

## Présentation du système étudié et outils expérimentaux utilisés

sera par conséquent sélectionnée au cours de l'évolution, aux dépens des autres stratégies. Ceci est vrai pour les stratégies comportementales comme pour tout autre trait phénotypique influençant la fitness.

L'exemple de la phalène du bouleau (*Biston betularia*) en Angleterre illustre bien ce concept. Chez cette espèce, il existe deux morphes : un morphe de couleur claire (*insularia*, blanc taché de noir) et un morphe de couleur plus foncée (*carbonaria*, presque entièrement noir). Vers la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, le morphe *carbonaria* est devenu majoritaire dans les régions industrialisées de Grande-Bretagne, représentant plus de 90% de l'espèce. A partir des années 1950, le phénomène a commencé à s'inverser, avec de plus en plus une proportion importante d'*insularia* dans la population (Cook, 2000). Ce phénomène peut être relié à la présence de pollution d'origine industrielle. Au moment de l'industrialisation de la région, des dépôts de résidus de la combustion du charbon ont assombri l'écorce des bouleaux. Le morphe *carbonaria*, de couleur plus sombre, possédait alors un avantage adaptatif sur *insularia* qui lui, était moins bien camouflé dans son environnement et donc plus aisément repéré par des prédateurs. Lors de la deuxième moitié du 20<sup>ème</sup> siècle, avec la volonté de réduire la pollution, les arbres ont retrouvé leurs couleurs d'origine. Le morphe *insularia* étant mieux adapté à ce nouvel environnement, sa fréquence a de nouveau augmentée dans la population (Cook et al., 1986). Cet exemple illustre bien le fait qu'un phénotype considéré seul ne peut en rien prédire la conséquence qu'il pourra avoir sur la fitness, cela dépend de l'environnement dans lequel il s'exprime. C'est pourquoi, notamment dans des environnements changeants, il peut y avoir différentes stratégies employées par des individus d'une même population sans pour autant que l'une puisse être considérée comme plus adaptée qu'une autre. Tout dépend du contexte dans laquelle elle est employée.

De la même façon, différentes stratégies peuvent s'exprimer dans une population en fonction du statut et de l'état physiologique de l'individu (âge, taille, réserves énergétiques, statut social...). C'est le cas par exemple en ce qui concerne l'accouplement de la libellule *Calopteryx maculata*. Chez cette espèce, les mâles peuvent adopter deux stratégies différentes. Certains possèdent un territoire qu'ils défendent. D'autres restent aux frontières de ces territoires dans l'attente qu'une femelle passe à proximité afin de s'accoupler avec (Forsyth & Montgomerie, 1987). Les mâles appartenant à cette deuxième catégorie sont en général d'anciens mâles territoriaux. Cette stratégie dite conditionnelle dépend ainsi à la fois de l'âge du mâle mais également de la densité de la population. Lorsque la compétition devient plus intense, les mâles les plus vieux, qui ne peuvent plus défendre leur territoire,

adoptent cette stratégie alternative afin de prolonger leurs vies reproductives (Forsyth & Montgomerie, 1987).

La fitness traduit les capacités d'un individu à se reproduire, donc plus généralement à transmettre ses gènes et selon la théorie du gène égoïste de Dawkins (1976), la sélection naturelle s'applique à l'échelle du gène, l'organisme n'étant qu'un « véhicule » permettant aux gènes de se disperser. Or, un organisme transmet ses gènes non seulement par sa propre reproduction, mais également par la reproduction des individus qui lui sont génétiquement apparentés. Il s'agit là du concept d'« **inclusive fitness** » (Hamilton, 1964; West et al., 2007b), particulièrement important chez les insectes sociaux, où tous les individus d'une même colonie sont apparentés (Oster & Wilson, 1979; Boomsma & Franks, 2006). Même chez les espèces non sociales il pourra être important de favoriser la fitness d'individus apparentés (West et al., 2007a), tout du moins en ce qui concerne les descendants. En effet, comme nous l'avons vu précédemment, l'une des composantes de la fitness correspond à la probabilité de survie jusqu'au stade adulte. Il est donc important pour un individu que ses descendants survivent jusqu'à ce qu'ils soient en âge de se reproduire à leur tour. Différentes stratégies ont ainsi pu se mettre en place dans le règne animal, allant du choix du site de ponte aux soins apportés aux jeunes.

Lorsqu'on étudie les stratégies comportementales, on se focalise souvent sur un type de comportement. Cependant, en milieu naturel, un animal doit généralement faire face à des contraintes différentes en même temps. Il arrive parfois que ces contraintes exigent des adaptations comportementales opposées pour adopter des stratégies optimales. On parle alors de **compromis évolutif** (ou **trade-off** en anglais). L'individu doit par conséquent ajuster de manière adaptative les valeurs de différents traits ou caractères qui ne peuvent pas être optimisés simultanément en réponse aux différentes contraintes (Danchin et al., 2005). Pour illustrer ce concept, prenons l'exemple du compromis entre alimentation et évitement des prédateurs. Lorsqu'ils explorent leur environnement à la recherche de nourriture, les animaux sont plus exposés à la prédation que lorsqu'ils sont dans un refuge par exemple. L'augmentation du risque de prédation peut également être liée à une baisse de vigilance due au comportement exploratoire. Ils se trouvent donc confrontés à un compromis entre s'alimenter et être confrontés à un risque de prédation ou bien rester vigilant aux prédateurs mais ne pas rechercher de nourriture. La décision pourra alors être modulée à la fois par des facteurs environnementaux comme le risque de prédation (présence ou non de prédateurs, nombre de prédateurs...) et des facteurs endogènes comme le stock de réserves nutritives. La larve de l'Ephéméroptère *Baetis tricaudatus* qui vit en milieu aquatique, reste par exemple

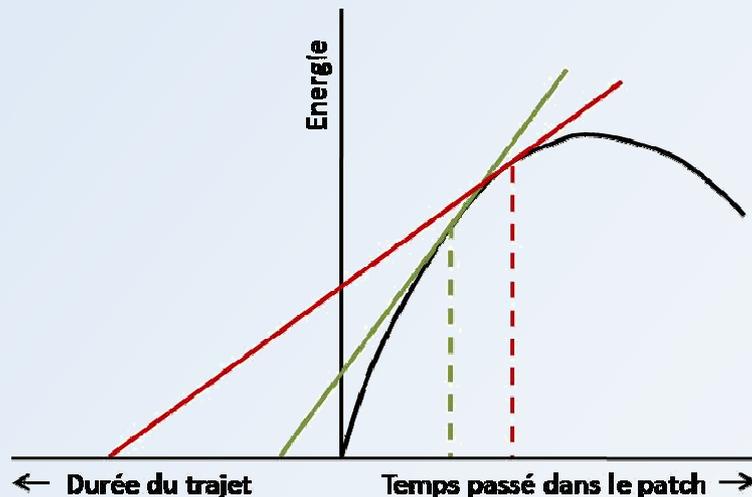
moins longtemps en surface en présence de son prédateur (chabot tacheté, *Cottus bairdii*) mais accepte un plus fort risque de prédation lorsque la nourriture est abondante ou lorsqu'elle a été préalablement privée de nourriture (Kohler & McPeck, 1989). Par opposition, les larves de *Glossosoma nigrrior* ne répondent pas à la présence de ce prédateur, mais adaptent leur comportement en fonction de la disponibilité en nourriture et de leur propre niveau de satiété (Kohler & McPeck, 1989). De la même manière, on peut avoir un compromis entre survie et reproduction. Chez certains insectes les femelles s'orientent préférentiellement vers les mâles en fonction de leur chant (Snedden & Greenfield, 1998). Le succès reproducteur des mâles dépend donc des caractéristiques de leur chant (amplitude, taux de pulses...) (Greig & Greenfield, 2004). Cependant, les prédateurs (Greenfield & Baker, 2003) et parasitoïdes (Lehman & Heller, 1998) qui s'attaquent à eux les localisent généralement grâce à ces signaux acoustiques. Les mâles de ces espèces doivent donc moduler leur chant en fonction du risque de prédation et de leur probabilité de s'accoupler.

L'écologie comportementale vise à comprendre comment les comportements contribuent à la survie et à la reproduction des organismes d'un point de vue écologique (Krebs & Davies, 1993). Plus précisément, l'écologiste comportemental cherche à comprendre comment une stratégie comportementale utilisée par une espèce a pu être conservée au cours de l'évolution, en d'autres termes, comment cette stratégie permet aux individus de cette espèce de maximiser leur fitness. Pour répondre à cette question, il est possible d'évaluer soit directement l'impact de la stratégie observée sur la fitness de l'organisme en termes de succès reproducteur ou de survie, soit de quantifier les coûts et bénéfices relatifs à l'utilisation de cette stratégie. Une stratégie comportementale pourra être considérée comme optimale lorsqu'elle maximise les bénéfices à moindre coût. Une autre approche, plus théorique cette fois, consiste à déterminer mathématiquement comment, dans une situation donnée et sous certaines contraintes, un animal devrait se comporter pour maximiser sa fitness (voir planche 1). De nombreuses théories reposant sur des **modèles mathématiques** ont ainsi pu voir le jour (Hamilton, 1967; Charnov, 1976a; Parker & Stuart, 1976; Mangel & Clark, 1988). La plupart de ces modèles ont ensuite pu être testés (et souvent validés) expérimentalement. L'écologie comportementale essaie de répondre plus précisément aux questions : *Pourquoi un organisme adopte-t-il tel comportement ? Quelle est la fonction de ce comportement ?* Une autre approche consiste à s'intéresser aux causes proximales des comportements en étudiant le comportement d'un point de vue mécanistique, à travers les facteurs environnementaux et endogènes à l'origine du comportement. Cette approche revient à répondre aux questions suivantes : *Comment ce comportement a-t-il pu être déclenché ?*

*Quels facteurs sont à l'origine de ce déclenchement ?* Ces deux approches complémentaires permettent d'avoir une vision globale d'un comportement en répondant à la fois au *pourquoi* et au *comment* (Krebs & Davies, 1997).

### Planche 1 - Un exemple de modèle utilisé pour prédire l'optimalité d'une stratégie : la Théorie du Fourrage Optimal

La Théorie du Fourrage Optimal (Optimal Foraging Theory) développée par Charnov (1976a) et reprise par Stephens et Krebs (1986) prédit la durée optimale d'exploitation d'une ressource. Imaginons un environnement dans lequel la ressource (de la nourriture par exemple) est disposée en patchs. Le trajet entre les différents patchs est coûteux à la fois en temps et en énergie. Lorsqu'un individu arrive dans un patch de nourriture, il va commencer à consommer cette nourriture, et au fur et à mesure qu'il la consomme, la ressource va s'épuiser. Après un certain temps d'exploitation, il pourra ainsi être avantageux de quitter le patch pour un patch voisin qui disposera d'une plus grande quantité de nourriture. La Théorie du Fourrage Optimal permet de prédire à partir de quel moment il est intéressant de changer de patch et montre que celui-ci dépend non seulement de la qualité du patch mais également de la durée de trajet pour rejoindre un patch voisin (**Figure 1**).



**Figure 1** Théorie du fourrage optimal. Le temps optimal d'exploitation d'un patch dépend de la durée de trajet entre ce même patch et un patch voisin. Un temps de trajet long (rouge) induit de rester plus longtemps dans le patch que pour un trajet court (vert). D'après Stephens & Krebs (1986).

## Interactions entre individus : notion de compétition

La Théorie du Fourrage Optimal (voir planche 1), tout comme d'autres modèles, prédit la stratégie optimale d'exploitation d'une ressource par un individu seul dans son environnement. Or, dès lors que plusieurs individus exploitent la même ressource et que celle-ci se trouve être en quantité limitée, ils entrent en **compétition**. Ainsi, la stratégie optimale employée par un individu pourra dépendre des stratégies employées par les autres individus (Maynard Smith, 1974).

La compétition peut apparaître aussi bien entre individus de la même espèce qu'entre individus d'espèces différentes. Lorsque les individus appartiennent à la même espèce, on parle de compétition intraspécifique. C'est notamment le cas lorsque plusieurs mâles (les compétiteurs) s'affrontent pour l'accès à une femelle (la ressource). Lorsque les compétiteurs appartiennent à deux espèces différentes, il s'agit alors de compétition interspécifique. C'est par exemple le cas de deux espèces de prédateurs s'attaquant à la même proie.

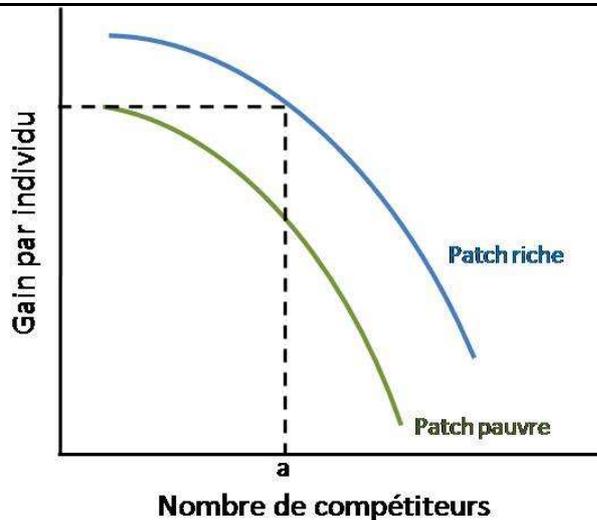
### *Compétition par exploitation*

La compétition peut s'exprimer de différentes manières. La première catégorie de compétition, la plus simple, se produit lorsque les individus n'interagissent pas directement entre eux. Chaque individu diminue la quantité de ressources disponibles pour les autres du simple fait de son exploitation. Il s'agit de la **compétition par exploitation** (Krebs & Davies, 1993). Plus le nombre de compétiteurs augmente, et plus la quantité de ressources disponibles pour chaque individu diminue. Prenons l'exemple d'un environnement composé de deux patches<sup>1</sup> de nourriture. Imaginons que ces deux patches diffèrent dans leur qualité, soit en termes de quantité, soit en termes de composition de la ressource (**Figure 2**). Dans ce cas, les premiers individus choisiront d'exploiter le patch le plus riche, c'est-à-dire celui qui apportera à chacun, soit la plus grande quantité de nourriture, soit la nourriture de meilleure qualité. Mais plus le nombre de compétiteurs augmente et plus la part de ressource que chacun pourra obtenir du patch riche diminuera jusqu'à devenir équivalente à ce qui est disponible dans le patch le plus pauvre (dans lequel il n'y a pour l'instant aucun individu) (**Figure 2**). A ce moment là, il pourra être profitable pour de nouveaux individus arrivant dans l'environnement de commencer à exploiter ce dernier patch. C'est la **théorie de la distribution libre idéale** (Fretwell, 1972). Ce phénomène est également connu sous le terme d'effet tampon : alors

---

<sup>1</sup> Un patch se définit ici comme un ensemble de ressources isolé dans l'espace des autres ressources disponibles dans l'environnement.

qu'à de faibles densités de population les individus ont tendance à choisir préférentiellement les patches les meilleurs, à de fortes densités, une plus grande fraction de la population se retrouve dans les patches les plus pauvres (Sutherland, 1996).



**Figure 2** La distribution libre idéale. Il n'y a pas de limite au nombre de compétiteurs exploitant une ressource. Chaque individu est libre d'aller où il veut. Les premiers vont vers le patch le plus riche. Avec l'augmentation de la compétition, la disponibilité de la ressource du patch riche diminue jusqu'au point  $a$ , où elle devient équivalente à celle du patch pauvre. D'après Krebs & Davies (1993).

La compétition par exploitation peut également avoir lieu lorsque l'exploitation des ressources se produit de manière asynchrone. Dans ce cas aussi, il n'y a pas d'interaction directe entre les compétiteurs, ceux-ci n'étant pas présents simultanément dans un même patch. Le premier individu va ainsi réduire la quantité de ressource disponible pour les autres individus qui explorent le patch par la suite.

### *Compétition par interférence*

L'exemple précédent suppose que les différents compétiteurs n'interagissent pas directement entre eux pour l'accès à une ressource. Or, dans la nature, il arrive souvent que les animaux interfèrent dans l'exploitation de la ressource de leurs compétiteurs. On parle alors de **compétition par interférence** (Sutherland, 1996). La compétition par interférence vient s'ajouter à la compétition par exploitation. C'est le cas des individus qui défendent la ressource qu'ils sont parvenus à obtenir. Reprenons l'exemple précédent : deux patches de qualités différentes. Le premier individu choisit le patch de meilleure qualité. Imaginons maintenant que contrairement au modèle de la distribution libre idéale, cet individu ne tolère la présence que d'un nombre limité de compétiteurs. Dans un premier temps, il va réduire la quantité de ressources disponibles par déplétion, ce qui revient à de la compétition par exploitation. Ensuite, lorsque le nombre maximal de compétiteurs présents sur le patch est atteint, ceux-ci vont chasser les individus suivants. Ces derniers seront obligés de se rabattre

sur le patch de moindre qualité, et ceci jusqu'à ce que le quota de compétiteurs tolérés sur ce patch soit atteint (Krebs & Davies, 1993).

Il arrive parfois que les différents individus n'aient pas les mêmes aptitudes à la compétition. Il se crée alors une **asymétrie** dans la compétition et un individu peut avoir un avantage sur un autre (Harvey, 1994). Cette asymétrie peut avoir un impact uniquement sur la déplétion de la ressource : un individu qui aurait une consommation deux fois plus rapide que son compétiteur aurait un avantage sur lui (Krebs & Davies, 1993). Mais elle peut également avoir des conséquences sur les interactions directes entre les individus. L'exemple le plus évident est le cas d'une compétition qui induit des combats physiques et dans laquelle les deux compétiteurs ne sont pas de même taille. Le compétiteur le plus gros aura généralement un avantage sur le plus petit. D'autres asymétries peuvent également s'avérer importantes dans l'issue d'une compétition comme le statut propriétaire/intrus des compétiteurs (Maynard Smith, 1982). En effet, la valeur donnée à une ressource par le propriétaire est souvent plus importante que celle donnée par un intrus qui chercherait à se l'approprier. L'énergie investie par le propriétaire pour défendre cette ressource est alors généralement plus importante que celle investie par l'intrus pour l'obtenir (Petersen & Hardy, 1996).

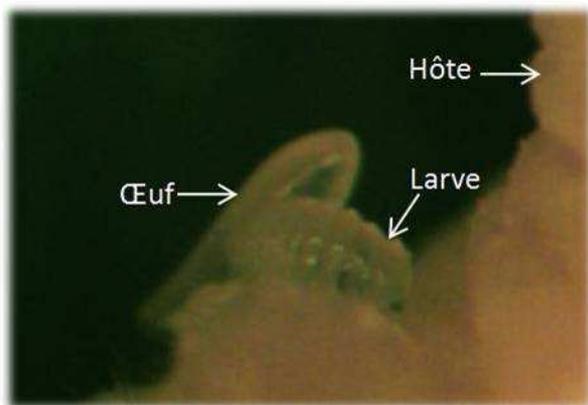
### *La compétition chez les parasitoïdes*

Chez les parasitoïdes, la compétition peut ainsi apparaître à différents niveaux : dès le stade larvaire ou bien au stade adulte.

Pour les larves de parasitoïdes, l'hôte représente la seule source de nourriture disponible pour leur développement. Lorsque plusieurs larves exploitent le même hôte, celles-ci sont donc en compétition pour l'accès à cette ressource alimentaire. La compétition peut alors prendre différentes formes en fonction des espèces de parasitoïdes. Chez les espèces grégaires (chez lesquelles plusieurs larves peuvent se développer aux dépens d'un seul hôte), elle se traduira généralement par une simple compétition par exploitation. Ainsi, plus le nombre d'individus sur un hôte est important et plus la quantité de nourriture disponible pour chacun est faible. Par conséquent, plus la compétition est intense sur un hôte et plus les adultes émergents de cet hôte seront petits (la taille de l'adulte dépendant directement de la quantité de ressources disponibles lors du développement). Or, il a été montré que la taille d'un parasitoïde peut être corrélée avec son succès reproducteur (Wang & Messing, 2004; Lacoume et al., 2006). La compétition larvaire est donc directement synonyme de baisse de fitness. On parle généralement chez les espèces grégaires d'une compétition de type « **scramble** » car les larves se « bousculent » pour accéder à la ressource sans qu'il n'y ait

directement d'agression physique entre elles (Visser, 1996; Mayhew & Hardy, 1998). Cependant, une larve a besoin d'une quantité minimale de nourriture pour survivre. Pour un hôte de taille donné, il existe donc un nombre maximal de larves pouvant s'y développer. Lorsqu'un nombre d'œufs pondus sur cet hôte est plus important, on peut alors observer une certaine mortalité parmi ces individus (Boivin & van Baaren, 2000). On peut alors parler de compétition par **suppression physiologique**, la suppression de la source de nourriture empêchant le développement de certaines larves (Vinson & Hegazi, 1998), mâles et femelles n'étant pas forcément égaux face à cette compétition. En effet, lorsque la compétition est intense, les femelles souffrent en général d'une plus grande mortalité que les mâles (Wylie, 1966; Suzuki et al., 1984). Ceci est probablement dû à un développement généralement plus rapide des mâles qui nécessite par conséquent moins de ressource (Waage, 1986).

Chez les espèces solitaires, un seul adulte pourra émerger d'un hôte donné, quel que soit le nombre d'œufs initialement pondus sur cet hôte. Contrairement aux espèces grégaires, les larves vont interagir physiquement pour accéder à la source de nourriture qu'est l'hôte. Après l'éclosion, les larves de premiers stades cherchent activement la présence de compétiteurs, œufs ou larves (van Alebeek et al., 1993). Lorsque plusieurs œufs sont pondus sur le même hôte, soit ils sont éliminés par une larve déjà présente (**Figure 3**), soit les larves



**Figure 3** Larve de l'ectoparasitoïde *Anisopteromalus calandrae* s'attaquant à un œuf conspécifique à la surface de son hôte (*Callosobruchus maculatus*).

se livrent à des combats mortels dans le cas où plusieurs œufs sont parvenus à éclore (Quicke, 1997). L'issue de ces **combats larvaires** dépend de différents facteurs. Tout d'abord, l'intervalle de temps entre les deux pontes. On observe généralement une forte diminution de la probabilité qu'une deuxième larve gagne le combat lorsque l'intervalle de temps entre les deux pontes augmente (Visser et al., 1992; van Baaren & Nénon, 1996; Goubault et al., 2003). Ceci est dû au fait

que le premier œuf pondu éclosa en premier et que la larve issue de cet œuf pourra s'attaquer aux autres œufs avant qu'ils éclosent à leurs tours. Ainsi, plus le deuxième œuf est pondu tard après le premier, et plus la première larve aura de temps pour trouver ce deuxième œuf pour le détruire. L'autre facteur influençant l'issue des combats est l'aptitude des larves à combattre. Cette aptitude peut dépendre de l'espèce (Jervis & Copland, 1996) mais également du sexe de

la larve au sein d'une même espèce, comme c'est le cas chez *Anaphes victus* (van Baaren et al., 1999). Elle est souvent liée à des adaptations morphologiques comme la présence de mandibules plus ou moins larges (Salt, 1961; Jervis & Copland, 1996) ou de soies facilitant la locomotion (van Baaren et al., 1997; van Baaren et al., 1999). C'est notamment cette deuxième caractéristique qui semble conférer un avantage aux femelles du parasitoïde *Anaphes victus* lors des combats larvaires, celles-ci ayant plus de soies que les mâles (van Baaren et al., 1999).

Une compétition de type suppression physiologique existe également chez les espèces solitaires, plus commune que celle mentionnée plus tôt chez les espèces grégaires (suppression de la ressource de nourriture par exploitation) mais moins répandue que les combats directs (Jervis & Copland, 1996). Elle s'exprime par l'émission de toxines par les larves les plus vieilles peu de temps après l'éclosion (Jervis & Copland, 1996; Uka et al., 2006). Ces toxines empêchent alors les autres œufs d'éclore ou bloquent le développement des compétiteurs lors du premier stade larvaire (Govind et al., 2000).

Chez les femelles adultes, la compétition va influencer leurs stratégies de ponte de différentes manières. Tout d'abord, il faut savoir que chez les femelles adultes on retrouve également les deux types de compétition : par exploitation et par interférence. La compétition par exploitation se produit lorsque des femelles exploitent successivement un même patch d'hôtes, contrairement à la compétition par interférence où plusieurs femelles se retrouvent à exploiter le même patch en même temps.

Pour les femelles adultes, l'hôte peut non seulement représenter une ressource nutritive pour leur descendance et donc être utilisé pour la ponte mais également être considéré comme une source de nourriture pour elles mêmes chez certaines espèces. Ainsi, certaines femelles parasitoïdes sont capables de s'alimenter sur l'hôte directement en ponctionnant son hémolymphe (« **host-feeding** » en anglais) (Pupedis, 1978; Jervis & Kidd, 1986; Giron et al., 2002), ou bien en se nourrissant de ses sécrétions comme le miellat du puceron (Fuchsberg et al., 2007; Hogervorst et al., 2007). Dans ce cas, la quantité de ressource prélevée est souvent faible et l'hôte peut ensuite être réutilisé par d'autres femelles, aussi bien pour se nourrir à leur tour que pour pondre. Lorsque les femelles utilisent l'hôte comme source de nourriture la compétition est donc peu importante. Cependant, chez certaines espèces, le prélèvement d'hémolymphe par un parasitoïde peut tuer l'hôte et le rendre inutilisable pour une ponte ultérieure (Jervis & Kidd, 1986; Ueno, 1999a). L'exploitation d'hôtes par une femelle pour l'alimentation peut ainsi réduire la quantité d'hôtes disponible à la ponte pour d'autres femelles. Si cette double valeur de l'hôte peut

avoir un impact sur les stratégies de ponte des femelles en compétition, elle peut également influencer les stratégies de reproduction d'une femelle seule. Ainsi, lorsqu'une femelle est confrontée à un hôte, elle devra faire le choix entre pondre et donc investir dans la reproduction immédiate ou s'alimenter, ce qui aura pour effet d'augmenter l'ovogénèse et la longévité, et donc augmenter la probabilité de pouvoir pondre ultérieurement (Kidd & Jervis, 1991). Ce **compromis entre reproduction immédiate et future** a été d'ailleurs relativement bien étudié chez les parasitoïdes (Heimpel & Rosenheim, 1995; McGregor, 1997; Burger et al., 2004).

Il est également possible que certaines caractéristiques des compétitions larvaires exposées précédemment puissent entrer en ligne de compte dans la compétition des femelles adultes pour l'accès aux hôtes. En effet, dès lors que la compétition larvaire entraîne une baisse de fitness, il paraît important pour une femelle d'éviter de pondre sur un hôte déjà parasité. Si ceci est vrai à la fois pour les espèces grégaires et solitaires, ça l'est d'autant plus pour ces dernières. Chez les espèces solitaires, les combats larvaires entraînent directement une augmentation de la mortalité dans la descendance des femelles. Ainsi, il a été montré chez de nombreuses espèces que les femelles sont capables de distinguer des hôtes non parasités et déjà parasités (van Lenteren, 1981; van Alphen & Nell, 1982; Gauthier et al., 1996; Okuda & Ceryngier, 2000; Santolamazza-Carbone et al., 2004; Zappala & Hoy, 2004; Darrouzet et al., 2007). Il est toutefois commun d'observer des femelles parasitoïdes pondre sur cette deuxième catégorie d'hôtes. Cette stratégie appelée **superparasitisme** a longtemps été considérée comme non adaptative (van Lenteren, 1981). De nos jours, il est globalement accepté que le superparasitisme peut être adaptatif dans certaines circonstances (van Alphen & Nell, 1982; van Alphen & Visser, 1990). C'est notamment le cas lorsque la proportion d'hôtes non parasités est faible ou bien que les trajets entre les différents patchs de ponte sont longs (van Alphen & Visser, 1990). Il existe deux types de superparasitisme : le **superparasitisme conspécifique** lorsqu'une femelle pond sur un hôte déjà parasité par une autre femelle et le **self-superparasitisme** lorsqu'une femelle dépose plusieurs pontes sur le même hôte (Godfray, 1994). Alors qu'il peut paraître aisé de comprendre que le superparasitisme conspécifique puisse être avantageux, de prime abord, le self-superparasitisme paraît peu adaptatif. En effet, chez les espèces solitaires, si une femelle pond deux œufs sur le même hôte, au moins un des deux est voué à mourir (Godfray, 1994). Il a d'ailleurs été observé chez certaines espèces que les femelles pondent d'avantage sur des hôtes parasités par d'autres femelles que sur des hôtes parasités par elles-mêmes (van Dijken et al., 1992; Ueno, 1994). Il existe cependant certaines conditions sous lesquelles le self-

superparasitisme devient avantageux. En fait, il est avantageux de pondre plusieurs œufs sur le même hôte si la probabilité d'obtenir un descendant sur cet hôte s'en trouve augmentée (van Alphen & Visser, 1990). Prenons l'exemple d'une femelle dont le descendant doit combattre avec une larve compétitrice sur un hôte. Il est probable que si la femelle avait produit non pas un mais deux descendants sur cet hôte, elle aurait plus de chances que l'un de ses descendants sorte victorieux de cette compétition (Yamada & Sugaura, 2003). De même, lorsque le niveau de compétition est élevé et que les compétitrices pondent préférentiellement sur des hôtes sur lesquels uniquement un œuf est présent, le fait de pondre directement deux œufs sur un hôte peut réduire la probabilité de se faire superparasiter (Ito & Yamada, 2007). C'est généralement lors des premiers stades de développement que les larves sont mobiles et capables de se battre. Ensuite, elles se fixent sur l'hôte afin de se nourrir de ses tissus avant d'entrer en nymphose. A ce stade, elles sont incapables de se défendre. Ainsi, chez certaines espèces, les femelles peuvent pondre sur les larves ou nymphes de parasitoïdes de la même espèce ou d'espèces différentes lorsque la quantité d'hôtes sains vient à manquer (**hyperparasitisme**) (van Baaren et al., 1995; Kalmes et al., 1999; Perez-Lachaud et al., 2004; Rojas-Rousse et al., 2005).

Une dernière stratégie pouvant être employée par des femelles parasitoïdes confrontées à un hôte déjà parasité est l'**ovicide**. Cette stratégie consiste à détruire un premier œuf pondu sur un hôte pour ensuite y pondre ses propres œufs (Godfray, 1994; Netting & Hunter, 2000). Elle permet ainsi de rétablir la qualité première de l'hôte et ainsi éviter les combats larvaires entre ses descendants et ceux d'autres femelles. La fitness des descendants de femelles pratiquant l'ovicide peut ainsi être supérieure à celle des descendants de femelles faisant du superparasitisme (Mayhew, 1997). Certaines femelles peuvent alors garder l'hôte qu'elles ont parasité afin de prévenir un ovicide et ainsi augmenter la probabilité de survie de ses descendants (Field et al., 1998). C'est notamment le cas des femelles *Goniozus nephantidis* qui défendent leurs descendants contre la venue d'autres femelles en se battant contre elles pour les tenir éloignées de l'hôte (Goubault et al., 2007).

La présence de compétitrices ainsi que les stratégies qu'elles emploient pourront également influencer les stratégies de ponte d'autres femelles, en jouant à la fois sur leurs stratégies globales d'exploitation du patch (durée d'exploitation, choix des hôtes) mais également sur leurs sex-ratios de ponte. Concernant l'exploitation des patches de ponte et plus particulièrement le temps investi dans cette exploitation, la présence de compétiteurs peut affecter les stratégies des femelles de différentes manières. Lorsqu'une femelle quitte un patch de ponte, les hôtes qu'elle a parasités risquent d'être superparasités par d'autres femelles.

Pour pallier la perte de descendants liée à ce superparasitisme, il peut être avantageux pour les femelles de rester plus longtemps afin de pondre elles-mêmes sur des hôtes déjà parasités par des conspécifiques (van Alphen & Bernstein, 2008). Elles se trouvent alors engagées dans une **guerre d'usure** (« **war of attrition** ») où chacune doit essayer de rester plus longtemps que les autres (Maynard Smith, 1974). La durée optimale de séjour dans le patch peut alors dépendre de la perception du moment d'arrivée des compétitrices lorsque celles-ci pénètrent dans le patch à différents instants (Haccou & van Alphen, 2008). Ceci a pour effet d'augmenter la durée d'exploitation des patches de ponte en situation de compétition. Inversement, il peut également arriver que certaines femelles aient tendance à quitter prématurément le patch de ponte lorsque la compétition s'intensifie (Goubault et al., 2005).

Chez le parasitoïde solitaire *Pachycrepoideus vindemmiae* la stratégie employée par les femelles dépend de leur état physiologique. Ainsi, les femelles les plus vieilles ont tendance à rester plus longtemps sur le patch (Goubault et al., 2005). La compétition peut également influencer le choix du patch, même lorsque les compétiteurs appartiennent à des espèces différentes. Le parasitoïde *Leptopilina heterotoma* par exemple, évite les patches sur lesquels une espèce proche, *Leptopilina clavipes*, est présente (Janssen et al., 1995a; Janssen et al., 1995b). Il évite ainsi d'entrer en compétition avec une espèce dont les descendants ont un avantage compétitif sur les siens lors des combats larvaires (Janssen et al., 1995a).

Finalement, la présence de femelles conspécifiques peut également affecter le sex-ratio de ponte des femelles parasitoïdes hyménoptères. Les parasitoïdes hyménoptères sont des espèces haplodiploïdes se reproduisant par parthénogenèse arrhénotoque. Ainsi, les mâles sont issus d'œufs non fécondés alors que les femelles, quant à elles, sont issues d'œufs fécondés. Ce système de reproduction permet aux femelles de ces espèces de choisir le sexe des œufs qu'elles pondent et donc d'ajuster leurs sex-ratios de ponte (Godfray, 1994).

Différentes notions du sex-ratio peuvent apparaître en fonction du niveau auquel on s'intéresse. Ainsi, le sex-ratio primaire se réfère au sexe des œufs pondus, alors que le sex-ratio secondaire renvoie au sexe des individus survivants après l'éclosion ou l'émergence des adultes et tient donc compte de la mortalité intrinsèque de chaque sexe lors du développement embryonnaire ou larvaire. Certains auteurs parlent même de sex-ratio tertiaire pour les individus émergents après combats larvaires chez les parasitoïdes solitaires (van Baaren et al., 1999).

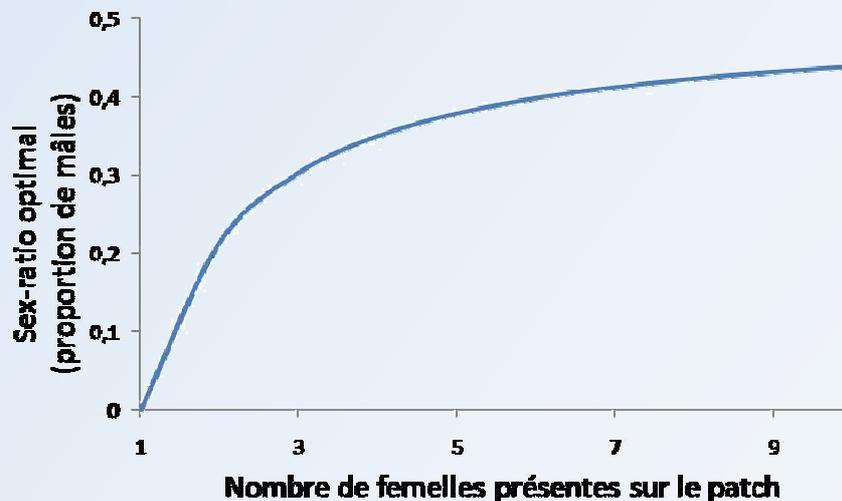
Comme prédit par la théorie de la *Local Mate Competition* (voir planche 2), plus le nombre de femelles présentes sur un patch de ponte est important, plus la proportion de mâles produits par chaque femelle (sex-ratio primaire) doit être élevée. Cette prédiction a été

## Planche 2 - La théorie de la *Local Mate Competition*

La théorie de la *Local Mate Competition* développée par Hamilton (1967) part du principe que dans une population, les mâles vont entrer en compétition pour pouvoir s'accoupler avec les femelles. Ainsi, en considérant une espèce vivant dans un environnement composé de patchs et qu'à chaque génération, les femelles se dispersent, après s'être accouplées, pour coloniser d'autres patchs, si une seule femelle fondatrice colonise un patch donné, ses fils seront en compétition les uns avec les autres pour accéder aux femelles. Pour limiter la compétition parmi ses propres fils, Hamilton prédit que la femelle fondatrice devra produire uniquement le nombre minimum de mâles capables d'inséminer l'ensemble de ses filles.

Plus le nombre de femelles fondatrices sur un patch augmente, et plus la proportion de fils produits par chaque femelle devra être importante afin d'augmenter la probabilité que ceux-ci puisse gagner la compétition face aux fils des autres fondatrices (**Figure 4**).

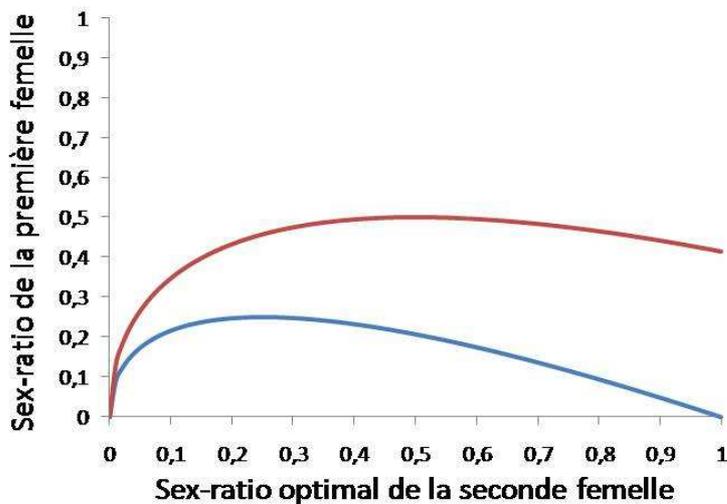
Cette théorie a ensuite été reprise dans de nombreuses études et adaptée aux caractéristiques de diverses espèces (Suzuki & Iwasa, 1980; Abe et al., 2003; Shuker et al., 2005).



**Figure 4** Sex-ratio de ponte (proportion de mâles) optimal prédit par la théorie de la *Local Mate Competition* pour des espèces haplodiploïdes. D'après Godfray (1994).

vérifiée à de nombreuses reprises chez les hyménoptères parasitoïdes (Herre, 1985; Herre, 1987; Rabinovich et al., 2000; Debout et al., 2002; Darrouzet et al., 2008) et est valable tant pour les espèces grégaires que les espèces solitaires se reproduisant sur des agrégats d'hôtes et pouvant ainsi être considérées comme semi-grégaires (Godfray, 1994). La théorie de la *Local*

*Mate Competition* est également applicable aux situations de compétitions indirectes où des femelles isolées sont confrontées à des patchs de ponte déjà en partie ou totalement parasités (Werren, 1980; Shuker & West, 2004; Shuker et al., 2006; Darrouzet et al., 2007). Shuker et West (2004) ont même montré que la présence d'œufs pondus est un facteur primordial à l'adaptation du sex-ratio de ponte. Ainsi, lorsqu'elles sont confrontées à des compétitrices dans l'incapacité de pondre, les femelles *Nasonia vitripennis* n'ajustent pas leur sex-ratio de ponte et adoptent un comportement similaire à des femelles en absence de compétition (Shuker & West, 2004). Imaginons maintenant que les femelles parasitoïdes soient capables de percevoir le sexe d'œufs déjà pondus par des femelles de la même espèce. Dans ce cas, le sex-ratio optimal produit par une femelle dépendra du sex-ratio de la première ponte. C'est ce que prédit Hamilton (1967) avec son modèle du *Sex Ratio Games*. Selon ce modèle, une femelle devra pondre une plus grande proportion de mâles lorsqu'une proportion importante de femelles a déjà été pondue (**Figure 5**), mais cette prédiction n'a jamais été vérifiée expérimentalement.



**Figure 5** Sex-ratios optimaux prédits par le modèle du *Sex Ratio Games*. La ligne bleue représente le sex-ratio conférant à la deuxième femelle la plus grande fitness. La ligne rouge représente quant à elle le sex-ratio conférant à la deuxième femelle une fitness supérieur à la première.

## Localisation et discrimination de l'hôte : importance des signaux chimiques

Comme nous l'avons vu, la compétition peut affecter de manière importante les stratégies de ponte et la fitness des parasitoïdes. Il est par conséquent important pour les femelles parasitoïdes, d'une part de localiser efficacement leurs hôtes potentiels, et d'autre part de déterminer rapidement leur qualité. Bien qu'il soit possible que les parasitoïdes utilisent des

stimuli de nature vibratoire (Van den Assem & Kuenen, 1958; Meyhöfer & Casas, 1999) ou visuelle (Segura et al., 2007) pour localiser leurs hôtes, les informations chimiques jouent un rôle primordial dans cette fonction (Hilker & McNeil, 2008). Ainsi, des signaux chimiques originaires des différents niveaux trophiques peuvent renseigner un parasitoïde sur la localisation, la nature et la qualité d'un hôte.

Concernant la localisation de l'hôte, le parasitoïde doit tout d'abord localiser l'habitat de celui-ci. Dans le cas de parasitoïdes d'insectes phytophages, les femelles sont généralement attirées par des composés volatils émis par les plantes sur lesquelles vivent leurs hôtes. Il peut même arriver que le parasitoïde utilise des signaux volatils émis par les plantes attaquées par l'hôte afin de s'orienter préférentiellement vers celles-ci plutôt que vers des plantes saines (Petitt et al., 1992; NgiSong et al., 1996). Le maïs par exemple réagit aux agressions causées par les phytophages en émettant des terpènes (Turlings et al., 1990). Ce mécanisme de défense général des plantes est déclenché par les dommages physiques engendrés par les mandibules des insectes se nourrissant des feuilles en association avec une substance présente dans leur salive (Turlings et al., 1993; Turlings et al., 2000). Ces terpénoïdes ainsi produits pourront attirer les parasitoïdes qui iront pondre sur ces insectes phytophages (Turlings et al., 1990; Turlings et al., 1995). La fève *Vicia faba*, quant à elle, émet une substance quand elle est attaquée par des pucerons, le (E)- $\beta$ -farnesene (Du et al., 1998), qui se trouve être la phéromone d'alarme de la plupart des espèces de pucerons (Pickett et al., 1992). Ceci a pour effet, non seulement de repousser les autres pucerons, mais également d'attirer leurs parasitoïdes (Beale et al., 2006). Avec la biomasse relativement importante que représentent les feuilles attaquées, ces composés volatils sont produits en relativement grandes quantités (de l'ordre de quelques milligrammes), leur permettant d'être facilement détectés par les parasitoïdes (Turlings et al., 1995; Hilker & McNeil, 2008). La localisation des hôtes grâce à ces signaux et probablement la distance à laquelle ils sont détectés peut alors dépendre du contexte dans lequel ils sont émis, à savoir l'importance du bruit de fond constitué par les autres volatiles présents dans l'environnement (Hilker & McNeil, 2008) ainsi que des facteurs abiotiques tels que l'humidité, la température, la luminosité, la pluie ou bien le vent (Fink & Völkl, 1995; Gu & Dorn 2001; Schwörer & Völkl, 2001).

D'autres signaux chimiques peuvent être utilisés, conjointement ou indépendamment de ceux exposés précédemment. Ces signaux sont directement liés à l'activité des hôtes. C'est le cas du parasitoïde *Cotesia marginiventris*, qui après s'être orienté vers les plantes attaquées par son hôte, la chenille *Spodoptera frugiperda*, le localise plus précisément à l'aide de

kairomones<sup>2</sup> (alcanes linéaires) laissées sur son passage (Rostas & Wölfling, 2009). D'autres parasitoïdes, comme ceux parasitant spécifiquement leurs hôtes aux stades embryonnaires (œufs) ou larvaires, utilisent principalement des substances chimiques laissées par l'adulte pour localiser leur hôte. Les femelles parasitoïdes *Trissolcus basalis*, par exemple, détectent des résidus, constitués d'alcanes linéaires (essentiellement du n-nonadecane), déposés par les femelles adultes *Nezara viridula* en marchant sur le substrat pour localiser leurs œufs (Colazza et al., 1999; Peri et al., 2006; Colazza et al., 2007). Certains parasitoïdes perçoivent également le marquage de ponte laissé par les hôtes adultes pour repérer la présence d'œufs ou de larves, notamment lorsque ces derniers se trouvent à l'intérieur du substrat et ne sont donc pas directement accessibles. Les femelles *Dinarmus basalis* et *Anisopteromalus calandrae* par exemple se servent du marquage déposé par les femelles de la bruche *Callosobruchus chinensis* au moment de la ponte pour localiser les larves présentes à l'intérieur de graines (Kumazaki et al., 2000; Onodera et al., 2002). *D. basalis* se base sur un mélange d'hydrocarbures saturés et de diacylglycérols, alors qu'*A. calandrae* utilise un mélange de triacylglycérol et d'acide gras pour détecter la présence potentiel de leurs hôtes (Kumazaki et al., 2000; Onodera et al., 2002). D'autres parasitoïdes peuvent aussi utiliser des kairomones présentes dans les fèces des hôtes (en partie des alcools) pour les localiser (Mattiacci et al., 1999; Steiner et al., 2007).

Une fois l'hôte localisé, le parasitoïde doit être capable de déterminer sa nature et sa qualité afin de décider soit de le parasiter, soit de le rejeter. Cet aspect est d'autant plus important dans un contexte de compétition par exploitation car les parasitoïdes vont être confrontés à certains hôtes déjà parasités. Les femelles parasitoïdes ont donc tout intérêt à discriminer les hôtes parasités de ceux qui ne le sont pas, et c'est d'ailleurs le cas dans la plupart des espèces chez lesquelles cela a été étudié (van Alphen & Nell, 1982; Takasu & Hirose, 1988; Barrera et al., 1994; Gauthier et al., 1996; Okuda & Ceryngier, 2000; Outreman et al., 2001; Agboka et al., 2002; Ardeh et al., 2005; Darrouzet et al., 2007; Mehrnejad & Copland, 2007; Mahmoud & Lim, 2008). Comment ces parasitoïdes sont-ils capables de faire cette distinction ? Tout d'abord, il est possible que chez certaines espèces d'ectoparasitoïdes (dont les larves se développent à la surface de l'hôte), les femelles puissent directement détecter la présence d'œufs conspécifiques à la surface des hôtes parasités. Mais dans le cas d'endoparasitoïdes (chez lesquels la larve se développe à l'intérieur de l'hôte) et même

---

<sup>2</sup> Contrairement aux phéromones qui sont des substances chimiques induisant une réponse physiologique ou comportementale chez un individu de la même espèce, une kairomone fait référence à une substance chimique émise par un organisme et utilisée par un individu d'une autre espèce à son avantage.

d'ectoparasitoïdes dont l'hôte se trouve à l'intérieur du substrat (fruit, graine, plante...) les œufs précédemment pondus ne sont pas directement accessibles aux femelles. Dans ce cas, à l'instar des femelles hôtes, les femelles parasitoïdes déposent souvent un marquage de ponte, permettant aux autres femelles de détecter la présence d'une ponte antérieure (Barrera et al., 1994; Hoffmeister, 2000; Stelinski et al., 2007), permettant ainsi à ces dernières d'éviter de pondre sur des hôtes déjà parasités et prévenant les premières femelles de cas de superparasitisme. Certains parasitoïdes se reproduisant sur des hôtes vivant en patchs peuvent également marquer le patch entier après avoir parasité un hôte (Hoffmeister & Roitberg, 1997). Ce marquage permet non seulement aux femelles de repérer un hôte déjà parasité, mais parfois également de déterminer si la première ponte a été réalisée par elle-même, par une femelle conspécifique ou bien par une femelle d'une autre espèce (van Dijken et al., 1992; Agboka et al., 2002). D'autres parasitoïdes perçoivent des modifications physiologiques de l'hôte suite au parasitisme. Chez les endoparasitoïdes, ces changements peuvent être liés au développement de la première larve à l'intérieur de l'hôte, induisant des modifications de son hémolymphe (van Baaren & Nénon, 1994). La femelle parasitoïde peut alors détecter ces modifications à l'aide de récepteurs gustatifs présents à l'extrémité de son ovipositeur (Brown & Anderson, 1998; van Lenteren et al., 2007).

Il est également possible que plusieurs signaux renseignent sur le statut parasité d'un hôte pour une même espèce de parasitoïde. Chez le parasitoïde *Pachycrepoideus vindemmiae* par exemple, il a été montré que deux populations de cette espèce utilisent des stratégies différentes pour cette discrimination. Alors que l'une détermine si un hôte est parasité à l'aide d'un marquage externe (l'hôte parasité étant rejeté après contact antennaire), l'autre utilise un stimulus interne (l'hôte parasité est rejeté après introduction de l'ovipositeur) (Goubault et al., 2004). Parfois, l'utilisation de l'un des signaux dépend du temps écoulé depuis la première ponte. C'est le cas d'*Anagyrus pseudococci*, un endoparasitoïde de la cochenille *Planococcus citri*. Les femelles rejettent les hôtes déjà parasités soit après contact antennaire, soit après avoir introduit leur ovipositeur. Bien qu'elles utilisent principalement la perception antennaire d'un marquage externe, l'utilisation d'un stimulus interne se fait plus importante lorsque le temps écoulé depuis la première ponte augmente (Islam & Copland, 2000). De la même manière, chez le parasitoïde de puceron *Aphidius rhopalosiphi*, le rejet d'hôtes parasités est corrélé à la présence d'une sécrétion sur le corps du puceron, dans les huit heures qui suivent le premier parasitisme, dont l'un des constituants serait la phéromone d'alarme évoquée plus tôt. Ensuite, à partir de 16 heures, le rejet est principalement associé à un signal interne perçu lors de l'introduction de l'ovipositeur par la femelle (Outreman et al., 2001). Ces résultats

indiquent que plusieurs signaux chimiques, se succédant dans le temps peuvent renseigner le parasitoïde sur le statut parasité de l'hôte. La perception de l'un ou l'autre de ces stimuli pourrait ainsi être à l'origine de la discrimination du temps écoulé depuis une première ponte observée chez certains parasitoïdes (Yamada & Ikawa, 2005; Goubault et al., 2003).

## Objectifs de la thèse

L'accès aux hôtes, et tout particulièrement à des hôtes de bonne qualité, à un impact direct et important pour la fitness des femelles parasitoïdes. Le niveau de compétition auquel elles sont confrontées peut alors influencer de manière conséquente les stratégies comportementales adoptées par les femelles. Si bon nombre d'études se sont intéressées à ce sujet, une part importante d'entre elles s'est focalisée sur les espèces grégaires. S'il est vrai que chez ces espèces la compétition larvaire influence la fitness des femelles adultes et de leurs descendants, c'est chez les espèces solitaires que cette compétition a les conséquences les plus importantes. En effet, chez ces dernières, à cause notamment des combats larvaires, le simple fait, pour une femelle, de pondre ses œufs sur des hôtes déjà parasités réduit de moitié le nombre de ses descendants atteignant l'âge adulte (Visser et al., 1992; van Baaren & Nénon, 1996; Goubault et al., 2003). Les femelles des espèces solitaires sont donc soumises à de fortes pressions de sélection qui doivent les contraindre à discriminer finement les différents types d'hôtes auxquels elles sont confrontées.

Parmi ces différents types d'hôtes, il y a d'un côté les hôtes non parasités, et de l'autre les hôtes déjà parasités. Mais au sein même des hôtes parasités, tous ne sont pas de qualité égale, ou dans un même état de parasitisme. Ainsi, la probabilité de survie d'un individu ne sera pas forcément la même sur tous les hôtes parasités. Ces différences sont généralement dues à certains facteurs affectant l'issue des combats larvaires. C'est notamment le cas du temps écoulé depuis la première ponte ou bien encore du sexe des larves en compétition lorsqu'il existe une asymétrie dans l'aptitude à combattre entre mâles et femelles. Or, l'impact de ces facteurs sur les stratégies de ponte de femelles adultes a été assez peu étudié. En 2003, Goubault et al. ont montré que les femelles du parasitoïde solitaire *Pachycrepoideus vindemmiae* pondent préférentiellement sur des hôtes récemment parasités (sur lesquels les œufs n'ont pas encore éclos) que sur ceux sur lesquels une larve est déjà en train de se développer. Cependant, avec la capacité des larves à tuer les œufs pondus après elles, un œuf pondu sur un hôte sur lequel une larve est déjà présente n'a probablement que très peu de chance de survivre. Le temps qui suit la première ponte est donc une période cruciale pour une femelle pondant en condition de superparasitisme. Lorsque l'intervalle de temps entre

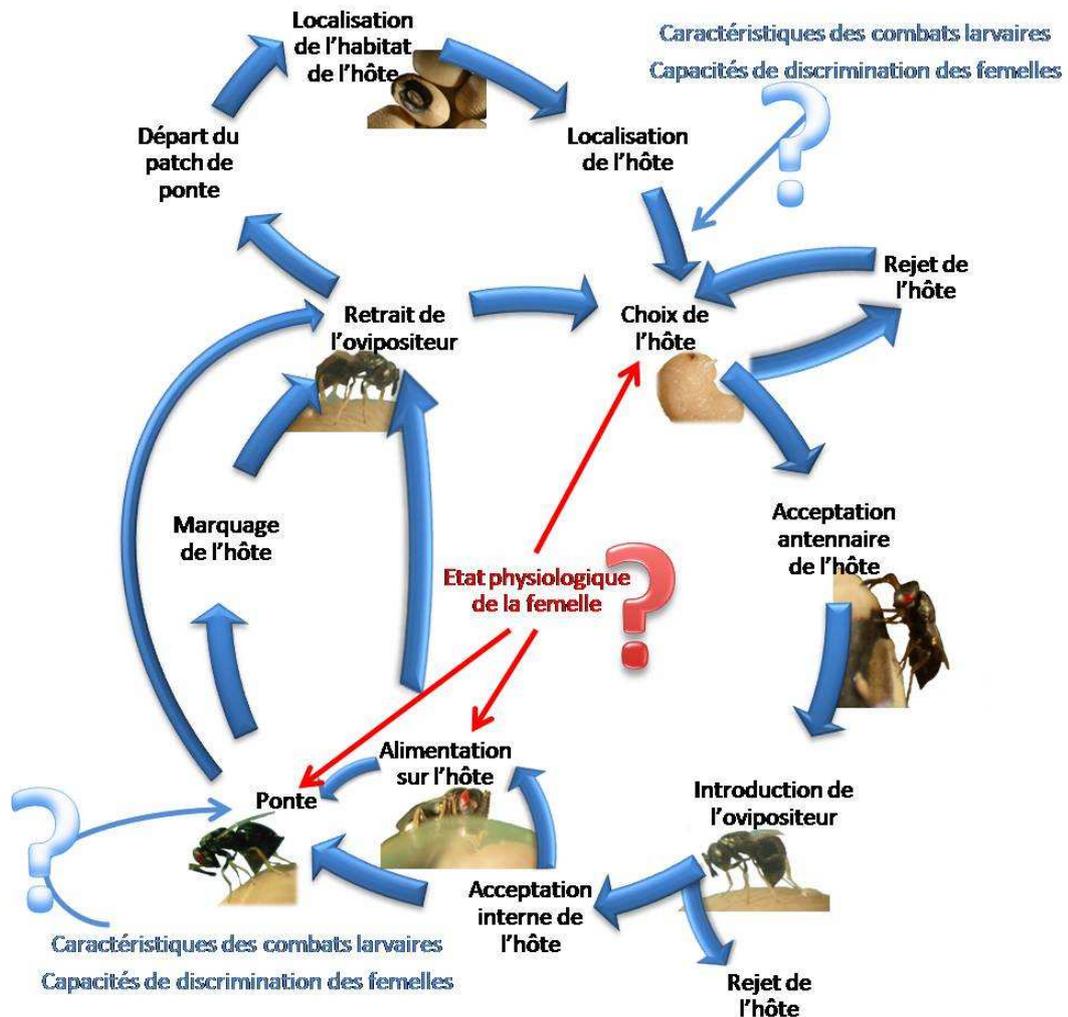
deux pontes est faible, l'éclosion des œufs est rapprochée et les larves devraient avoir par conséquent sensiblement les mêmes chances de survie. Mais lorsque le deuxième œuf est pondu peu de temps avant l'éclosion du premier, sa probabilité de survie devrait considérablement diminuer. En effet, la larve issue de ce premier œuf aura, dans ce cas, le temps de détruire le deuxième œuf avant qu'il n'éclore à son tour. Or, aucune étude n'a à ce jour montré si une femelle parasitoïde était capable de distinguer un hôte qui vient juste d'être parasité d'un hôte parasité par un œuf sur le point d'éclore.

Un deuxième facteur pouvant affecter de manière considérable l'issue des combats larvaires est le sexe des larves. En effet, larves mâles et femelles n'ont pas forcément les mêmes aptitudes au combat, de par les différences morphologiques qui peuvent exister entre les larves des deux sexes. Pourtant, bien que certaines études montrent que chez certaines espèces, les femelles remportent plus souvent les combats que les mâles (van Baaren et al., 1999; Darrouzet et al., 2003), cet aspect n'a fait l'objet que de peu d'attention dans l'étude de la compétition larvaire. Ces études présentent certaines difficultés car le sexe d'un individu ne peut généralement pas être connu au stade œuf sans utiliser de techniques invasives entraînant la mort de celui-ci. Son sexe est généralement identifié après émergence de l'adulte. Mais chez les espèces solitaires, du fait des combats larvaires, un seul individu parvient jusqu'au stade adulte, ce qui empêche de connaître le sexe de l'autre compétiteur. De même, aucune étude n'a jamais démontré qu'une femelle parasitoïde était capable de déterminer le sexe d'œufs préalablement pondus pour adapter ses stratégies de ponte en conséquence.

Les hôtes peuvent être utilisés aussi bien comme ressource de ponte que source de nourriture par les femelles adultes. Les critères déterminant la qualité de l'hôte peuvent donc varier en fonction des besoins des femelles. Un hôte parasité sera de moins bonne qualité pour la ponte. Il est par conséquent possible que les femelles parasitoïdes préfèrent s'alimenter aux dépens d'hôtes déjà parasités, réservant les hôtes non parasités pour la ponte. De plus, suite au premier parasitisme, il arrive que les hôtes subissent des modifications métaboliques. Dans certains cas, ces modifications entraînent une augmentation de la concentration en lipides dans l'hémolymphe de l'hôte (Rivers & Denlinger, 1995; Nakamatsu & Tanaka, 2003), faisant d'un hôte parasité une meilleure source de nutriments. Cependant, cet aspect n'a jamais été pris en compte dans les études sur les compromis entre reproduction immédiate (ponte) et reproduction future (alimentation).

Malgré l'intérêt porté à l'étude de la compétition chez les parasitoïdes, de nombreuses questions restent encore sans réponses à ce jour. La compétition larvaire affecte la probabilité de survie des larves et donc la fitness de leur mère. Par conséquent, les femelles adultes sont-

elles capables de percevoir les caractéristiques des œufs préalablement pondus par des femelles conspécifiques ? Sont-elles capables de distinguer des œufs qui viennent d'être pondus et des œufs sur le point d'éclore ? Peuvent-elles faire la différence entre œufs mâles et femelles ? Le statut parasité de l'hôte influence-t-il le compromis entre reproduction immédiate et reproduction future ?



**Figure 6** Schéma récapitulatif des questions abordées lors de la thèse. Nous étudierons les capacités de discrimination des femelles *A. calandrae* lorsqu'elles sont confrontées à différents types d'hôtes. Nous verrons ainsi comment ces capacités ainsi que la probabilité de survie de leurs descendants affectent leur cycle de ponte au niveau du choix de l'hôte et directement au niveau de la ponte (essentiellement en termes de sex-ratio). Nous verrons également comment les stratégies adoptées par les femelles (choix de l'hôte, ponte et alimentation) dépendent de leur état physiologique.

L'objectif de cette thèse est donc de répondre à ces questions en étudiant les stratégies de ponte d'un ectoparasitoïde solitaire, *Anisopteromalus calandrae* dans un contexte de

compétition intraspécifique (**Figure 6**). Les études qui vont suivre s'intéressent à la fois à la compétition larvaire et à la compétition par exploitation chez les femelles adultes, lorsqu'elles sont confrontées à des patches d'hôtes déjà parasités en partie ou complètement. Plus particulièrement, nous verrons comment les caractéristiques influençant l'issue de la compétition larvaire (intervalle de temps entre deux pontes, sexe des compétiteurs) peuvent influencer les stratégies employées par les femelles adultes (choix de l'hôte, sex-ratio, compromis ponte / alimentation...).

Cette thèse s'articule autour de trois parties. La première partie décrit en détail le système graine-ravageur-parasitoïde ainsi que les principaux outils expérimentaux utilisés pour répondre aux questions posées ; à savoir un marqueur phénotypique permettant de suivre la descendance d'une femelle et un système de graines artificielles permettant de calibrer les différents paramètres étudiés au cours de ces études.

La deuxième partie vise à étudier le compromis entre reproduction immédiate et reproduction future. En effet, un hôte parasité peut être considéré comme étant de mauvaise qualité pour la ponte, mais avoir une bonne valeur nutritive. La présence d'hôtes parasités dans un patch d'exploitation peut alors influencer ce compromis. Le but de cette étude est donc de savoir si le statut parasité de l'hôte peut influencer les stratégies de ponte des femelles parasitoïdes ainsi que de comprendre les mécanismes impliqués. De plus, ce compromis est connu pour être modulé par l'état physiologique des femelles. Nous verrons donc comment l'âge et les réserves nutritives des femelles peuvent affecter leur choix entre hôtes parasités et non parasités ainsi que les stratégies qu'elles emploient à leurs dépens (ponte ou alimentation).

La troisième partie, quant à elle, s'intéresse aux deux principaux facteurs influençant l'issue des combats larvaires : l'intervalle de temps écoulé entre deux pontes et le sexe des larves. L'objectif de cette étude est de comprendre comment ces deux facteurs peuvent influencer le comportement de ponte des femelles *A. calandrae* lorsqu'elles sont confrontées à différentes catégories d'hôtes (parasités depuis plus ou moins longtemps, par un œuf mâle ou femelle), que ce soit en termes de choix de l'hôte ou d'adaptation de leur sex-ratio de ponte. Nous étudieront également les mécanismes pouvant être impliqués dans la discrimination d'hôtes parasités à différents temps. Les signaux qui sont probablement impliqués dans les autres discriminations seront quant à eux discutés.

---

Présentation du système étudié et outils  
expérimentaux utilisés

## Le système tritrophique

### *La plante hôte Vigna unguiculata*

*Vigna unguiculata* ou Niébé est une légumineuse originaire des régions tropicales semi aride que l'on retrouve essentiellement en Afrique, mais également en Asie, en Amérique et autour du bassin méditerranéen. C'est une herbacée annuelle, autogame et présentant une grande variabilité de formes et pouvant atteindre plus de 80 cm de haut (**Figure 7**).

Sa résistance à la sécheresse et sa capacité à se développer sur des sols pauvres en engrais en font l'une des légumineuses les plus cultivées en Afrique occidentale. Les graines de niébé (**Figure 7**) sont riches en protéines et constituent un apport important en calories. Ainsi, ces dernières décennies, le niébé est passé d'une culture de subsistance à une culture de rente importante dans différents pays d'Afrique accroissant son importance économique (Adéoti et al., 2002).

Au laboratoire, la souche utilisée appartient à la variété Black-Eyes California.



**Figure 7** Plants (à gauche) et graines (à droite) de Niébé *Vigna unguiculata*.

### *L'insecte phytophage Callosobruchus maculatus*

La bruche *Callosobruchus maculatus* est un petit Coléoptère (environ 3 mm) de la famille des Bruchidés originaire d'Afrique et d'Asie. Un dimorphisme sexuel au niveau de la coloration des élytres permet de différencier aisément les mâles des femelles : alors que les mâles arborent une coloration brune unie, les femelles sont tachetées de noir (**Figure 8**).

C'est un ravageur de graines de légumineuses du genre *Vigna*. Les femelles pondent leurs œufs dans les champs de Niébé sur des gousses très mures ou directement sur les graines stockées. Les stocks de graines ravagés sont facilement reconnaissables à la présence de

l'enveloppe de l'œuf qui persiste après l'éclosion à la surface de la graine ainsi qu'aux loges nymphales creusées dans la graine, visibles par transparence lorsque les bruches ont atteint un stade larvaire avancés. De par le nombre important d'œufs pouvant être pondus (jusqu'à 40-60 œufs par graine) ainsi que le court temps de génération de la bruche (3 à 4 semaines en fonction des conditions environnementales), une faible infestation de départ peut conduire à la perte totale d'un stock de graines en quelques mois (Kitch & Ntoukam).

Après éclosion, la larve de bruche creuse un tunnel dans la graine jusqu'aux cotylédons dont elle se nourrit pendant les quatre stades larvaires. Après 18 jours de développement dans des conditions expérimentales de laboratoire (12 h de jours à 35°C, 12 h de nuit à 25°C, et 45% d'humidité), la larve de stade L<sub>4</sub> entre en nymphose. Après la mue imaginale, l'adulte sort de la graine dont il découpe l'opercule située au dessus de la loge nymphale grâce à ses mandibules (Gauthier, 1996).



**Figure 8** *Callosobruchus maculatus* femelle (à gauche) et mâle (à droite) dans un stock de graines de Niébé.

---

### *Le parasitoïde Anisopteromalus calandrae*

#### **Généralités**

*Anisopteromalus calandrae* est un Hyménoptère de la famille des Ptéromalidés. C'est un parasitoïde généraliste qui s'attaque aux larves et nymphes de la plupart des espèces de Coléoptères ravageurs de graines. Originnaire d'Afrique et du Sud Est asiatique, son utilisation comme agent de lutte biologique à travers le monde a fait d'*A. calandrae* une espèce cosmopolite (Islam & Nargis, 1994; Ahmed et al., 2006). La souche utilisée au laboratoire a été rapportée de Côte d'Ivoire en 2000.

Le mâle se distingue de la femelle d'une part de par sa taille (1,5 à 2 mm pour le mâle contre 2 à 2,5mm pour la femelle) et d'autre part par l'absence de pigmentation sur la partie antérieure de l'abdomen. La femelle est quant à elle d'une couleur noire unie.

### *Comportement de ponte*



**Figure 9** Femelles *Anisopteromalus calandrae* pondant sur une graine de Nièbé contenant des larves de bruches *Callosobruchus maculatus*.

*A. calandrae* est un ectoparasitoïde idiobionte<sup>3</sup> solitaire. Lorsqu'une femelle explore un patch de ponte, elle tapote ses antennes sur la surface des graines afin de localiser précisément un hôte potentiel (préférentiellement des larves de stade L<sub>4</sub>) grâce au marquage laissé par la femelle Coléoptère au moment de la ponte (Onodera et al., 2002). Une fois l'hôte repéré, elle courbe son abdomen perpendiculairement à la graine de manière

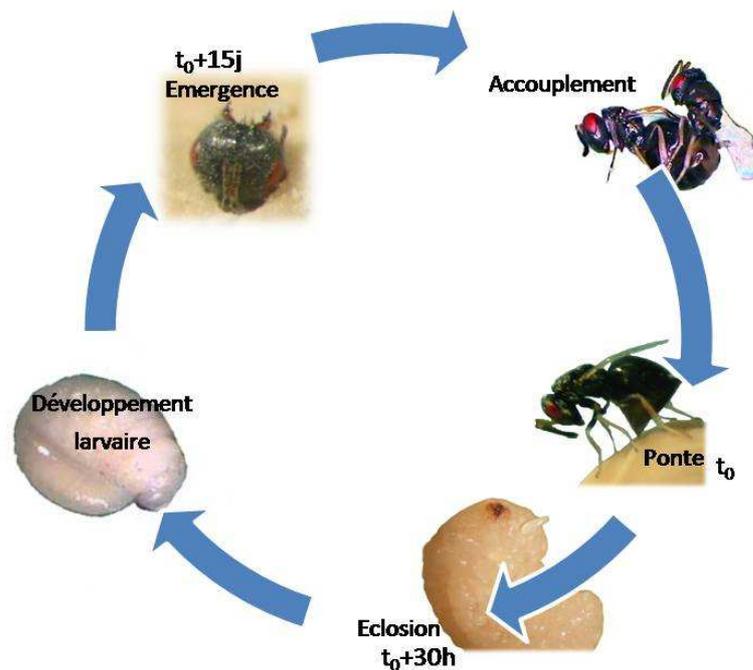
à positionner son ovipositeur qu'elle introduit ensuite dans la loge nymphale (**Figure 9**). Elle pique alors l'hôte de l'extrémité de son ovipositeur et injecte un venin qui le paralyse et stoppe son développement. Elle retire ensuite son ovipositeur et peut ainsi déposer un œuf à sa surface avant de ressortir l'ovipositeur de la graine (**Figure 10**).

### *Développement*

Dans nos conditions d'élevage (12 h de jour à 30 °C, 12 h de nuit à 22 °C, et 70% d'humidité), l'œuf éclos entre 30 et 31 heures après la ponte. La larve de premier stade est mobile et se déplace à la surface de l'hôte à la recherche de larves compétitrices ou d'œufs d'autres parasitoïdes. Lorsque celle-ci rencontre un œuf, elle le détruit à l'aide de ses mandibules. Lorsqu'elle est confrontée à un compétiteur, il s'ensuit alors un combat conduisant à la mort d'une des deux larves. La larve se fixe ensuite à l'hôte et en consomme les tissus et l'hémolymphe jusqu'au huitième jour suivant l'éclosion où elle entre alors en nymphose (**Figure 10**). A ce stade, elle n'est plus fixée à l'hôte. Au jour 10 le parasitoïde commence à se colorer, tout d'abord à partir des yeux, puis la tête, le thorax et l'abdomen à partir du jour 13. Il est alors possible de différencier les mâles des femelles, ces dernières

<sup>3</sup> Le terme d'idiobionte se réfère aux parasitoïdes qui stoppent le développement de leurs hôtes, par opposition aux espèces koinobiontes chez lesquelles l'hôte continue de se développer après le parasitisme.

arborant déjà une couleur noire unie. *A. calandrae* est une espèce protandre : les mâles émergent plus tôt que les femelles. En effet, les mâles émergent après seulement 14,3 jours alors que les femelles n'émergent qu'après 15,9 jours en moyenne (Do Thi Khanh, 2005).



**Figure 10** Cycle de reproduction du parasitoïde *Anisopteromalus calandrae*. Après l'accouplement la femelle cherche un hôte (larve de bruche) afin d'y pondre un œuf. Suite à l'éclosion, la larve issue de cet œuf se développe aux dépens de l'hôte en se nourrissant de ses tissus jusqu'à l'émergence de l'adulte.

## Les outils expérimentaux

### *Le marqueur phénotypique*

Deux souches du parasitoïde *Anisopteromalus calandrae* ont été isolées au laboratoire. Elles diffèrent par la couleur des yeux (**Figure 11**). La première est une lignée sauvage aux yeux noirs (notée B pour black) et la seconde est une lignée mutante aux yeux rouges (notée R).

Malgré certaines différences entre ces deux lignées, comme le stock spermatique des mâles (Do Thi Khanh et al., 2005) ou leur agressivité face à un compétiteur pour l'accès à une femelle (Do Thi Khanh, 2005), aucune différence n'a jusqu'ici été relevée concernant le comportement de ponte des femelles (Darrouzet, données non publiées).

L'utilisation de femelles homozygotes de ces deux lignées peut ainsi nous permettre par exemple le suivi de la descendance d'une femelle donnée lorsque plusieurs femelles pondent simultanément ou successivement sur le même patch de ponte. Elle peut également permettre de suivre l'issue de combats larvaires entre différents individus pondus sur un même hôte. Ce marqueur phénotypique sera utilisé tout au long de ce travail de thèse pour analyser ces deux types de compétitions (compétition pour l'accès à une ressource de ponte et compétition larvaire).



**Figure 11** Les deux lignées d'*Anisopteromalus calandrae* présentes au laboratoire : la lignée sauvage aux yeux noirs (à gauche) et la lignée mutante aux yeux rouges (à droite).

---

### *Le système de graines artificielles*



**Figure 12** Femelle *A. calandrae* pondant sur une graine artificielle dans laquelle a été placée une larve de bruche *C. maculatus*.

---

Afin d'obtenir des œufs de parasitoïdes et effectuer les expériences comportementales, nous avons utilisé un système de graines artificielles. Ce système est composé d'une gélule en gélatine transparente dont le corps est enfoncé à l'aide d'un piston de manière à accueillir une larve de bruche et recouverte du capuchon mimant ainsi la loge nymphale d'une bruche à l'intérieur d'une graine (Gauthier & Monge, 1999; Darrouzet et al., 2003). Le capuchon est percé de cinq trous répartis autour de la gélule, facilitant ainsi les

échanges gazeux entre l'intérieur de la graine artificielle et le milieu extérieur. Ces trous permettent également au parasitoïde d'introduire plus facilement son ovipositeur dans la gélule afin de pondre (**Figure 12**).

L'un des avantages d'un tel système réside dans la transparence des gélules qui nous permet de voir rapidement si une larve a été parasitée ou pas. Ainsi, une larve parasitée peut ensuite être réutilisée pour un test comportemental, ce qui n'aurait pas pu être possible avec une graine naturelle. En effet, le seul moyen de s'assurer du succès du parasitisme dans ce dernier cas serait d'ouvrir la graine qui ne pourrait, par conséquent, plus être utilisée. L'autre intérêt de ce système est de pouvoir retirer ou échanger certaines parties du système gélule-hôte-œuf sans affecter l'intégrité du système. Ceci permet de pouvoir retirer les œufs surnuméraires présents dans les gélules tout en laissant l'hôte et la graine intacts, ou bien encore de disposer de chaque partie du système indépendamment les unes des autres lors de tests comportementaux afin de déterminer l'importance relative de chacune de ces parties dans les comportements observés chez les parasitoïdes.

Ce système est d'autant plus intéressant qu'il n'affecte pas le comportement de ponte des parasitoïdes (Gauthier, 1996; Gauthier & Monge, 1999).