

Comment les insectes parasites gèrent-ils leur temps?

Éric Wajnberg

Les hôtes de la majorité des insectes parasites sont distribués sous forme d'agrégats distants les uns des autres. Face à cette situation écologique particulière, ces insectes ont dû développer des stratégies particulières leur permettant d'optimiser leur temps de résidence sur chacun de ces agrégats.

Imaginez que vous soyez un amateur de cueillettes de champignons, et qu'après une journée pluvieuse, vous décidez de vous rendre sur votre lieu de cueillette favori. Supposez également que ce lieu particulier est constitué de différents sites potentiels (des bois) qui sont susceptibles de contenir ce que vous recherchez, et que ces sites potentiels sont séparés les uns des autres par une distance qui nécessite un certain temps pour être franchie. Les sites potentiels de cueillette présentent très probablement des degrés différents d'abondance en champignons, et ces derniers peuvent être comestibles ou non comestibles. Enfin, plus vous trouverez de champignons comestibles sur un site donné, plus évidemment vous allez diminuer le nombre de cueillettes pouvant encore être réalisées sur ce site. Les ressources de chaque site vont donc s'épuiser proportionnellement à l'exploitation que vous en faites. Dans ce contexte particulier, si vous voulez optimiser votre efficacité de cueillette, vous serez alors conduit à vous poser la question suivante : « Combien de temps dois-je investir dans la prospection de chaque site potentiel afin de maximiser le nombre de cueillettes de champignons comestibles par unité de temps? ». Par exemple, une stratégie qui consisterait à rester très peu de temps par site potentiel et à ne se contenter dans chacun d'eux que d'une ou deux cueillettes pour partir ensuite prospecter un autre site, ne sera probablement pas optimale car l'essentiel du temps investi sera consacré au déplacement entre sites. Réciproquement, passer un temps très long sur chaque site afin de s'assurer la découverte de tous les champignons comestibles présents risque également de ne pas être optimal, car vous devrez alors passer beaucoup de temps pour trouver les quelques derniers champignons restant à découvrir.

Ce problème a été étudié théoriquement et expérimentalement, depuis les années 70, par un ensemble de chercheurs s'intéressant au temps optimal que devraient investir des prédateurs (ou des parasites) s'attaquant à des proies (ou des hôtes) distribuées dans l'espace en paquets ou agrégats. Sur ces animaux en effet, cette question s'avère particulièrement cruciale. Notamment, il existe une importante quantité d'espèces d'insectes qui sont des parasites d'autres insectes. Ces insectes parasites, que l'on nomme en fait parasitoïdes car ce type de parasitisme aboutit toujours à la mort de l'hôte, s'attaquent généralement à des hôtes le plus souvent distribués sous la forme d'agrégats distants les uns des autres. Dans ce cas, comme dans l'exemple du cueilleur de champignons, les ressources dans chaque agrégat sont épuisables. Certes, il n'y a

pas de champignons comestibles ou vénéneux, mais il y a des hôtes « sains », susceptibles d'être découverts et attaqués par les femelles parasitoïdes pour qu'elles y pondent leurs descendants, et des hôtes déjà parasités qui ne présentent plus d'intérêt. Enfin, dans ce cas aussi il existe un coût, en terme de temps, mais aussi en terme de survie, associé à la migration entre agrégats.

Les insectes parasitoïdes constituent en fait un bon modèle d'étude expérimental des mécanismes impliqués dans l'optimisation du temps de recherche des femelles sur les agrégats de leurs hôtes. En effet, ces insectes présentent très souvent des comportements de recherche qui semblent justement particulièrement adaptés à cette structuration très agrégative des ressources qu'ils doivent exploiter. Il a été de nombreuses fois démontré que, une fois un hôte localisé et attaqué, les femelles cherchent d'autres hôtes aux alentours en réduisant leur vitesse de déplacement et en augmentant leur tendance à changer de direction, et ce, afin de rester dans le proche voisinage, zone étant probablement colonisée par d'autres hôtes potentiels. Par ailleurs, ces insectes sont faciles à élever et ont des temps de génération courts, ceci permettant la réalisation aisée d'expériences fines au laboratoire ou en conditions naturelles.

D'une manière générale, comme dans l'exemple du cueilleur de champignons, le fil conducteur des études menées sur la manière dont les femelles parasitoïdes gèrent leur temps de séjour sur les agrégats de leurs hôtes, est de rechercher, par une approche théorique, quel devrait être le comportement optimal que devraient adopter ces insectes dans un contexte environnemental donné. Un comportement est qualifié d'optimal s'il conduit les animaux à maximiser leur capacité à produire des descendants. Un tel comportement devrait donc être favorisé par la sélection naturelle. Il devrait donc, si les conditions environnementales restent inchangées, être observé aujourd'hui dans les populations d'insectes étudiées. Ensuite, des expérimentations sont réalisées afin de confronter les données obtenues aux prédictions théoriques. Cette confrontation peut alors amener de nouvelles hypothèses et permettre d'affiner le modèle théorique utilisé initialement.

Les perspectives de ces recherches sont importantes. En effet, les insectes parasitoïdes ont la particularité de tuer les hôtes qu'ils attaquent, et beaucoup de ces hôtes sont des insectes ravageurs de cultures. Les insectes parasitoïdes sont par conséquent de plus en plus utilisés pour lutter contre des insectes nuisibles, à la place de pesticides chimiques. On parle dans ce cas de « lutte biologique », et la compréhension fine des comportements adoptés par les femelles parasitoïdes apportera certainement un moyen d'améliorer leur potentiel de contrôle des ravageurs une fois relâchées sur le terrain.

Combien de temps une femelle parasitoïde doit-elle rester sur les agrégats de ses hôtes?

Supposons, pour commencer, que vous soyez seul dans votre lieu de cueillette favori à chercher des champignons. Dans ce cas, la question relative au temps optimal que vous devriez investir par site potentiel, question que doit donc se poser une femelle parasitoïde exploitant seule un agrégat de ses hôtes, a été formulée et résolue mathématiquement à la fin des années 70 par Éric Charnov, de l'Université de Salt Lake City. Le modèle qu'il a construit est aujourd'hui célèbre et est connu sous le nom du « théorème de la valeur marginale » (Figure 1). Ce modèle calcule le temps de résidence optimal d'une femelle parasitoïde sur un agrégat comme étant celui qui maximise le nombre total d'hôtes attaqués par unité de temps investie. D'après ce modèle théorique, tous les mécanismes susceptibles de modifier le taux de rencontre d'hôtes potentiels par unité de temps auront donc une influence sur le temps de résidence optimal. Par exemple, si une femelle passe beaucoup de temps pour trouver un agrégat dans l'environnement, le nombre d'hôtes qu'elle attaquera par unité de temps investie sera faible et le théorème de la valeur marginale prédit, dans ce cas, que cette femelle devrait exploiter cet agrégat plus longtemps avant de l'abandonner pour partir en rechercher un autre. De plus, si la qualité des agrégats (exprimée ici en nombre potentiel d'hôtes disponibles) varie dans l'environnement, le modèle de Charnov prédit que les femelles devraient exploiter plus longtemps des agrégats de meilleure qualité, ce qui apparaît effectivement logique.

Il existe aujourd'hui de nombreuses données expérimentales, obtenues sur de nombreuses espèces différentes, qui semblent montrer que les individus étudiés suivent assez bien ces prédictions théoriques. Pour autant, bien qu'intéressant et fort utile, ce modèle n'a en fait qu'une valeur heuristique, car il suppose que les insectes parasitoïdes (1) sont capables de reconnaître et de quantifier des variations des taux de rencontre et d'attaque d'hôtes par unité de temps au cours de l'exploitation des agrégats, et (2) que les animaux ont une connaissance exhaustive de la qualité de tous les agrégats potentiels disponibles dans l'environnement. Même si la première de ces suppositions pourrait éventuellement être possible, la seconde reste clairement irréaliste. D'autres mécanismes plus plausibles ont donc dû être proposés afin de comprendre comment font les femelles parasitoïdes pour adopter des temps de séjour sur les agrégats de leurs hôtes qui correspondent aux prédictions du modèle de Charnov. Notamment, à la suite de nombreuses observations expérimentales et de développements théoriques réalisés par plusieurs équipes de recherche, plusieurs règles « empiriques » conduisant à l'abandon d'un agrégat d'hôtes en cours d'exploitation ont été proposées. Ces règles de départ sont plus réalistes que celles suggérées initialement par le modèle de Charnov. Elles correspondent à des comportements réellement observés chez plusieurs espèces parasitoïdes.

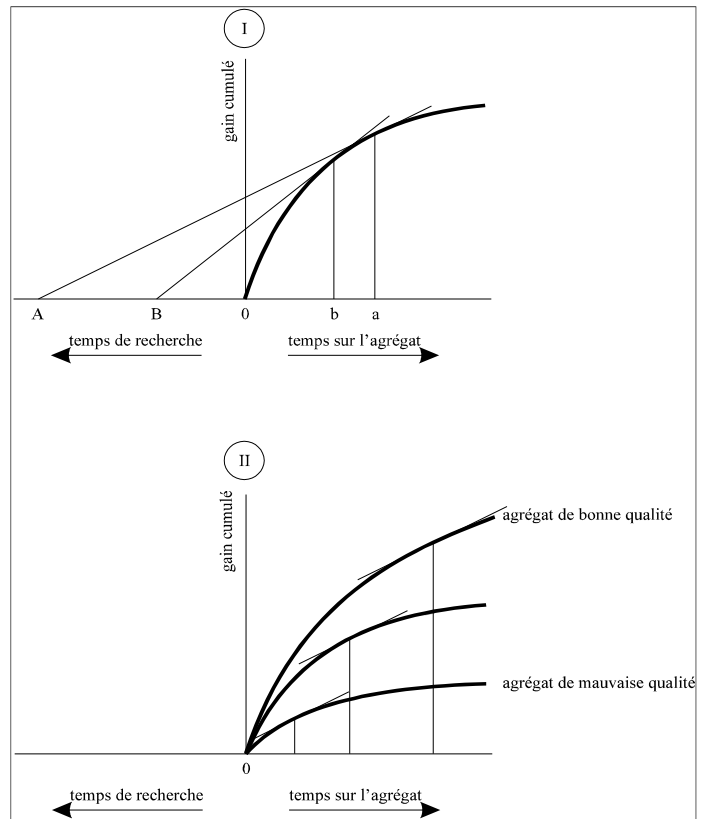


Figure 1 : Représentation graphique du « théorème de la valeur marginale » de Charnov. Le temps mis par la femelle parasitoïde pour trouver un agrégat d'hôtes potentiels est représenté par des abscisses négatives. Une fois l'agrégat trouvé, l'accumulation de gain (exprimé ici en nombre cumulé d'hôtes attaqués) est représenté en traits épais. Le temps de séjour optimal sur l'agrégat en cours d'exploitation correspond à l'abscisse du point de contact de la tangente à la courbe de gain cumulé, cette tangente ayant pour origine le temps auquel commence la recherche de l'agrégat (I). Ce modèle théorique prédit que le temps de séjour optimal sur l'agrégat devra être d'autant plus long que la femelle aura passé beaucoup de temps à le chercher. Sous une autre forme, ce modèle prédit également que la femelle devra abandonner l'agrégat en cours d'exploitation lorsque la vitesse d'acquisition de gain par unité de temps (pente de la courbe) aura diminué jusqu'à une valeur seuil qui correspond à la valeur maximale moyenne réalisable sur tous les agrégats disponibles dans l'environnement. Cette valeur ne dépend pas de la qualité de l'agrégat, mais elle sera atteinte plus tôt sur un agrégat de mauvaise qualité. Ce modèle prédit donc que les femelles devraient investir d'autant moins de temps que l'agrégat en cours d'exploitation est de mauvaise qualité (II).

Des prédictions théoriques vers des situations plus réalistes

Les premières règles empiriques qui ont été proposées pour tenter d'expliquer ce qui devrait déclencher le départ d'un agrégat par les femelles sont au nombre de trois : (1) La règle dite « à temps fixe », (2) la règle dite « à nombre fixe d'hôtes attaqués » et (3) la règle dite du « giving-up time » (Figure 2).

Si vous étiez un cueilleur de champignons, ces règles vous dicteraient de quitter un site potentiel si, respectivement (1) un certain temps, fixe, s'est écoulé depuis l'entrée sur le site, (2) si vous avez déjà trouvé un nombre fixe de champignons comestibles, ou (3) s'il s'est écoulé un certain temps, fixe, depuis la dernière cueillette réalisée. Plusieurs développements théoriques ont montré que ces trois règles de départ, qui sont particulièrement simples, peuvent générer, selon les conditions rencontrées dans l'environnement, des temps de séjour qui se rapprochent sensiblement des prédictions issues du théorème de la valeur marginale de Charnov. Notamment, il est possible de montrer que, si tous les agrégats potentiels dans l'environnement sont de même qualité, la règle « à temps fixe » produit des temps de résidence conformes aux prédictions du modèle de Charnov, ce qui se comprend intuitivement. Cette situation est évidemment peu probable, et des règles de départ plus élaborées ont été plus récemment proposées, celles-ci prenant davantage en compte les événements vécus par la femelle sur l'agrégat au cours de son exploitation. Ces événements apportent à la femelle un certain nombre d'informations qui peuvent la conduire à modifier sa décision de partir. Il serait effectivement légitime de penser que vous auriez tendance à rester plus longtemps à chercher des champignons sur un site potentiel si vous venez d'y faire beaucoup de cueillettes réussies.

La prise en compte la plus intéressante des événements vécus par la femelle au cours de l'exploitation d'un agrégat d'hôtes a été construite à partir d'observations expérimentales réalisées au début des années 80 par Jeff Waage, de Silwood Park en Angleterre, sur une espèce parasitoïde dont les femelles s'attaquent à des chenilles de papillons. Waage a progressivement été amené à proposer une règle de départ des agrégats qui est aujourd'hui devenue célèbre. Cette règle suppose, comme presque toutes les autres, que la femelle entre dans l'agrégat avec une tendance innée à y rester qui décroît ensuite, linéairement ou non. Lorsque cette tendance à rester atteint une valeur nulle, la femelle est alors supposée quitter l'agrégat pour partir en recherche d'un autre. Si un hôte potentiel est rencontré et attaqué, la tendance à rester est augmentée de nouveau d'un léger incrément dont l'intensité est directement proportionnelle au temps écoulé depuis l'attaque précédente : deux attaques rapprochées dans le temps auront moins d'effet sur la tendance à rester que si elles étaient espacées (Figure 2). Lorsque aucun hôte n'est rencontré et attaqué, cette règle de départ génère des temps de résidence identiques à ceux générés par la règle plus simple dite du « giving-up time ». Comme celle-ci, la règle de Waage conduit les femelles à rester plus longtemps sur un agrégat si celui-ci est de meilleure qualité, conformément aux prédictions du modèle de Charnov. Plusieurs approches théoriques, notamment celle réalisée par Yoh Iwasa, de l'Université de Kyoto au Japon, ont conduit à montrer que cette règle de départ des agrégats d'hôtes, assez sophistiquée, génère des durées de séjour qui s'avèrent plus proches des prédictions théoriques issues du modèle de Charnov que celles générées par la règle dite du « giving-up time », et ce, d'autant plus qu'il existerait une grande variabilité de la qualité ou de la taille des agrégats dans l'environnement, ce qui est généralement le cas.

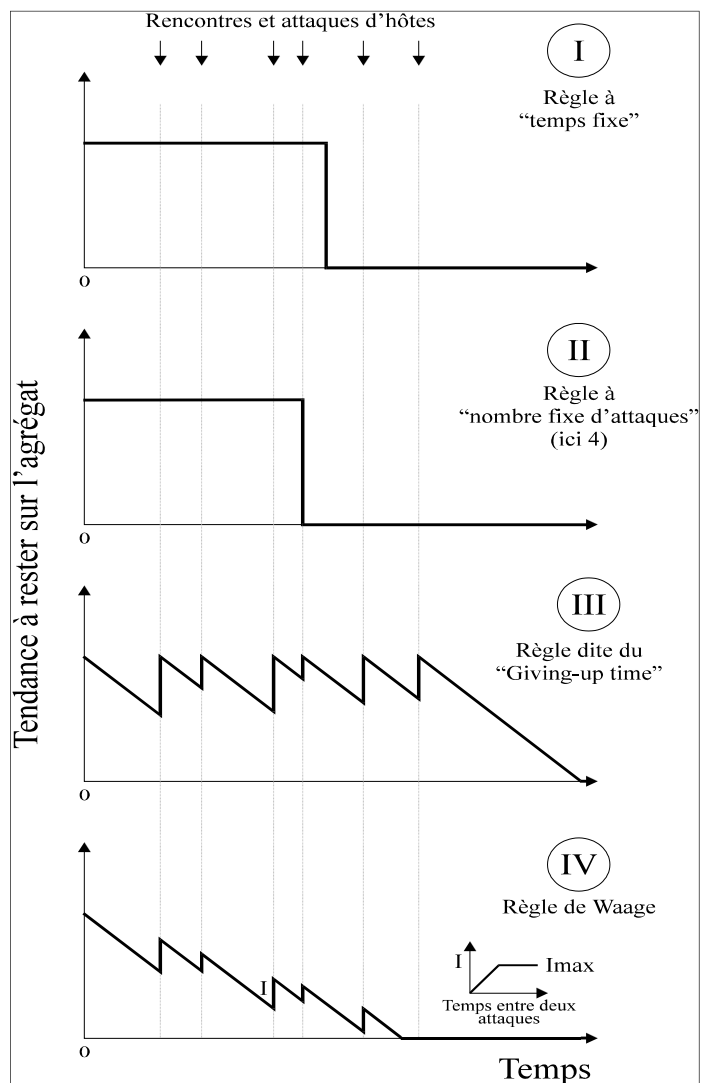


Figure 2 : Quelques exemples de « règles de départ » empiriques potentiellement utilisées par les femelles parasitoïdes pour gérer leur temps de séjour sur les agrégats de leurs hôtes. Dans tous les cas, la femelle entre sur l'agrégat avec une tendance innée à y rester qui décroît ensuite (linéairement ou non) au cours du temps. Lorsque cette tendance à rester atteint une valeur nulle, la femelle est supposée alors quitter l'agrégat pour partir en recherche d'un autre. La première règle (I) est dite « à temps fixe » et ne dépend pas du nombre d'hôtes rencontrés et attaqués. La deuxième (II) est dite « à nombre fixe d'hôtes (ici 4) attaqués », et, dans ce cas, le départ est provoqué par la rencontre et l'attaque réussie d'un nombre fixe d'hôtes. La troisième (III) est dite du « giving-up time ». Elle suppose une décroissance progressive de la tendance à rester, mais cette tendance est ramenée à sa valeur initiale à chaque attaque d'un hôte. La dernière enfin (IV), dite « règle de Waage », reprend la règle du « giving-up time », sauf que la tendance à rester n'est pas ramenée à sa valeur initiale après chaque attaque d'un hôte, mais est dans ce cas augmentée d'un léger incrément dont l'intensité est directement proportionnelle au temps écoulé depuis l'attaque précédente.

Depuis les travaux de Waage, d'autres analyses expérimentales, réalisées sur d'autres espèces parasitoïdes, ont montré que la rencontre et l'attaque d'un hôte potentiel pouvait avoir au contraire un effet décrémental sur la tendance des femelles à rester sur l'agrégat en cours d'exploitation. C'est ce que nous avons effectivement réussi à montrer dans notre laboratoire, sur une espèce de parasitoïde s'attaquant aux œufs de plusieurs espèces de papillons. Dans ce cas, plus la femelle rencontre et attaque d'hôtes, plus elle partira tôt à la recherche d'un autre agrégat à exploiter. Tout se passe alors comme si la femelle, à chaque attaque, décomptait le nombre d'hôtes potentiels restant à découvrir. Une telle règle de départ est de ce fait souvent qualifiée de règle du « compte à rebours », et les développements théoriques réalisés par l'équipe d'Iwasa au Japon, ont montré qu'une telle règle de départ génère des durées de séjour se rapprochant des prédictions théoriques du modèle de Charnov lorsque la qualité (ou la taille) des agrégats dans l'environnement est sensiblement homogène, ce qui, encore une fois, se comprend intuitivement.

Toutes ces règles empiriques sont définies *a priori*, parfois à partir d'hypothèses issues de développements théoriques que l'on a cherché par la suite à vérifier grâce à des travaux expérimentaux réalisés sur plusieurs espèces parasitoïdes différentes. Cependant, il existe aujourd'hui de nouvelles méthodes statistiques particulièrement puissantes qui permettent de déduire, sans *a priori*, les règles de décision de départ des agrégats d'hôtes directement à partir de l'analyse des données expérimentales issues de l'observation du comportement adopté par les insectes étudiés. Ces méthodes statistiques particulières sont actuellement utilisées en routine dans notre laboratoire de recherche de l'INRA à Antibes en France. Nous avons ainsi pu montrer, toujours sur des espèces parasitoïdes s'attaquant à des œufs de papillons, que l'attaque d'hôtes non encore parasités conduit effectivement à modifier la tendance des femelles à rester sur l'agrégat en cours d'exploitation. Par ailleurs, grâce à ces méthodes, nous avons également pu montrer que la rencontre et le rejet d'un hôte précédemment attaqué par la même femelle ou par une autre diminue significativement la tendance des femelles à rester sur l'agrégat. Dans ce cas, la femelle récupère une information lui indiquant que l'agrégat a déjà été exploité et ceci la conduit logiquement à augmenter sa probabilité à l'abandonner. Ainsi, vous auriez tout intérêt à augmenter votre tendance à quitter un site potentiel si vous commenciez à rencontrer des champignons non comestibles car ceci vous apporterait une information traduisant la baisse de la qualité de ce site et donc votre chance d'y faire encore des cueillettes intéressantes. Grâce à un modèle de simulation, réalisé sur ordinateur en collaboration avec Odile Pons du laboratoire de biométrie de l'INRA de Jouy-en-Josas en région parisienne, nous avons pu montrer que ce mécanisme de départ, particulièrement élaboré, conduit effectivement les femelles à présenter des temps de séjour sur les agrégats de leurs hôtes qui correspondent assez précisément aux prédictions théoriques du théorème de la valeur marginale de Charnov.

En définitive, l'élément le plus spectaculaire de ces différents travaux est que la rencontre d'un hôte à attaquer constitue certes une ressource potentielle pour y déposer une descendance, mais représente également une information renseignant la femelle sur la qualité de l'environnement dans lequel elle se trouve. Dans le cas de la règle incrémentielle de Waage, l'information acquise à chaque attaque d'un hôte serait que l'agrégat posséderait encore des hôtes intéressants à découvrir et il deviendrait alors « rentable » d'y rester sensiblement plus longtemps pour rechercher d'autres hôtes potentiels. Dans le cas d'un mécanisme au contraire décrémental, l'attaque réussie d'un hôte renseignerait la femelle sur le fait qu'il y a un hôte de moins à découvrir, et ceci la conduirait à augmenter sa tendance à partir. Tout se passe donc comme si la femelle possédait un certain nombre de variables d'état qu'elle réactualiserait à chaque attaque ou rejet d'un hôte, et ceci la conduirait à modifier sa tendance à rester ou à quitter l'agrégat en cours d'exploitation.

Et s'il y a plusieurs femelles en compétition dans le même environnement?

Jusqu'à présent, vous étiez seul à chercher des champignons dans votre lieu de cueillette favori. Mais cette situation idéale n'est pas très fréquente et il est plus commun de voir plusieurs amateurs exploiter en même temps le même environnement. Dans ce contexte, outre la question concernant le temps optimal de prospection sur chaque site potentiel, se pose également une autre question qui lui est liée : comment devriez-vous vous répartir parmi les différents sites potentiels afin que chacun d'entre vous maximise son nombre de cueillettes réalisées par unité de temps ? C'est la question à laquelle sont probablement confrontées les femelles parasitoïdes qui sont le plus souvent plusieurs à exploiter un environnement contenant des agrégats de leurs hôtes.

Afin de répondre à cette question, une série de travaux théoriques ont été réalisés depuis les années 70, à l'initiative de Stephen Fretwell et de Henry Lucas, de l'Université de Caroline du Nord, aux États-Unis. Ces travaux, qui cherchent donc à prédire quelle devrait être la distribution optimale de plusieurs « consommateurs » entre des ressources distribuées sous forme d'agrégats, ont conduit à définir ce qui est connu aujourd'hui sous le nom de la « distribution idéale et libre ». Cette distribution théorique, optimale, repose sur un certain nombre d'hypothèses particulièrement simplificatrices. La première de ces hypothèses est que les « consommateurs » sont supposés évoluer dans un environnement où les agrégats, qui peuvent être de qualité et de taille différentes, ne s'épuisent jamais ; quelle que soit l'intensité avec laquelle ils sont exploités, la quantité de ressources y est supposée rester constante. Dans le cas des cueilleurs de champignons, une telle hypothèse impliquerait que ceux-ci repousseraient aussi vite qu'ils sont cueillis. Pour le cas des insectes parasitoïdes, ceci impliquerait que les hôtes se reproduiraient aussi vite qu'ils sont parasités. La distribution théorique idéale et libre suppose également qu'il n'existe pas de coût, en temps ou en énergie investie, associé au déplace-

ment entre agrégats. Tout se passe donc comme si un individu quittant un agrégat se retrouvait instantanément sur un autre, quelle que soit sa distance. Enfin, comme pour le théorème de la valeur marginale de Charnov, ce modèle théorique considère que les individus ont, à chaque instant, une connaissance exhaustive de la qualité de tous les agrégats disponibles dans l'environnement. C'est sur la base de ces différentes hypothèses irréalistes que cette distribution théorique est qualifiée d'« idéale », car les individus sont supposés avoir une connaissance parfaite de leur environnement, et de « libre », car ils peuvent se déplacer à chaque instant librement d'un agrégat à un autre quelle que soit la distance les séparant.

Ce modèle théorique très irréaliste, qui tient compte du fait que les individus entrent en compétition les uns avec les autres lorsqu'ils exploitent le même agrégat, prédit que les femelles parasitoïdes devraient se répartir de façon optimale entre les agrégats de telle sorte que chacune d'elles réalise le même gain, celui-ci pouvant par exemple s'exprimer en taux de rencontre et d'attaque d'hôtes par unité de temps (*Figure 3*). Si des femelles se retrouvent sur un agrégat où leur taux de rencontre et d'attaque d'hôtes par unité de temps est plus faible que le taux moyen possible dans l'environnement, elles seraient alors avantageuses à migrer sur des agrégats où le gain moyen réalisable est supérieur au gain local, et la distribution optimale serait alors progressivement rétablie. Cette distribution optimale est donc souvent qualifiée de stable, toute autre distribution étant désavantageuse pour les femelles et serait donc éliminée progressivement par la sélection naturelle.

De manière indirecte, la distribution idéale et libre prédit que les agrégats de meilleure qualité devraient attirer plus de femelles que les agrégats de qualité inférieure. Cependant, il est évident que les hypothèses sur lesquelles repose ce modèle prédictif sont clairement irréalistes, et plusieurs travaux théoriques ont été réalisés afin de voir quelles seraient les prédictions de ce modèle si on se rapprochait de situations plus proches de la réalité. Notamment, la première hypothèse qui est parfois abandonnée est celle concernant le caractère inépuisable des ressources disponibles sur les agrégats. Il est en effet très probable que la quantité de ressources disponibles sur les agrégats d'hôtes diminue au fur et à mesure qu'ils sont exploités. Dans ce cas, le modèle prédit une succession d'épisodes où les agrégats de qualités équivalentes sont exploités de manière synchrone jusqu'au moment où leurs qualités deviennent égales à celle d'agrégats de qualités initialement inférieures. À cet instant, les femelles sont supposées se redistribuer pour exploiter simultanément et équitablement tous les agrégats de qualité équivalente, et ainsi de suite jusqu'à ce que toutes les ressources disponibles dans l'environnement soient exploitées (*Figure 3*).

Plus récemment, d'autres travaux théoriques ont été développés par Carlos Bernstein et ses collaborateurs de l'Université Lyon-I en France, afin de voir quelles seraient les prédictions de ce modèle si on abandonnait cette fois-ci l'hypothèse irréaliste d'individus supposés connaître à chaque instant la qualité de tous les agrégats disponibles dans l'environnement. Dans le

modèle théorique développé par Bernstein, qui reprend sensiblement les mêmes hypothèses que celles utilisées initialement, les animaux sont supposés apprendre progressivement les caractéristiques de l'environnement dans lequel ils évoluent et cet apprentissage est pris en compte par l'utilisation d'une « fenêtre de mémoire » où seuls les derniers événements vécus par l'animal sont considérés. Ce modèle montre que la distribution des animaux entre les agrégats disponibles converge très rapidement vers les prédictions issues du modèle de la distribution idéale et libre. Ceci montre que l'hypothèse d'animaux supposés connaître exhaustivement leur environnement n'est pas aussi fondamentale que cela et peut être remplacée par l'hypothèse plus réaliste d'animaux apprenant progressivement les caractéristiques de l'environnement dans lequel se trouvent les ressources à exploiter. Plus précisément, il suffit pour cela que la capacité d'apprentissage des animaux soit plus rapide que la vitesse avec laquelle les caractéristiques de l'environnement changent. Si la qualité des agrégats en cours d'exploitation change plus vite que la vitesse avec laquelle les animaux apprennent, les résultats du modèle de Bernstein s'écartent alors sensiblement des prédictions du modèle optimal de la distribution idéale et libre.

Bernstein et ses collaborateurs ont également développé un autre modèle théorique qui, cette fois-ci, cherche à s'affranchir de l'hypothèse irréaliste d'une absence de coût associé au déplacement entre agrégats d'hôtes. Les résultats de cet autre modèle montrent que, plus le coût associé à chaque déplacement entre agrégats est élevé, plus la distribution des parasitoïdes entre les agrégats s'éloigne des prédictions issues du modèle de la distribution idéale et libre. Ce résultat s'explique par le fait que des femelles exploitant un agrégat de bonne qualité seraient favorisées si elles « hésitent » à l'abandonner pour subir le coût associé à la recherche d'un nouvel agrégat. Leur temps de résidence sur les agrégats de bonne qualité sera donc plus grand que celui prédit par la distribution idéale et libre.

En définitive, les différents raisonnements présentés ci-dessus traduisent en fait l'existence aujourd'hui d'une riche quantité de travaux théoriques qui décrivent comment des femelles parasitoïdes doivent se répartir de manière optimale dans un environnement où les hôtes à attaquer sont distribués sous forme d'agrégats. Cependant, même s'il existe à présent plusieurs travaux tentant de vérifier les prédictions théoriques à partir d'expériences réalisées au laboratoire ou sur le terrain chez plusieurs espèces animales, il faut bien admettre qu'il n'existe actuellement pratiquement aucune vérification expérimentale de ces prédictions théoriques sur des insectes parasitoïdes. Le seul phénomène observé de nombreuses fois, au laboratoire ou dans la nature, est que les femelles parasitoïdes tendent effectivement souvent à s'intéresser davantage aux agrégats de meilleure qualité, mais rien ne suggère vraiment que les autres prédictions issues de la théorie (*e.g.*, gain égal réalisé pour tous les compétiteurs) soient effectivement vérifiées. En définitive, il semble donc évident qu'à l'heure actuelle, il manque cruellement de données expérimentales, notamment dans des conditions se rapprochant de situations naturelles. De telles données

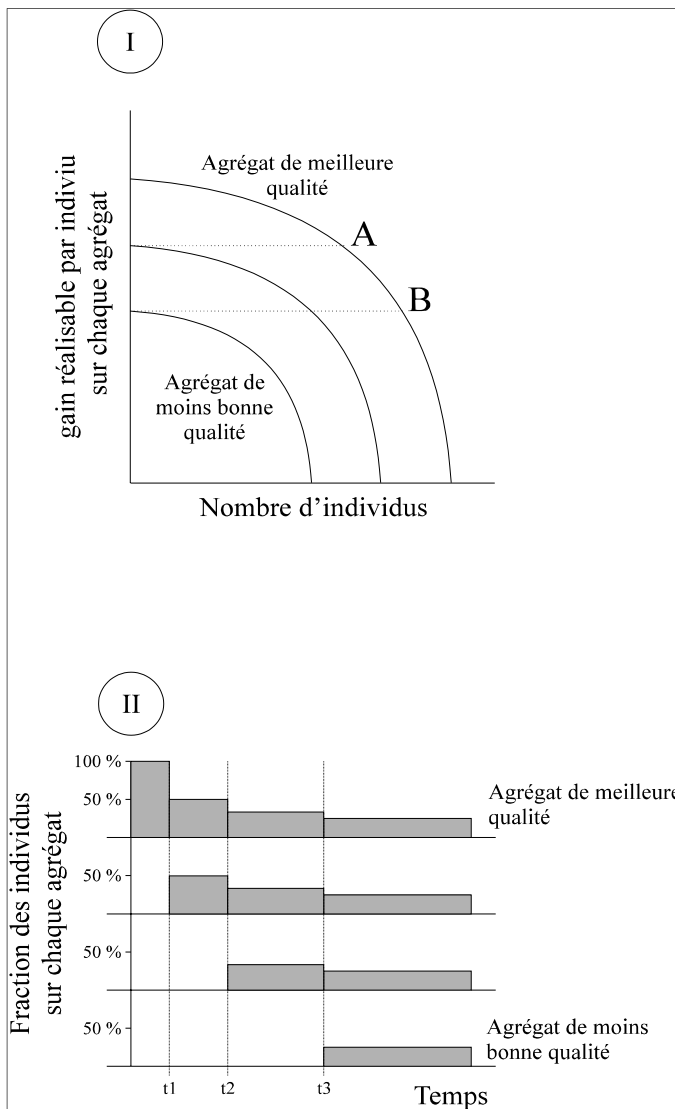


Figure 3 : Représentation graphique de la distribution optimale que devraient adopter plusieurs « consommateurs » évoluant dans un environnement où les ressources disponibles sont distribuées sous forme d'agrégats de qualités différentes (modèle de la « distribution idéale et libre »). (I) : Supposons qu'il y ait trois agrégats d'hôtes dans l'environnement qui diffèrent dans leur qualité respective. Dans un premier temps, le modèle prédit que toutes les femelles devraient exploiter l'agrégat de meilleure qualité, car le taux de rencontre et d'attaque d'hôtes y est maximal. Sur cet agrégat, les femelles vont alors entrer en compétition les unes avec les autres, de sorte que le nombre de ressources acquises par femelle et par unité de temps va diminuer au fur et à mesure que le nombre de femelles sur cet agrégat va augmenter. A un moment donné (point A), le gain réalisable sur le meilleur agrégat sera équivalent au gain réalisable sur l'agrégat de qualité initialement intermédiaire. A cet instant, le modèle prédit alors une répartition équitable des femelles entre ces deux agrégats d'hôtes. Les nouvelles femelles parasitoïdes qui arriveront se répartiront alors équitablement entre ces deux agrégats. Le gain réalisable sur chacun d'eux va alors se mettre à diminuer jusqu'à ce que celui-ci soit équivalent à celui réalisable sur l'agrégat de moins bonne qualité (point B). A partir de cet instant, les femelles sont alors supposées se répartir équitablement sur les trois agrégats d'hôtes disponibles dans l'environnement. Si on rajoute l'hypothèse plus réaliste que la quantité de ressources disponibles sur chaque agrégat d'hôtes s'épuise progressivement, on retrouve des prédictions sensiblement équivalentes à celles présentées ci-dessus, mais on obtient également des prédictions sur la durée de séjour optimal des femelles sur les agrégats de leurs hôtes (II). Supposons, dans ce cas, qu'il existe dans l'environnement quatre agrégats d'hôtes de qualité initiale différente. Dans ce cas aussi, le modèle prédit que toutes les femelles devraient dans un premier temps exploiter l'agrégat de meilleure qualité. Les ressources disponibles dans cet agrégat vont alors s'épuiser jusqu'au temps t_1 , où la qualité de l'agrégat exploité deviendra égale à celle de l'agrégat de qualité immédiatement inférieure. A cet instant, les deux agrégats d'hôtes seront exploités simultanément et les ressources qui y sont disponibles s'épuiseront alors de manière synchrone, jusqu'au temps t_2 où l'agrégat de qualité encore inférieure devra à son tour être exploité. Ce raisonnement peut alors être poursuivi jusqu'à ce que tous les agrégats d'hôtes disponibles dans l'environnement soient exploités.

apporteraient une riche quantité d'informations propres à apporter un éclairage nouveau sur les considérations théoriques exposées ci-dessus, voire à générer de nouvelles hypothèses. C'est là l'objectif des recherches que nous menons dans notre laboratoire. Nous possédons, en effet, en élevage des insectes parasitoïdes dont les caractéristiques biologiques et écologiques semblent particulièrement bien adaptées à l'analyse de ce genre de problèmes. Gageons que nous aurons rapidement des données dans ce domaine qui conduiront à mieux comprendre quelles sont les stratégies adoptées par ces insectes pour gérer de manière optimale leur temps de résidence sur les agrégats de leurs hôtes.

Références concernant ce domaine

- Bernstein, C., Kacelnik, A. et Krebs, J.R. 1988. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology* 57 : 1007-1026.
- Godfray, H.C.J. 1994. Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press. 447 pages.

- Krebs, J.R. et Davies, N.B. 1997. Behavioural Ecology. 4th Edition. Blackwell Science Ltd. 456 pages.
- Wajnberg, E., Rosi, M.C. et Colazza, S. 1999. Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology* 68 : 121-133.
- Wajnberg E., Fauvergue X. et Pons O. 2000. Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: An experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology* 11 : 577-586.

Éric Wajnberg est chercheur à l'INRA
37 Blvd. du Cap, 06600 Antibes, France
courriel : wajnberg@antibes.inra.fr