

Parasitoids: The Game

Le débriefing illustré

Denis Poinsot

2014

Première partie : exposés *Sauvons les petits choux*

Confronté à un nouveau ravageur qu'on espère contrôler en lutte biologique de plein champ par la méthode des lâchers inondatifs (cf exemple réussi des Trichogrammes contre la pyrale du Maïs), il faut franchir six étapes :

1. Echantillonnage de terrain

Quelques semaines suffisent pour laisser émerger les insectes capturés après l'échantillonnage et déterminer ainsi sous la bino (avec des clés de détermination) quel est l'espèce de ravageur et quels sont les parasitoïdes qui s'y attaquent actuellement à l'endroit échantillonné. Les moyens à utiliser ici sont très légers : petit matériel de terrain, une bino, le principal facteur limitant est la compétence taxinomique de l'expérimentateur : il existe environ 100 000 espèces d'hyménoptères, dont la plupart sont parasitoïdes, donc utiliser une clé ne s'improvise pas. Connaître les *parasitoïdes* d'un ravageur est relativement facile puisqu'il suffit d'élever temporairement des stades immatures du ravageur capturés sur le terrain et observer ce qui en sort. Identifier les *prédateurs* d'un ravageur est une tâche infiniment plus complexe puisqu'un prédateur doit être "pris sur le fait", ou identifié *a posteriori* par des méthodes moléculaires (en clair, capturer sur le terrain des ravageurs potentiels et détecter la présence de l'ADN de sa proie dans son tube digestif : c'est faisable, mais c'est lourd).

2. Mise au point d'un élevage de labo

Même si le cycle de vie de vos espèces d'intérêt est seulement de l'ordre d'un mois, il ne faut pas espérer réussir à mettre au point un élevage de laboratoire dès la première tentative. Pour ce genre de projet, compter six bons mois le temps de tout optimiser... ou de laisser tomber parce qu'on n'y parvient pas. Certains ravageurs notoires comme les altises des crucifères ne sont tout simplement pas élevées au laboratoire (leur cycle dure beaucoup trop longtemps), et il peut être délicat de trouver les conditions (éclairage, température) dans lesquelles les insectes acceptent de s'accoupler ou les femelles de pondre... La facture s'alourdit car il faut disposer d'espace et d'une chambre climatique aux conditions contrôlées (T° , humidité relative, cycle et intensité de l'éclairage) et d'un encadrement entomologiste compétent pour comprendre tous les facteurs susceptibles de bloquer l'élevage et imaginer comment y remédier.

3. Etude de labo : THV des espèces en présence + efficacité des auxiliaires

Ce type d'étude est à l'échelle d'une thèse car les traits d'histoire de vie dépendent des conditions du milieu, avec donc de nombreux paramètres (T° , humidité, alimentation, substrat) à faire varier, ce qui multiplie exponentiellement le nombre d'expériences. Idem pour l'efficacité des auxiliaires, qui dépendra de l'environnement et du "timing" de leur lâcher par rapport au cycle de l'hôte, sans parler du bon ratio à trouver entre les effectifs de parasitoïde et ceux de l'hôte. Le budget devient donc lourd, avec plusieurs années de salaire et les mêmes types de locaux que dans l'étape précédente.

4. Etude en conditions semi contrôlées : efficacité des auxiliaires

Encore une étude qui va s'étaler sur plusieurs années car il va falloir répliquer les expériences dans le temps (ou alors il faudra plusieurs équipes travaillant en parallèle dans plusieurs pays, ce qui revient au même pour le budget). Mêmes multiples facteurs à prendre en compte que dans l'étape précédente car rien ne dit que les comportements du parasitoïde en milieu confiné sont les mêmes que maintenant qu'il a plus d'espace, donc toute la question du ratio parasitoïde/ravageur et du calendrier de lâcher va devoir être validée à nouveau. Outre les salaires, on est maintenant dans des dispositifs expérimentaux très coûteux, qu'il s'agisse de tentes de tulle installées sur le terrain ou, encore pire, d'installations de type serre avec conditions environnementales contrôlées. Côté variables à mesurer, on n'oubliera évidemment pas d'aller jusqu'à la récolte de la culture et de quantifier le *rendement* : l'agriculteur se contrefiche du taux de parasitisme des pupes à un point que vous ne pouvez pas imaginer.



5. Etude de plein champ par lâcher inondatif

Comme dans l'étape précédente, ces expériences très lourdes devront être répliquées impérativement plusieurs années pour s'assurer que les résultats sont reproductibles quelles que soient les conditions météo. Le budget devient pharaonique parce que la taille des parcelles devient réaliste (plusieurs milliers de m²) mais le besoin de réplicats ne disparaît pas pour autant. Travailler chez un agriculteur est une option mais dans ce cas il faudra indemniser toute perte de récolte (qui arrivera forcément, au moins dans le témoin non traité) et sinon il faut louer des terres ou utiliser celles d'une station expérimentales, qui ne sont pas gratuites non plus ! Enfin, se pose la question du coût des animaux à lâcher en très grand nombre, ce qui est l'objet du point suivant.

6. Mise au point d'un élevage de masse

Prévoyez là encore plusieurs années de recherche & développement avant d'avoir un élevage qui produit des insectes à un coût unitaire

commerciallement réaliste en incluant le moyen de les stocker et de les appliquer sur le terrain. Le changement d'échelle entre l'élevage de laboratoire, (extrêmement gourmand en main d'oeuvre et en matériel pour la quantité d'insectes produit), et l'élevage de masse, est très délicat. Elever des insectes et les conditionner de manière à pouvoir les épandre efficacement sur le terrain ne s'industrialise pas aussi facilement que mettre du sucre en poudre dans des boites en carton. Même si votre élevage est très efficace, la question du stockage est un défi à elle toute seule : votre "produit" sera demandé seulement quelques semaines par an (au moment des dégâts dans les champs). Sans une méthode de stockage (vous permettant d'étaler la production sur l'année) il vous faudrait à la fois surdimensionner vos installations pour faire face au brutal pic de demande mais aussi mettre votre personnel et votre matériel/locaux etc. au chômage technique 11 mois par an... Or un insecte ne se stocke pas comme une boite de clous, il n'y a pas de protocole standard. La logistique de l'envoi à l'utilisateur et de l'application au champ n'a rien d'évidente non plus, et tant que vous n'avez pas réglé cette question votre élevage ne sert à rien.

Le cercle vicieux du passage au plein champ

Comme si tout n'était pas déjà assez compliqué, les étapes 5 et 6 sont indissolublement liées d'une manière diabolique. En effet, pour réaliser des essais de plein champ par lâcher inondatif, il vous faut disposer de dizaines de milliers d'individus, que seul un élevage de masse peut vous fournir. Or, la mise au point d'un élevage de masse est une aventure quasi industrielle, donc très coûteuse. Un investisseur ne s'y lancera que s'il est certain de l'efficacité de la méthode au champ. Or, cette certitude nécessite... des essais en plein champ qui ne sont possible qu'avec un élevage de masse. Vous voyez le problème ?



Bilan :

La lutte biologique est actuellement une grande réussite mondiale... sous serre. Dans ces milieux confinés et de petite taille, les parasitoïdes relâchés font leur travail sans pouvoir fuir, les méthodes de lâcher sont simples et les essais sont relativement peu coûteux. De plus, la valeur très élevée des cultures sous serre permet d'utiliser sans souci des méthodes de lutte qui coûtent parfois plus cher que la lutte chimique et le personnel qui travaille sous la serre bénéficie ainsi d'un environnement de travail sans polluants. Vous ne trouverez pas un seul serriste moderne qui n'utilise pas la lutte biologique. En plein champ, c'est plus compliqué. Les grandes réussites de la lutte biologique de plein champ sont plutôt l'acclimatation de parasitoïdes ou d'ennemis naturels de ravageurs invasifs, parce qu'une fois l'acclimatation réussie, le système tourne tout seul sans intervention humaine. Il est bien plus intéressant d'utiliser les parasitoïdes gratuits présents dans l'environnement que d'en élever à grands frais pour les lâcher dans les cultures. Les exemples de lâchers inondatifs sont donc très rares, et c'est la raison pour laquelle l'exemple des Trichogrammes (développé par l'INRA au cours de 25 ans de recherches payées par des fonds publics) revient systématiquement quand on en parle. Si vous additionnez les étapes 1 à 6 ci-dessus, vous obtiendrez un ordre de grandeur de 10 ans d'études minimum pour mettre au point une nouvelle méthode de lutte. C'est le même ordre de grandeur que pour développer un nouveau médicament ou un nouveau pesticide. La lutte biologique n'est donc pas particulière à ce niveau là. Les lâchers inondatifs présentant les inconvénients que vous connaissez maintenant, vous comprendrez pourquoi on s'intéresse beaucoup à la lutte par conservation, dans laquelle on utilise les ennemis naturels déjà présents dans l'environnement, quitte à leur donner un coup de pouce en aménageant le milieu pour eux (haies et autres abris, bordures fleuries etc.). Une autre piste de recherche (utilisée dans notre laboratoire) est la technique du *push-pull*, dans laquelle, grâce à des odeurs, on cherche simultanément à repousser le ravageur de la culture (*push*) pour l'attirer (*pull*) dans une bordure où il pourra être concentré puis attaqué par ses ennemis naturels.

Deuxième partie : *Parasitoids — The Game*

Introduction

La ponte d'une femelle parasitoïde nécessite plusieurs étapes qui sont (i) la recherche du milieu de vie de l'hôte, (ii) la recherche de l'hôte dans ce milieu, (iii) la sélection de cet hôte, selon plusieurs critères. Parmi ces critères, certains sont liés à l'hôte lui-même, d'autres à l'environnement, d'autres enfin à la femelle elle-même.

Critères liés à l'hôte (on les appelle en anglais les "4S") :

- *Species* (espèce hôte : les parasitoïdes sont souvent spécialistes d'un genre ou d'une famille)
- *Stage* (stade de développement : un parasitoïde d'oeufs ignorera les larves, et vice-versa)
- *Size* (taille de l'hôte. Les hôtes trop petits — ou trop grands — sont évités)
- *Status* (le statut parasitaire : les hôtes déjà parasités sont évités)

Critères liés à l'environnement

- Richesse du milieu en général (abondance d'hôtes en général)
- Richesse du patch exploré en ce moment (abondance locale)
- Niveau de compétition (rencontre avec d'autres femelles ou avec des hôtes parasités)
- Niveau de risque (abondance en prédateurs, risque météo...)

Critères liés à la femelle

- Statut physiologique (âge, charge en oeufs)
- Expérience (connaissance sur le milieu, rencontres précédentes avec des hôtes)

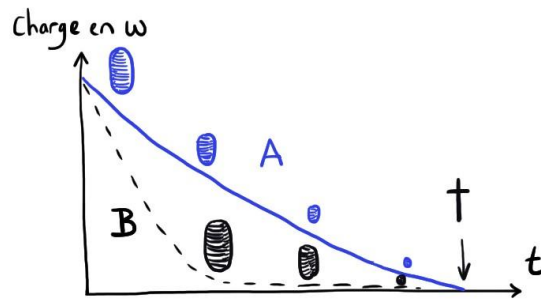
Dans la nature, chaque femelle parasitoïde doit évidemment intégrer toutes ces informations *simultanément* et agir de manière optimale en temps réel. C'est remarquable quand on connaît la taille d'un cerveau d'insecte. Au cours de ce TP, nous avons abordé les problèmes de manière plus analytique.

Première manche : Gestion du temps, des oeufs et de la qualité de l'hôte

Au cours de ce premier jeu, la femelle avait sept jours à vivre, disposait d'un stock d'oeufs fixe (espèce proovigénique) et il s'agissait d'une espèce solitaire (un hôte = un descendant, batailles à mort si plusieurs larves dans le même hôte).

La mort rend peu exigeant

Comme vous l'avez constaté, votre niveau d'exigence a diminué en cours de jeu à mesure que le temps s'écoulait (indice que la mort se rapproche). Voici le graphe qui décrit le niveau d'exigence d'une femelle en fonction du temps (la taille de l'hôte représenté est la taille minimale acceptée par la femelle).



On y constate que la femelle est très exigeante en début de vie, que ce niveau d'exigence baisse ensuite et qu'il s'effondre à l'approche de la mort (cas A). Cette dernière réaction est logique puisqu'un oeuf ne rapporte rien s'il n'est pas pondue. Le niveau d'exigence peut cependant remonter momentanément en cours de vie si la femelle a épuisé presque tout son stock d'oeuf et dispose encore de temps (cas B). On réalise alors que les deux facteurs temps+stock d'oeufs agissent sur le niveau d'exigence de manière *combinée* : c'est le *ratio* "temps disponible / nb d'oeufs à écouler" qui influence le niveau d'exigence :

- beaucoup de temps pour chaque oeuf restant → être exigeant
- peu de temps pour chaque oeuf restant → être peu exigeant.

L'expérience, c'est de l'info, coco.

Votre niveau d'exigence a également baissé à mesure que vous constatiez que le milieu n'était pas aussi riche en grands hôtes que vous l'espériez en début de jeu. De la même manière, les femelles parasitoïdes sont capables de revoir leur exigence à la baisse ou à la hausse en fonction de ce que propose le marché. En effet, leur déplacement dans le milieu représente un échantillonnage, au cours duquel elles accumulent de l'information, qu'elles utilisent pour ajuster leur comportement.

Les gros hôtes font les gros parasitoïdes

La raison pour laquelle la taille de l'hôte est si importante est que la taille du parasitoïde n'est pas fixée de manière rigide par ses gènes. La taille des insectes peut varier de manière spectaculaire en fonction de l'abondance de leur alimentation à l'état larvaire : on peut facilement observer des écarts de masse du simple au quadruple entre les parasitoïdes selon la taille de l'hôte dans lequel ils se sont développés.

Etre petit, ça va encore, mais être petite c'est la cata !

Dans le jeu, les hôtes de petite taille rapportaient peu de points de fitness par rapport aux grands, et cet effet était plus marqué pour les descendants femelles. Vous avez bien entendu réservé vos oeufs fécondés (qui donnent des femelles chez les hyménoptères) aux hôtes de bonne qualité et les oeufs non fécondés (qui donnent des mâles chez les hyménoptères) aux hôtes de mauvaise qualité. Cette règle en apparence sexiste est parfaitement justifiée sur le plan évolutif par le fait que la fécondité d'une femelle parasitoïde est très fortement corrélée à sa masse.

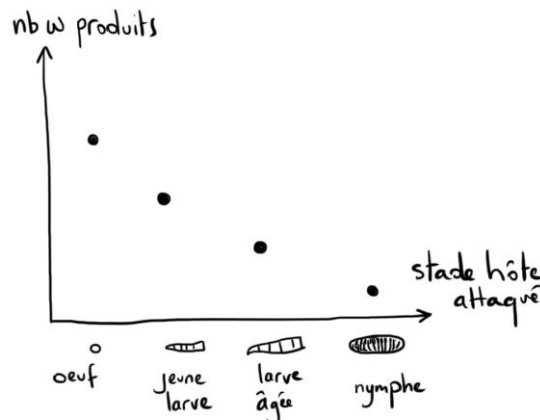
Ca n'est pas le cas à ce point dans toutes les espèces (une femme de 100kg n'aura pas deux fois plus d'enfants qu'une femme de 50kg) mais dans le cas des parasitoïdes on comprend pourquoi une petite femelle représentera une perte de fitness pour sa mère : elle pourra peu efficacement transmettre ses gènes. Mais pourquoi n'en serait-il pas autant pour un fils ? La réponse tient dans le mode de reproduction des parasitoïdes, dans lesquels il n'y a pas de harems ni systématiquement d'affrontements entre mâles pour l'accès aux femelles. Ainsi, la capacité d'un petit mâle à s'accoupler n'est pas fortement diminuée, alors qu'un éléphant de mer mâle nain aura probablement une fitness de zéro (sauf aventures furtives nocturnes). La présence d'un dimorphisme sexuel en faveur des mâles dans une espèce animale est ainsi le signe sûr de conflits entre mâles au moment de la reproduction (c'est le cas en général chez les mammifères). Dans les espèces où les mâles ne s'affrontent jamais, il n'y a pas de dimorphisme ou au contraire le dimorphisme est en faveur des femelles (puisque ce sont elles qui ont le plus intérêt à être de grande taille).



Il y avait au moins deux choses irréalistes dans ce jeu (i) le nombre très réduit d'oeufs disponibles et (ii) le fait que le rythme de passage d'un patch d'hôtes à l'autre soit fixe. Voyons ces deux points

On ne fait pas de descendants sans casser des oeufs

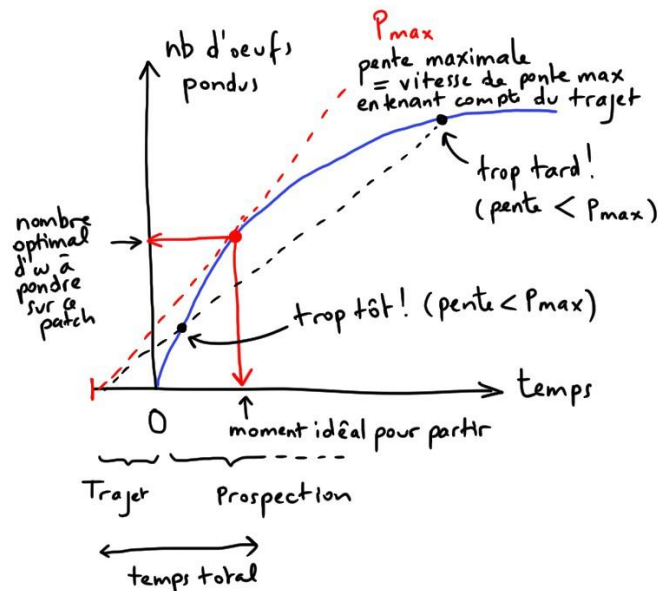
Les espèces parasitoïdes réelles peuvent pondre largement plus de 10 oeufs au cours de leur vie, qu'elles soient totalement proovigéniques (stock d'oeuf entièrement disponible dès l'émergence) ou entièrement synovigéniques (aucun oeuf à l'émergence, ils sont fabriqués au fur et à mesure). Un nombre plus typique serait de plusieurs dizaines voire centaines d'oeufs selon les espèces. La fécondité varie beaucoup d'une espèce à l'autre, mais pas n'importe comment, ce qui est visible sur le graphe suivant qui représente la fécondité en fonction du stade d'hôte attaqué



On y observe que les parasitoïdes attaquant des stades précoces de leurs hôtes (oeufs, jeunes larves) produisent beaucoup plus d'oeufs que ceux qui attaquent des stades tardifs (nymphes). La raison n'est pas comme on pourrait le croire que les stades précoces sont plus nombreux que les stades tardifs. Il s'agit en fait d'une question de *risque*. S'il y a beaucoup d'oeufs et de jeunes larves par rapport aux adultes c'est bien sûr parce que peu d'oeufs finissent par donner un adulte. Pondre dans un oeuf ou une jeune larve est donc prendre un risque important. En revanche, pondre dans une nymphe (un stade immobile, souvent caché, et qui par définition a échappé à la prédation en tant qu'oeuf et en tant que larve) est moins risqué. Le nombre d'oeufs produit par les femelles parasitoïdes reflète ce risque relatif : les espèces pondant dans des hôtes jeunes (risqués) ont besoin d'en produire beaucoup plus que les espèces pondant dans des hôtes tardifs (sûrs). L'énergie économisée en ne fabriquant pas beaucoup d'oeufs est investie dans une plus grande longévité ou de plus grandes capacités de déplacement, car trouver des nymphes est difficile. On a ici un bon exemple de *trade-off*. Les espèces qui produisent le plus d'oeufs sont celles qui pondent des oeufs dans le milieu pour lesquels la rencontre avec l'hôte est plutôt aléatoire (dans certains cas, l'oeuf minuscule doit être *ingéré* par l'hôte pour déclencher le parasitisme). On retrouve la même logique avec de nombreux parasites (ex. le ténia) dont la fécondité est phénoménale pour compenser l'infime chance de succès de chaque oeuf pondu.

Rien ne sert de courir il faut partir à point

Jean de La Fontaine ne pensait évidemment pas aux parasitoïdes quand il a écrit la morale de sa fable *le lièvre et la tortue*, mais elle résume très bien un des théorèmes fondateurs de la théorie de l'approvisionnement optimal (*optimal foraging*) née dans les années soixante et formalisée par le **théorème de Charnov** ou théorème de la valeur marginale (*marginal value theorem*). Charnov s'est intéressé au problème suivant : quel est le comportement optimal d'un animal se déplaçant dans un environnement où la ressources forment des agrégats ? En particulier, combien de temps consacrer à chaque agrégat ? Ce thème s'adapte parfaitement à la situation des parasitoïdes, dont les hôtes forment de petits groupes appelés patches. Selon la situation un patch peut être une gousse de graine, une racine ou bien une bouse ou un cadavre. Le théorème de Charnov est représenté sur un graphe plutôt difficile à comprendre du premier coup, et que voici :



L'axe horizontal représente le temps. Au point 0, la femelle arrive sur le patch. Ce qui se passe à gauche du point 0 représente donc *son temps de déplacement* depuis le patch précédent, ce qui se passe à droite du point 0 représente son *temps de prospection* sur le patch. En ordonnée figure son gain en ressource (ici en clair, le nombre d'hôtes parasités, équivalent chez un parasitoïde solitaire au nombre d'oeufs pondus). La courbe représente ce nombre d'oeufs pondus en fonction du temps de prospection sur le patch. Au début, la courbe a une pente forte parce que la femelle n'a pas de mal à trouver des hôtes sains sur le patch (en tout cas s'il n'a pas déjà été exploité). Cependant, au fur et à mesure qu'elle y prospecte, la femelle épuise le patch, elle a donc de plus en plus de mal à y trouver des hôtes dans lesquels elle n'ait pas déjà pondu. Sa vitesse de ponte fléchit. Si elle s'acharne trop, elle va évidemment épuiser totalement les ressources du patch et sa vitesse de ponte devient nulle, la courbe du nombre d'oeufs pondus rejoint l'horizontale. Rester au delà de cette limite serait évidemment stupide. Cependant, partir au moment exact où le patch est totalement épuisé n'est pas la bonne solution non plus. La bonne idée de Charnov a été de calculer ce moment, en comprenant qu'il dépendait totalement du temps perdu à se déplacer d'un patch à l'autre. En effet, si le déplacement d'un patch à l'autre (ce qui se passe à gauche du point 0) est très court, la meilleure stratégie est de passer très peu de temps sur chaque patch : on bénéficie ainsi en permanence d'un patch quasiment neuf, sur lequel la vitesse de ponte est maximale. Au contraire, si les déplacements sont longs, il faut rester plus longtemps sur le patch pour rentabiliser son déplacement, sinon on perdra l'essentiel de son temps à se déplacer et très peu de temps à pondre, ce qui est évidemment une mauvaise idée. L'astuce graphique de Charnov est de nous montrer que le moment parfait pour partir est à l'aplomb de la tangente à la courbe d'une droite qui part du moment où la femelle a commencé son voyage d'approche. En effet, la pente de cette droite représente un nombre d'oeufs pondus en fonction du temps. C'est donc une vitesse de ponte. Or, un coup d'oeil au graphique vous convaincra que cette tangente représente bien la plus grande pente possible pour une telle durée de voyage et pour un patch d'une telle richesse. Partir plus tôt ou plus tard générerait une pente plus faible, et donc une vitesse moyenne de ponte plus faible.

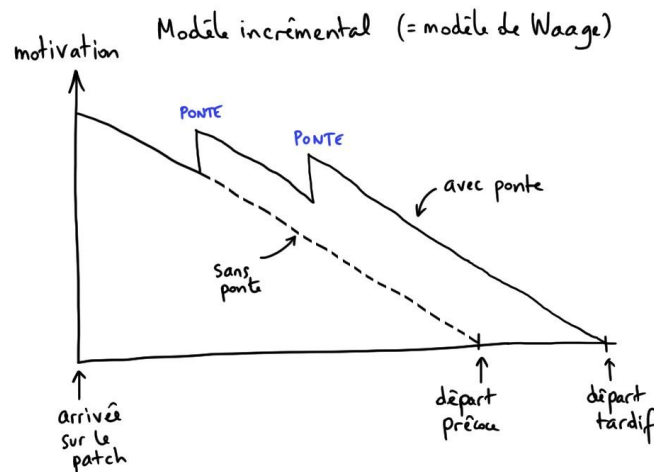
Plus précisément, le théorème de Charnov stipule que la bonne stratégie consiste à partir du patch à partir du moment où la vitesse de ponte tombe en dessous de la vitesse moyenne qu'on peut réaliser dans cet environnement (cette vitesse dépendant de la richesse du patch moyen et du temps de déplacement moyen dans cet environnement). Et là, on se heurte à un problème : pour pouvoir appliquer le théorème de Charnov, une femelle parasitoïde serait supposée avoir une connaissance parfaite de son environnement (*omniscience*), ce qui est en effet le seul moyen de savoir quelle est la vitesse de ponte moyenne exacte qu'on peut espérer y réaliser. Charnov n'a évidemment jamais prétendu que les animaux utilisaient son théorème et personne ne croirait une chose pareille, mais lorsqu'on examine le comportement de femelles parasitoïdes réelles, elles se comportent bien comme le prédit Charnov : elles restent longtemps sur les patches riches et

peu de temps sur les patches pauvres, et les quittent lorsque leur vitesse de ponte atteint un certain seuil. C'est évidemment très bizarre dans la mesure où elles savent le faire dès leur émergence.

On s'est alors mis à rechercher des mécanismes simples, dits mécanismes *proximaux*, qui seraient à la portée d'un cerveau d'insecte mais permettraient quand même de se comporter d'une manière efficace face à des patches de qualité variables. Nous allons en décrire deux : le modèle incrémental (modèle de Waage), qui semble très logique, et le modèle décrémental, qui semble parfaitement idiot.

Modèle motivationnel incrémental (Modèle de Waage)

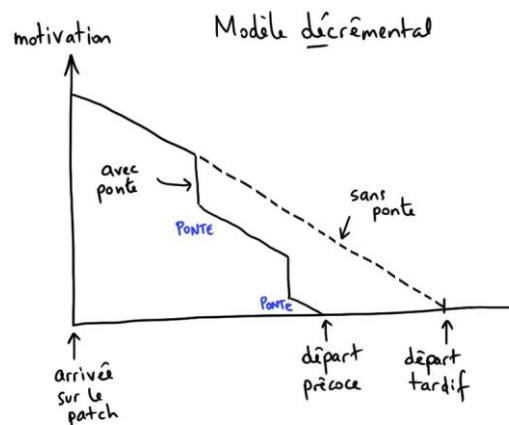
Ce modèle comportemental pourrait être symbolisé par le principe simple "*Tant que je gagne, je joue*". Il est décrit sur la figure suivante :



Sur cette figure, l'abscisse représente le temps qui passe. Au point 0, la femelle arrive sur un patch d'hôtes. L'ordonnée représente la motivation de la femelle à rester sur le patch. Au début de sa prospection, la femelle est très motivée. Si elle ne trouve rien cependant, sa motivation va diminuer (linéairement, dans ce modèle). Si jamais sa motivation tombe à zéro, la femelle part. Ce système permet en particulier qu'une femelle ne passe pas toute sa vie à chercher sur un patch où il n'y a rien. Cependant, si la femelle rencontre un hôte sain dans lequel elle va pondre, sa motivation à rester remonte brusquement d'une certaine quantité (l'incrément). Ce mécanisme très simple fait qu'une femelle restera plus longtemps dans les patches riches en hôtes que dans les patches pauvres, ce qui est bien ce qu'on observe dans la réalité chez de nombreuses espèces. Nous avons nous mêmes exactement ce type de comportement lorsque nous cherchons des champignons : le fait de trouver un champignon va augmenter notre motivation à fouiner à cet endroit précis, mais si nous ne trouvons rien pendant un moment notre motivation tombe à zéro. Voir les travaux d'un de vos prédécesseurs, Philippe Louâpre, qui est allé jusqu'à concevoir un jeu vidéo pendant sa thèse pour tester le comportement de prospection des humains.

Modèle motivationnel décrémental

Dans ce modèle, la situation de départ est exactement la même que dans le modèle incrémental : la femelle a une forte motivation au départ, cette motivation diminue linéairement avec le temps si elle ne trouve rien et le départ survient si la motivation tombe à zéro. Pour le reste, on prend ici le contre pied total du modèle incrémental puisque lorsque la femelle rencontre un hôte sain dans lequel elle pond, sa motivation à rester diminue !



Oui, ça paraît complètement idiot car cela signifie que la femelle quittera le patch plus vite si elle y trouve des hôtes que si elle n'en trouve pas. Pourtant, contre toute apparence, ce type de comportement représente la meilleure stratégie dans certains cas, car il s'apparente à un *compte à rebours*. En fait, les modèles incrémental et décrémental sont chacun adapté à des situations bien différentes :

Le modèle incrémental est le meilleur si (i) la femelle n'a aucun moyen de savoir combien il y a d'hôtes sur le patch et en particulier si (ii) le nombre d'hôtes varie fortement d'un patch à l'autre (milieu imprédictible). Dans ce cas, le principe "tant que je gagne, je joue" fera rester la femelle longtemps sur les patches riches, et moins longtemps sur les patches pauvres. Utiliser un modèle décisionnel décrémental dans ce genre de situation serait une catastrophe : la femelle quitterait très rapidement les patches riches et resterait longtemps sur les patches pauvres !

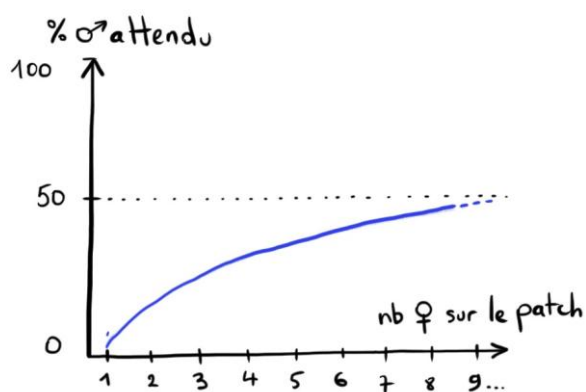
Le modèle décrémental est le meilleur si (i) la femelle est capable d'évaluer rapidement combien il y a d'hôtes sur le patch (par exemple, grâce à son odorat) ou bien si (ii) les patches ont une richesse très régulière (le cas limite est celui où il ne peut y avoir plus d'un hôte par patch), donc le milieu est très prédictible. Dans ce second cas, le modèle décrémental du type "compte à rebours" est le plus efficace car il provoque le départ sans perdre de temps dès que le nombre attendu d'hôtes a été trouvé, alors qu'un modèle incrémental pousserait à exploiter le patch plus longtemps.

De manière remarquable, on peut rencontrer ces deux modèles motivationnels (en tout cas leurs effets, car personne n'est dans la tête des parasitoïdes) au sein de la même espèce. L'hyménoptère parasitoïde *Venturia canescens* présente des populations sauvages qui exploitent des gousses renfermant peu de larves mais de manière régulière, ou au contraire des denrées stockées ou les hôtes peuvent être éventuellement très nombreux mais de manière imprédictible. Les populations sauvages ont un comportement qui correspond à un modèle décrémental (compte à rebours) alors que les populations vivant dans les environnements anthropisés ont un comportement typique du modèle incrémental.

Il ne faut donc pas se moquer du modèle motivationnel décrémental, il est très utile lorsqu'on cherche ses chaussettes (je vous donne le truc : quand on a trouvé la deuxième, il faut s'arrêter de chercher).

3. Deuxième manche : Spéculation sur la valeur du mâle : la *Local Mate Competition*

Dans ce jeu vous avez été confrontés à ce que Hamilton a baptisé la *Local Mate Competition*, un phénomène qui touche de nombreuses espèces parasitoïdes chez lesquelles les accouplements se font très localement sur le patch d'émergence avant la dispersion des femelles. Dans cette situation, une femelle qui est seule à exploiter un patch a intérêt à produire juste suffisamment de fils pour féconder toutes ses filles mais pas davantage (sinon ils rentreraient inutilement en concurrence les uns avec les autres) et on observera un sex-ratio fortement biaisé en faveur des femelles dans sa descendance. Par contre, s'il y a de la compétition, il y aura des filles de concurrentes qui émergeront aussi sur le patch, et il devient intéressant de produire davantage de fils pour qu'ils en profitent et répandent les gènes de leur mère, d'où la courbe théorique de la LMC :

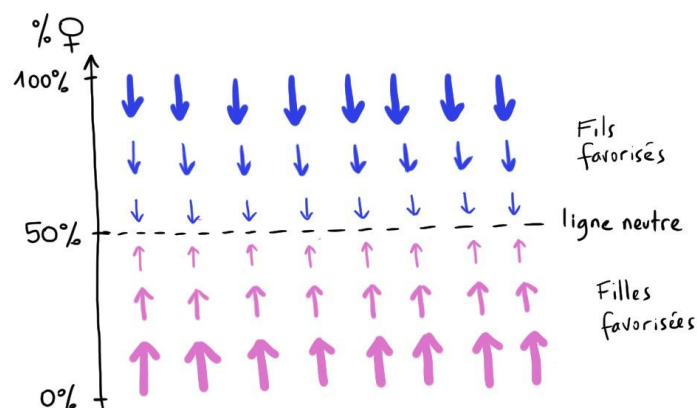


Sur cette courbe, la théorie prédit qu'une femelle seule produira un SR fortement biaisé en faveur des filles et que le SR augmentera jusqu'à 50% au fur et à mesure que le nombre de concurrentes grandit. Dans la réalité, on a

constaté que de nombreuses espèces de parasitoïdes modulent effectivement leur SR selon la logique de la LMC. Ce sont celles pour lesquelles les accouplements sont surtout locaux.

Ce jeu met en évidence les pressions de sélection très différentes qui pèsent sur les femelles et les mâles dans les espèces (la très grande majorité) où il n'est pas nécessaire de former un couple stable pour assurer la survie des jeunes. En effet, si le mâle ne participe pas à la survie de ses jeunes en les protégeant ou en les nourrissant, sa fitness est limitée uniquement par le nombre de femelles avec lesquelles il va s'accoupler. Le comportement reproducteur sélectionné chez les mâles sera donc celui de la plus grande promiscuité possible, car c'est le plus efficace pour transmettre ses gènes au nombre maximum de descendants. Chez les femelles, la situation est très différente car le nombre d'accouplement n'a aucune influence sur le nombre de descendants. Pire, chaque partenaire différent représente un risque sanitaire supplémentaire non seulement pour la femelle (les mâles ont aussi ce problème) mais aussi pour *sa descendance*. Le résultat est que dans tout le règne animal les femelles sont beaucoup plus exigeantes que les mâles dans le choix de leurs partenaires sexuels : l'important pour elles est de trouver un partenaire ayant les meilleurs gènes possibles alors que l'important pour les mâles est surtout de trouver le maximum de partenaires possible.

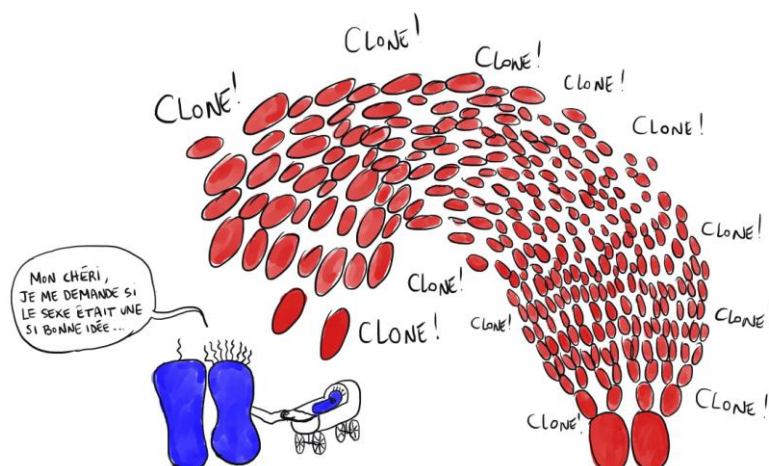
Ce jeu sur la valeur boursière des mâles fait également ressortir que les sex ratio observés dans les populations ne sont pas du tout optimaux *pour l'espèce*. En effet, puisque les mâles peuvent féconder plusieurs femelles mais ne produisent eux mêmes aucun descendant, l'intérêt démographique de l'espèce serait de produire peu de mâles et un maximum de femelles. Cependant, comme vous l'avez vécu dans ce jeu, personne ne pense au bien de l'espèce : chaque lignée est sélectionnée avant tout en fonction du nombre de descendants qu'elle parviendra à produire, d'où un sex ratio proche de 50%. Il existe des gènes distorceurs de SR qui seraient capables même dans les espèces qui ne choisissent pas le sexe de leurs descendants, de produire davantage de femelles. Cependant, comme l'a compris Fisher dès les années 1920, ces gènes sont condamnés à être réduits au silence par des mutations qui les contrebalancent.



En effet, une population avec un SR fortement biaisé en faveur des femelles crée immédiatement une forte pression de sélection en faveur de toute mutation réduisant le distorceur au silence, car dans une population riche en femelle, l'individu ayant tendance à produire davantage de mâles que les autres est extrêmement avantage. Ainsi, la population revient vers un SR équilibré, qui est une situation neutre dans laquelle l'intérêt de produire des mâles ou des femelles est égal (la "cote du mâle" y est de 1). Retenez donc ceci : le "bien de l'espèce" est une notion romantique, qui a probablement son sens dans l'espèce humaine car nous sommes capables de réfléchir à l'échelle de notre espèce, mais elle est dénuée de toute signification dans le reste du règne animal (alors arrêtez de nous dire dans vos copies que la sélection fait ceci cela parce que c'est bien *pour la population* ou *pour l'espèce*). Les SR équilibrés obtenus par la sélection naturelle sont très inefficaces en général *pour l'espèce* (mais représentent la meilleure stratégie *pour les individus*).

Enfin, ce jeu soulève la question de l'intérêt de la reproduction sexuée elle-même. En effet, ce mode de reproduction nous paraît évident puisque (i) c'est le nôtre et (ii) c'est aussi celui de la plupart des espèces qui nous viennent à l'esprit, qu'elles soient animales ou végétales (si on fait abstraction des micro-organismes). Pourtant, la reproduction sexuée présente trois énormes désavantages si on la compare à la reproduction clonale typique des bactéries :

- 1) besoin impératif de trouver un partenaire sexuel (et en plus, il faut s'en faire accepter, donc entretenir parfois de très coûteux caractères sexuels secondaires colorés ou encombrants), sinon votre fitness sera nulle.
- 2) ne plus transmettre que *la moitié* de ses gènes à chacun de ses descendants (c'est le principe de la méiose), ce qui représente un sacrifice stupéfiant puisqu'il oblige à produire deux fois plus de descendants pour obtenir le même résultat en terme de diffusion de ses gènes.
- 3) réduire à zéro la capacité de 50% de la population à réellement *produire* des descendants (les mâles produisent du sperme ou du pollen, pas des petits) ce qui là encore représente une attitude suicidaire en apparence si les autres lignées en compétition continuent de se reproduire de manière clonale.



Face à ces trois désavantages énormes, il faut que la sexualité ait des arguments très sérieux sinon elle ne serait jamais parvenue à s'imposer à la quasi totalité du règne vivant. La réponse tient dans le brassage des gènes, mais pas pour la première idée qui vous vient à l'esprit de manière pavlovienne (c'est à dire la capacité à évoluer pour faire face aux changements du milieu, en tout cas si par milieu vous entendez le climat, qui change très lentement). Le véritable avantage immédiat et extraordinaire du brassage des gènes est que tous vos descendants sont différents. Or, cette diversité complique très considérablement la tâche des parasites et des pathogènes, qui ne peuvent pas être adaptés à tous ces systèmes immunitaires distincts et doivent engager une course évolutive sans fin à la poursuite des changements incessants de leurs cibles. Même la grande peste du XVIème siècle, qui bénéficiait pourtant de conditions idéales (hygiène déplorable, populations affaiblies par la malnutrition, systèmes immunitaires n'ayant jamais rencontré la peste) n'a pas éradiqué la population européenne, même si elle y a fait des ravages. Il n'est donc pas étonnant que la reproduction sexuée (qui parfois n'est pas *le seul* mode de reproduction possible pour une espèce) ait eu un tel succès évolutif chez les organismes multicellulaires, qui sont la cible incessante de micro-organismes divers au pouvoir reproducteur immense.

4. Affronter la compétition : superparasitisme et hyperparasitisme

Dans ce troisième jeu vous avez découvert les avantages de la **capacité discriminatoire** (distinguer un hôte sain d'un hôte parasité) du **superparasitisme** (pondre dans un hôte déjà parasité) et de l'**hyperparasitisme** (se développer en parasitoïde d'un parasitoïde).



Vous en avez aussi mesuré les coûts : le superparasitisme représente un risque car votre larve va devoir combattre à mort, l'hyperparasitisme oblige à être plus petit. La capacité discriminatoire nécessite bien entendu de développer et d'entretenir un système de détection (sensilles des antennes et de l'ovipositeur), mais elle est tellement utile qu'il n'est pas surprenant que la grande majorité des espèces parasitoïdes la possèdent. On observe alors que les femelles parasitoïdes, lorsqu'elles ont le choix, évitent les hôtes déjà parasités, qui présentent un double risque : (i) leur descendant devra

affronter l'occupant (ii) même en cas de victoire, une partie des ressources aura déjà été consommée. Cependant, si la compétition devient intense et les hôtes sains sont rares, on constate que les femelles parasitoïdes acceptent le superparasitisme. Elles sont cependant parfois capables de trier finement entre les hôtes parasités abritant un oeuf et ceux abritant une larve au stade combattant le plus dangereux, et ajustent leur choix en conséquence. Enfin, si l'intrus a atteint un stade de développement avancé en ayant consommé toutes les ressources, certaines espèces ont la capacité de le parasiter. On distingue alors deux cas : les hyperparasitoïdes *facultatifs* et les hyperparasitoïdes *obligatoires* :

Les hyperparasitoïdes facultatifs (exemple : l'hyménoptère ptéromalidé *Pachycrepoideus vindemmiae* que vous avez vu lors du TP 1) peuvent se développer à la fois en parasitoïdes "normaux" (exemple : dans des nymphes de diptères) et en hyperparasitoïdes (dans des nymphes d'hyménoptères parasitoïdes).

La raison pour laquelle toutes les espèces de parasitoïdes n'ont pas adopté ce système qui permet d'exploiter même les hôtes déjà parasité est que cela impose d'être capable de se développer dans des hôtes physiologiquement très différents, ce qui empêche donc la spécialisation, gage d'efficacité. Chez un parasitoïde facultatif, on peut ainsi mesurer facilement le coût de la stratégie hyperparasitoïde en mesurant le taux d'émergence, la taille et le sex-ratio d'individus s'étant développé dans un hôte normal et ceux qui ont suivi un développement hyperparasitoïde. On s'aperçoit alors que les individus développés en tant que hyperparasitoïdes sont (i) plus petits (il y a moins de place), (ii) moins nombreux à émerger (ce qui traduit bien que leur hôte n'est pas idéal) et (iii) plus souvent des mâles (l'hôte étant de mauvaise qualité, la femelle choisit d'y pondre un oeuf non fécondé qui donnera un petit mâle, pour les raisons développées lors de la première manche).

Les hyperparasitoïdes obligatoires. Ces spécialistes sont parfaitement adaptés à un développement au sein d'un hyménoptère parasitoïde. L'inconvénient est qu'ils doivent non seulement trouver un hôte (exemple : un puceron) mais il leur faut en trouver un qui soit déjà parasité. Les hyperparasitoïdes sont donc juchés de manière précaire sur la toute dernière extrémité de la chaîne alimentaire. Cependant, si le parasitoïde qui leur sert d'hôte est suffisamment abondant, c'est une stratégie gagnante. Les parasitoïdes de pucerons sont ainsi la cible de plusieurs espèces d'hyperparasitoïdes. Il faut dire qu'un puceron déjà parasité et "momifié" se repère à l'oeil nu, et que ces momies sont très nombreuses en fin de saison et représentent donc une ressource abondante.

Bonnes révisions !

DP