

## **Les modèles dynamiques à variables d'état: une perspective plus réaliste**

### **Principes de base**

Parmi les principaux pas essentiels dans l'élaboration d'un modèle dynamique à variables d'état on compte, (i) la définition des variables d'état et des contraintes et (ii) la définition des variables de décisions (Clark & Mangel 2000). Le choix des variables d'état varie drastiquement selon le problème posé et l'organisme auquel il se réfère. Les variables d'état servent à représenter l'état physiologique d'un organisme (réserves en nutriments, masse corporelle, charge en œufs, etc.). Des paramètres environnementaux (e.g., température, densité de proies, densité d'hôtes, etc.) peuvent également être posés comme variables. A chaque instant, la valeur de ces variables d'état influence le comportement de l'organisme qui à son tour affecte une ou plusieurs variables d'état. Généralement, des contraintes (ou limites) conditionnent directement les valeurs que peuvent prendre les variables. Ainsi, un animal ne peut manger plus d'une certaine quantité de nourriture ou ne peut grandir au-delà d'une certaine taille. Le terme de variables de décision sert à définir les différentes possibilités "comportementales" dont dispose l'organisme. Elles sont généralement directement définies par la nature du problème que l'on se pose: la décision d'un oiseau de rester au nid, de partir à la recherche de nourriture ou de partenaire sexuel, la décision d'un poisson d'attaquer une proie ou de l'ignorer, ou bien encore le nombre d'œufs à pondre par hôte chez les guêpes parasitoïdes grégaires (Mangel 1987; Hart & Gill 1992; Kelly & Kennedy 1993).

Une fois ces différentes variables définies on peut alors représenter tout organisme par différents états -caractérisés par les valeurs prises par ces variables d'état-, le passage d'un état

à un autre -les transitions- étant déterminé par les différentes décisions prises par l'organisme ainsi que par les processus physiologiques impliqués. Cette vision est qualifiée d'espace d'état, le but des modèles dynamiques à variables d'état étant de définir le déplacement d'un organisme dans cet espace de manière optimale, i.e. maximisant sa '*fitness*'.

Au cours de ces dernières années, les modèles dynamiques à variables d'état sont apparus comme un outil très puissant en écologie évolutive. Cette démarche permet en effet, de créer un lien étroit entre les deux branches majeures de l'écologie évolutive, la théorie des traits d'histoires de vie et l'écologie comportementale (Clark 1993; Krebs & Davies 1993; Clark & Mangel 2000). Cette méthode permet en outre l'incorporation de l'état physiologique des organismes par le biais de variables d'état. Elle suppose de plus une maximisation du succès reproducteur global ('*expected lifetime reproductive success*') des organismes, paramètre très proche de la notion Darwinienne de '*fitness*' phénotypique utilisée dans la théorie des traits d'histoires de vie (Mangel & Clark 1986, 1988; Clark 1993; Clark & Mangel 2000). La modélisation dynamique à variables d'état peut donc être envisagée comme une généralisation de la théorie des traits d'histoires de vie traditionnelle incorporant la notion de contraintes et de compromis (Clark & Mangel 2000).

### **Le comportement de nourrissage sur l'hôte chez les parasitoïdes**

Les modèles dynamiques à variables d'état ont été très largement utilisés dans l'analyse des comportements et des traits d'histoire de vie (e.g. Stephens & Krebs 1986; Houston *et al.* 1988; Mangel & Clark 1988; Clark 1993; McNamara & Houston 1996). En écologie comportementale, ils permettent par exemple, de faire des prédictions détaillées sur les décisions comportementales de nombreux organismes depuis les stratégies d'approvisionnement pour l'hiver chez les saumons, jusqu'aux stratégies de gestion des fuels métaboliques chez les oiseaux migrateurs en passant par le comportement de ponte chez les insectes parasitoïdes (Clark 1993; Clark & Mangel 2000). Plus spécifiquement, chez les insectes parasitoïdes, la programmation dynamique a été très largement appliquée au comportement de ponte *versus* nourrissage sur l'hôte (e.g. Chan 1991; Houston *et al.* 1992; Chan & Godfray 1993; Collier *et al.* 1994).

Chez les hyménoptères parasitoïdes, le succès reproducteur est limité par deux contraintes majeures: le risque d'être limité en œufs ('*egg-limited*') ou d'être limité en temps ('*time-limited*'). Une femelle est limitée en œufs si elle épuise son stock total d'œufs bien qu'il existe encore des opportunités de ponte (hôtes encore disponibles). La limitation en temps

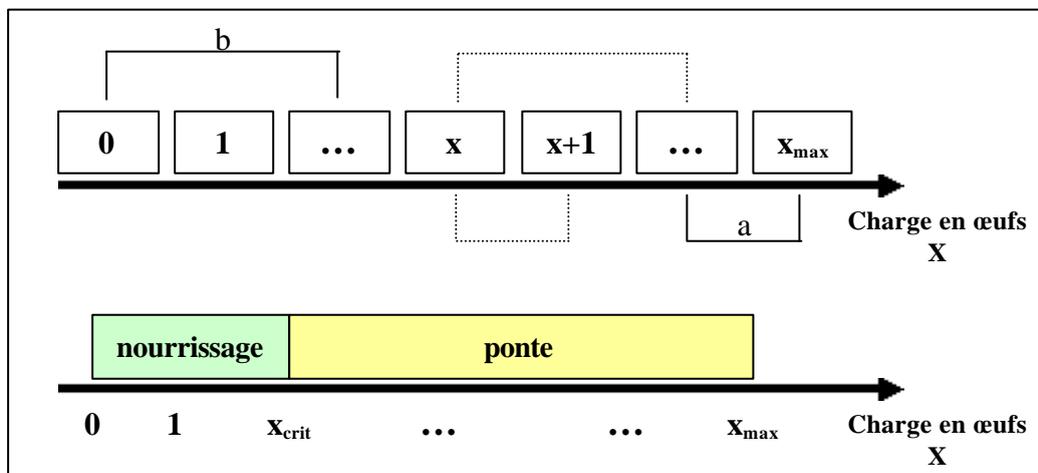
s'applique aux individus incapables de trouver assez d'opportunités de ponte durant leur vie pour déposer tous les œufs dont ils disposent. De façon à maximiser leur succès reproducteur, les individus doivent donc tenter de contrebalancer le risque d'être limité en œufs ou en temps (Price 1973; Charnov & Skinner 1984; Parker & Courtney 1984; Waage 1986; Godfray 1987; Mangel 1987; Driessen & Hemerik 1992; Minkenberg *et al.* 1992; Collier *et al.* 1994; Godfray 1994; Mangel *et al.* 1994; Heimpel & Rosenheim 1995; Getz & Mills 1996; Heimpel *et al.* 1996; Rosenheim 1996; Shea *et al.* 1996; Ellers & Van Alphen 1997; McGregor 1997; Casas *et al.* 2000). Chez certaines espèces d'insectes parasitoïdes, les femelles peuvent équilibrer les risques grâce à une certaine plasticité comportementale telle que par exemple l'utilisation de l'hôte pour la ponte ou pour le nourrissage sur l'hôte (Mangel 1987, 1989; Godfray 1994; Mangel & Heimpel 1998). En réalisant un nourrissage sur l'hôte, un parasitoïde sacrifie une opportunité de ponte ou réduit les ressources disponibles pour le développement de la larve de parasitoïde. En effet, chez certaines espèces un hôte ne peut servir à la fois à la ponte et au nourrissage sur l'hôte -nourrissage sur l'hôte non concurrent-, alors que chez d'autres il peut être utilisé pour les deux fonctions -nourrissage sur l'hôte concurrent (Jervis & Kidd 1986). En revanche, même s'il entraîne une réduction du gain de '*fitness*' immédiat, le nourrissage sur l'hôte augmente les gains potentiels de '*fitness*' futurs en augmentant le nombre d'œufs produits et/ou la longévité des femelles. Le choix comportemental entre ponte et nourrissage sur l'hôte constitue donc un exemple classique du compromis évolutif entre reproduction immédiate et reproduction future (e.g. Stearns 1976, 1992; Pianka 1970).

Le choix comportemental entre ponte et nourrissage sur l'hôte peut varier en réponse à de nombreux facteurs écologiques -e.g. probabilité de rencontre des hôtes, risque de mortalité du parasitoïde- mais également en fonction de facteurs physiologiques (Godfray 1984). Grâce aux travaux pionniers de Iwasa *et al.* (1984), le nombre d'œufs disponibles pour la ponte dans les ovarioles de la femelle -la charge en œufs- apparaît aujourd'hui très clairement comme un des éléments déterminants pour de nombreux aspects de l'écologie des parasitoïdes (Collins & Dixon 1986; Courtney *et al.* 1989; Trudeau & Gordon 1989; Drost & Cardé 1992; Minkenberg *et al.* 1992; Rosenheim & Rosen 1992; Godfray 1994; Rivero 1994; Collier 1995a; Heimpel & Rosenheim 1995; Michaud & Mackauer 1995; McGregor 1997). Les divers modèles dynamiques à variables d'état développés pour tester l'influence de la charge en œuf sur la décision de nourrissage sur l'hôte (nourrissage sur l'hôte *versus* ponte) arrivent à la prédiction commune que le nourrissage sur l'hôte est privilégié à mesure que la charge en œufs diminue (Chan & Godfray 1993; Collier *et al.* 1994; Briggs *et al.* 1995; Shea *et al.* 1996). Rosenheim & Rosen (1992) font exception à cette règle en ne mettant en évidence

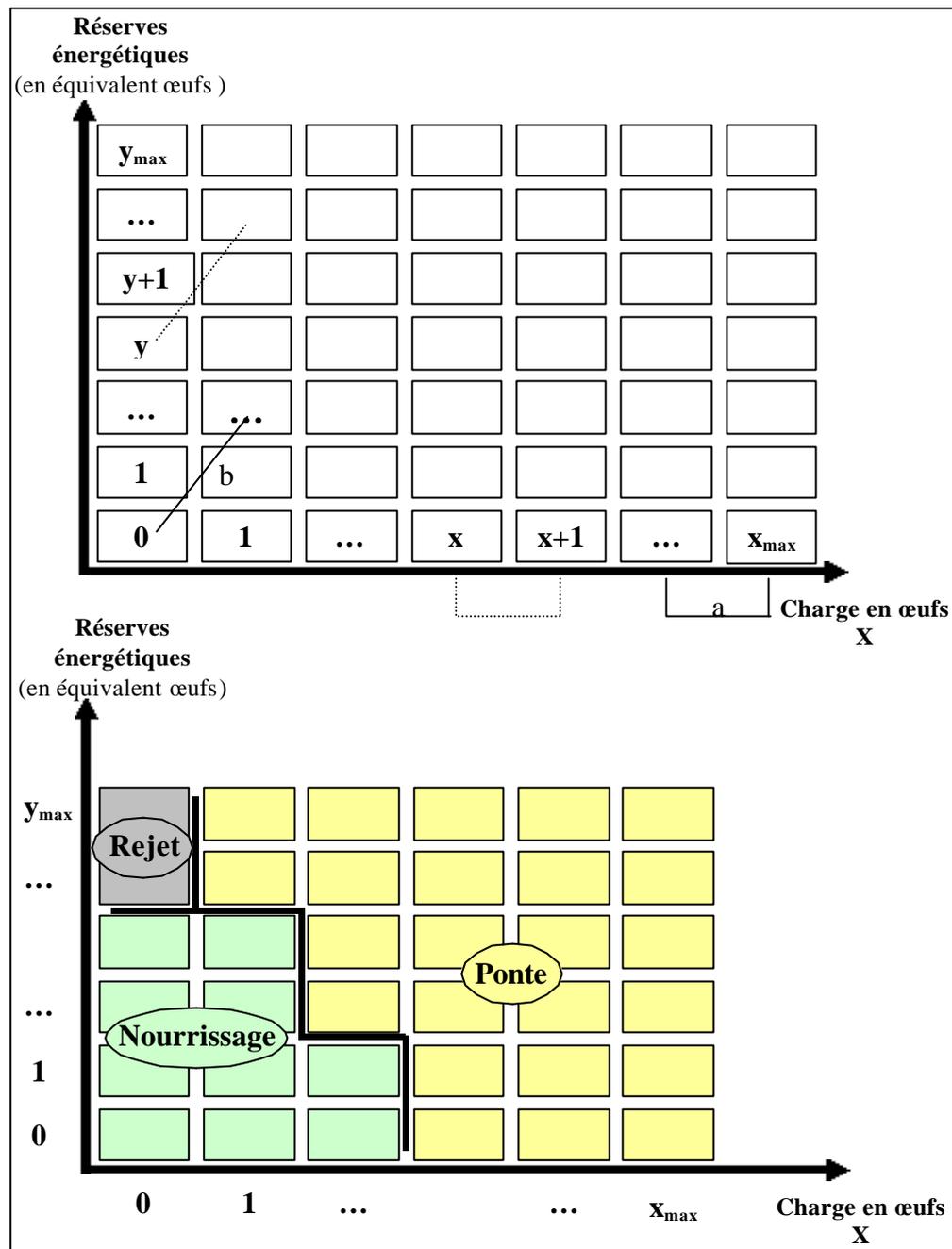
aucune relation entre la charge en œufs et la décision de nourrissage sur l'hôte. Dans certains modèles, on observe également l'incorporation d'un second facteur physiologique interne à la femelle, les réserves énergétiques (Chan & Godfray 1993; Briggs *et al.* 1995; Collier 1995a; révision par Heimpel & Collier 1996; Shea *et al.* 1996).

### Réalisme physiologique et complexité

Pour comprendre la notion d'espace d'état et les problèmes de complexification de l'espace d'état liés à l'introduction de réalisme physiologique, je me suis inspiré de quelques travaux clés pris dans la littérature en relation avec le compromis évolutif entre décision de nourrissage sur l'hôte et décision de ponte chez les parasitoïdes synovigéniques. Pour cela j'ai établi deux schémas de décisions comportementales en m'inspirant principalement des travaux de Collier *et al.* (1994) et de Shea *et al.* (1996). Les schémas qui suivent se veulent volontairement simplificateurs et ne visent pas à décrire en détails les différents modèles développés ni leurs conséquences. Cette démarche ne se veut pas non plus totalement exhaustive, le nombre de travaux traitant de l'influence de la charge en œufs sur la décision de nourrissage sur l'hôte étant considérable. Elle vise simplement à mettre en évidence la notion d'espace d'état.



**Figure 1. (inspiré de Collier *et al.* 1994).** Espace d'état (en haut). Les femelles parasitoïdes sont caractérisées par leur charge en œufs,  $X$  (variable d'état). La charge en œufs ne peut excéder une valeur seuil,  $x_{\max}$  correspondant à la capacité maximum de stockage en œufs. La charge en œufs peut descendre jusqu'à zéro mais le parasitoïde se trouve alors limité en œufs. Chaque individu peut soit pondre, soit se nourrir sur l'hôte (variables de décisions). Chaque décision affecte et est affectée par la valeur de  $X$  au moment considéré. Situation (a): La femelle pond. A chaque décision de ponte, la charge en œufs diminue de 1 passant de  $x$  à  $x-1$ . Situation (b): La femelle renonce à pondre et se nourrit sur l'hôte. A chaque décision de nourrissage sur l'hôte la charge en œufs augmente. Cette augmentation dépend du nombre d'œufs produits par événement de nourrissage sur l'hôte, i.e. le gain du nourrissage sur l'hôte. *Diagramme de décision optimale (en bas)*. Un modèle dynamique à variable d'état vise à déterminer la stratégie optimale permettant à l'organisme de maximiser sa 'fitness'. Il visera donc à déterminer la décision prise par l'organisme en fonction de son statut physiologique (valeur de  $X$ ) et des paramètres écologiques inclut dans le modèle. Il permettra ainsi la définition d'une valeur seuil,  $x_{\text{crit}}$  en dessous de laquelle la femelle se nourrira sur l'hôte et au-dessus de laquelle la femelle pondra un œuf.



**Figure 2.** (inspiré de Shea *et al.* 1995). *Espace d'état (en haut)*. Les femelles parasitoïdes sont caractérisées par leur charge en œufs,  $X$ , et le niveau de leurs réserves énergétiques,  $Y$  (variables d'état). Ces deux paramètres ne peuvent excéder une valeur seuil,  $x_{\max}$  et  $y_{\max}$  correspondant à la capacité maximum de stockage en œufs et en réserves énergétiques. La charge en œufs peut descendre jusqu'à zéro -le parasitoïde se trouve alors limité en œufs- mais la parasitoïde meurt si ses réserves énergétiques descendent en dessous d'une valeur critique  $y_{\min}$ . Chaque individu peut pondre, se nourrir sur l'hôte ou rejeter l'hôte (variables de décisions). Chaque décision affecte et est affectée par les valeurs de  $X$  et de  $Y$  au moment considéré. Situation (a): La femelle pond. A chaque décision de ponte, la charge en œufs diminue de 1 passant de  $x$  à  $x-1$ . Situation (b): La femelle renonce à pondre et se nourrit sur l'hôte. A chaque décision de nourrissage sur l'hôte, le niveau des réserves énergétiques ainsi que la charge en œufs augmentent. *Diagramme de décision optimal (en bas)*. Un modèle dynamique à variable d'état vise à déterminer la stratégie optimale permettant à l'organisme de maximiser sa 'fitness'. Il visera donc à déterminer la décision prise par l'organisme en fonction de son statut physiologique (valeur de  $X$  et de  $Y$ ) et des paramètres écologiques inclus dans le modèle. Il permettra ainsi la définition de couples de valeurs seuils,  $(x_{\text{crit}}, y_{\text{crit}})$  en dessous desquels la femelle se nourrira sur l'hôte et au-dessus desquels la femelle pondra un œuf.

Sur la base d'un modèle dynamique simple n'incorporant qu'une variable d'état, ici la charge en œufs, il est possible d'établir un nouveau modèle incorporant un degré de réalisme supplémentaire (figure 1 *versus* figure 2). En effet, une des suppositions de base du schéma 1 consiste en une capacité illimitée des femelles à se nourrir. Cependant, si l'on se place dans des conditions physiologiques plus réalistes, il apparaît vraisemblable que les femelles soient limitées dans leur capacité à se nourrir par des contraintes physiologiques ou mécaniques (volume du tube digestif, capacités digestives, niveau des réserves énergétiques etc.), voire par des contraintes adaptatives, s'alimenter et stocker des nutriments ayant un certain coût (e.g. risque de prédation, coûts de déplacement, etc.). En effet, tout comme une femelle ne peut pondre d'œufs si elle n'en possède pas, une femelle ne peut manger si son appareil digestif est saturé ou si ses capacités de stockage des réserves énergétiques ont atteint leur maximum. L'introduction d'une nouvelle contrainte (via la capacité maximum d'alimentation) permet de mieux tenir compte d'une réalité biologique, l'incapacité à se nourrir indéfiniment. On introduit donc dans le modèle un degré de réalisme supplémentaire. Une telle démarche nécessite cependant l'utilisation d'une nouvelle variable d'état: la capacité de stockage des réserves énergétiques (Y). Cette nouvelle variable vise simplement à introduire un aspect quantitatif lié à l'alimentation. Elle est ainsi indifféremment qualifiée de "capacité de stockage du tube digestif", "contenu du tube digestif", "réserves énergétiques", ou bien encore "contenu en nutriments" (Collier 1995a; Heimpel & Collier 1996; Shea *et al.* 1996).

L'introduction d'une nouvelle contrainte dans le système conduit donc à envisager chaque organisme selon non pas une, mais deux variables: la charge en œufs X et le niveau de stockage des réserves énergétiques Y. La variable X est comprise entre deux limites, zéro et  $x_{\max}$ , la charge en œufs maximum. La variable Y est comprise entre deux limites, zéro et  $y_{\max}$ , la capacité de stockage maximum. Les individus précédemment schématisés selon un axe linéaire se trouvent alors projetés dans un espace d'état en deux dimensions. Le déplacement selon l'axe X est conditionné par la décision de ponte. Le déplacement selon l'axe Y est conditionné quant à lui par la décision de nourrissage sur l'hôte. L'introduction de cette nouvelle variable d'état entraîne une augmentation du nombre d'états physiologiques potentiels pouvant être atteints par l'organisme.

Les transitions permettent le passage d'un état à un autre et reflètent les mécanismes physiologiques sous-jacents aux décisions comportementales. L'introduction d'une nouvelle contrainte (et donc d'une nouvelle variable) conduit à reconsidérer les mécanismes supposés jusqu'alors, voir à définir de nouveaux processus permettant à l'organisme d'atteindre les états nouvellement établis. On introduit alors un degré de précision physiologique supplémentaire

également au niveau des mécanismes mis en jeu dans le processus de maturation des ovocytes, précision qui nécessite généralement la formulation de nouvelles hypothèses: les nutriments sont-ils convertis directement sous forme d'œufs ou existe-t-il une phase de stockage intermédiaire? Le gain du nourrissage sur l'hôte est-il constant ou la fraction allouée à la reproduction et au stockage de réserves fluctue-t-elle au cours du temps?

Il en résulte, par l'introduction d'une nouvelle contrainte, une complexification de l'espace d'état aussi bien au niveau du nombre de variables d'état qu'au niveau des transitions. En contrepartie, un degré de réalisme physiologique supplémentaire est atteint en tenant compte de contraintes auxquelles l'organisme peut être soumis et en introduisant parfois de nouvelles options comportementales -la possibilité de rejeter l'hôte lorsque la charge en œufs est nulle et la capacité de stockage en nutriments proche de la saturation dans le cas présent.

Divers exemples de modèles dynamiques à variables d'état confirment fortement le besoin d'intégration des mécanismes physiologiques et de la dynamique des processus afin de développer des modèles plus réalistes (Clark & Mangel 2000). En comparant les prédictions d'un modèle dynamique à variables d'état à celles d'un modèle d'optimisation classique, Houston & McNamara (1985) mettent en évidence que le choix de proies optimal dépend non seulement du taux de rencontre des différentes proies (petites et grosses) mais également du niveau des réserves énergétiques du prédateur (Krebs & Kacelnik 1993). Ils démontrent ainsi le degré de réalisme supérieur des modèles dynamiques à variables d'état incluant ce dernier paramètre. De la même manière la comparaison du modèle statique de Charnov & Stephens (1988) et du modèle dynamique de Mangel (1989), deux modèles traitant du choix de l'hôte chez les parasitoïdes, met en évidence une meilleure précision dans les prédictions du modèle dynamique à variables d'état de Mangel (Godfray 1994). Ce dernier incorpore en effet la charge en œufs, paramètre déterminant dans les décisions comportementales liées à la ponte chez les parasitoïdes (Iwasa *et al.* 1984). Enfin, Mangel & Clark (1988) montrent une prédominance des modèles dynamiques à variables d'état face aux modèles d'optimisation "classique" (*'simple rate-maximizing analysis'*, e.g. théorème de la valeur marginale) dans les décisions de ponte chez les hyménoptères parasitoïdes. Il apparaît donc que les modèles dynamiques à variables d'état intègrent un degré de réalisme et une précision des prédictions supérieurs aux modèles d'optimisation classiques (exception faite pour Rosenheim 1999). En effet, en incorporant le temps, l'état physiologique des organismes et en déterminant une interdépendance entre état physiologique et décision, ces modèles incorporent mieux la complexité des comportements et leurs conséquences. En tenant compte de paramètres

biologiques détaillés, la programmation dynamique à variables d'état permet également la construction de modèles dont la structure et les paramètres sont parfaitement adaptée à l'espèce considérée et à la question posée. Ils permettent de plus l'obtention de prédictions qualitatives mais également quantitatives, testables empiriquement.

L'obtention d'un réalisme supérieur dû à la prise en considération des notions de conditions physiologiques et de dynamique des processus entraînent cependant une complexification des modèles générant parfois des difficultés de résolution et d'interprétation des résultats (Clark & Mangel 2000). Ainsi l'augmentation de réalisme physiologique (e.g. schéma 1 *versus* schéma 2) conduit inévitablement à une augmentation du nombre de variables et une croissance exponentielle de la complexité de résolution des modèles (Clark & Mangel 2000). Afin d'obtenir des modèles respectant les capacités de résolution informatique et d'interprétation, il convient donc d'établir un compromis entre réalisme physiologique et complexité.

## **Implications des modèles et apports des résultats obtenus**

Les modèles dynamiques à variables d'état décrits précédemment nécessitent la mise en évidence de l'influence de chaque décision sur l'état physiologique des organismes. Pour cela il convient (i) d'identifier les variables physiologiques affectées puis (ii) de quantifier cet impact.

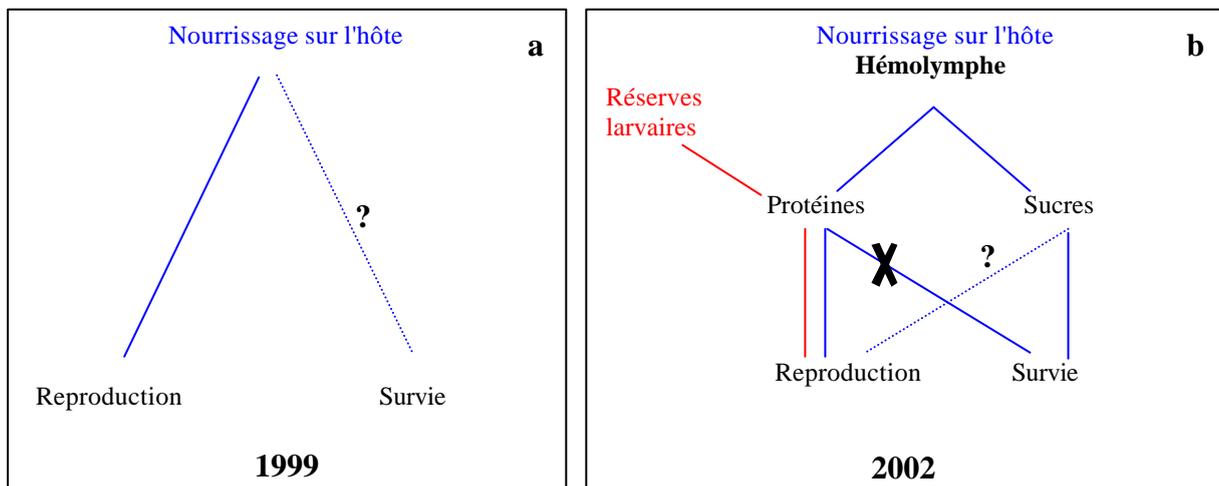
### **Identification des flux nutritionnels**

Pour comprendre les transitions d'un état physiologique à un autre, il convient en tout premier lieu de déterminer quelles seront les variables d'état influencées par chaque variable de décision. Cette étape nécessite donc la compréhension des flux nutritionnels au sein de l'organisme. Un exemple de ce phénomène peut être dégagé une fois encore des travaux concernant le choix comportemental entre nourrissage sur l'hôte et ponte chez les Hyménoptères parasitoïdes. En effet, l'incorporation de la charge en œufs dans les modèles théoriques -modèles visant à prédire les conditions physiologiques et environnementales optimales sous lesquelles une femelle devrait renoncer à une opportunité de ponte immédiate au profit d'un nourrissage sur l'hôte- a très rapidement généré de nouvelles questions

concernant les patrons d'acquisition et d'allocation des nutriments (Jervis & Kidd 1986; Mangel 1989; Chan 1991; Kidd & Jervis 1991a; Houston *et al.* 1992; Chan & Godfray 1993; Collier *et al.* 1994; Collier 1995a; Heimpel *et al.* 1998). Faute de données expérimentales *claires et appropriées*, trois grands types de modèles ont vu le jour. Pour certains d'entre eux, les nutriments du nourrissage sur l'hôte servent exclusivement à la production des œufs (Jervis & Kidd 1986; Chan & Godfray 1993; Collier *et al.* 1994, Heimpel *et al.* 1994). Pour d'autres, ils sont utilisés exclusivement pour la maintenance (Houston *et al.* 1992; Chan & Godfray 1993), alors que pour d'autres enfin ils servent aux deux fonctions (Chan & Godfray 1993; Collier 1995a; Heimpel *et al.* 1998). De telles suppositions sur la fonction des nutriments acquis au cours du nourrissage sur l'hôte influencent très fortement les variables physiologiques affectées lors d'une prise de décision et donc les prédictions de ces modèles (e.g. Chan & Godfray 1993). Ainsi, dans l'hypothèse d'une conversion immédiate des nutriments sous forme d'œufs, les modèles considérant un gain du nourrissage sur l'hôte uniquement en terme de production d'œufs, prédisent l'existence d'une charge en œufs critique de zéro. La charge en œufs critique correspond à la charge en œufs en dessous de laquelle un parasitoïde préférera se nourrir sur l'hôte plutôt que de pondre. Dans les modèles considérant cette fois que le nourrissage sur l'hôte permet uniquement d'assurer la maintenance des organismes, on observe une modification de la variable clé influençant les comportements, la variable alors considérée étant le niveau d'énergie critique en dessous duquel l'organisme préférera se nourrir sur l'hôte afin d'assurer sa survie. Dans les modèles considérant cette fois un gain en terme de production d'œufs et de maintenance, chaque décision comportementale affecte aussi bien la charge en œufs que le niveau des réserves énergétiques. Les décisions comportementales prises résultent de la combinaison de ces deux facteurs. On observe ainsi la possibilité d'effectuer un nourrissage sur l'hôte à partir d'une charge en œufs critique supérieure à zéro contrairement aux premiers modèles utilisant uniquement un gain reproductif. Une partie des nutriments acquis étant utilisée pour la maintenance de l'organisme, il convient donc de réaliser plus de nourrissage sur l'hôte pour pouvoir former un nouvel œuf. Ceci se traduit par un "déclenchement" du comportement de nourrissage sur l'hôte à partir d'une charge en œufs supérieure à zéro permettant ainsi d'éviter le risque d'être limité en œufs.

Une grande partie de ce travail de thèse s'est concentré sur l'identification de la nature et de la fonction des nutriments acquis au cours du nourrissage sur l'hôte. L'adaptation de techniques colorimétriques développées chez les moustiques (Van Handel 1985a, 1985b; Van

Handel & Day 1988) nous a permis de préciser la nature des nutriments acquis au cours du nourrissage sur l'hôte et de préciser leur impact en terme de survie (**Chapitre 1**). L'utilisation de techniques d'analyses plus élaborées -marquage isotopique- nous a également permis de mesurer l'impact du nourrissage sur l'hôte sur la production d'œufs (Rivero & Casas 1999b; **Chapitre 2**). Nous avons ainsi confirmé que les parasitoïdes synovigéniques consomment l'hémolymphe de leur hôte lors du nourrissage sur l'hôte, leur assurant un apport essentiellement en protéines et en sucres. Les lipides semblent quant à eux être acquis essentiellement au cours de développement larvaire (**Chapitres 1, 3 et 4**) obligeant la femelle à une gestion particulière de cette catégorie de nutriments (**Chapitres 2, 3 et 4**). Les résultats obtenus mettent clairement en évidence que le nourrissage sur l'hôte permet aux parasitoïdes d'assurer les dépenses métaboliques liées aux fonctions de reproduction ainsi que celles liées à la maintenance de l'organisme (**Chapitres 1 et 2** voir figure 3). De telles informations permettent d'identifier les variables d'état susceptibles d'être influencées par les décisions comportementales. Ainsi, le nourrissage sur l'hôte agit non seulement sur la charge en œufs en assurant la maturation de nouveaux œufs mais également sur les réserves énergétiques dont dispose l'organisme pour couvrir ses besoins métaboliques. Ces résultats aboutissent en outre une validation des modèles considérant un gain du nourrissage sur l'hôte au niveau de la reproduction et de la survie.



**Figure 3. Evolution de notre compréhension des gains obtenus lors du nourrissage sur l'hôte.** (a) Les travaux antérieurs ont permis de mettre en évidence un impact positif du nourrissage sur l'hôte sur la reproduction de nombreux parasitoïdes synovigéniques. Le rôle du nourrissage sur l'hôte sur la survie semble quant à lui très variable d'une espèce à l'autre. (b) Les résultats obtenus confirment l'hypothèse selon laquelle le nourrissage sur l'hôte correspond à une consommation d'hémolymphe. Il met également clairement en évidence un rôle *direct* du nourrissage sur l'hôte sur la production de nouveaux œufs via l'acquisition de protéines. Les ressources protéiques ainsi obtenues viennent compléter celles stockées au cours du développement larvaire et intervenant également sur la reproduction. Les résultats montrent finalement un impact positif du nourrissage sur l'hôte sur la survie des parasitoïdes essentiellement grâce aux sucres obtenus. Le rôle, direct ou indirect, des sucres dans la reproduction reste quant à lui toujours à déterminer.

## Quantification des flux nutritionnels

Une fois les variables d'état affectées identifiées, il convient de préciser dans quelles mesures elles seront modifiées par les variables de décision. Afin de mesurer l'effet d'une décision sur les variables d'état, il convient alors de se poser les questions suivantes: (i) l'effet est-il immédiat ou différé? (ii) l'effet est-il ponctuel ou réparti dans le temps? Et enfin (iii) l'effet est-il constant ou variable? La notion de délai ayant été déjà abordée, en particulier par Rivero & Casas (1999b), ce travail de thèse s'est concentré principalement sur les deux dernières questions.

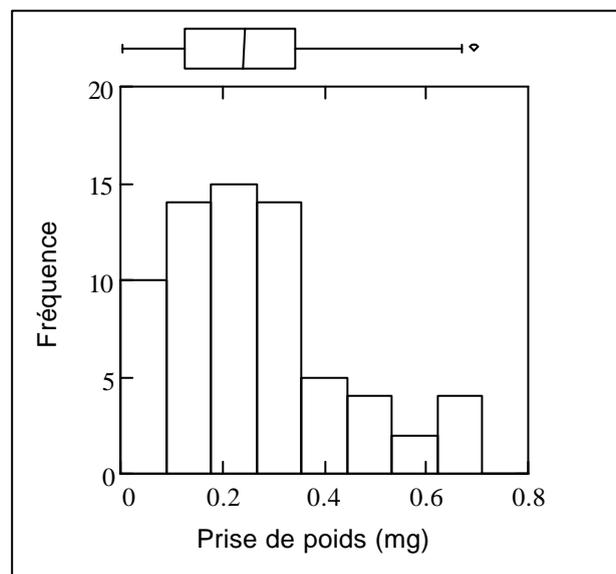
*Effet immédiat ou différé?* Dès lors que l'on s'intéresse de près aux mécanismes physiologiques sous-jacents aux décisions comportementales, il apparaît que certains d'entre eux peuvent engendrer un délai entre la prise de décision comportementale et une modification des variables d'état. On observe ainsi qu'il existe en réalité un délai entre l'acquisition de nutriments par nourrissage sur l'hôte et la conversion de ces nutriments sous forme d'œufs (e.g. Collier 1995a; Rivero & Casas 1999b). L'effet de ce délai de maturation sur la production d'œufs a été très largement étudié par de nombreuses expériences et l'importance évolutive de ce délai a été exploré via des modèles dynamiques à variables d'état (e.g. Chan 1991; Collier *et al.* 1994; Collier 1995a). Ces études montrent que l'incorporation d'un délai de maturation, si court soit-il, influence très fortement la décision comportementale de nourrissage sur l'hôte *versus* celui de la ponte pour une charge en œufs donnée. En effet, une absence de délai permet de prédire un nourrissage sur l'hôte uniquement à partir du moment où la charge en œufs est nulle. Au contraire, lorsqu'il existe un délai de maturation, le parasitoïde doit se nourrir sur l'hôte avant d'atteindre une charge en œufs nulle. Ceci permet d'éviter au parasitoïde le risque d'être à cours d'œufs, situation l'obligeant à attendre la maturation de nouveaux œufs et à rejeter potentiellement les hôtes rencontrés (Collier *et al.* 1994; Collier 1995a). Notons que ces modèles considèrent uniquement le lien entre nourrissage sur l'hôte et production d'œufs, l'intervention d'un gain en terme de survie n'étant pas pris en compte. Ceci explique la possibilité d'avoir une charge en œufs critique nulle (voir précédemment l'influence d'un gain de survie sur la charge en œufs critique). D'autres modèles incorporent à la fois le double bénéfice du nourrissage sur l'hôte -survie et fécondité- et l'existence d'un délai de maturation. Shea *et al.* (1996) définissent ainsi des périodes de latence, périodes suivant un nourrissage sur l'hôte et durant lesquelles le parasitoïde, à défaut de pouvoir s'alimenter de nouveau peut pondre. En conclusion, la possibilité d'effet différé

peut modifier fortement les prédictions des modèles et il convient donc de se poser la question de l'existence ou non d'un délai et de l'incorporer, si besoin, dans le modèle.

*Effet ponctuel ou réparti dans le temps?* Un autre paramètre physiologique a fait l'objet récemment d'une attention particulière: le gain du nourrissage sur l'hôte, i.e. le nombre d'œufs produits grâce à un événement de nourrissage sur l'hôte. Quantifier le gain du nourrissage sur l'hôte et le délai de maturation des œufs est essentiel pour prédire quand un parasitoïde va renoncer à une opportunité de reproduction immédiate (ponte) au profit d'un nourrissage sur l'hôte, nourrissage susceptible d'augmenter ses chances de reproduction futures (Collier 1995b). De récentes études indirectes mettent clairement en évidence que les parasitoïdes bénéficient des nutriments acquis au cours du nourrissage sur l'hôte longtemps après l'événement de nutrition lui même (Collier 1995b; Heimpel *et al.* 1997). Plus récemment, le suivi d'incorporation d'éléments nutritifs dans les œufs en ayant recours à divers marqueurs radioactifs, nous a permis de mettre en évidence ce processus de façon direct et sans ambiguïté (Rivero & Casas 1999b; **Chapitre 2**). En effet, bien que l'incorporation maximale des nutriments acquis au cours d'un nourrissage sur l'hôte se réalise dans un temps court après l'événement de nutrition, une grande proportion des nutriments sont stockés et utilisés *graduellement* pour la production d'œufs tout au long de la vie des femelles. Ceci démontre très clairement que le gain du nourrissage sur l'hôte est une variable continue et non une variable discrète comme supposé dans la majorité des modèles comportementaux (exception faite pour Heimpel *et al.* 1998). Le gain du nourrissage sur l'hôte est réparti tout au long de la vie d'un organisme et ne peut donc pas être mesuré en utilisant simplement le nombre d'œufs produits par unité de temps.

*Effet constant ou variable?* Un des aspects frappants des modèles dynamiques à variables d'état est la constance des paramètres utilisés, le plus souvent par soucis de simplification et/ou par méconnaissance des processus impliqués. Cependant, des paramètres tels que l'âge de la femelle peuvent parfois très nettement affecter certaines aptitudes physiologiques, conditionnant par exemple une diminution de ses capacités de maturation des œufs et générant une augmentation du délai de maturation au cours du temps, ou bien encore une augmentation des coûts de conversion. L'âge pourrait tout aussi bien influencer la proportion de nutriments, résultant d'un nourrissage sur l'hôte, allouée à la reproduction et à la maintenance. Alors que le caractère dynamique de ces paramètres reste encore à l'heure actuelle inconnu, d'autres paramètres apparaissent quant à eux clairement fluctuants dans le

temps. Ainsi, l'analyse de la composition des œufs et son évolution au cours de la vie d'une femelle, nous a permis de mettre en évidence des variations aussi bien qualitatives que quantitatives (**Chapitre 3**). De plus, chaque événement de nourrissage sur l'hôte se traduit par une quantité de nourriture consommée très variable (gain de poids de 0.0058 à 0.6078 mg, coeff. variation=0,958; voir figure 4) avec une tendance progressive à augmenter la quantité de nourriture consommée par nourrissage sur l'hôte au cours de la vie du parasitoïde (D. Giron & J. Casas, données non publiées). Les capacités des parasitoïdes à utiliser des ressources stockées (ressources larvaires ou ressources provenant de nourrissages sur l'hôte précédents) pour élaborer les œufs, ainsi que les fluctuations de quantité de nourriture consommée par nourrissage sur l'hôte et d'investissement maternel par œuf conduisent à envisager le gain de nourrissage sur l'hôte comme variable et non pas statique. La 'fitness' d'un événement simple de nourrissage sur l'hôte ne peut donc être quantifiable sur le court terme et doit être envisagée en tenant compte de la dynamique des processus physiologiques sur toute la durée de vie d'un organisme.



**Figure 4.** Prise de poids (mg) lors du premier événement de nourrissage sur l'hôte mesuré sur 68 femelles.

## Perspectives, les nouveaux enjeux

### Des modèles vers les études empiriques

L'intégration de paramètres physiologiques et l'introduction d'une perspective dynamique apparaît aujourd'hui indispensable au développement de modèles physiologiquement "réalistes". Cependant, l'absence de données expérimentales adéquates conduit généralement à l'élaboration de modèles sur la base de processus physiologiques résultant de suppositions. Par souci de clarté, les mécanismes supposés sont généralement simples mais tendent cependant à être toujours plus précis via l'introduction d'un réalisme toujours plus grand. Cette démarche génère inévitablement de nouvelles questions quant aux règles de fonctionnement interne des organismes et nécessite sans cesse de nouvelles investigations empiriques. Outre le simple gain lié à une progression générale de la connaissance, cette nécessité continue d'approfondissement des informations relatives à la physiologie des organismes stimule inévitablement le développement de nouvelles techniques d'analyses. Dans notre cas, l'adaptation de techniques biochimiques simples (analyses colorimétriques, chromatographie en couche mince) ou plus élaborées (double marquage radioactif) s'est révélée particulièrement utile pour l'acquisition de données empiriques concernant les patrons d'acquisition et d'allocation des nutriments (**Chapitres 1 à 4**). Cependant, alors que l'accès aux informations physiologiques est aujourd'hui possible, plusieurs problèmes techniques demeurent, essentiellement dus à la quantité infime de matériel disponible. En effet, malgré une vaste gamme de taille chez les parasitoïdes, bon nombre d'entre eux sont de faible dimension, de l'ordre du millimètre. Face à de telles difficultés, les nouvelles technologies s'avèrent aujourd'hui salvatrices et devraient permettre dans les prochaines années des avancées considérables dans la précision de l'évaluation des paramètres physiologiques et par conséquent dans la compréhension des règles et mécanismes physiologiques agissant au cœur de l'organisme. Dans ce but, diverses approches ont été tentées au cours de ce travail de thèse.

Nous avons proposé deux explications majeures suite aux résultats obtenus concernant l'allocation des ressources adultes et juvéniles dans la reproduction (**Chapitre 2**). La première reposait sur l'existence de nutriments clés pouvant être obtenus par la femelle uniquement au cours de son développement larvaire. La seconde proposait l'existence d'une compartimentation anatomique des réserves stockées en fonction de leur origine larvaire ou

adulte. Afin de tester cette seconde hypothèse, l'expérience a été renouvelée et des coupes histologiques d'individus marqués ont été réalisées. Ces coupes ont ensuite été analysées grâce à une technique auto-radiographique à haute résolution (B-imager) permettant la visualisation de multiples marqueurs radioactifs. Le choix de cette technique a été fait en raison de la possibilité de suivre plusieurs marqueurs, en l'occurrence le  $H_3$  et le  $C_{14}$ , simultanément avec un degré de résolution très fin (seuil de détection 0,007 DPM pour le  $H_3$ ; résolution spatiale 60 $\mu$ m), critères particulièrement importants à la mise en évidence d'une compartimentation potentielle sur des structures telles que le corps gras. Le but recherché était donc la mise en évidence d'une compartimentation régionale et fonctionnelle du corps gras tel que cela avait pu être réalisé chez d'autres insectes (Haunerland & Shirk 1995; Jensen & Borgesen 2000). Cette technique ne s'est cependant pas montrée à la hauteur de nos espérances et les images obtenues n'ont pu être exploitées de manière satisfaisante.

Les techniques d'analyses utilisées au cours de cette thèse ont permis d'atteindre la plupart des buts initialement fixés. Cependant, leur niveau de résolution ne permet pas à l'heure actuelle d'accéder à certaines données telles que, par exemple, la composition biochimique à l'échelle d'un œuf. Ceci génère inévitablement des difficultés statistiques les données étant groupées (analyses sur groupes de 5 œufs, **Chapitre 3**). L'acquisition de données à l'échelle d'un œuf pourrait permettre, entre autres, la construction de budgets énergétiques beaucoup plus précis au niveau individuel. Au cours d'un programme de recherche mené en partenariat entre le professeur J. Casas (IRBI, université de Tours, France) et le professeur D. Tomos (SBS, University of Wales-Bangor, Royaume-Uni), j'ai appris et adapté une technique d'analyse biochimiques à haute résolution utilisée en physiologie végétale et disponible uniquement dans deux laboratoires européens ('*Single Cell Sampling and Analysis*'; Bazzanella *et al.* 1997; Tomos & Leigh 1999; Tomos 2000; Tomos *et al.* 2000; Koroleva *et al.* 2001; Tomos & Sharrock 2001). Cette méthode permet le prélèvement et l'analyse quantitative d'échantillons au niveau cellulaire et sub-cellulaire (analyse possible sur des échantillons de 20 picolitres). Elle permet en outre la mesure simultanée de multiples composants sur un même échantillon (cations, anions, sucres, acides aminés, protéines, etc.) avec un degré de résolution inférieur à 5 mM (soit par exemple, pour le glucose des concentrations de l'ordre de 1 $\mu$ g/ $\mu$ l). Le principe de micro-extraction repose sur l'utilisation d'un micro-capillaire relié à un micro-manipulateur. Le capillaire est préalablement rempli d'huile de silicone afin de prévenir l'évaporation de l'échantillon. Le principe d'analyse quantitative repose sur le principe de l'électrophorèse capillaire ('*capillary electrophoresis*').

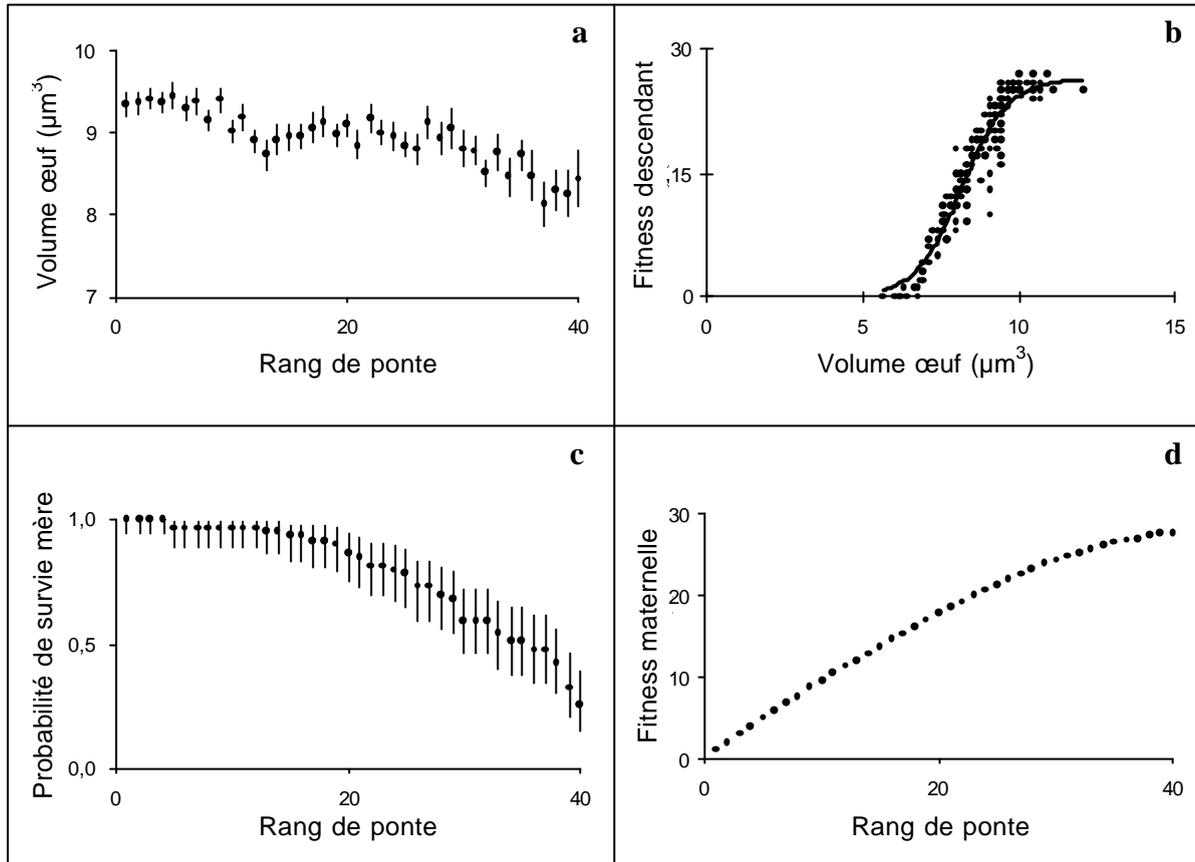
L'échantillon prélevé est injecté dans un micro-capillaire (Longueur 97cm; diamètre interne 50 $\mu$ m) baignant dans un tampon adapté aux solutés analysés. L'application d'un champ électrique à très haute tension (30kV) permet la séparation des composés en fonction de leur charge et de leur taille. Leur détection et identification sont effectués par absorbance ou fluorescence. Les résultats obtenus se sont révélés très prometteurs et devraient permettre dans les prochaines années des études physiologiques précises au niveau cellulaire et sub-cellulaire, permettant, par exemple, l'analyse biochimique des différentes cellules du corps gras si une compartimentation fonctionnelle était mise en évidence. De telles connaissances devraient permettre d'accéder à un degré de réalisme physiologique sans précédent, réalisme pouvant être incorporé aux modèles théoriques d'écologie comportementale et évolutive.

### **Des études empiriques vers les modèles**

L'acquisition de nouvelles connaissances physiologiques -notamment par le biais des nouveautés technologiques- peut parfois conduire à une confirmation des suppositions de base des modèles, comme la consommation de l'hémolymphe de l'hôte lors du nourrissage sur l'hôte (**Chapitre 1**), mais peut également remettre plus ou moins en question des hypothèses de base et l'utilisation de certains paramètres. Elle peut ainsi susciter l'ajout de nouveaux paramètres, la modification d'un ou plusieurs paramètres ou le remplacement total d'un paramètre au profit d'un autre, plus approprié et plus représentatif d'une réalité physiologique. Ainsi, les modèles utilisant la notion de réserves énergétiques, au sens large, ne tiennent pas compte de l'existence de nutriments limitants et par conséquent potentiellement prédominants dans l'évolution des stratégies d'histoire de vie et des comportements. Le développement de modèles multidimensionnels incorporant ces nutriments limitants apparaît aujourd'hui essentiel à l'obtention de prédictions réalistes (**Chapitres 3 et 4**). De la même manière, nous avons vu précédemment que l'estimation de la quantité de nourriture consommée par un parasitoïde lors du nourrissage sur l'hôte - via une estimation de la prise de poids par exemple- devrait être préférée au nombre de nourrissages effectués sur l'hôte, paramètre usuellement utilisé. En effet, en raison d'une très forte variabilité dans la quantité de nourriture consommée lors d'un événement de nourrissage sur l'hôte à l'autre, on ne peut considérer d'un point de vue énergétique le nourrissage sur l'hôte comme une entité pertinente (gain de poids de 0.0058 à 0.6078 mg, coeff. variation=0,958; voir figure 4). Le gain du nourrissage sur l'hôte doit quant à lui être reconsidéré en introduisant non seulement l'existence d'un délai de maturation, mais également en tenant compte de son aspect continu et dynamique. L'introduction de cette

dynamique dans les modèles reste à faire et constitue sans aucun doute un des défis de taille pour les futurs modélisateurs.

La remise en cause de certains paramètres peut également conduire à reconsidérer totalement la façon de se poser certaines questions écologiques et évolutives. Les modèles développés pour prédire l'influence de la charge en œufs et du temps sur la décision de nourrissage sur l'hôte constituent un exemple de choix pour illustrer ce phénomène. L'intérêt pour les processus physiologiques de production des œufs a été renforcé par le récent débat cherchant à déterminer si le compromis évolutif entre reproduction immédiate et reproduction future est principalement influencé par le nombre d'œufs disponibles dans les ovarioles de la femelle ou par le temps disponible pour les pondre (Driessen & Hemerik 1992; Getz & Mills 1996; Rosenheim 1996; McGregor 1997; Heimpel & Rosenheim 1998; Heimpel *et al.* 1998; Mangel & Heimpel 1998; Sevenster *et al.* 1998; Rosenheim 1999; Casas *et al.* 2000; Ellers *et al.* 2000; Rosenheim *et al.* 2000). Divers modèles ont confirmé que la limitation en œufs est un résultat possible dans un processus évolutif d'optimisation de l'allocation des ressources - essentiellement en raison de la stochasticité des opportunités reproductives- (Rosenheim 1999; Rosenheim *et al.* 2000). D'autre part, ces modèles prédisent également que la majorité des parasitoïdes devraient mourir avec un stock d'œufs toujours disponible, et diverses études empiriques ont effectivement mis en évidence que la plupart des espèces de parasitoïdes ont mis en place au cours de l'évolution des stratégies d'allocation des ressources visant à réduire les risques d'être limités en œufs (Rosenheim 1999; Ellers *et al.* 2000). Cependant, bien que toutes les études empiriques et théoriques se basent sur le nombre d'œufs matures restant à disposition à la mort des femelles, aucune d'entre elles n'a pris en compte une variation d'investissement reproducteur au cours du temps. Pour *E. vuilletti*, étant donné que l'investissement parental décroît avec l'âge de la femelle, le gain de *'fitness'* associé à chaque œuf pondu dépend de son rang de ponte (**Chapitre 3**). Il convient donc de connaître effectivement la charge en œuf à la mort des femelles, mais également le nombre d'œufs précédemment pondu afin d'estimer la réelle perte de *'fitness'* associée à chaque œuf non pondu. Nos résultats montrent que cette perte diminue avec le temps, à mesure que la femelle vieillit. Ceci est particulièrement vrai pour les derniers œufs pondus dont la valeur en terme de *'fitness'* pour la mère est quasiment négligeable (voir figure 5). Dès lors il convient d'incorporer au discours évolutif les processus physiologiques d'investissement reproducteur sur l'échelle de toute la vie des femelles afin de tenir compte d'une véritable réalité physiologique dans les modèles adaptatifs.



**Figure 5.** (a) Evolution du volume des œufs pondus (en  $\mu\text{m}^3$ ) en fonction du rang de ponte (moyenne  $\pm$  erreur standard). (b) Evolution de la 'fitness' des descendants (mesurée via leur durée de survie en heures en absence de nourriture; voir chapitre 3) en fonction du volume des œufs dont ils sont issus (en  $\mu\text{m}^3$ ). La courbe pleine décrit la fonction de régression d'équation  $y=26,32/(1+74014,00*\text{EXP}(-1*1,37*x))$ . (c) Evolution de la probabilité de survie des femelles en fonction du rang de ponte. (d) Evolution de la 'fitness' maternelle cumulée en fonction du rang de ponte calculé grâce à la formule de Begon & Parker (1986) après normalisation des données:  $w_i = \sum f_i * p_i$  avec,  $w_i$  fitness maternelle cumulée au rang  $i$ ,  $p_i$  probabilité de survie de la mère au rang  $i$  (graphe c), et  $f_i$  fitness des descendants au rang  $i$  obtenu grâce à l'application de la courbe de régression obtenue en (b) sur les données présentées en (a). La courbe ainsi obtenue met clairement en évidence une diminution progressive du gain de 'fitness' relatif à chaque œuf. Les derniers œufs pondus ne contribuent que très peu à la 'fitness' globale de la mère.

## Conclusions

Les modèles théoriques permettent de déterminer les paramètres physiologiques jouant potentiellement un rôle clé dans les décisions comportementales comme cela a été montré avec la charge en œufs chez les parasitoïdes. En retour, une démarche empirique permet une remise en question plus ou moins profonde des suppositions des modèles ainsi que des paramètres utilisés. Par ce biais on observe ainsi une stimulation potentielle des échanges entre modélisateurs et expérimentateurs. Cet échange continu permet non seulement un

approfondissement des connaissances physiologiques et une stimulation des recherches technologiques, mais également le développement de modèles de plus en plus réalistes ainsi qu'une évolution des concepts écologiques. Malheureusement, cet échange reste bien souvent purement théorique, chacun se cantonnant dans sa voie modélisatrice ou expérimentale. Ceci conduit parfois à d'étranges constats. Bien qu'il soit communément admis que l'introduction de nouveaux paramètres physiologiques dans les modèles dynamiques à variables d'état conduise à un réalisme biologique croissant, il paraît curieux qu'aucune étude sur le nourrissage sur l'hôte, à notre connaissance, ne confronte divers modèles de complexité croissante, i.e. incluant un nombre croissant de variables physiologiques, à des données expérimentales obtenues en laboratoire ou sur le terrain afin de dégager clairement l'apport réel en terme de précision des prédictions. D'un point de vue fondamental, tout paramètre physiologique, de par son existence, tient compte d'une réalité biologique et son intégration conduit inévitablement à une amélioration du réalisme physiologique. Cependant, cela ne se traduit vraisemblablement pas toujours par de meilleures prédictions et une meilleure compréhension du fonctionnement des individus et des populations. Une quantification des gains réels liés à l'introduction de "réalisme physiologique", par confrontation entre expérimentation et modélisation, apparaît aujourd'hui indispensable afin de mettre en évidence un apport significatif en terme de réalisme biologique au sens large. Ceci souligne également le risque majeur de la "surenchère de réalisme". Il apparaît donc important de définir les buts à atteindre au préalable de toute approche modélisatrice ou empirique. Ce sont les objectifs ainsi fixés qui devront déterminer le degré de réalisme physiologique à incorporer au modèle. Il est toujours possible d'intégrer un niveau de détail de plus en plus important, mais entre réalisme physiologique, complexité et prédictabilité, il faut choisir le compromis optimal!