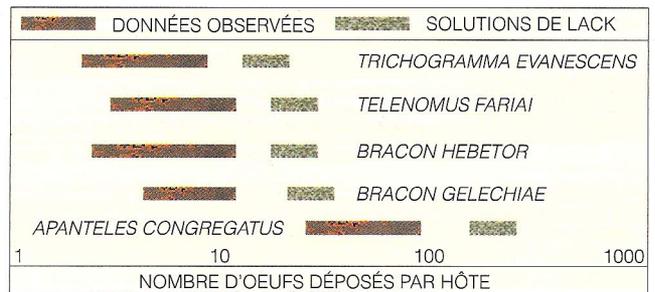
Dès 1930, le célèbre généticien R. Fisher chercha les conditions qui optimisent la valeur sélective de chaque femelle : Fisher a montré que, dans une population où les croisements se font au hasard, la proportion mâle/femelle que les femelles doivent produire pour maximiser la transmission de leurs gènes correspond à la production de 50 pour cent de mâles et 50 pour cent de femelles, valeur voisine de celle trouvée dans les populations de nombreuses espèces. Cependant, chez la grande majorité des espèces d'insectes parasitoïdes, les populations sont constituées de plus de 80 pour cent de femelles et 20 pour cent de mâles. Le modèle de Fisher se montre donc, dans le cas de ces insectes, insuffisant pour expliquer les fréquences observées, et d'autres mécanismes sont à rechercher.

La parthénogenèse autorise les femelles parasites à choisir la proportion de mâles et de femelles. Mais quels mécanismes sélectifs les conduisent-elles à être avatagées en adoptant un tel déséquilibre mâles/femelles? L'explication la plus intéressante et la plus vraisemblable a été proposée en 1967 par l'Américain W. Hamilton : l'idée est que l'hypothèse de Fisher d'un croisement au hasard des individus dans une population n'était plus vérifiée dans le cas d'insectes parasites d'autres insectes ; dans la nature, les hôtes sont souvent concentrés en petits groupements (de quelques individus à quelques dizaines d'individus) isolés et distants, colonisés par quelques femelles parasites seulement.

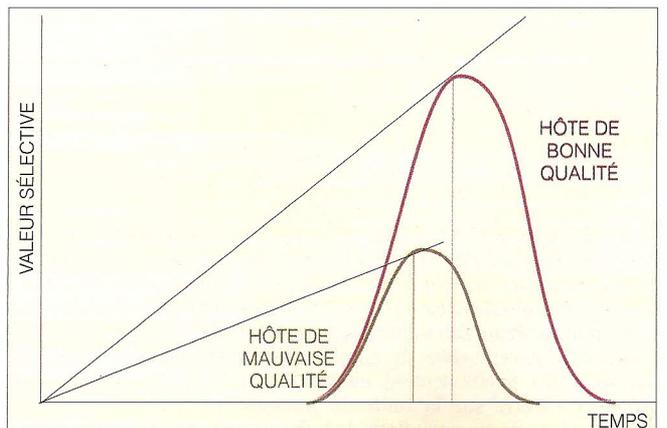
En outre, il n'est pas rare de constater que les descendants mâles émergent légèrement avant les femelles et les attendent pour les féconder ; ensuite seulement, ces femelles partent à la recherche de nouveaux hôtes à attaquer. Du fait que le nombre de femelles qui colonisent un groupement d'hôtes est généralement faible, les croisements ne



2. NOMBRE D'ŒUFS DÉPOSÉS par un oiseau, ici une caille, dans chaque hôte : dans le modèle de Lack, la probabilité de survie d'un individu d'une couvée est fonction du nombre d'œufs de cette couvée (*en haut, à gauche*). Cette fonction est décroissante en raison d'une intense concurrence pour la nourriture. Le nombre total de descendants émergents par hôte est égal au produit du nombre de descendants par leur probabilité de survie (*en haut, à droite*). On calcule alors, en fonction de ces données, le nombre d'œufs optimal, c'est-à-dire celui qui optimise le nombre de descendants par nid. Chez les insectes parasites d'insectes, cette estimation est toujours supérieure aux données (*ci-contre*) observées par C. Godfray, à Silwood Park, et ce modèle de base a dû être affiné (*voir la figure 3*).



3. EN PRENANT EN COMPTE LE TEMPS, le nombre optimal d'œufs déposés est calculé différemment (modèle de Charnov). On suppose que le temps nécessaire pour pondre dans un hôte est proportionnel au nombre d'œufs pondus. Le nombre optimal de descendants est calculé en maximisant la vitesse d'acquisition de valeur sélective (*en haut à gauche*). Ce nombre dépend alors du quotient : nombre de descendants produits par hôte / (temps de recherche d'un hôte, plus temps de ponte). Cet optimum est obtenu graphiquement : c'est l'abscisse du point de contact de la tangente à la courbe représentant la valeur sélective en fonction du nombre d'œufs. La taille optimale des couvées produites, inférieure à celle prévue par le calcul de Lack, est d'autant plus faible que le temps de recherche d'un hôte l'est également (*en haut à droite*), et d'autant plus forte (*ci-contre*) que les hôtes attaqués présentent une meilleure qualité nutritive (paramètre qui modifie la courbe de valeur sélective). Cette prévision est confirmée par l'observation.



se font plus au hasard, mais entre descendants fortement apparentés. Dans ce cas, si n femelles colonisent un groupement d'hôtes, W. Hamilton a montré que la proportion optimale de mâles sera $(n-1)/2n$. Lorsqu'une seule femelle colonise un groupement d'hôtes, elle ne devrait produire, d'après ce modèle, aucun mâle. De manière plus réaliste, elle doit pondre juste assez de fils pour féconder ses filles, c'est-à-dire effectivement très peu, car les mâles sont capables de s'accoupler de nombreuses fois.

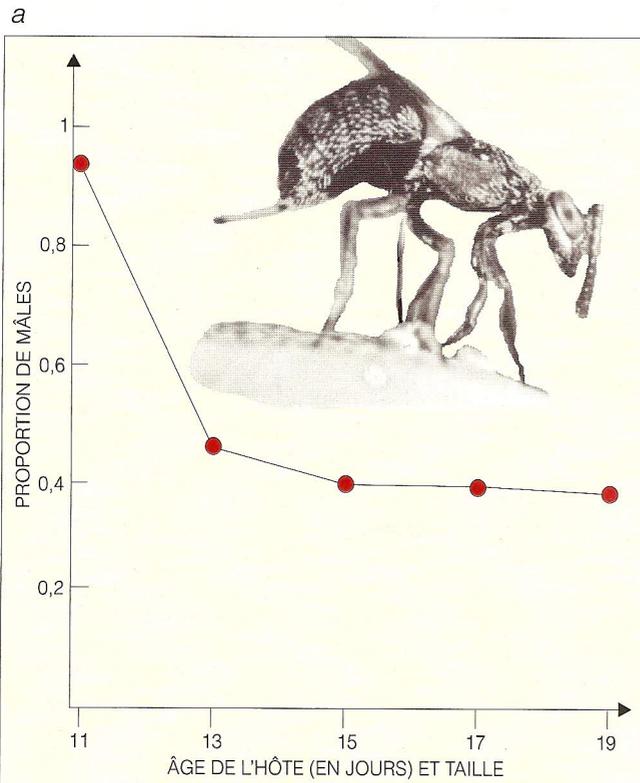
Ce modèle prend en compte l'intensité de la compétition entre les mâles pour féconder les femelles qui émergent d'un groupement d'hôtes. Le résultat prédit par ce modèle, aujourd'hui vérifié chez un nombre de plus en plus grand d'espèces de parasitoïdes, est logique. En effet, considérons le cas où un groupement d'hôtes est colonisé par un nombre faible de femelles. Si celles-ci produisent une proportion trop forte de fils, ces derniers seront en forte compétition pour féconder les filles (certains même ne pourront pas s'accoupler), et le «coût» nécessaire à leur production (énergie et temps investi par leur mère)

ne sera pas suffisamment rentabilisé en terme de contribution génétique aux générations suivantes. Une telle éventualité ne pourra donc pas être favorisée par la sélection naturelle. Inversement, si dans le même cas les mères fondatrices produisent une proportion trop forte de filles, celles-ci, faute d'un nombre suffisant de mâles, risquent de rester vierges et ne pourront donc pas produire de filles à la génération suivante. Un tel «choix» n'est donc pas non plus avantageux. Lorsque le nombre de femelles fondatrices augmente, il devient alors de plus en plus rentable de produire des mâles, car ceux-ci pourront alors féconder les filles des femelles autres que leur propre mère. Cela peut représenter, dans ce cas, un moyen suffisant de transmettre son patrimoine génétique aux générations suivantes, et c'est en effet ce que prédit le modèle initial de Fisher.

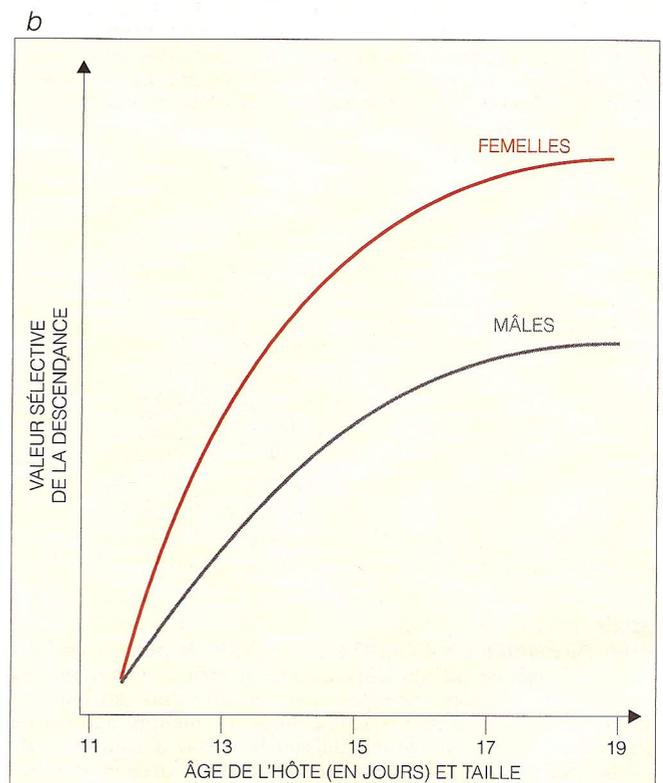
L'absence de structure de croisements au hasard, qui est à la base du modèle de Hamilton, est directement liée à la structuration spatiale des hôtes disponibles. Le modèle théorique de Hamilton décrit donc un mécanisme qui

explique les raisons pour lesquelles les populations d'insectes parasitoïdes adapteraient la proportion mâle/femelle de leurs descendants à cette structure spatiale particulière de leurs hôtes. Il est donc légitime de penser que des variations dans les caractéristiques de la répartition spatiale des hôtes auront indirectement des répercussions sur la proportion mâles/femelles produite par leurs parasitoïdes.

Pour vérifier cette hypothèse, Jeff Waage, de Silwood Park, en Angleterre, a comparé le rapport mâles/femelles produits par 31 espèces de la famille des scélionidés, parasites solitaires d'œufs de punaises ou de papillons. Chez ces espèces, la répartition spatiale des œufs hôtes présente d'importantes variations d'une espèce hôte à une autre : certaines pondent leurs œufs de manière isolée, et éloignés les uns des autres ; d'autres déposent leurs œufs en groupes d'effectif plus ou moins réduit ; d'autres enfin les déposent en larges plaques pouvant atteindre 1 000 œufs. Les descendants des espèces attaquant des œufs isolés doivent très probablement se disperser avant de trouver un parte-



4. LE POURCENTAGE DE MÂLES dans la descendance des femelles du braconide *Heterospilis prosopoidis*, parasite des larves d'un charançon, dépend de l'âge, c'est-à-dire de la taille de l'hôte. Les femelles pondent en effet préférentiellement leurs fils dans les petits hôtes et leurs filles dans les grands (a). Ce phénomène, qui est également observé chez de nombreuses autres espèces d'insectes parasites, est probablement adaptatif. La taille de l'hôte a une influence directe sur la taille du parasite qui en émerge, et les répercussions de ces variations de taille sur la capacité de reproduc-



tion des adultes sont souvent plus prononcées chez les femelles que chez les mâles. Une femelle de grande taille pourra pondre, par exemple, dix fois plus de descendants qu'une femelle de petite taille, alors qu'un mâle de grande taille ne pourra, par exemple, féconder que trois fois plus de femelles qu'un mâle de petite taille. Dans ce cas, il est avantageux pour les mères de déposer leurs fils dans les petits hôtes, et leurs filles dans les grands. C'est probablement en raison de cet avantage qu'un tel comportement a été sélectionné et qu'il est observé aujourd'hui.

naire sexuel. Dans ce cas, les croisements peuvent être considérés comme étant au hasard, et une proportion mâles/femelles de 50:50 est à prévoir. Dans le cas des espèces attaquant des groupements d'hôtes de faible effectif, peu de femelles (et même parfois une seule) suffisent à les parasiter totalement. Ici donc, conformément au modèle de Hamilton, une proportion mâles/femelles très en faveur des femelles est attendue. Enfin, de nombreuses femelles sont nécessaires pour parasiter les groupements importants d'hôtes, et les croisements entre leurs descendants peuvent être considérés comme aléatoires. Un nombre équilibré de mâles et de femelles doit donc être produit dans ce cas. Les mesures recueillies par J. Waage correspondent de manière assez étonnante avec ces résultats théoriques. Cela suggère donc que le modèle de concurrence locale entre mâles, élaboré par Hamilton, est un moyen d'expliquer la production d'une proportion déséquilibrée en faveur des femelles, telle qu'elle est observée chez de nombreuses espèces d'insectes parasites (voir l'encadré).

Cependant, cette approche théorique s'est révélée parfois insuffisante pour expliquer certaines situations observées au laboratoire ou dans la nature. Notamment, il a souvent été constaté, toutes choses égales par ailleurs, que les femelles parasites de certaines espèces préféraient déposer leurs filles dans (ou sur) les hôtes de grosse taille et leurs fils dans (ou sur) ceux de petite taille. Comment expliquer alors un tel comportement ?

Dans les années 1980, E. Charnov a tenté de comprendre l'influence de la taille des hôtes, qui présente souvent une variabilité notable, sur la proportion des sexes que les femelles parasites y déposaient. Puisque la taille de l'hôte attaqué est en liaison directe avec la quantité de ressource nutritive disponible pour la larve de parasite qui s'y développe, l'adulte qui émergera d'un petit hôte sera souvent de petite taille ; celui qui émergera d'un gros hôte sera d'une taille plus grande. Or, bien souvent, les répercussions de ces variations de taille sur les capacités de reproduction des adultes ne sont pas les mêmes pour une femelle ou pour un mâle : une femelle de grande taille pourra pondre, par exemple, dix fois plus de descendants au cours de sa vie qu'une femelle de petite taille, alors qu'un mâle de grande taille ne pourra, par exemple, féconder que trois fois plus de femelles qu'un mâle de petite taille. Dans ce cas, E. Charnov a montré qu'il était avantageux pour les femelles de pondre leurs filles dans les gros hôtes et leurs fils dans

les petits. Il est donc vraisemblable qu'un tel comportement ait été sélectionné au cours des générations pour être observé aujourd'hui. En fait, E. Charnov a montré, cette fois-ci expérimentalement au laboratoire, que les femelles estimaient la taille des hôtes qu'elles rencontraient, non pas de manière absolue, mais relativement à la taille de l'ensemble des hôtes dont elles disposent. Ainsi, des hôtes de taille moyenne reçoivent plus de filles s'ils sont en présence d'hôtes petits et reçoivent en revanche plus de mâles s'ils sont présentés aux femelles simultanément avec de gros hôtes.

Depuis, E. Charnov a généralisé cette approche théorique à l'effet de variations de la qualité nutritive des hôtes autres que celles découlant de variations de leur taille. Il est notamment possible de prédire, avec ce modèle, qu'il est avantageux pour une femelle de déposer plutôt des mâles dans des hôtes déjà parasités par d'autres femelles, ce qui est observé dans la nature.

Tous les modèles, hypothèses et résultats présentés supposent que les femelles sont capables, grâce à l'utilisation de la parthénogenèse, de produire, dans un environnement donné, un rap-

port de sexes particulièrement précis. Une description statistique fine de la ponte de femelles de plusieurs espèces de parasites parmi leurs hôtes, réalisée par R. Green, de l'Université du Minnesota, a effectivement montré que les femelles parasites étaient souvent capables de «choisir» les fréquences mâles/femelles bien plus précisément que celles que l'on obtiendrait à partir d'un processus aléatoire (en jouant à pile ou face pour déterminer le sexe de chaque descendant, par exemple). Les femelles utilisent donc des mécanismes pour déterminer précisément le nombre optimal de fils et de filles qu'elles doivent pondre. Quels peuvent être ces mécanismes ?

Comment les femelles déterminent le sexe de leurs descendants

Tâchons de répondre à cette question en reprenant le modèle de concurrence locale entre mâles élaboré par W. Hamilton. Ce modèle prédit une augmentation de la proportion de mâles dans la descendance lorsque le nombre de femelles sur un groupement d'hôtes augmente. La question est alors : comment les femelles modifient-elles la

OPTIMISATION DES PROPORTIONS MÂLES/FEMELLES POUR LA TRANSMISSION GÉNÉTIQUE

Quelle est, pour les femelles composant une population d'insectes parasites *A*, la proportion optimale de mâles et de femelles qu'elles doivent produire pour maximiser de manière stable la transmission de leur patrimoine génétique ?

Ces femelles *A*, pourrait-on penser, devraient avoir presque uniquement des descendants femelles et, comme les mâles peuvent féconder beaucoup de femelles, un petit nombre seulement de descendants mâles pour les féconder. Ce raisonnement est inexact, car, comme il n'y a pas beaucoup de mâles, il est probable que, si une femelle «étrangère» *B* pondant beaucoup de mâles survient, ses fils féconderont la majorité des femelles *A*, et le patrimoine génétique de la population *A* risquera de disparaître... Ce raisonnement peut être tenu dans l'autre sens, et l'on montre alors qu'une trop grande proportion de mâles dans la population *A* sera désavantageuse si une femelle «étrangère» *B*, pondant beaucoup de filles, survient... On comprend alors que l'optimum, pour transmettre idéale-

ment son patrimoine génétique, sera atteint avec une descendance moitié mâle moitié femelle, si les croisements entre les individus se font au hasard. Cette stratégie est évolutivement stable.

Or, dans la majorité des espèces de parasitoïdes, la proportion de femelles dépasse 50 pour cent. Ce déséquilibre s'explique si l'on prend en compte les croisements entre individus apparentés. Les hôtes de ces insectes parasitoïdes sont souvent concentrés en petits agrégats isolés et distants, colonisés par quelques femelles seulement, et les croisements entre les descendants issus de ces femelles se font entre individus apparentés. Dans ce cas, si *n* femelles colonisent un groupement d'hôtes, le pourcentage optimal de mâles est égal à $(n-1)/2n$. Lorsque le nombre *n* de femelles est faible, le pourcentage de femelles est bien supérieur à 50 pour cent, et lorsque le nombre de femelles fondatrices augmente, les croisements entre descendants apparentés sont plus rares. On se rapproche alors de la proportion 50:50.

proportion mâles/femelles en fonction de leur densité sur un groupement d'hôtes? Plusieurs analyses expérimentales ont suggéré des réponses à cette question. Il semble notamment que les femelles peuvent augmenter la proportion de leurs descendants mâles en fonction du nombre de contacts physiques lors de rencontres avec les autres femelles sur les hôtes. Elles peuvent également, dans certains cas, modifier leur comportement selon les signaux chimiques (odeurs) laissés par les autres femelles, et ce grâce à des récepteurs particuliers situés au niveau des antennes.

Il existe un autre mécanisme, indépendant des deux précédents, qui présente un intérêt particulier par sa simplicité et son efficacité : les femelles pondraient leurs fils et leurs filles dans un ordre déterminé. Ainsi, J. Waage a pu montrer que les femelles de trichogrammes (hyménoptère chalcidien) commençaient par exemple leur séquence de ponte par des mâles, puis pouvaient des femelles. Lorsque le nombre de femelles sur un groupement d'hôtes augmente, le nombre moyen d'œufs déposés par femelle diminue. Or, puisque les mâles sont pondus préférentiellement au début, leur proportion s'en trouve indirectement augmentée. Ce mécanisme permet donc aux femelles de produire une proportion mâles/femelles optimale, quel que soit le nombre de consœurs présentes sur un groupement d'hôtes. Dans ce cas, pondre des mâles en début de séquence devient un comportement adaptatif, et il est donc très probable qu'un tel comportement a été sélectionné au cours des générations.

La génétique des décisions du planning familial

L'essentiel des raisonnements exposés présente les décisions du planning familial (nombre et sexe des descendants) comme des décisions optimales progressivement mises en place par la sélection naturelle. L'approche utilisée (maximisation de la valeur sélective des femelles) permet de mieux comprendre, et éventuellement de prévoir, ce qui se passe dans la nature. Toutefois, la base d'une telle approche théorique réside dans l'existence, au sein des populations étudiées, de variations dans les patrimoines génétiques qui déterminent les «décisions» prises par les femelles. C'est en effet l'existence de variations, entre les individus, des nombreux gènes actifs de ce patrimoine qui va régulièrement offrir à la sélection naturelle une panoplie de comportements différents, parmi lesquels les plus adaptés seront favori-

sés. Il est indispensable que l'existence de ces variations génétiques puisse être démontrée pour établir le lien nécessaire entre l'approche théorique et le fonctionnement réel des populations dans la nature. C'est l'un des principaux objectifs de recherche de notre laboratoire à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) d'Antibes, et cela dans le but de quantifier à la fois ces variations et le poids que peut avoir la sélection naturelle sur celles-ci dans l'optimisation des comportements constatés aujourd'hui.

C'est ainsi que, dans une population de trichogrammes, parasites d'œufs de papillons, nous avons montré que, pour chacune des deux questions clefs du planning familial (nombre et sexe des descendants), il existe en effet d'importantes variations d'ordre génétique d'un individu à un autre.

En comparant statistiquement plusieurs familles prises au hasard dans la population à analyser, nous avons montré qu'il existe une forte variation, de nature génétique, du nombre moyen d'œufs que les femelles déposent dans les hôtes qui leur sont offerts. Certains patrimoines génétiques conduisent les femelles à prendre la décision de déposer peu de descendants par hôte ; d'autres, dans la même population, les conduisent à en déposer un nombre plus important.

Pour ce qui est du choix des sexes dans la descendance, nous avons repris les analyses de J. Waage sur l'ordre dans lequel les femelles déposent leurs fils et leurs filles, et nous avons mis au point une méthode statistique afin de permettre une quantification de cet ordre dans les fratries produites par les femelles. Grâce à cette méthode, nous avons montré qu'il existe une très forte corrélation entre la manière dont une série de femelles et leurs filles organisent la séquence des sexes dans leur descendance. Cette corrélation montre l'existence d'une forte transmission génétique de ce caractère complexe d'une génération à la suivante.

Ces variations de nature génétique ont été, et sont encore, très probablement impliquées dans les mécanismes sélectifs qui conduisent progressivement à une optimisation des décisions prises par les femelles en matière de planning familial. C'est sur l'existence de telles variations que l'approche théorique examinée dans cet article prend toute sa valeur.

Les perspectives de telles recherches sont importantes. En effet, en ce qui concerne le trichogramme, par exemple, l'INRA d'Antibes a entre autres pour mission de résoudre les problèmes scientifiques liés à la production de plu-

sieurs milliards d'individus par an, individus qui seront relâchés à raison de 300 000 par hectare pour lutter contre la pyrale du maïs. Nous savons que, dans les élevages, les femelles pondent souvent trop de descendants par hôte (on parle alors de superparasitisme), et cela peut conduire, en raison d'une compétition pour la nourriture entre les larves, à une baisse du potentiel de destruction des adultes une fois que ceux-ci ont été relâchés. De plus, seule la production de femelles nous intéresse, puisque ce sont elles seulement qui détruisent le ravageur contre lequel on désire lutter. Il serait donc fort utile, pour ce qui est de la gestion du planning familial, de pouvoir modifier le comportement des insectes que nous produisons, et ce à notre avantage. Pour réaliser cette modification, il est important que de telles recherches puissent être menées et approfondies. De nombreux mécanismes restent à découvrir sur les modalités de la gestion d'une production optimisée d'une descendance par ces insectes en réponse à un contexte environnemental donné. Une compréhension plus complète de ces mécanismes ne manquera pas de nous être utile pour assurer dans les meilleures conditions possible la production industrialisée de ces insectes au mode particulier de reproduction.

Éric WAJNBERG est chercheur dans le Département de Zoologie de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) à Antibes.

E.L. CHARNOV, *The Evolution of Sex Allocation*, Princeton University Press, 1982.

J. MAYNARD-SMITH, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, 1982.

J.K. WAAGE, *Family Planning in Parasitoids : Adaptive Patterns of Progeny and Sex Allocation*, in *Insect Parasitoids*, sous la direction de J.K. Waage et D.J. Greathead, pp. 63-95, Academic Press, Londres, 1986.

H.C.J. GODFRAY, *The Evolution of Clutch Size in Invertebrates*, in *Evolutionary Biology*, vol. 4, pp. 118-154, Oxford Surveys, 1987.

E. WAJNBERG, J. PIZZOL et M. BAULT, *Genetic Variation in Progeny Allocation in Trichogramma maidis*, in *Ent. Exp. Appl.*, vol. 53, pp. 177-187, 1989.

E. WAJNBERG, *Genetic Variation in Sex Allocation in a Parasitic Wasp. Variation in Sex Pattern Within Sequences of Oviposition*, in *Ent. Exp. and Appl.*, vol. 69, pp. 221-229, 1993.