

Bulletin mensuel
de la
SOCIÉTÉ LINNÉENNE
DE LYON



La mise en sommeil de la sexualité a-t-elle préservé toutes les potentialités de cette fonction chez les populations thélytoques de *Trichogrammes* (Hym. : Trichogrammatidae) ?

Bernard Pintureau et Patrice Bolland

Biologie fonctionnelle, Insectes et interactions - UMR INRA/INSA de Lyon, INSA, Bâtiment L. Pasteur, 69621-Villeurbanne-cedex, France

Résumé. - L'absence de sexualité chez les espèces à reproduction thélytoque peut conduire à une détérioration de cette fonction qui se révélerait chez le mâle et/ou la femelle après un retour à la bisexualité. Une telle réversibilité de la thélytoque est possible lorsque celle-ci est induite par des symbiotes. C'est le cas chez les *Trichogrammes*, infestés par des bactéries du genre *Wolbachia*, que nous avons étudiés. Chez sept souches thélytoques appartenant à six espèces, le retour à la bisexualité provoqué par une antibiothérapie n'a pas permis de détecter une baisse sensible des capacités sexuelles des individus. Aucune liaison entre ces capacités et l'importance de l'infestation de l'espèce de *Trichogrammes* par les *Wolbachia*, qui pourrait être liée à l'ancienneté de la symbiose, n'a été constatée.

Mots-clés. - Fécondité, fertilité, parthénogénèse, sex-ratio, traitement antibiotique, *Trichogramma*, *Wolbachia*.

Did putting sexuality aside preserve all the potentialities of this function in thelytokous populations of *Trichogramma* (Hym. : Trichogrammatidae) ?

Summary. - The absence of sexuality in species showing a thelytokous mode of reproduction can lead to a deterioration of this function, which could come to light in male and/or female after a return to bisexuality. Such a reversibility of the thelytoky is possible when it is induced by symbionts. In that way, *Wolbachia* bacteria are responsible of this mode of reproduction in the studied *Trichogramma* genus. In seven thelytokous strains belonging to six species, the bisexuality return caused by a course of antibiotics did not allow the detection of a noticeable decrease of sexual abilities in individuals. No relationships between these abilities and the prevalence of *Wolbachia* in the *Trichogramma* species, which could be in relation to the symbiosis age, was noted.

Keywords. - Antibiotic cure, fecundity, fertility, parthenogenesis, sex ratio, *Trichogramma*, *Wolbachia*.

INTRODUCTION

Chez les espèces ou populations à reproduction parthénogénétique thélytoque (descendance obtenue sans fécondation et uniquement composée de femelles), comme celles qui existent dans le genre *Trichogramma*, la sexualité ne s'exprime plus et les gènes qui en sont responsables peuvent accumuler des mutations défavorables qui ne sont pas contre-sélectionnées. Dans le cas où la disparition de la bisexualité est réversible, ceci pourrait avoir pour conséquence de rendre les femelles réfractaires à l'accouplement ou de rendre difficile le cheminement des spermatozoïdes jusqu'à l'intérieur des ovocytes. Ceci pourrait aussi handicaper les mâles en les rendant incapables de s'accoupler ou de fabriquer des spermatozoïdes, ce qui pourrait avoir pour conséquence de mettre l'espèce en péril. Cette réversibilité est possible lorsque la thélytoque est induite par des microorganismes symbiotiques comme les bactéries intracellulaires du genre *Wolbachia* infestant parfois les *Trichogrammes* (STOUTHAMER *et al.*, 1993 ; LOUIS *et al.*, 1993 ; PINTUREAU *et al.*, 2001). Il est possible de supprimer ces symbiotes par des traitements thermiques ou antibiotiques et de restaurer une reproduction bisexuée.

Ainsi, d'après PANNEBAKKER *et al.* (2004, 2005), les mâles issus de souches thélytoques

débarassées de leurs *Wolbachia* ont moins de succès de fécondation des femelles que les mâles issus de souches bisexuées. Les femelles issues de souches thélytoques traitées pourraient aussi avoir perdu une partie de leurs capacités de se reproduire sexuellement. Il arrive même, rarement, qu'aucune fécondation ne soit obtenue après la suppression des symbiotes et le retour des mâles, et la symbiose est alors devenue obligatoire (ZCHORIFEIN *et al.*, 1992).

Nous avons recherché si de tels phénomènes se sont produits chez des espèces de Trichogrammes entièrement thélytoques (2 espèces) et chez des populations thélytoques d'espèces fréquemment infestées (2 espèces) ou rarement infestées (2 espèces) (PINTUREAU *et al.*, 2002a). Il serait logique que cette évolution soit d'autant plus marquée que la symbiose est ancienne. Pour tester cette hypothèse, il nous a fallu en émettre une autre : la symbiose est d'autant plus ancienne que sa prévalence est grande chez les espèces. Les études ont donc avant tout porté sur des caractères liés à la sexualité, mais aussi sur quelques autres simultanément mesurables.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Matériel biologique

Les souches naturellement symbiotiques et thélytoques étudiées appartiennent à six espèces du genre *Trichogramma* : *T. cordubensis* Vargas & Cabello 1985, *T. oleae* Voegelé & Pointel 1979, *T. pretiosum* Riley 1879, *T. embryophagum* (Hartig 1838), *T. evanescens* Westwood 1833 et *T. semblidis* (Aurivillius 1897) (Tableau I).

Espèce	Souche	Mode de reproduction	Origine géographique	Hôte	Date de capture
<i>T. cordubensis</i>	MB35	Thélytoque	Mora, Alentejo (Portugal)	Noctuidae	Année 1992
	1032	Thélytoque	S. Jorge, Açores (Portugal)	?	29 juin 1992
<i>T. oleae</i>	S2	Thélytoque	ex-Yougoslavie	<i>Glyphodes unionalis</i> (Pyralidae)	Nov. 1972
<i>T. pretiosum</i>	t234	Bisexué	Canelones (Uruguay)	<i>Argyrotaenia sphaleropa</i> (Tortricidae)	Mars 1994
	t191B	Thélytoque	Montevideo (Uruguay)	<i>A. sphaleropa</i>	Mars 1993
<i>T. embryophagum</i>	Uro2	Bisexué	Uromieh (Iran)	<i>Laspeyresia pomonella</i> (Tortricidae)	Été 1996
	Uro3b	Thélytoque	Uromieh (Iran)	<i>L. pomonella</i>	Été 1996
<i>T. evanescens</i>	B2	Bisexué	Monsols, Rhône (France)	<i>Noctua pronuba</i> (Noctuidae)	Automne 1989
	M36B	Thélytoque	Cagnes-sur-mer, Alpes-Maritimes (France)	Noctuidae	Août 1982
<i>T. semblidis</i>	Sem1	Bisexué	Camargue (France)	?	Avril 1998
	SemVB	Thélytoque	Valbonne, Alpes-Maritimes (France)	<i>Plutella xylostella</i> (Yponomeutidae)	Juillet 1998

Tableau I - Souches de Trichogrammes utilisées pour effectuer les croisements. Les espèces *T. cordubensis* et *T. oleae* sont entièrement thélytoques dans la nature.

Pour comparaison, les caractères étudiés chez ces souches thélytoques ont été simultanément mesurés chez des souches naturellement bisexuées, lorsque cela a été

possible, c'est-à-dire chez les quatre espèces partiellement thélytoques (*T. pretiosum*, *T. embryophagum*, *T. evanescens* et *T. semblidis*). Les deux espèces *T. cordubensis* et *T. oleae* sont en effet entièrement thélytoques dans la nature (PINTUREAU *et al.*, 2002a). Les souches thélytoques et bisexuées d'une même espèce ont été choisies de façon à ce qu'elles proviennent de régions géographiquement les plus proches possibles parmi celles représentées dans les élevages. Au laboratoire, les hôtes de toutes les souches étudiées ont été des œufs irradiés d'*Ephestia kuehniella* Zeller 1879 (Lep. : Pyralidae) et le développement s'est toujours réalisé à 23°C dans une enceinte climatisée.

Traitement des souches thélytoques

Afin d'obtenir des mâles chez les souches naturellement thélytoques, des traitements antibiotiques ont été effectués. Ceux-ci éliminent les *Wolbachia* et restaurent la bisexualité. Les souches sont alors dites aposymbiotiques. Le traitement consiste à élever les Trichogrammes durant une génération sur un milieu artificiel contenant notamment 40% d'hémolymphe de *Mamestra brassicae* L. 1758 (Lep. : Noctuidae) et 0,02% de tétracycline (GRENIER *et al.*, 2002). Les femelles qui se sont développées dans ce milieu n'ont plus de *Wolbachia* et doivent être fécondées afin de donner des filles et des fils. Les mâles sont obtenus en élevant une partie de la souche thélytoque à 30°C, thérapie permettant non pas d'éliminer toutes les *Wolbachia* (des filles sont produites), mais d'en éliminer suffisamment pour que beaucoup de mâles soient présents dans les progénitures (PINTUREAU *et al.*, 2003). La morphologie de quelques-uns de ces mâles a été observée afin de confirmer l'identité de l'espèce.

Un certain nombre de femelles traitées et fécondées ont été retenues dans chaque souche pour fonder autant de lignées iso-femelles (15 chez MB35, 13 chez 1032, M36B et SemVB, 29 chez S2, 16 chez t191B et Uro3b). Des PCR (*Polymerase Chain Reaction* ou amplification en chaîne par polymérisation) avec des amorces spécifiques du gène *FtsZ* ont été effectuées sur plusieurs de ces lignées (9 chez MB35 à la G3 après le traitement, 7 chez 1032 à la G3, 4 chez S2 aux G4 et G5, 2 chez t191B à la G3, 7 chez Uro3b aux G2 et G3, 12 chez M36B à la G2, 6 chez SemVB à la G4) afin de vérifier l'absence de *Wolbachia* (JAGER *et al.*, 1998). La grande majorité des PCR ont été négatives, les exceptions ne concernant que 7 lignées (5 de MB35, 1 de 1032 et 1 d'Uro3b).

Quelques lignées où l'absence de *Wolbachia* a été vérifiée (3 chez S2 et 2 chez les autres souches) ont été mélangées, et c'est à partir de ce mélange que des couples ont été constitués afin d'étudier leurs caractères biologiques. Pour être sûr que la femelle a pu être fécondée, seuls les couples dont le mâle était vivant le lendemain de leur constitution ont été conservés dans cette étude.

Caractères biologiques mesurés

Ces caractères ont été mesurés non seulement sur des couples issus des souches aposymbiotiques, mais aussi simultanément sur des couples issus de souches naturellement bisexuées (sauf chez *T. cordubensis* et *T. oleae*) et sur des couples mixtes (femelle issue d'une souche aposymbiotique x mâle issu d'une souche naturellement bisexuée et réciproquement). Des femelles vierges ont par ailleurs été testées, sauf chez *T. cordubensis* qui a fait l'objet de nombreuses études avant cette expérimentation, avec des résultats constants : les femelles n'ayant plus de *Wolbachia* ne fournissent que des mâles.

Quatre caractères ont été mesurés chez les couples et trois chez les femelles vierges

(le deuxième caractère qui va être cité implique l'existence de couples). Le taux de femelles stériles informe sur l'importance des individus de ce sexe qui ne donnent aucun descendant au cours de leur vie. Les femelles stériles, qu'elles soient en couple ou vierges, ont été éliminées pour l'étude des caractères suivants. Le taux de mâles non féconds est mesuré par la proportion de partenaires femelles qui ne donnent que des fils. Le terme de « non fécondant » a été préféré à celui de « stérile » car l'absence de filles dans la descendance d'un couple peut aussi être dû à la femelle qui ne peut pas être fécondée. Cette absence de filles peut en outre être due à l'existence d'un chromosome B chez le mâle qui provoque, après la fécondation, la destruction des chromosomes paternels (à l'exception du chromosome B) (WERREN, 1991 ; STOUTHAMER *et al.*, 2001).

Les deux autres caractères portent sur l'importance et la composition de la descendance des couples ou femelles vierges. Le nombre de descendants ayant atteint l'âge adulte, souvent qualifié de fécondité, a été déterminé à partir des mêmes effectifs que ceux qui ont permis d'estimer le taux de mâles non féconds. Enfin, le sex-ratio (défini comme le taux de femelles) a été calculé dans ces descendance après avoir éliminé celles dont l'effectif était inférieur à 10.

RÉSULTATS

Comparaison des souches naturellement bisexuées et aposymbiotiques ; interfécondité

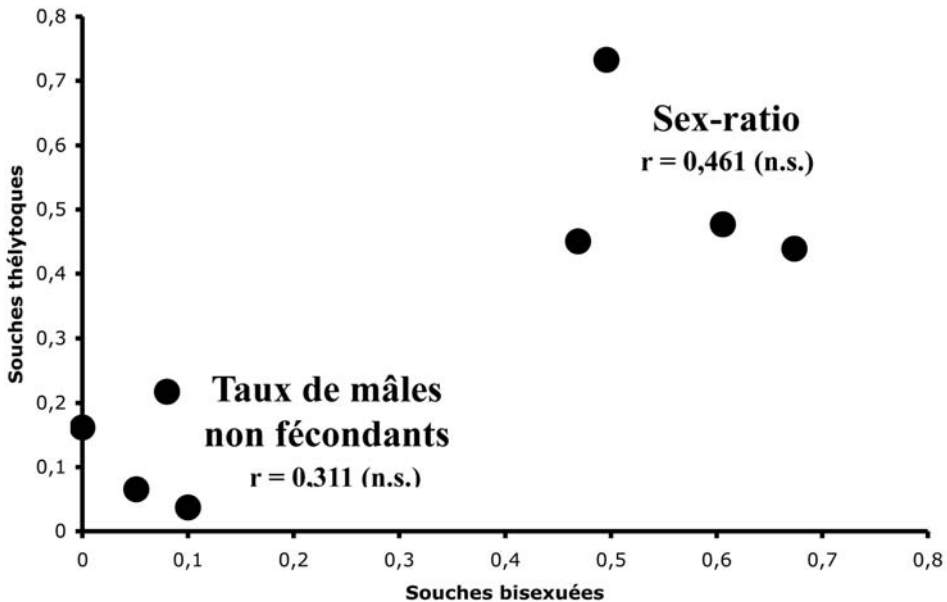


Figure 1 - Relation entre les sex-ratios (en haut et à droite) ou les taux de mâles non féconds (en bas et à gauche) relevés chez des souches naturellement bisexuées et chez des souches aposymbiotiques d'une même espèce de *Trichogramma*. Les souches aposymbiotiques sont issues de souches thélytoques traitées aux antibiotiques afin d'éliminer leurs *Wolbachia* et de restaurer la bisexualité. r : coefficient de corrélation ; n.s. : non significatif.

Notons en préalable que les femelles et les mâles issus de toutes les souches thélytoques restent aptes à la reproduction sexuée. Chez les croisements intrasouches aposymbiotiques, le pourcentage de femelles non fécondées, qui rend compte des capacités sexuelles des deux sexes (bien que nous l'ayons noté « mâles non fécondants »), est en effet le plus souvent inférieur à 15 (Tableaux II, III, V, VI). Il dépasse ce pourcentage, sans atteindre 25%, seulement dans deux cas (Tableaux IV, VII).

Le taux de femelles stériles est peu différent chez les souches naturellement ou devenues bisexuées (Tableaux IV, V, VI), sauf dans le cas de *T. semblidis* où il est inférieur chez la souche naturellement bisexuée (Tableau VII). Le taux de mâles non fécondants est un peu supérieur (Tableaux IV, VII) ou inférieur (Tableau V) chez les souches devenues bisexuées par rapport aux souches naturellement bisexuées, ou sensiblement égal chez les deux types de souches dans le cas de *T. evanescens* (Tableau VI). Les souches naturellement bisexuées donnent soit plus de descendants que les souches devenues bisexuées (Tableaux IV, VI), soit autant de descendants (Tableaux V, VII). Le taux de femelles dans la progéniture est soit supérieur chez les souches naturellement bisexuées (Tableaux IV, VII), soit inférieur chez ces souches (Tableau VI), soit égal chez les deux catégories de souches (Tableau V). Cet inventaire fait clairement apparaître qu'aucun avantage constant n'existe pour un type de souches ou pour l'autre, ce que nous avons illustré en ce qui concerne les deux caractères « taux de mâles non fécondants » et sex-ratio (Figure 1).

La comparaison des croisements intrasouches et intersouches indique souvent un avantage au profit des croisements intrasouches : taux de femelles stériles (Tableau VI), taux de mâles non fécondants (Tableaux IV, V, VI), nombre de descendants (Tableaux IV, V, VI), sex-ratio de la progéniture (Tableaux IV, V, VI). Cependant, très peu de différences, voire aucune, ne sont parfois observées dans le cas du taux de femelles stériles (Tableaux IV, V, VII), du taux de mâles non fécondants (Tableau VII) et du sex-ratio (Tableau VII). Une tendance inverse apparaît même pour le nombre de descendants chez *T. semblidis* (Tableau VII). Les différences relevées chez *T. pretiosum*, *T. embryophagum* et *T. evanescens* sont très importantes, le sex-ratio indiquant une quasi-interstérilité entre les souches.

Légende commune aux tableaux II à VII :

N : effectifs. 1 : nombre de progénitures, suivi entre parenthèses du nombre d'individus de l'ensemble des progénitures. 2 : taux calculés à partir du nombre d'individus de l'ensemble des progénitures, les statistiques sont par contre effectuées sur les taux de chaque progéniture après transformation arcsin^{1/2}.

Croisement		Parents				Progéniture			
Femelle	Mâle	Femelles stériles		Mâles non fécondants		Nombre d'imagos émergés		Sex-ratio	
		N	Taux	N	Taux	N	Moyenne ± e.s.	N (1)	Taux de femelles (2)
MB35	MB35	30	0	30	0,133	30	19,6 ± 1,6	28 (573)	0,590
1032	1032	41	0	41	0,146	41	16,9 ± 1,0	38 (673)	0,455

Tableau II - Résultats des croisements intrasouches chez deux souches de *T. cordubensis* naturellement thélytoques mais devenues bisexuées à la suite de l'élimination des *Wolbachia*.

Statistiques : ANOVA, p=0,128 pour le nombre d'imagos émergés et p=0,185 pour le sex-ratio.

Croisement		Parents				Progéniture			
Femelle	Mâle	Femelles stériles		Mâles non fécondants		Nombre d'imagos émergés		Sex-ratio	
		N	Taux	N	Taux	N	Moyenne ± e.s.	N (1)	Taux de femelles (2)
S2	S2	58	0,172	48	0	48	21,7 ± 1,5	42 (927)	0,781
S2	-	24	0,458	-	-	13	17,0 ± 2,9	10 (198)	0

Tableau III - Résultats des croisements intrasouches chez une souche de *T. oleae* naturellement thélytoque mais devenue bisexuée à la suite de l'élimination des *Wolbachia*. Les données ont aussi été recueillies chez des femelles vierges.

Statistiques : ANOVA, $p=0,153$ pour le nombre d'imagos émergés et $p<0,0001$ pour le sex-ratio.

Croisement		Parents				Progéniture			
Femelle	Mâle	Femelles stériles		Mâles non fécondants		Nombre d'imagos émergés		Sex-ratio	
		N	Taux	N	Taux	N	Moyenne ± e.s.	N (1)	Taux de femelles (2)
t234	t234	49	0,020	48	0	48	40,4 ± 1,7 e	48 (1937)	0,606 c
t234	t191B	39	0	39	0,949	39	20,1 ± 2,2 bc	29 (710)	0,001 a
t191B	t234	40	0	40	0,975	40	6,8 ± 1,0 a	8 (134)	0 a
t191B	t191B	37	0	37	0,162	37	33,6 ± 2,5 d	34 (1228)	0,477 b
t234	-	20	0	-	-	20	25,1 ± 1,9 c	19 (500)	0 a
t191B	-	13	0	-	-	13	15,5 ± 3,8 b	7 (171)	0 a

Tableau IV - Résultats des croisements intra- et intersouches de *T. pretiosum*, l'une naturellement bisexuée (t234) et l'autre naturellement thélytoque mais devenue bisexuée à la suite de l'élimination des *Wolbachia* (t191B). Les données ont aussi été recueillies chez des femelles vierges.

Statistiques : ANOVA, $p<0,0001$ pour le nombre d'imagos émergés et le sex-ratio. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs, $p<0,05$ (tests PLSD de Fisher liés aux ANOVA).

Croisement		Parents				Progéniture			
Femelle	Mâle	Femelles stériles		Mâles non fécondants		Nombre d'imagos émergés		Sex-ratio	
		N	Taux	N	Taux	N	Moyenne ± e.s.	N (1)	Taux de femelles (2)
Uro2	Uro2	44	0,091	40	0,100	40	18,8 ± 2,0 b	29 (700)	0,469 c
Uro2	Uro3b	40	0,125	35	0,686	35	9,4 ± 1,3 a	14 (231)	0,074 b
Uro3b	Uro2	35	0	35	0,971	35	10,6 ± 1,1 a	17 (265)	0,049 ab
Uro3b	Uro3b	31	0,129	27	0,037	27	18,2 ± 2,1 b	21 (467)	0,450 c
Uro2	-	16	0,125	-	-	14	19,7 ± 2,0 b	12 (263)	0 a
Uro3b	-	6	0,167	-	-	5	16,6 ± 2,7 ab	4 (75)	0 ab

Tableau V - Résultats des croisements intra- et intersouches de *T. embryophagum*, l'une naturellement bisexuée (Uro2) et l'autre naturellement thélytoque mais devenue bisexuée à la suite de l'élimination des *Wolbachia* (Uro3b). Les données ont aussi été recueillies chez des femelles vierges.

Statistiques : ANOVA, $p<0,0001$ pour le nombre d'imagos émergés et le sex-ratio. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs, $p<0,05$ (tests PLSD de Fisher liés aux ANOVA).

Croisement		Parents				Progéniture			
Femelle	Mâle	Femelles stériles		Mâles non fécondants		Nombre d'imagos émergés		Sex-ratio	
		N	Taux	N	Taux	N	Moyenne ± e.s.	N (1)	Taux de femelles (2)
B2	B2	39	0,000	39	0,051	39	31,3 ± 1,9 d	38 (1214)	0,496 c
B2	M36B	34	0,059	32	0,781	32	13,0 ± 1,7 a	17 (322)	0,043 ab
M36B	B2	35	0,086	32	0,781	32	19,1 ± 1,9 ab	27 (587)	0,116 b
M36B	M36B	47	0,021	46	0,065	46	21,9 ± 1,5 bc	39 (969)	0,733 d
B2	-	46	0,326	-	-	31	26,8 ± 3,8 cd	23 (805)	0 a
M36B	-	38	0,158	-	-	32	21,5 ± 2,0 bc	28 (678)	0 a

Tableau VI - Résultats des croisements intra- et intersouches de *T. evanescens*, l'une naturellement bisexuée (B2) et l'autre naturellement thélytoque mais devenue bisexuée à la suite de l'élimination des *Wolbachia* (M36B). Les données ont aussi été recueillies chez des femelles vierges.

Statistiques : ANOVA, $p < 0,0001$ pour le nombre d'imagos émergés et le sex-ratio. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs, $p < 0,05$ (tests PLSD de Fisher liés aux ANOVA).

Croisement		Parents				Progéniture			
Femelle	Mâle	Femelles stériles		Mâles non fécondants		Nombre d'imagos émergés		Sex-ratio	
		N	Taux	N	Taux	N	Moyenne ± e.s.	N (1)	Taux de femelles (2)
Sem1	Sem1	33	0,242	25	0,080	25	21,7 ± 1,7 a	23 (537)	0,674 c
Sem1	SemVB	39	0,359	25	0,240	25	29,2 ± 2,4 b	24 (721)	0,429 b
SemVB	Sem1	38	0,105	34	0	34	35,1 ± 1,4 c	34 (1192)	0,659 c
SemVB	SemVB	36	0,361	23	0,217	23	23,3 ± 1,5 a	23 (535)	0,439 b
Sem1	-	11	0,364	-	-	7	20,3 ± 2,9 a	6 (136)	0 a
SemVB	-	37	0,189	-	-	30	29,2 ± 1,8 b	30 (876)	0 a

Tableau VII - Résultats des croisements intra- et intersouches de *T. semblidis*, l'une naturellement bisexuée (Sem1) et l'autre naturellement thélytoque mais devenue bisexuée à la suite de l'élimination des *Wolbachia* (SemVB). Les données ont aussi été recueillies chez des femelles vierges.

Statistiques : ANOVA, $p < 0,0001$ pour le nombre d'imagos émergés et le sex-ratio. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs, $p < 0,05$ (tests PLSD de Fisher liés aux ANOVA).

Caractères des femelles vierges

Rappelons que les caractères de ces femelles n'ont pas été étudiés chez *T. cordubensis*. Qu'elles soient issues d'une souche naturellement ou devenue bisexuée, les femelles vierges n'ont toutes fourni que des mâles (Tableaux III à VII). Ceci confirme encore le bon traitement des souches thélytoques.

Par rapport aux femelles fécondées, le taux de femelles stériles est soit plus élevé chez les femelles vierges (Tableaux III, VI, VII en ce qui concerne Sem1), soit moins élevé (Tableau VII en ce qui concerne SemVB), soit sensiblement identique (Tableaux IV, V). De même, le nombre de descendants est soit identique chez les deux types de femelles (Tableaux III, V, VI, VII en ce qui concerne Sem1), soit inférieur chez les

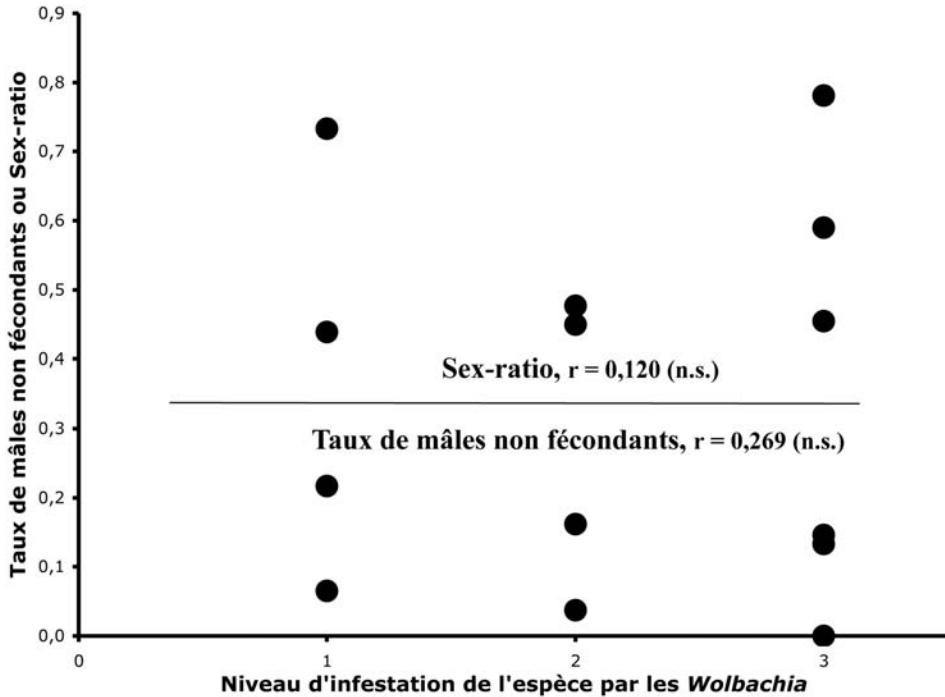


Figure 2 - Relation entre le sex-ratio (en haut) ou le taux de mâles non féconds (en bas) relevé chez des souches aposymbiotiques de Trichogrammes et le niveau d'infestation de l'espèce correspondante par les *Wolbachia* (1 : espèces rarement infestées, 2 : espèces fréquemment infestées, 3 : espèces entièrement infestées ; voir texte). Les souches aposymbiotiques sont issues de souches thélytoques traitées aux antibiotiques afin d'éliminer leurs *Wolbachia* et de restaurer la bisexualité. r : coefficient de corrélation ; n.s. : non significatif.

femelles vierges (Tableau IV), soit supérieur chez ces dernières (Tableau VII en ce qui concerne SemVB).

En ce qui concerne ces deux caractères, les femelles vierges, qu'elles soient issues de souches naturellement bisexuées ou aposymbiotiques, se comportent donc généralement de la même manière chez une même espèce lorsqu'elles sont comparées aux femelles fécondées. Ceci ne souffre qu'une exception concernant *T. semblidis* : les femelles vierges de Sem1 et SemVB divergent différemment des femelles fécondées correspondantes. Lorsqu'on compare les espèces, aucune loi générale ne peut toutefois être tirée quant à la catégorie de femelles, vierge ou fécondée, la plus avantagee.

Potentialités sexuelles des souches naturellement thélytoques

D'après le taux de mâles non féconds et le sex-ratio de la progéniture, les capacités de fécondation à l'intérieur d'une même souche devenue bisexuée restent dans des limites qui semblent habituelles (Tableaux II à VII). Le pourcentage de mâles non féconds est en effet compris entre 0 (Tableau III) et 22 (Tableau VII), et le sex-ratio entre 44 (Tableau VII) et 78% de femelles (Tableau III). C'est donc chez *T. oleae* que la sexualité s'exprimerait le mieux, et chez *T. semblidis* qu'elle s'exprimerait le moins bien.

Ceci ne confirme pas notre hypothèse de départ puisque, selon elle, *T. oleae*, entièrement thélytoque et probablement symbiotique depuis longtemps, devrait présenter

des fonctions sexuelles détériorées. A l'inverse, *T. semblidis*, très partiellement et probablement récemment thélytoque, devrait présenter des fonctions sexuelles tout à fait normales. Ce manque de corrélation entre l'expression de la sexualité et le niveau d'infestation de l'espèce par les *Wolbachia* est illustré sur la Figure 2.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous constatons donc de fortes incompatibilités entre souches chez trois des espèces étudiées, et une forte compatibilité chez *T. semblidis* qui développe un phénomène d'hétérosis. Il est difficile d'interpréter ces incompatibilités entre souches naturellement bisexuées et aposymbiotiques qui ont une origine géographique proche. Il pourrait s'agir d'une restriction de la compatibilité des souches thélytoques à des génomes très similaires à la suite de l'accumulation d'antagonismes, non contre-sélectionnés, avec des gènes étrangers. Cela semblerait confirmer le caractère récent de la symbiose chez *T. semblidis*.

L'étude des femelles vierges indique que la fécondation pourrait soit diminuer les risques de stérilité, soit plus rarement les augmenter. Toutefois, chez *T. pretiosum* et *T. embryophagum*, nous n'avons pas noté de différence entre femelles vierges et fécondées comme l'avaient fait PINTUREAU & VOEGELÉ (1980) chez deux espèces de Trichogrammes du groupe *evanescens* non étudiées ici. La fécondation pourrait aussi, rarement, agir sur la fécondité, soit dans le sens d'une diminution, soit dans le sens d'une augmentation. LUND (1938), PINTUREAU & VOEGELÉ (1980) et PINTUREAU *et al.* (1981) avaient noté de plus fortes valeurs pour ce caractère chez les femelles vierges de deux espèces du groupe *evanescens*, dont *T. evanescens*, phénomène que nous ne constatons qu'en partie chez *T. semblidis*. PINTUREAU & VOEGELÉ (1980) ont par contre noté une identité du caractère entre femelles fécondées et vierges chez une troisième espèce du même groupe, et c'est ce que nous constatons chez *T. oleae*, *T. embryophagum*, *T. evanescens* et en partie chez *T. semblidis*. Chez *T. evanescens*, ce type de variation pourrait donc dépendre des souches, comme nous l'avons relevé chez *T. semblidis*.

Chez *T. cordubensis*, PINTUREAU *et al.* (1997) ont remarqué que les femelles thélytoques n'acceptent l'accouplement qu'après une longue période de mise en présence avec un mâle issu d'une partie de la même souche traitée aux antibiotiques. Ceci pouvait laisser penser que la fonction sexuelle des femelles était devenue moins efficace. Les chiffres tout à fait moyens relevés chez des souches de cette espèce devenues bisexuées, tant pour le taux de mâles non fécondants que pour le sex-ratio de la progéniture, ne permettent pas de confirmer un tel phénomène. L'inhibition partielle de l'acceptation de l'accouplement pourrait aussi être liée à la physiologie de la reproduction thélytoque. L'ensemble de ces résultats pourrait en outre être expliqué par une petite perte d'efficacité sexuelle à la fois du mâle et de la femelle.

Cette perte d'efficacité reste toutefois modeste puisque nous avons constaté que la fécondation à l'intérieur d'une même souche devenue bisexuée se situe dans des limites qui semblent habituelles. Cela n'a rien de comparable avec ce qui a été noté chez d'autres espèces symbiotiques d'Hyménoptères. Ainsi, chez *Leptopilina clavipes* Hartig 1841 (Hym. : Figitidae), le pouvoir fécondant des mâles issus de souches thélytoques traitées est bien plus faible que celui des mâles issus de souches naturellement bisexuées (PANNEBAKKER *et al.*, 2004, 2005). Chez *Encarsia formosa* Gahan 1924 (Hym. : Aphelinidae), aucune fécondation n'est même obtenue après un traitement antibiotique et l'obtention de mâles pourtant porteurs de spermatozoïdes et capables de s'accoupler. Il

n'est toutefois pas établi si c'est le mâle, la femelle ou les deux sexes qui ont perdu leurs capacités de reproduction sexuée (ZCHORI-FEIN *et al.*, 1992).

Enfin, nous n'avons relevé aucune relation entre les capacités sexuelles des souches aposymbiotiques et la prévalence des *Wolbachia* chez l'espèce correspondante. Si notre hypothèse était vérifiée (plus une espèce est infestée, plus la symbiose est ancienne), il n'y aurait donc pas non plus de relation entre ces capacités et l'ancienneté de la symbiose. Toutefois, la symbiose a pu se montrer très avantageuse chez certaines espèces et se répandre très rapidement, tandis que chez d'autres espèces, elle a pu ne s'établir que très difficilement chez une faible proportion d'individus, cela depuis longtemps. L'expansion de la symbiose dépend en effet des avantages qu'elle apporte aux hôtes qui peuvent eux-mêmes dépendre de la région géographique (PINTUREAU, 1994 ; PINTUREAU *et al.*, 2002b), du degré de coadaptation des partenaires (GRENIER *et al.*, 1998 ; PINTUREAU *et al.*, 2000, 2002b), du niveau de résistance des symbiotes aux fortes températures (PINTUREAU *et al.*, 1999, 2002b ; PINTUREAU & BOLLAND, 2001), de l'efficacité de la transmission verticale du symbiote (PINTUREAU *et al.*, 1998), etc.

Les Trichogrammes sont des parasitoïdes très utilisés en lutte biologique contre les Lépidoptères ravageurs des cultures. Pour des raisons de productivité des élevages, il est souvent envisagé d'avoir recours à des souches thélytoques (PINTUREAU *et al.*, 1993, 2001, 2002a, 2003 ; GRENIER *et al.*, 1998). Dans ce cas, il pourrait être utile d'induire des phases de reproduction sexuée chez ces souches afin de permettre des recombinaisons et une certaine adaptation à de nouvelles conditions. La préservation des potentialités de la fonction sexuelle chez les souches thélytoques rend tout à fait envisageable l'induction de telles phases qui seraient suivies d'opérations de réinfestation par les symbiotes (GRENIER *et al.*, 1998).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- GRENIER S., GOMES S.M., PINTUREAU B., LASSABLIÈRE F. et BOLLAND P., 2002 - Use of tetracycline in larval diet to study the effect of *Wolbachia* on host fecundity and clarify taxonomic status of *Trichogramma* species in cured bisexual lines. *Journal of Invertebrate Pathology*, 80 : 13-21.
- GRENIER S., PINTUREAU B., HEDDI A., LASSABLIÈRE F., JAGER C., LOUIS C. et KHATCHADOURIAN C., 1998 - Successful horizontal transfer of *Wolbachia* symbionts between *Trichogramma* wasps. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B: Biological Sciences*, 265 : 1441-1445.
- JAGER C.R., PINTUREAU B. et HEDDI A., 1998 - Comparison between phylogenetic trees of some *Trichogramma* species and their *Wolbachia* endosymbionts. *Russian Entomological Journal*, 7 : 163-168.
- LOUIS C., PINTUREAU B. et CHAPPELLE L., 1993 - Recherches sur l'origine de l'unisexualité : la thérapie élimine à la fois rickettsies et parthénogenèse thélytoque chez un Trichogramme (Hym., Trichogrammatidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III : Sciences de la Vie*, 316 : 27-33.
- LUND H.O., 1938 - Studies on longevity and productivity in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Agricultural Research*, 56 : 421-439.
- PANNEBAKKER B.A., BEUKEBOOM L.W., ALPHEN J.J.M. VAN, BRAKEFIELD P.M. et ZWAAN B.J., 2004 - The genetic basis of male fertility in relation to haplodiploid reproduction in *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera : Figitidae). *Genetics*, 168 : 341-349.
- PANNEBAKKER B.A., SCHIDLO N.S., BOSKAMP G.J.F., DEKKER L., DOOREN T.J.M., BEUKEBOOM L.W., ZWAAN B.J., BRAKEFIELD P.M. et ALPHEN J.J.M. VAN, 2005 - Sexual functionality of *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera : Figitidae) after reversing *Wolbachia*-induced parthenogenesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 18 : 1019-1028.
- PINTUREAU B., 1994 - Frequency and geographical distribution of thelytokous parthenogenesis in European species of *Trichogramma* (Hym. : Trichogrammatidae). *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*, Supplement 16 : 411.

- PINTUREAU B., BABAULT M. et VOEGELÉ J., 1981 - Etude de quelques facteurs de variation de la fécondité chez *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé (Hym. Trichogrammatidae). *Agronomie*, 1 : 315-322.
- PINTUREAU B. et BOLLAND P., 2001 - A *Trichogramma* species showing a better adaptation to high temperature than its symbionts. *Biocontrol Science and Technology*, 11 : 13-20.
- PINTUREAU B., CHAPPELLE L. et DELOBEL B., 1999 - Effects of repeated thermic and antibiotic treatments on a *Trichogramma* (Hym., Trichogrammatidae) symbiont. *Journal of Applied Entomology*, 123 : 473-483.
- PINTUREAU B., GRENIER S., BOLÉAT B., LASSABLIÈRE F., HEDDI A. et KHATCHADOURIAN C., 2000 - Dynamics of *Wolbachia* populations in transacted lines of *Trichogramma*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 76 : 20-25.
- PINTUREAU B., GRENIER S., HEDDI A. et CHARLES H., 2002a - Biodiversity of *Wolbachia* and of their effects in *Trichogramma* (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 38 : 333-338.
- PINTUREAU B., GRENIER S. et LASSABLIÈRE F., 1998 - Efficiency of the *Wolbachia* vertical transmission in *Trichogramma*. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem*, 356 : 93-96.
- PINTUREAU B., GRENIER S. et RIGAUD T., 2001 - How do *Wolbachia* symbionts increase the proportion of females in their hosts ? In : *Cellular origin and life in extreme habitats ; symbiosis, mechanisms and model systems*. Ed. Seckbach J., Kluwer Acad. Pub., Dordrecht (The Netherlands) : 645-662.
- PINTUREAU B., IGLESIAS CALVIN M. DEL P. et GRENIER S., 1997 - Effectiveness of the second mating in a bisexual *Trichogramma* species and the first mating in a thelytokous *Trichogramma* species (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *The Canadian Entomologist*, 129 : 35-41.
- PINTUREAU B., LASSABLIÈRE F., DAUMAL J. et GRENIER S., 2002b - Does a cyclic natural thermal cure occur in *Wolbachia*-infected *Trichogramma* species ? *Ecological Entomology*, 27 : 366-372.
- PINTUREAU B., LOUIS C. et CHAPPELLE L., 1993 - Symbiose entre microorganismes et Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae) : intérêt pour la lutte biologique. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 118 : 159-167.
- PINTUREAU B., PIZZOL J. et BOLLAND P., 2003 - Effects of endosymbiotic *Wolbachia* on the diapause in *Trichogramma* hosts and effects of the diapause on *Wolbachia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 106 : 193-200.
- PINTUREAU B. et VOEGELÉ J., 1980 - Une nouvelle espèce proche de *Trichogramma evanescens* : *T. maidis* (Hym. : Trichogrammatidae). *Entomophaga*, 25 : 431-440.
- STOUTHAMER R., BREEUWER J.A.J., LUCK R.F. et WERREN J.H., 1993 - Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature*, 361 : 66-68.
- STOUTHAMER R., TILBORG M. VAN, JONG J.H. DE, NUNNEY L. et LUCK R.F., 2001 - Selfish element maintains sex in natural populations of a parasitoid wasp. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B : Biological Sciences*, 268 : 617-622.
- WERREN J.H., 1991 - The paternal sex ratio chromosome of *Nasonia*. *The American Naturalist*, 137 : 392-402.
- ZCHORI-FEIN E., ROUSH R.T. et HUNTER M.S., 1992 - Male production induced by antibiotic treatment in *Encarsia formosa* (Hymenoptera : Aphelinidae), an asexual species. *Experientia*, 48 : 102-105.



R.E.R.A.

La date du séminaire annuel du Réseau des Entomologistes de Rhône-Alpes a été fixée au samedi 27 mars 2010.

Il est organisé par la Société linnéenne de Lyon. Pour plus d'informations, contacter le président de la section d'entomologie : danieljgrand@yahoo.fr

Les entomologistes qui le souhaitent peuvent présenter un exposé à l'occasion de cette manifestation.

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : societe.linneenne.lyon@wanadoo.fr
Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Bernard GUÉRIN

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 79 • Fascicule 1-2 • Janvier - Février 2009

SOMMAIRE

Withers P. et Roy L. – Un cas de myiase humaine en France due à <i>Sarcophaga</i> (<i>Liopygia</i>) <i>argyrostoma</i> (Diptera, Sarcophagidae)	5 - 7
Girod C., Brugel E. et Dubois P. – Contribution à l'inventaire des Orthoptéroïdes du département du Rhône (Orthoptera)	9 - 16
Pintureau B. et Bolland P. – La mise en sommeil de la sexualité a-t-elle préservé toutes les potentialités de cette fonction chez les populations thélytoques de <i>Trichogrammes</i> (Hym. : Trichogrammatidae) ?	17 - 27

Couverture : *Ephippiger* sp. femelle sur une Apiacée (Aiguilles, Hautes-Alpes, vers 1700 m).

Crédit : Bernard Guérin

CONTENTS

Withers P. et Roy L. – A case of human myiasis in France due to <i>Sarcophaga</i> (<i>Liopygia</i>) <i>argyrostoma</i> (Diptera, Sarcophagidae)	5 - 7
Girod C., Brugel E. et Dubois P. – Inventory of the orthopteran species of the Rhône department (southeastern France)	9 - 16
Pintureau B. et Bolland P. – Did putting sexuality aside preserve all the potentialities of these functions in thelytokous of <i>Trichogramma</i> (Hym. : Trichogrammatidae) ?	17 - 27

Prix 10 euros

ISSN 0366-1326 • N° d'inscription à la C.P.P.A.P. : 1 109 G 85671

Imprimé par Vasti-Dumas Imprimeurs, 42000 ST-ÉTIENNE

N° d'imprimeur : V0001XX/00 • Imprimé en France • Dépôt légal : janvier 2010

Copyright © 2010 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.