

Sélection de deux caractères chez une espèce de *Trichogrammes*, efficacité parasitaire des souches obtenues (Hym Trichogrammatidae)

B Pintureau

INSA-INRA, Laboratoire associé Biologie 406, 20 avenue A Einstein, 69621 Villeurbanne cedex, France

(Reçu le 17 mai 1990; accepté le 8 avril 1991)

Résumé — Deux caractères ont été séparément ou simultanément sélectionnés chez *T brassicae* Bezdenko, la fécondité et la «capacité de recherche de l'hôte». Le 1^{er} a connu une amélioration allant jusqu'à 71% contrairement au 2^e. Cet échec peut s'expliquer par une surestimation de l'héritabilité ou par un manque de standardisation de la mesure du caractère. L'augmentation de la fécondité des souches n'a pas eu d'influence nette sur l'efficacité parasitaire appréciée dans des serres.

Nous discutons les avantages et inconvénients de diverses stratégies envisageables pour la lutte biologique : maintien, comme actuellement, de la plus grande variabilité génétique possible; sélection de certains caractères au laboratoire; sélection de l'efficacité parasitaire dans des conditions naturelles ou semi-naturelles.

génétique / lutte biologique / sélection / Hyménoptère / Trichogramme / fécondité / capacité de recherche de l'hôte

Summary — Selection of two characteristics in a *Trichogramma* species: parasitic efficacy of the obtained strains (Hym: Trichogrammatidae). Two characteristics, fecundity and "host-finding capacity", were selected in *T brassicae* Bezdenko over 5 generations. Three experiments were carried out. The first experiment concerned only fecundity, selected according to 2 methods (mass selection and "by strain" selection) with a pressure of 50%. It allowed fecundity to be improved by up to 52 or 71%. The second experiment concerned only the "host-finding capacity", selected under the same conditions. It did not allow improvement of character. This failure can be explained by an overestimation of the heritability or by a lack of standardization of the measurements. The third experiment concerned the 2 characteristics, separately or simultaneously (by means of an index) selected according to the "by strains" method with a pressure of 66%. The characters were not improved and this failure can be explained by a loss of fecundity variability during the rearing period between the 1st and 3rd experiment. The parasitic efficacy of the strains both selected or not was tested in greenhouses planted with corn where corn borers were released. It was concluded that the increase in fecundity had no clear influence on the biological control. The advantages and disadvantages of different biological control strategies have been discussed: maintaining, as is the current practice, the greatest possible genetic variability; selection of some characteristics in the laboratory; selection of the parasitic efficacy under natural or semi-natural conditions. Methodologies have been suggested and compared.

genetics / biological control / selection / Hymenoptera / Trichogramma / fecundity / host-finding capacity

INTRODUCTION

Les premiers projets de sélection chez les *Trichogrammes* (parasites oophages utilisés en lutte biologique) sont dus à Urquijo et datent de 1944. Cet auteur souhaitait alors améliorer la fécondité, l'«instinct au parasitisme», la viabilité et le taux sexuel. Il n'a en fait effectué que des tris de lignées fondées par un couple, ceci au cours de plusieurs générations, selon le critère «taux de parasitisme». En 1946 et 1950, il a mené les mêmes opérations sur la fécondité et l'ovotropisme (ce qu'il appelait auparavant «instinct au parasitisme» et que nous appelons plutôt maintenant «capacité de recherche de l'hôte»). D'après lui, la sélection aurait été efficace, bien que cela reste à démontrer. Aucune comparaison sérieuse entre populations n'a cependant été effectuée hors du laboratoire.

Plus tard, en 1974, Ashley *et al* ont utilisé des méthodes plus rigoureuses pour sélectionner la tolérance à la température de 43 °C, la capacité de locomotion et ces 2 caractères à la fois. Dans des cages placées sur le terrain, les populations modifiées ne se sont pourtant pas montrées plus efficaces que les témoins, voire parfois moins efficaces.

Ensuite, Ram et Sharma (1977) ont tenté de sélectionner la fécondité et le taux sexuel durant 16 générations. Le premier caractère a ainsi pu être amélioré mais pas le second.

Bigler *et al* ont enfin mené, en 1982, une sélection dans une serre pour augmenter la «rapidité à trouver des hôtes». Il s'agit alors d'une tentative d'amélioration en milieu semi-naturel, portant sur un caractère complexe qui en intègre plusieurs autres. Elle s'est semblé-t-il conclure par un succès.

Chez d'autres Hyménoptères parasites, des sélections ont porté sur la tolérance à un climat donné, le taux sexuel, la fécondité, le pourcentage de mâles stériles, la résistance aux insecticides (Wilkes, 1942, 1947; Simmonds, 1947; Pielou et Glasser, 1951; Robertson, 1957; White *et al*, 1970; Szmids, 1972). Aucun essai d'efficacité (mis à part celui peu concluant de Szmids, 1972) n'est cependant connu à la suite de ces tentatives d'amélioration.

Nous présentons ici les résultats de quelques sélections menées au laboratoire sur 2 caractères qui semblent impliqués dans la réussite de la lutte biologique. Plusieurs méthodes de sélection ont été testées. L'efficacité parasitaire des

souches ainsi modifiées a ensuite été appréciée dans des serres plantées de maïs infesté de *Pyrales* (hôtes des *Trichogrammes*).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'étude a été effectuée chez *Trichogramma brassicae* Bezdenko, dont *T. maidis* Pintureau et Voegelé est un synonyme (Pintureau, 1987). Le matériel est constitué de souches fondées chacune à partir de quelques individus provenant de Moldavie soviétique, de Hongrie, de Bulgarie et, après recapture dans des zones de lâcher, de République fédérale allemande, Suisse et France. Celles-ci ont été élevées sur *Ephesia kuehniella* Zeller (Lép. *Pyralididae*).

Des héritabilités significatives ont été calculées, par la méthode de la régression parents-enfants, pour la fécondité à 25 °C ($h^2 = 0,45 \pm 0,15$), pour la «capacité de recherche de l'hôte» ($h^2 = 0,46 \pm 0,16$) et pour le nombre d'arrêts au cours d'une marche de 10 min. Les autres caractères étudiés ont donné des valeurs non significatives (fécondité à 17 °C et à 30 °C, taux sexuel, longévité, distance parcourue à la marche en 10 min) (Babi, 1985; Pintureau, 1988).

Nous avons choisi de sélectionner la fécondité à 25 °C (il s'agit en fait du nombre d'œufs d'*E. kuehniella* parasités au cours des 7 premiers jours de ponte : voir Pintureau *et al*, 1981) et la «capacité de recherche de l'hôte» (Babi et Pintureau, 1984; Babi, 1985).

Ce dernier caractère, dont nous ne connaissons par la valeur dans la nature, a été mesuré de la manière suivante : nombre d'œufs d'*E. kuehniella* touchés en 10 min par une femelle introduite dans une cage en plastique transparent de 30 x 20 x 2 cm; les hôtes sont collés sur une feuille de papier blanc placée sur le plancher de la cage, ils sont au nombre de 81, séparés les uns des autres par 2 cm; la femelle fécondée, nourrie, n'ayant jamais pondu, est introduite dans la cage à une distance de 12 cm du premier hôte; après chaque mesure concernant une femelle, la cage est lavée à l'alcool et les hôtes changés. L'observation constante nécessaire à la mesure du caractère ne nous a pas permis d'utiliser une enceinte climatisée, aussi la température (22 à 24 °C) et l'éclairage (stores baissés, un tube néon allumé) sont-ils ceux du laboratoire au mois de mai à Antibes (France).

Nous avons aussi sélectionné l'ensemble «fécondité - capacité de recherche de l'hôte» à l'aide d'un index (I) qui tient compte de la valeur et de la variance des 2 caractères, mais également de leur héritabilité, de leur corrélation et de leur importance économique (d'après Falconer, 1974). Les coefficients d'importance économique sont calculés ici d'après les pourcentages de parasitisme obtenus en serre avec des populations sélectionnées pour l'un ou l'autre caractère.

$$I = P_F + W.P_{CR}$$

$$P_F = \frac{F - F_{FO}}{\sigma_F}$$

(P_{CR} est calculé de la même manière; F et CR : valeurs phénotypiques de la fécondité et de la capacité de recherche de l'hôte; σ : écart type à la F_0)

$$W = \frac{\sigma^2_F \text{Cov}_{H,CR} - \text{Cov}_{H,F} \text{Cov}_{F,CR}}{\sigma^2_{CR} \text{Cov}_{H,F} - \text{Cov}_{H,CR} \text{Cov}_{F,CR}}$$

(H : valeurs additives)

$$\text{Cov}_{H,F} = \omega_F \cdot h^2_F \cdot \sigma^2_F + \omega_{CR} \cdot r_A \cdot h_F \cdot h_{CR} \cdot \sigma_F \cdot \sigma_{CR}$$

$$\text{Cov}_{H,CR} = \omega_{CR} \cdot h^2_{CR} \cdot \sigma^2_{CR} + \omega_F \cdot r_A \cdot h_F \cdot h_{CR} \cdot \sigma_F \cdot \sigma_{CR}$$

$$\text{Cov}_{F,CR} = r_P \cdot \sigma_F \cdot \sigma_{CR}$$

$$r_A = \frac{\text{Cov}_{F,CR}}{\sqrt{\sigma^2_F \cdot \sigma^2_{CR}}}$$

ω = importance économique du caractère; h^2 = hérabilité; r_P = corrélation phénotypique entre les caractères.

Les sélections ont été effectuées de 2 manières différentes : sélections massales selon la formule la plus banale (tableau I), sélections bien moins classiques que nous avons appelées «par lignées» (Babi et Pintureau, 1984; Babi, 1985) (tableau II). Ces dernières

Tableau I. Schéma de sélection massale utilisé chez *T brassicae*. La pression est de 50%.

F-3	20 souches	
F-2	mélange	
F-1	des souches	
F ₀	100 Im	50 Is
F ₁	100 Im	50 Is
F ₂	100 Im	50 Is
F ₃	100 Im	50 Is
F ₄	100 Im	50 Is
F ₅	100 Im	fondation de la «population sélectionnée»

Im : individus mesurés; Is : individus sélectionnés.

constituent un compromis entre la sélection intrafamiliale et la sélection massale qui doit théoriquement s'opposer à la diminution de la variabilité des caractères non sélectionnés. Il offre par contre un inconvénient en créant d'éventuels effets d'hétérosis à chaque génération qui peuvent fausser l'interprétation des résultats (l'amélioration du caractère est, dans ce cas, due à la fois à la sélection et à l'hétérosis). La pression a été appliquée durant 5 générations successives dans le sens d'une augmentation de la valeur des caractères.

Tableau II. Schéma de sélection «par lignées» utilisé chez *T brassicae*. La pression est de 50% (chiffres hors parenthèses) ou de 66% (chiffres entre parenthèses).

F-1	20 souches	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
F0	Im	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	Is	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)	3(2)
		mélange		mélange		mélange		mélange		mélange		mélange		mélange		mélange		mélange		mélange	
F1	Im	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
	Is	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)	6(4)
		mélange			mélange			mélange			mélange			mélange			mélange				
F2	Im	24		24		24		24		24		24		24		24		24		24	
	Is	12(8)		12(8)		12(8)		12(8)		12(8)		12(8)		12(8)		12(8)		12(8)		12(8)	
		mélange				mélange				mélange				mélange							
F3	Im	48				48				48				48							
	Is	24(16)				24(16)				24(16)				24(16)							
		mélange								mélange											
F4	Im	48				72				72				72							
	Is	24(16)				36(24)				36(24)				36(24)							
		mélange																			
F5	Im	120																			
		fondation de la «population sélectionnée»																			

Im : individus mesurés; Is : individus sélectionnés

Les caractères sont mesurés sur des femelles fécondées isolées. Même lorsque la fécondité n'est pas prise en compte, la ponte a lieu de façon isolée et ce n'est que quelques jours avant l'émergence que la progéniture des femelles retenues lors de la sélection est regroupée (plus ou moins partiellement pour la sélection «par lignées»). Les parasitoïdes se croisent ainsi librement (nous ne choisissons donc pas les partenaires). Les nouveaux isollements ont lieu un jour après l'émergence (Babi, 1985).

Nous avons d'abord sélectionné la fécondité avec une pression de 50% (c'est-à-dire que la moitié des individus est rejetée), de 2 manières différentes (en masse et «par lignées»). Nous avons ensuite sélectionné la «capacité de recherche de l'hôte» avec la même pression, toujours de 2 manières différentes. Nous avons enfin sélectionné, uniquement «par lignées» et avec une pression de 66% (c'est-à-dire que les 2/3 des individus sont rejetés), la fécondité seule, la «capacité de recherche de l'hôte» seule et les 2 caractères simultanément (index).

La comparaison de l'efficacité des populations sélectionnées, entre elles et à celle d'un témoin, a été effectuée dans 3 serres contiguës (3 serres de 24 m² pour les essais «sélections avec une pression de 50%», 3 serres de 10,5 m² pour l'essai «sélections avec une pression de 66%») plantées de maïs infesté par *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lép *Pyralidae*). Un nombre égal de femelles et de mâles d'*O nubilalis* a été lâché dans chaque serre (21 couples pour l'essai «sélections de la fécondité avec une pression de 50%», 29 pour l'essai «sélections de la capacité de recherche de l'hôte avec une pression de 50%», 92 pour l'essai «sélections avec une pression de 66%»), de façon échelonnée sur 12–20 j. Trois lâchers de Trichogrammes ont été réalisés, espacés de 5 j (essais

«sélections avec une pression de 50%») ou de 4 puis 7 j (essai «sélections avec une pression de 66%»). La dose de Trichogrammes correspond à 140 000/ha (essai «sélections de la fécondité avec une pression de 50%») ou à 200 000/ha (autres essais).

Chaque serre a été divisée en 6 (essai «sélections de la fécondité avec une pression de 50%») ou 8 parcelles (autres essais) permettant de tester la signification des différences enregistrées entre les taux de parasitisme (test «*t*» et test «*U*» non paramétrique). Ces comparaisons concernent d'abord les sélections «fécondité» (pression de 50%) et un témoin non sélectionné (Babi, 1985), ensuite les sélections «capacité de recherche de l'hôte» (pression 50%) et un témoin non sélectionné (Babi, 1985), enfin les sélections «fécondité», «capacité de recherche de l'hôte» et «index» (pression 66%).

RÉSULTATS

Sélections

Fécondité (pression de 50%)

La sélection a été apparemment efficace (fig 1 et tableau III) puisque les réponses obtenues (pente des droites de régression) sont égales aux réponses attendues ($i\sigma h^2$ où *i* est l'intensité de la sélection) en tenant compte des erreurs standards. La corrélation fécondité-génération est significative au seuil de 5% pour la sélection massale et au seuil de 1% pour la sélection «par lignées».

L'amélioration est de 71% dans un cas (sélection massale) et de 52% dans l'autre (sélection «par lignées») (Babi et Pintureau, 1984; Babi, 1985). Nous aboutissons à des valeurs comparables avec les 2 types de sélections et cet écart n'est dû qu'à des points de départ différents. Par ailleurs, ces résultats ne permettent de déceler aucun effet d'hétérosis attribuable à la sélection «par lignées».

Nous remarquons que l'amélioration du caractère est très rapide, et peut-être trop si l'on en juge d'après les résultats obtenus chez d'autres espèces. Notre interprétation des observations demanderait donc à être confirmée, bien que l'évolution de la fécondité après le relâchement de la sélection tende à la valider (fig 2) : la valeur du caractère diminue lentement et régulièrement jusqu'à la 35^e génération, et certainement au-delà, mais les mesures n'ont pas été poursuivies (Babi, 1985).

FÉCONDITÉ

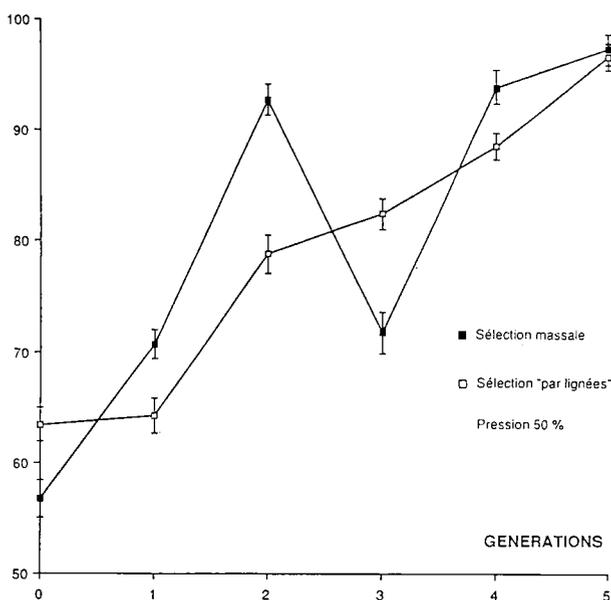
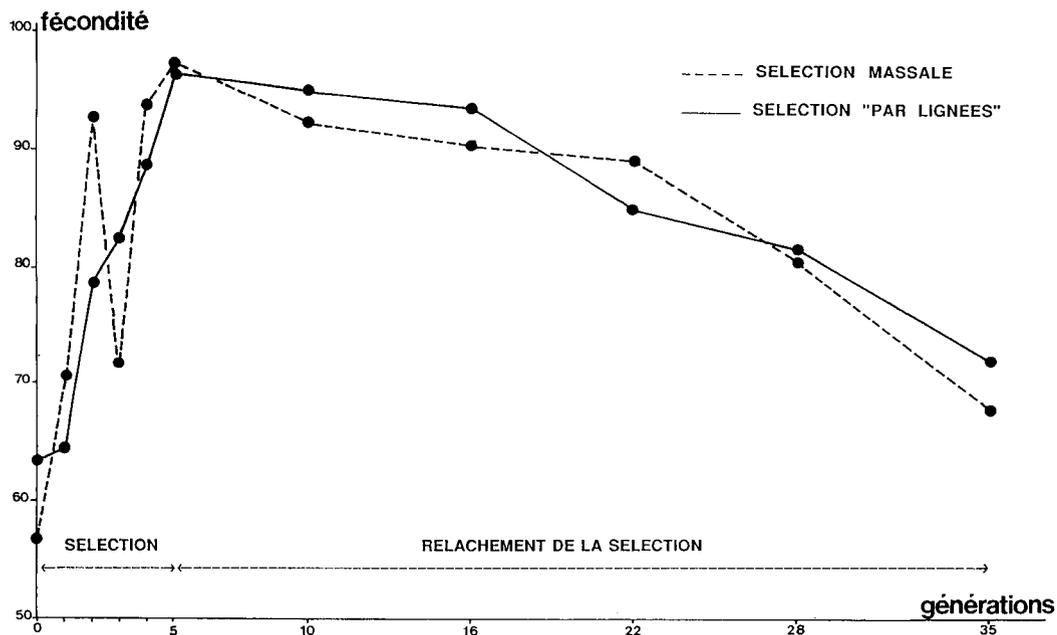


Fig 1. Sélection de la fécondité chez *T brassicae* en 5 générations.

Tableau III. Valeur des caractères sélectionnés durant 5 générations chez *T brassicae*. L'effectif figure entre parenthèses.

Caractère	Pression	Mode de sélection	Générations					
			0	1	2	3	4	5
Fécondité	50%	Massal	56,7 ± 1,7 (99)	70,7 ± 1,3 (96)	92,7 ± 1,4 (98)	71,7 ± 1,9 (84)	93,8 ± 1,5 (99)	97,2 ± 1,4 (100)
		«Par lignées»	63,4 ± 1,5 (109)	64,2 ± 1,6 (117)	78,8 ± 1,7 (117)	82,4 ± 1,4 (115)	88,5 ± 1,2 (118)	96,5 ± 1,2 (120)
«Capacité de recherche de l'hôte»	50%	Massal	1,08 ± 0,19 (106)	1,84 ± 0,28 (106)	0,82 ± 0,13 (106)	1,19 ± 0,18 (100)	0,72 ± 0,13 (132)	1,47 ± 0,23 (106)
		«Par lignées»	1,42 ± 0,23 (120)	1,10 ± 0,19 (120)	0,92 ± 0,17 (120)	2,53 ± 0,29 (120)	1,98 ± 0,23 (120)	1,83 ± 0,25 (122)
Fécondité	66%	«Par lignées»	45,2 ± 1,3 (120)	71,5 ± 1,5 (120)	45,4 ± 1,0 (120)	64,9 ± 1,3 (120)	63,7 ± 1,1 (120)	59,8 ± 1,3 (119)
«Capacité de recherche de l'hôte»	66%	«Par lignées»	2,42 ± 0,27 (120)	1,19 ± 0,19 (120)	2,08 ± 0,27 (120)	0,71 ± 0,15 (120)	2,24 ± 0,23 (120)	2,36 ± 0,28 (114)
Index	66%	«Par lignées»	0 ± 0,10 (120)	0,14 ± 0,12 (120)	-0,35 ± 0,10 (120)	0,72 ± 0,12 (120)	1,03 ± 0,11 (120)	0,62 ± 0,12 (120)

**Fig 2.** Fécondité de *T brassicae* après le relâchement de la sélection.

Capacité de recherche de l'hôte (pression de 50%)

Pour ce caractère, la sélection n'a pas été efficace (fig 3 et tableau III). Les réponses obtenues sont bien inférieures aux réponses attendues et les corrélations ne sont pas significatives. Comme précédemment, aucun effet d'hétérosis n'apparaît clairement au cours de la sélection «par lignées».

Cet échec peut être attribué à une pression trop faible, à des conditions de mesure de caractère insuffisamment standardisées ou, plus vraisemblablement, à une surestimation de l'héritabilité.

Fécondité, «capacité de recherche de l'hôte» et index (pression de 66%)

Les sélections sur un seul caractère sont destinées à vérifier la répétitivité des résultats précédents et à permettre des comparaisons lors du test de l'efficacité parasitaire de la population sélectionnée pour son index.

Les valeurs r_p (coefficient de corrélation entre les 2 caractères) et ω (importance économique de chaque caractère) entrant dans le calcul de l'index sont les suivantes :

– $r_p = 0,011$ avec $n = 200$, valeur non significative;

– $\omega_F = 1$;

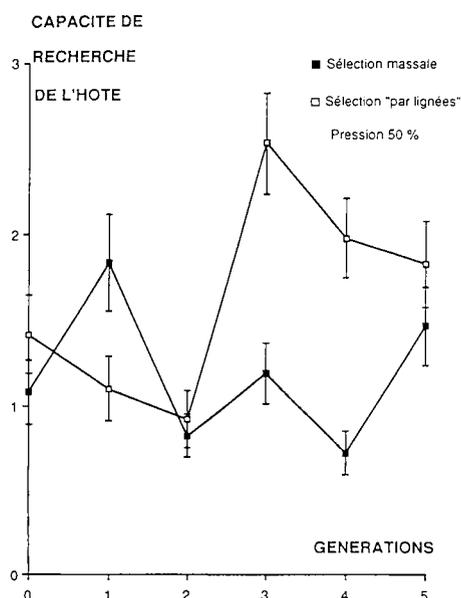


Fig 3. Sélection de la «capacité de recherche de l'hôte» chez *T brassicae* en 5 générations.

$$- \omega_{CR} = \frac{\% \text{ lignées } CR - \% \text{ témoin}}{\% \text{ lignées } F - \% \text{ témoin}} = 0,55$$

où % = pourcentage de parasitisme;

lignées = sélection «par lignées» (pression 50%); CR = «capacité de recherche de l'hôte»; F = fécondité.

Nous n'avons pas relevé d'efficacité significative de la sélection, ni pour la fécondité (malgré une amélioration de 32%), ni pour la «capacité de recherche de l'hôte», ni pour l'index (fig 4 et tableau III). Les réponses obtenues sont toujours inférieures à celles attendues, les corrélations caractère-génération ne sont pas significatives (sauf pour l'index en retirant le résultat de la F₂ où a effectivement eu lieu un accident thermique).

En ce qui concerne la «capacité de recherche de l'hôte», la pression de sélection n'était donc pas en cause précédemment. En ce qui concerne la fécondité, cela pose un problème nouveau. La sélection, réussie une année, n'a en effet pas pu être renouvelée 2 ans plus tard à partir des mêmes souches. Deux hypothèses peuvent alors être formulées :

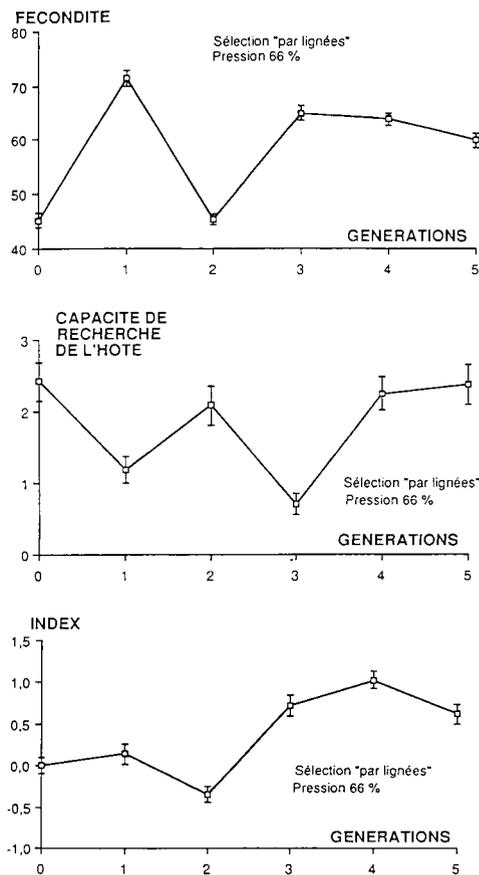


Fig 4. Sélection de la fécondité, de la «capacité de recherche de l'hôte» et des 2 caractères à la fois (index) chez *T brassicae* en 5 générations.

– les premières sélections, malgré toutes les apparences, n'ont été qu'un artéfact d'échantillonnage;

– les souches ont subi une sélection homogénéisante durant les 2 années d'élevage.

En tout état de cause, cela montre les difficultés que pourra rencontrer le sélectionneur si cette technique entre dans la pratique de la lutte biologique. Ceci d'autant qu'elle devra être utilisée chaque année pour s'opposer d'une part à l'absence probable de stabilité du caractère sélectionné, d'autre part à la sélection artificielle non intentionnelle (ce qui implique de repartir au moins partiellement de souches nouvelles capturées dans la nature).

Efficacité parasitaire

Des différences significatives n'ont été relevées que dans 3 cas, à l'aide du test «*t*» mais pas du test «*U*». Ceux-ci ne concernent que les populations sélectionnées avec une pression de 50% (tableau IV) :

– sélection «par lignées» de la fécondité-témoin; en admettant que la sélection ait bien été efficace, on pourrait penser qu'une amélioration du taux de parasitisme a ici été obtenue;

– sélection «par lignées» de la fécondité-sélection massale de la fécondité; il faut alors admettre que la sélection massale a été efficace

mais s'est accompagnée de perturbations (perte de variabilité, par exemple);

– sélection «par lignées» de la «capacité de recherche de l'hôte» -sélection massale de la «capacité de recherche de l'hôte»; ces sélections n'ont pas été efficaces et aucune amélioration du taux de parasitisme n'est d'ailleurs constatée par rapport au témoin, la manipulation de la population «sélectionnée en masse» a par contre pu créer des perturbations susceptibles d'expliquer l'écart constaté.

Nous pouvons remarquer que si les sélections «par lignées» n'ont pas toujours conduit à une amélioration, elles n'ont pas été défavorables. Il n'en est semble-t-il pas de même pour les sélections massales, bien que ceci demande à être confirmé.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Deux types de stratégies sont envisageables pour la lutte biologique à l'aide des Trichogrammes : ou bien on ménage comme actuellement la plus grande variabilité génétique possible, ou bien on sélectionne les individus dont l'efficacité parasitaire est supposée, à tort ou à raison, supérieure. Nous nous sommes ici intéressés aux problèmes posés par cette deuxième possibilité. De telles sélections peuvent être menées soit au laboratoire, comme celles dont nous venons de présenter les résultats, soit sur

Tableau IV. Pourcentages de parasitisme des œufs d'*Ostrinia nubilalis* (déposés sur du maïs planté sous serres) par *T brassicae*. Comparaison de l'efficacité de populations sélectionnées, entre elles ou à celles de témoins non sélectionnés. La pression de sélection a été de 50 ou 66%. La comparaison des pourcentages moyens a été effectuée par les tests «*t*» après transformation angulaire et par le test «*U*» non paramétrique ($n = 6$ ou $n = 8$). Trois comparaisons seulement ont fourni des différences significatives : * au seuil de 5% avec les 2 autres pourcentages, par le seul test «*t*»; ** au seuil de 5% avec le pourcentage 53,1, par le seul test «*t*».

	Témoin	Sélection massale	Sélection par lignées
Fécondité (50%)	16,0	16,0	51,7 *
Chaque serre est divisée en 6 parcelles	(0-37,5) $\sigma = 21,1$	(0-35,7) $\sigma = 12,1$	(16,7-100) $\sigma = 25,1$
Capacité de recherche de l'hôte (50%)	75,0	53,1	94,7 **
Chaque serre est divisée en 8 parcelles	(0-100) $\sigma = 42,5$	(0-100) $\sigma = 27,3$	(80-100) $\sigma = 11,9$
	Fécondité	Capacité de recherche de l'hôte	Index
Sélection par lignées (66%)	41,9	46,7	30,9
Chaque serre est divisée en 8 parcelles	(0-100) $\sigma = 29,1$	(0-100) $\sigma = 26,1$	(0-66,7) $\sigma = 19,4$

le terrain en conditions naturelles ou semi-naturelles.

Au laboratoire, les problèmes soulevés par la sélection peuvent être classés en 6 points.

Quel caractère, relativement simple et impliqué dans la découverte et le parasitisme de l'hôte, faut-il choisir ?

Pour dépasser le choix empirique que nous avons fait, il faudrait connaître assez précisément le comportement des Trichogrammes dans le milieu naturel et les facteurs qui limitent le taux de parasitisme. Ceci permettrait de discerner les facteurs qui présentent une certaine constance (une faible sensibilité à une kairomone, par exemple) de ceux trop soumis aux conditions d'une année ou d'une zone géographique relativement réduite (une faible résistance à des températures régnant exceptionnellement, par exemple). Seuls les premiers peuvent être retenus car il paraît utopique de souhaiter une population adaptée à toutes les conditions possibles au niveau d'une vaste zone géographique.

Le choix d'un seul caractère est-il suffisant ?

Cela simplifierait bien sûr les problèmes mais semble peu probable pour de tels insectes relâchés dans la nature et soumis à de nombreuses contraintes. Si les caractères à améliorer ne sont pas corrélés, il est alors nécessaire de travailler à partir d'un index plus ou moins complexe.

Comment quantifier les caractères ?

Si ceci peut paraître simple pour la fécondité ou la longévité (il faut malgré tout choisir parmi un certain nombre de conditions possibles, notamment climatiques), c'est plus compliqué pour d'autres caractères. La mesure de la «capacité de recherche de l'hôte», par exemple, peut être effectuée de manières très diverses (petite ou grande cage, observation durant une période plus ou moins longue, hôtes correspondant ou non au ravageur visé, etc) et le risque d'étudier un caractère entièrement artificiel est grand. Il serait souhaitable de connaître la corrélation entre le caractère mesuré et une caractéristique pouvant être appréciée dans la nature.

L'héritabilité des caractères choisis est-elle importante ?

Un caractère ne peut être sélectionné que si sa variabilité génétique est suffisante. Celle-ci doit

donc être estimée le plus justement possible. Plusieurs mesures, par différentes méthodes (régression parents-enfants, comparaison des variabilités intra- et interfamiliales), sont alors souhaitables pour éviter les erreurs d'échantillonnage. Encore que ceci n'exclut pas les risques d'erreurs, que certains de nos résultats illustrent peut-être, dus aux effets maternels et à l'utilisation de méthodologies conçues pour les diplo-diploïdes et demandant peut-être une légère adaptation aux haplo-diploïdes.

Comment mener la sélection ?

La méthode choisie doit tenir compte des risques encourus, qui concernent les effets d'entraînement (gènes défavorables liés aux gènes sélectionnés), la perte excessive de variabilité et le déséquilibre du génome. Bien peu de données sont cependant disponibles chez les Trichogrammes.

La population sélectionnée est-elle réellement plus efficace que les autres lorsqu'elle est lâchée contre un ravageur des cultures ?

Même en sélectionnant très efficacement quelques caractères au laboratoire, il n'est pas sûr que la population montre une capacité parasitaire plus élevée dans la nature. Ceci est illustré par certains de nos résultats. On a en effet pu choisir de mauvais caractères, déséquilibrer le génome, entraîner des caractères défavorables, trop diminuer la variabilité.

La sélection sur le terrain où se déroule la lutte biologique, qui n'a jamais encore été tentée, concernerait le caractère complexe «efficacité parasitaire». Elle porterait en fait à la fois sur une meilleure adaptation à des conditions climatiques, une végétation, un hôte (qui ne serait plus celui du laboratoire), et sur une meilleure capacité de découverte des hôtes. Cela permettrait d'éliminer le délicat choix de la nature, du nombre et du mode de mesure des caractères, les études d'héritabilité et l'option pour une technique de sélection. En revanche, on ne connaîtrait ni exactement ce qui a été modifié, ni l'ampleur de la modification. Ces manipulations dans les conditions naturelles diminueraient également les risques de perturbation de la population. Au pire, aucune sélection ne serait obtenue. Nous pourrions procéder de la façon simple suivante : lâcher de Trichogrammes dans plusieurs champs où existent des hôtes potentiels, à partir de quelques points suffisamment distants;

contrôle à partir du 4^e j après les lâchers des hôtes se trouvant à une certaine distance des points de lâcher; récolte des premiers hôtes parasités; fondation de lignées à partir de ces hôtes infestés qui serviront aux lâchers de l'année suivante. Cette technique retiendrait donc des individus dont les parents ont été capables, dans les conditions naturelles, de découvrir des hôtes à une certaine distance de leur point de lâcher et de les parasiter. Seule l'expérience dira si elle conduit à une réelle amélioration génétique et permettra d'affiner la méthodologie (distance séparant les points de lâcher et les hôtes parasités récoltés, nombre de Trichogrammes lâchés, etc). Un risque devra tout de même être évalué, celui de sélectionner une population adaptée aux conditions climatiques d'une année qui ne se répètent pas l'année suivante.

Aucune sélection menée au laboratoire n'a jusque-là conduit à des insectes (Trichogrammes ou autres espèces) incontestablement plus efficaces en lutte biologique. Il ne faut toutefois pas encore conclure à l'impossibilité d'avoir recours à de telles méthodes car bien des recherches restent à effectuer. Le choix entre sélection au laboratoire et sur le terrain paraît cependant être un problème prioritaire à résoudre.

La première méthode présente des avantages (maîtrise plus ou moins grande des caractères modifiés, suivi de la sélection) mais aussi d'importants inconvénients (risques d'erreurs portant sur le choix des caractères, de mauvaise appréciation de l'héritabilité, etc). La deuxième méthode ne présente pas les avantages mais, et c'est essentiel, pas non plus les inconvénients de la première. Son déroulement dans les conditions naturelles est un aspect positif supplémen-

taire qui peut toutefois être contrebalancé par une adaptation trop stricte à un environnement particulier susceptible de subir des modifications.

Les 2 méthodes créent par ailleurs un excès de travail au moment où l'élevage intensif ou les lâchers de lutte biologique sont déjà très pressants. Il faudra donc apprécier si ce surcroît de travail peut apporter suffisamment de bénéfices en termes d'efficacité de la lutte biologique. Les quelques modifications entraînées par l'introduction de la sélection dans le processus d'élevage ont été illustrées dans le tableau V. Il faut distinguer entre populations bisexuées pour lesquelles le mélange des lignées conservées est obligatoire et populations thélytoques pour lesquelles ce mélange n'est pas nécessaire (sélection portant sur des clones).

Si elles se révèlent utiles, ces manipulations supplémentaires ne sont bien sûr pas impossibles à réaliser, mais nous pouvons nous interroger sur l'opportunité de les introduire rapidement dans les techniques de lutte biologique. Que représente en effet l'amélioration que l'on peut espérer de la sélection face à celle pouvant provenir de meilleures techniques d'élevage et de lâcher, ou d'une meilleure compréhension de la dynamique des populations ?

L'utilisation de populations dont on cherche à conserver la variabilité naturelle n'a certainement pas livré tous ses secrets et ne doit pas être abandonnée. Des priorités sont à respecter. Il est d'abord nécessaire de recourir à de telles populations afin d'établir une lutte qui soit sûre. Et ce n'est qu'ensuite que les applications de la sélection, non encore au point mais de toute façon prématurées, pourront peut-être apporter

Tableau V. Processus d'élevage, scindé en plusieurs lignées, des Trichogrammes utilisés en lutte biologique (pas de sélection) et opérations supplémentaires requises en cas de sélection. c : captures; l = lignées; Mél : mélange; Mult : multiplication intensive; Sél : sélection; les flèches dirigées vers le bas indiquent l'introduction de nouvelles lignées dans l'élevage (après captures) ou l'élimination de lignées.

	<i>Pas de sélection</i>	<i>Sélection au laboratoire</i>	<i>Sélection dans le milieu naturel</i>
Population bisexuée			
Population thélytoque			

une nouvelle amélioration. Les connaissances en génétique, actuellement trop faibles, ont donc peut-être le temps de faire des progrès significatifs avant que leur application ne corresponde à un besoin réel.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M Babault, A Babi, J Daumal et J Pizzol pour leur participation aux opérations de sélection et aux essais d'efficacité sous serres.

RÉFÉRENCES

- Ashley TR, Gonzalez D, Leigh TF (1974) Selection and hybridization of *Trichogramma*. *Environ Entomol* 3, 43-48
- Babi A (1985) Étude de deux espèces de Trichogrammes : *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé et *T dendrolimi* Matsumura (Hym Trichogrammatidae). Choix et essais de sélection de l'espèce la plus efficace pour lutter contre *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lep Pyralidae). Thèse Docteur Ingénieur, Univ Aix-Marseille, 124 p
- Babi A, Pintureau B (1984) Selection of *Trichogramma maidis* Pintureau and Voegelé (Hym Trichogrammatidae) fecundity. *Abstract Vol, XVII Int Cong Entomol (Hamburg)*, 795
- Bigler F, Baldinger J, Luisoni L (1982) L'impact de la méthode d'élevage et de l'hôte sur la qualité intrinsèque de *Trichogramma evanescens* Westw. *Les Colloques de l'INRA* 9, 167-180
- Falconer DS (1974) *Introduction à la génétique quantitative*. Masson, Paris, 284 p
- Pielou DP, Glasser RF (1951) Selection for DDT tolerance in a beneficial parasite, *Macrocentrus ancylivorus* Roh. I. Some survival characteristics and the DDT resistance of the original laboratory stock. *Can J Zool* 29, 90-101
- Pintureau B (1987) Systématique évolutive du genre *Trichogramma* Westwood (Hym Trichogrammatidae) en Europe. Thèse Doctorat d'Etat, Univ Paris VII, 311 p
- Pintureau B (1988) Genetic variation in the genus *Trichogramma* Westwood (Hym Trichogrammatidae). *Les Colloques de l'INRA*, 48, 111-113
- Pintureau B, Babault M, Voegelé J (1981) Étude de quelques facteurs de variation de la fécondité chez *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé (Hym Trichogrammatidae). *Agronomie* 1, 315-322
- Ram A, Sharma AK (1977) Selective breeding for improving the fecundity and sex-ratio of *Trichogramma fasciatum* (Perkins) (Trichogrammatidae : Hymenoptera), an egg parasite of lepidopterous hosts. *Entomon* 2, 133-137
- Robertson JG (1957) Changes in resistance to DDT in *Macrocentrus ancylivorus* Rohw (Hymenoptera : Braconidae). *Can J Zool* 35, 629-633
- Simmonds FJ (1947) Improvement of the sex-ratio of a parasite by selection. *Can Entomol* 79, 41-44
- Szmidt A (1972) Studies on the efficiency of various strains of the parasite *Dahlbominus fuscipennis* (Zett) (Hymenoptera, Chalcidoidea) under natural conditions. *Ekol Pol* 20, 299-313
- Urquijo P (1944) Ensayo del parasito util *Trichogramma minutum* en la lucha contra la polilla de la patata. *Bol Patol Veg Entomol Agric* 13, 281-300
- Urquijo P (1946) Selección de estirpes de *Trichogramma minutum* Riley de maxima efectividad parasitaria. *Bol Patol Veg Entomol Agric* 14, 199-216
- Urquijo Landaluze P (1950) Aplicación de la genética al aumento de la eficacia del *Trichogramma minutum* en la lucha biológica. *Bol Patol Veg Entomol Agric* 18, 1-20
- White EB, De Back P, Garber MJ (1970) Artificial selection for genetic adaptation to temperature extremes in *Aphytis lingnanensis* Compere (Hym Aphelinidae). *Hilgardia* 40, 161-192
- Wilkes A (1942) The influence of selection on the preferendum of a chalcid (*Microplectron fuscipennis* Zett) and its significance in the biological control of an insect pest. *Proc R Soc Lond (Ser B)* 130, 400-415
- Wilkes A (1947) The effects of selective breeding on the laboratory propagation of insect parasites. *Proc R Soc Lond (Ser B)*, 134, 227-245