

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
des SOCIÉTÉS BOTANIQUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc.

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, 69006 Lyon

TRESORERIE :

T A R I F

	1981
Abonnement France	75 F
Membre scolaire	40 F
Abonnement Etranger	85 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus	10 F

N.B. — Les virements à notre C.C.P. LYON 101-98 H ou les chèques bancaires, doivent être rédigés au nom de la SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON.

SOMMAIRE

DUBOIS A. — Notes sur la systématique et la répartition des amphibiens anoures de Chine et des régions avoisinantes. V. <i>Megophrys oshanensis</i> Liu, 1950 et <i>Leptobrachium minimum</i> Taylor, 1962	182
RUSSO J. et PINTUREAU B. — Etude biométrique du dimorphisme sexuel chez <i>Trichogramma maidis</i> et <i>T. nubillale</i> (Hym. Trichogrammatidae)	193
DUTARTRE G. et NÉTIEN G. — Considérations sur la situation floristique actuelle de certains marais de la région lyonnaise	202

**ETUDE BIOMETRIQUE DU DIMORPHISME SEXUEL
CHEZ TRICHOGRAMMA MAIDIS ET T. NUBILALE
(HYM. TRICHOGRAMMATIDAE)**

par J. RUSSO et B. PINTUREAU.

Summary. — The sexual dimorphism was compared in two rather distant species of *Trichogramma* with the help of thirteen biometrical characters of forewing, phragma, and hinder leg. A multivariate analysis shows that the two species present distances between sexes rather similar. The characters, considered as « non sexual » are, actually, secondary sexual characters; for instance the females have a longer femur than the males while the contrary is true for the wing.

Résumé. — Le dimorphisme sexuel a été comparé chez deux espèces assez éloignées de *Trichogrammes* à l'aide de treize caractères biométriques portant sur l'aile antérieure, le phragma et la patte postérieure. Une analyse multidimensionnelle indique que les deux espèces présentent des distances intersexes assez semblables. Les caractères, considérés comme « non sexuels » sont, en fait, autant de caractères sexuels secondaires; par exemple les femelles possèdent un fémur plus long que les mâles tandis que le contraire est vrai pour les ailes.

Mots-Clés. — *Hymenoptera*, *Trichogrammatidae*, *Trichogramma maidis*, *Trichogramma nubilale*, étude biométrique, dimorphisme sexuel.

I. INTRODUCTION

Chez les *Trichogrammes*, parasites d'œufs d'Insectes, le dimorphisme sexuel n'a jusqu'à présent pas fait l'objet d'étude précise. Certes, les sexes sont facilement reconnaissables par leur genitalia et leurs antennes, mais les autres caractères semblent identiques chez le mâle et la femelle.

Nous nous proposons donc ici d'étudier le dimorphisme sexuel, au moyen d'une analyse biométrique, des ailes antérieures, du phragma et des pattes postérieures.

Le dimorphisme sera comparé chez deux espèces éloignées morphologiquement.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'analyse est menée à partir d'un effectif de 198 individus répartis en quatre populations : 50 mâles et 48 femelles appartenant à l'espèce *T. maidis* (souche 16 de nos élevages), 50 mâles et 50 femelles appartenant à l'espèce *T. nubilale* (souche 80 de nos élevages).

Les 13 variables utilisées correspondent aux caractères « non sexuels » (ailes, pattes et phragma) qui ont contribué, dans une étude précédente (Russo et PINTUREAU, 1980, à la comparaison des mâles puis des femelles. Rappelons ces caractères, mesurés en 1/100 mm :

longueur (LA) et largeur (LA) de l'aile antérieure, longueur de la plus grande soie du tornus de l'aile antérieure (SA), longueur du phragma (PH), longueur et largeur de la hanche (LH, IH), longueur et largeur du fémur (LF, IF), longueur et largeur du tibia (LT, IT), longueur des trois articles du tarse (t1, t2, t3).

Dans un premier temps, les populations seront étudiées pour chaque caractère pris séparément : le test F^1 permettra de reconnaître les variables les plus discriminantes. Puis nous comparerons la variabilité des caractères chez les mâles et chez les femelles.

Ensuite, les caractères (d'abord tous ceux qui ont été mesurés puis seulement les plus discriminants) seront combinés dans des analyses multidimensionnelles.

les¹. Après représentations graphiques, la mesure des distances entre les centres de populations permettra d'évaluer l'importance du dimorphisme.

III. ETUDE ANALYTIQUE DES CARACTÈRES

1. Recherche des caractères discriminants.

Parmi les 13 variables, dont les moyennes ont été données précédemment (RUSSO et PINTUREAU, 1980, 9 ont été retenues comme discriminant de manière hautement significative les 4 entités. Ce sont, dans l'ordre décroissant du test F : LT (31,48), t1 (25,20), PH (23,07), t2 (22,17), SA (16,49), LA (13,57), IA (12,53), LF (6,76), t3 (5,92). Les 4 autres variables LH, lH, lF et lT présentent donc moins d'intérêt.

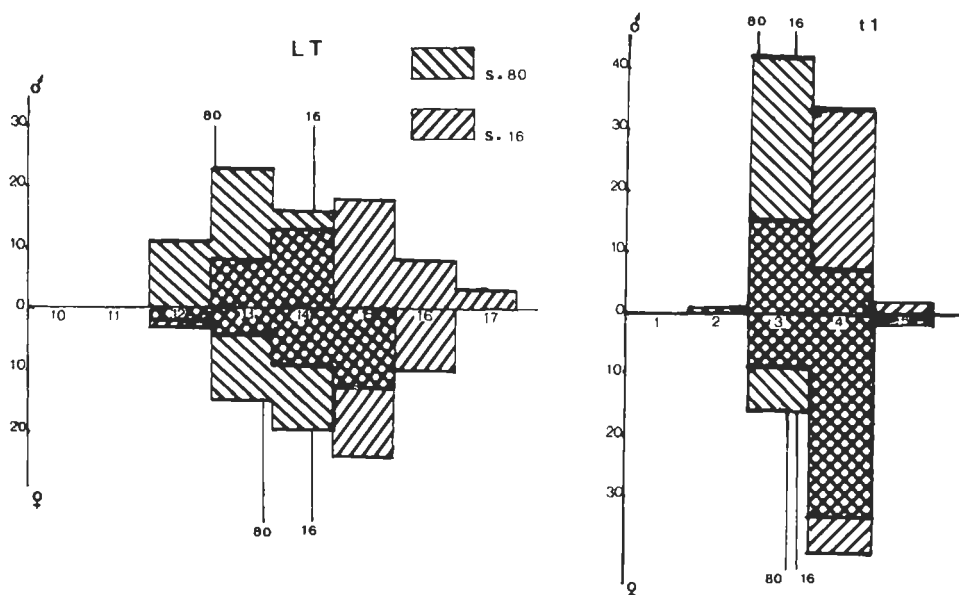


Figure 1: Histogrammes de distribution des mâles et des femelles correspondant aux deux premiers caractères discriminants.

Cependant, les caractères pris isolément ne permettent jamais une discrimination très marquée (Fig. 1). Remarquons simplement que le dimorphisme sexuel varie en fonction des espèces et des variables : si le fémur des femelles est plus long que celui des mâles chez les deux espèces, le tibia et les tarsi ne sont plus longs que chez les femelles de *T. nubilale* (chez *T. maidis* les deux sexes sont sensiblement identiques) ; les longueurs LT et t3 sont légèrement supérieures chez les mâles *maidis* ; les ailes sont plus longues, avec de longues soies, chez les mâles des deux espèces ; le phragma est plus grand chez les mâles *maidis* alors que les deux sexes sont semblables chez *nubilale*.

1. Programme adapté par J.-M. CORNUET, Ordinateur de l'I.N.R.A. d'Avignon.

2. Variabilité des caractères.

Il est intéressant de comparer la variabilité des caractères chez les mâles et les femelles, celle-ci ayant été jugée supérieure chez l'un ou l'autre sexe par plusieurs auteurs.

Ainsi, EICKWORT (1969), étudiant *Polistes*, signale que la variance génotypique est supérieure pour la majorité des caractères chez les mâles, ce qui serait dû aux allèles récessifs qui s'expriment plus chez les mâles haploïdes alors qu'ils peuvent être masqués chez les femelles diploïdes.

DALY, in SLOBODCHIKOFF et DALY (1971), après une série de mesures sur les ailes de *Ceratina* constate par contre le contraire : les femelles sont plus variables.

FALCONER (1960) indique que la variance phénotypique est plus faible chez les hétérozygotes que chez les homozygotes (ici hémizygotes), et MAYR (1970) en donne l'explication suivante : « L'importance de la variation phénotypique des homozygotes est en grande partie non génétique. Ils sont plus fortement affectés par les variations de l'environnement, ils sont moins capables de compenser physiologiquement l'impact non équilibré des facteurs de celui-ci. L'homozygote est univoque car ses allèles ne codent que pour le même produit génique. Il n'a qu'une seule réponse aux variations de l'environnement et son chemin de développement est donc plus facilement perturbé ».

Les mâles d'Hyménoptères devraient donc présenter des variances génotypiques et phénotypiques supérieures à celles des femelles, ce qui est en contradiction avec les résultats de DALY.

CROZIER (1975), voulant concilier les observations des auteurs, pense que les différences de variances entre sexes sont essentiellement phénotypiques, et que les résultats divergeants tiennent au caractère social ou non des espèces. Le sexe le plus sensible à l'environnement ne serait pas le même chez les sociaux (*Polistes* d'EICKWORT, sexe mâle) et les non sociaux (*Ceratina* de DALY, sexe femelle).

Mais revenons à nos propres résultats (Tabl. I). Sur 13 caractères, le test F indique que 2 (LH et IT) varient plus dans un sexe que dans l'autre chez *T. maidis* et 6 (LA, IA, t1, t2, t3, PH) chez *T. nubilale*.

Chez *T. maidis* ce sont les ♀ les plus variables, tandis que chez *T. nubilale* les mâles présentent 4 caractères (LA, IA, t3, PH) à variance supérieure et les femelles 2 caractères (t1 et t2).

En comparant les coefficients de variation (Tabl. I), nous obtenons des résultats semblables :

- chez *T. maidis* les coefficients de 3 caractères présentent une différence supérieure à 2 points, LH et IT en faveur des femelles et t1 en faveur des mâles ;
- chez *T. nubilale* les coefficients de 3 caractères présentent aussi une telle différence, IA et t3 en faveur des mâles et SA en faveur des femelles.

Le bilan, en considérant les 2 espèces confondues, indique donc que :

- selon le test F, les femelles, comme les mâles, sont plus variables pour 4 caractères ;
- selon les coefficients de variation, les femelles, comme les mâles, sont plus variables pour 3 caractères.

La variabilité des Trichogrammes étudiés, en élevage pendant une longue période et ayant subi un fort effet fondateur, doit être surtout phénotypique. Mais constatons pourtant, chez ces Hyménoptères non sociaux, qu'un sexe ne varie pas plus que l'autre en se référant à l'ensemble des caractères. Une théorie

générale paraît difficile à envisager, les situations différant selon les caractères et les espèces proches.

TABLEAU I

Variance et coefficient de variation ($100 \frac{\sigma}{x}$) de chaque caractère chez le mâle et chez la femelle (n = 50 pour chaque population, sauf pour les ♀ souche 16 : n = 48). Comparaison des variances par le test « F ».

	S. 16					S. 80				
	♂		♀		F	♂		♀		F
	σ	Coef. de variation	σ	Coef. de variation		σ	Coef. de variation	σ	Coef. de variation	
LA	7,43	5,09	7,91	5,40	1,07	5,37	4,57	2,56	3,13	2,10-HS
1A	3,23	6,29	4,17	7,56	1,29	3,11	6,41	1,22	4,16	2,56-HS
SA	0,30	21,57	0,20	19,78	1,55	0,14	13,04	0,18	15,05	1,29
LH	0,42	6,56	0,93	9,56	2,21-HS	0,41	6,26	0,45	6,57	1,10
1H	0,26	10,60	0,21	9,76	1,29	0,16	8,33	0,22	9,66	1,37
LF	0,97	7,12	1,10	7,40	1,13	0,58	5,65	0,69	6,12	1,19
1F	0,18	11,07	0,20	11,45	1,11	0,33	14,81	0,38	16,10	1,15
LT	1,23	7,55	1,19	7,43	1,03	0,53	5,57	0,71	6,05	1,33
1T	0,04	6,69	0,13	12,50	3,25-HS	0,12	12,26	0,15	13,38	1,25
t1	0,28	14,10	0,20	11,45	1,45	0,15	12,35	0,26	13,65	1,80-S
t2	0,22	11,01	0,33	12,60	1,55	0,14	9,64	0,25	11,29	1,86-S
t3	0,33	13,60	0,33	14,74	1,00	0,39	16,61	0,23	12,62	1,74-S
PH	0,96	5,82	0,81	5,43	1,18	0,82	5,75	0,46	4,32	1,79-S

IV. ETUDE MULTIDIMENSIONNELLE

1. Première analyse multidimensionnelle avec 13 variables.

a) Etude des figures de dispersion.

Les deux premiers axes absorbent la variance en quasi totalité, soit 62,7 % pour Z1 et 31,7 % pour Z2, tandis que Z3 n'absorbe que 5,6 %. Nous ne représenterons donc que le plan Z1 Z2 (Fig. 2).

Les individus de chaque population se distribuent en nuage pratiquement circulaire centré sur la moyenne; la zone de confiance correspondant à 95 % des individus s'étend dans les limites d'un rayon égal à 1,96 unités exprimées en écarts-types moyens (GUILLAUMIN, 1972). Les quatre populations présentent des zones communes importantes; les variables « non sexuelles » ne permettent donc pas de bien séparer les espèces ou les sexes.

Le dénombrement des individus de chaque population extérieur au cercle limite permet de constater que le pourcentage dépasse celui de la théorie: mâles *T. maidis*, 5/50 = 10 %; femelles *T. maidis* 7/48 = 14,6 %; mâles *T. nubilale*, 5/50 = 10 %; femelles *T. nubilale*, 6/50 = 12 %. La variabilité globale semble donc légèrement supérieure chez les femelles, ce qui serait en accord avec la théorie de CROZIER (1975).

b) *Evaluation du degré de chevauchement des populations.*

La mesure de la distance interpopulation (Tabl. II), exprimée en écarts-types moyens, entre les centres de distribution de deux populations permet d'évaluer le taux d'individus mal classés et le pourcentage d'individus classés avec certitude (GUILLAUMIN, 1972). Les individus de chaque population situés dans la partie commune à deux cercles sont en effet d'autant plus nombreux que la distance est petite; ils sont l'objet d'une erreur de classement allant ici de 9,68 à 19,77 % (Tabl. II).

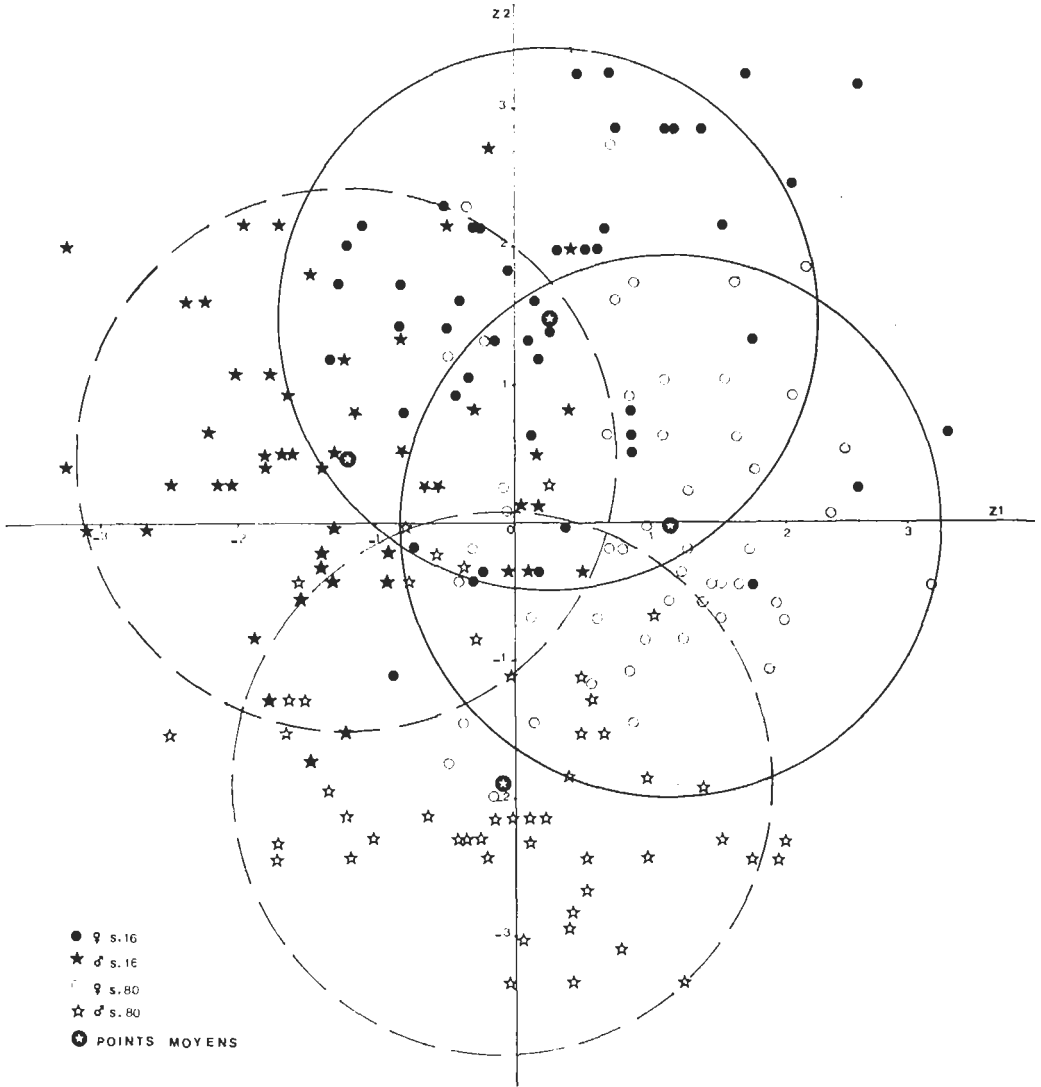


Figure 2: Dispersion, à l'aide de 13 variables, des individus des deux sexes (souches 16 et 80) dans le plan Z1 Z2. L'unité est l'écart-type moyen intrapopulation. Les cercles indiquent les limites théoriques de dispersion de chaque population au seuil de 95 % (rayon = 1,96 unités).

TABLEAU II

Distances entre les moyennes des populations prises 2 à 2, exprimées en écarts-types moyens. Estimation du pourcentage d'individus mal classés (situés dans la partie commune à deux cercles) et du pourcentage d'individus classés avec certitude (situés hors de la partie commune à deux cercles).

Couples	Distances	% d'individus mal classés	% d'individus classés avec certitude	
			Seuil 95 %	Seuil 99 %
♂ 16 - ♀ 16	1,76	18,40	41,14	21,41
♂ 80 - ♀ 80	2,24	13,56	56,98	34,88
♂ 16 - ♂ 80	2,61	9,68	71,39	50,50
♀ 16 - ♀ 80	1,67	19,77	37,24	18,57

Les distances indiquent que le dimorphisme sexuel est un peu plus accentué chez *T. nubilale* que chez *T. maidis* et que les mâles des deux souches sont mieux séparés que les femelles, mais les discriminations restent faibles.

c) Signification des axes.

L'étude des vecteurs de projection directe (Tabl. III) nous renseigne sur l'importance prise par chaque variable dans la discrimination.

Selon l'axe Z1, les vecteurs aux valeurs positives les plus élevées concernent les variables LT, LA, PH et t2 ; celles-ci sont importantes pour séparer les femelles de la souche 16 (*T. maidis*). Parmi les vecteurs aux valeurs négatives, ceux des variables IA et LH, sont importants pour séparer les mâles de la souche 80 (*T. nubilale*).

Selon l'axe Z2, les vecteurs aux valeurs positives correspondant à t2, LF et LH montrent l'importance de ces variables qui permettent de caractériser les

TABLEAU III

Vecteurs de projection directe. Classification des variables par ordre de grandeur décroissante selon les deux premiers axes.

Variables	Z1	Variables	Z2
LT	0,520	t2	0,573
LA	0,473	LF	0,470
PH	0,386	LH	0,444
t2	0,375	t1	0,222
t1	0,276	SA	0,188
LF	0,099	IT	0,017
IT	— 0,010	LA	0,006
IF	— 0,057	IF	— 0,007
IH	— 0,078	IH	— 0,012
t3	— 0,117	PH	— 0,385
SA	— 0,298	LT	— 0,387
LH	— 0,430	t3	— 0,458
IA	— 0,955	IA	— 0,690

femelles de la souche 16 ; tandis que 1A, t3, LT, PH (valeurs négatives) se révèlent importantes pour séparer les mâles *T. nubilale*.

La position des moyennes (Fig. 2) nous indique que l'axe Z1 assure une meilleure discrimination sexuelle (et donc LT, LA, PH, t2, 1A, LH), tandis que Z2 assure une meilleure discrimination spécifique (et donc t2, LF, LH, 1A, t3, LT, PH). Les ailes et le phragma interviennent plus selon Z1 et les pattes selon Z2.

2. Deuxième analyse multidimensionnelle avec 9 variables.

a) Etude des figures de dispersion.

L'analyse à l'aide des 9 variables les plus discriminantes (Fig. 3) indique que les quatre populations sont dans des positions semblables à celles de l'analyse précédente. La variance étant de nouveau absorbée en quasi-totalité par Z1 (64 %) et Z2 (30 %), nous continuons d'ignorer le 3^e axe Z3 (6 %).

b) Evaluation du degré de chevauchement des populations.

La distance qui sépare les moyennes générales de deux populations doit en principe augmenter avec le nombre de caractères introduits. Mais l'idéal en systématique étant l'obtention d'un écart correct avec un minimum de variables, il est bon de constater que les caractères à faible pouvoir discriminant peuvent être éliminés sans modifier beaucoup l'analyse.

TABLEAU IV

Distances entre les moyennes des populations prises 2 à 2, exprimées en écarts-types moyens. Estimation du pourcentage d'individus mal classés (situés dans la partie commune à deux cercles) et du pourcentage d'individus classés avec certitude (situés hors de la partie commune à deux cercles).

Couples	Distances	% d'individus mal classés	% d'individus classés avec certitude	
			Seuil 95 %	Seuil 99 %
♂ 16 - ♀ 16	1,85	18,40	41,14	21,41
♂ 80 - ♀ 80	2,12	14,67	53,07	31,24
♂ 16 - ♂ 80	2,12	14,67	53,07	31,24
♀ 16 - ♀ 80	1,50	22,66	29,77	13,61

En effet, les distances recalculées (Tabl. IV) avec 9 variables ont très peu diminué pour les couples ♂ 80 - ♀ 80, ♂ 16 - ♂ 80, ♀ 16 - ♀ 80, la distance a même augmenté pour le couple ♂ 16 - ♀ 16. L'influence du retrait des quatre dernières variables sur les résultats de l'analyse est donc négligeable, tout au plus peut-on constater un petit rapprochement d'une part des mâles des deux espèces, d'autre part des femelles. On a donc intérêt pour la simplicité des comparaisons à limiter le nombre de caractères en éliminant ceux de peu d'importance.

c) Signification des axes.

Les résultats (Tabl. V) sont très voisins de ceux fournis par la première analyse : PH, t1, 1A, SA jouent le plus grand rôle selon Z1 et SA, t1, PH selon Z2.

Nous remarquons toutefois que les caractères importants selon les deux axes sont moins dissemblables et que t1 et SA présentent des vecteurs à valeur plus grande.

V. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les caractères paraissant peu différents chez les mâles et les femelles (ailes, phragma, pattes) comportent, cependant, une information qui en fait des caractères sexuels secondaires peu marqués.

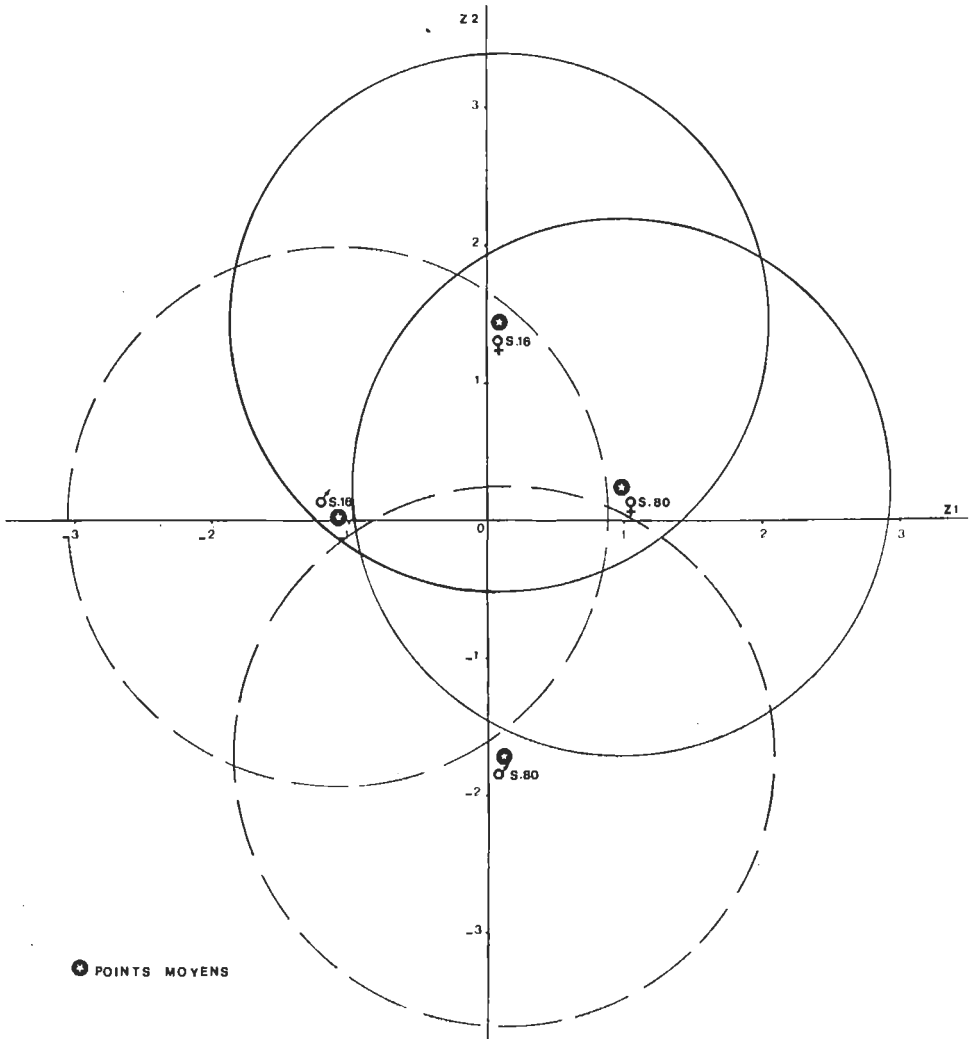


Figure 3: Dispersion, à l'aide de 9 variables, des individus des deux sexes (souches 16 et 80) dans le plan Z1 Z2. L'unité est l'écart-type moyen intrapopulation. Les cercles indiquent les limites théoriques de dispersion de chaque population au seuil de 95 % (rayon = 1,96 unités).

TABLEAU V

Vecteurs de projection directe. Classification des variables par ordre de grandeur décroissante selon les deux premiers axes.

Variables	Z1	Variables	Z2
PH	0,79	SA	0,64
t1	0,67	t1	0,31
LT	0,23	t2	0,25
LA	0,19	LF	0,21
t2	0,16	LA	— 0,03
LF	0,05	lA	— 0,21
t3	— 0,13	t3	— 0,22
SA	— 0,62	LT	— 0,26
lA	— 0,70	PH	— 1,16

Le dimorphisme sexuel, légèrement supérieur chez *T. nubilale*, est proche chez les deux espèces étudiées lorsqu'un ensemble de caractères est analysé globalement.

La discrimination entre mâles et femelles semble assez faible dans les analyses multidimensionnelles mais elle est aussi importante que celle entre espèces pourtant éloignées.

Les caractères étudiés ont donc peu divergé, ils permettent de séparer un peu mieux les mâles que les femelles des deux espèces mais la différence est faible. Ce qui permettait de bien séparer les ♂ de *T. maidis* et *T. nubilale* (Russo et PINTUREAU, 1980) tient donc surtout aux genitalia et aux antennes; ce sont les attributs nettement sexuels qui ont subi une évolution divergente et beaucoup plus chez les mâles que chez les femelles (Russo et PINTUREAU, 1980).

La part sexuelle des caractères portant sur les ailes, le phragma et les pattes implique cependant que leur description se rapporte explicitement soit au mâle, soit à la femelle.

Nous n'avons pas constaté une forte différence de variabilité entre les deux sexes.

I.N.R.A., Station de Zoologie et de Lutte Biologique,
37, boulevard du Cap, 06602 Antibes.

BIBLIOGRAPHIE

- CROZIER R.-H., 1975. — Animal cytogenetics, 3 (7) : *Hymenoptera*, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 95 pp.
- EICKWORT K. R., 1969. — Differential variation of males and females in *Polistes exclamans*. *Evolution*, 23, 391-405.
- FALCONER D. S., 1960. — Introduction à la génétique quantitative. Trad. française, 1974, Masson et Cie, Paris, 284 pp.
- GUILLAUMIN M., 1972. — Etude biométrique des populations de *Pyrgus carlinae* Rbr. et de *P. cirsii* Rbr. (Lepid. *Hesperiidae*). I. Méthode simple d'évaluation du taux de recouvrement des distributions statistiques de deux populations en relation avec la notion de distance. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, 579-606.
- MAYR E., 1970. — Populations, espèces et évolution. Trad. française, 1974, Hermann, Paris, 496 pp.
- RUSO J. et PINTUREAU B., 1981. — Etude biométrique de quatre espèces de *Trichogramma* Westwood (Hym. *Trichogrammatidae*). *Annls Soc. ent. Fr.* (sous presse).
- SLOBODCHIKOFF C. N. et DALY H. V., 1971. — Systematic and evolutionary implications of parthenogenesis in the Hymenoptera. *Amer. Zool.*, 11, 273-282.