

**VARIABILITÉ DE FACTEURS BIOLOGIQUES  
ET COMPORTEMENTAUX DANS LES POPULATIONS DES  
TROIS ESPÈCES DE *SITOPHILUS*  
(COLEOPTERA : CURCULIONIDAE) INFÉODÉES AUX  
CÉRÉALES ET PRODUITS DÉRIVÉS, ET LEUR IMPORTANCE  
DANS LA CARACTÉRISATION DES ESPÈCES**

Anne-Marie GRENIER (\*), Eric WAJNBERG (\*\*), Hubert CHARLES (\*\*\*) & Paul NARDON

(\*) Unité Nationale Séricicole, INRA, 25 quai Jean-Jacques Rousseau, F-69350 La Mulatière, France.

(\*\*) INRA, Ecologie des parasitoïdes, 37 boulevard du Cap, F-06600 Antibes, France.

(\*\*\*) UMR INRA / INSA de Lyon, Biologie Fonctionnelle, Insectes et Interactions, Bâtiment 406, 20 avenue Albert Einstein, F-69621 Villeurbanne Cedex, France.

**Keywords :** *S. oryzae*, *S. zeamais*, *S. granarius*, weight, fertility, development time, flight, sibling species, symbiosis.

**Résumé.** – Nous avons comparé sur blé 38 souches différentes, venant d'Amérique, d'Europe, d'Asie et d'Afrique pour les trois espèces de *Sitophilus* inféodées aux céréales entreposées et à leurs dérivés : *S. granarius*, *S. oryzae* et *S. zeamais*. Quatre caractères biologiques ont été retenus : poids des mâles et des femelles, durée de développement et fertilité, et trois caractères comportementaux : vol des mâles et des femelles, et élimination de farine et déchets hors des grains de blé par les larves en croissance. Nous avons aussi introduit des souches aposymbiotiques (6) dans notre analyse afin de comparer leurs performances avec celles des souches symbiotiques. L'analyse multidimensionnelle regroupe ces souches aposymbiotiques, quelle que soit leur espèce d'origine, séparément des souches symbiotiques. Les trois espèces *granarius*, *oryzae* et *zeamais* sont clairement séparées par l'analyse des caractères utilisés. L'identification d'une souche, soit comme *oryzae*, soit comme *zeamais*, présente un risque d'erreur de seulement 4,5 %. Ces deux espèces sont très proches (jumelles). Les facteurs les plus discriminants dans cette étude sont le poids et le vol.

La variabilité est moins importante dans les souches entretenues depuis 20 ans au laboratoire, que dans les souches récemment recueillies dans la nature. Chez *oryzae* et *zeamais*, nous avons observé une relation négative entre le poids et la rapidité de développement. Il n'a pas été possible d'établir une relation claire entre les caractéristiques des souches et leur localisation géographique. Toutefois, nous avons observé quelques souches (Guadeloupe et Réunion) avec des caractères intermédiaires entre celles d'*oryzae* et de *zeamais*.

**Abstract.** – Determination of the variability in biological and behavioural characters in various populations of the three species of *Sitophilus* (Coleoptera : Curculionidae) living on stored cereals and their importance to characterize the species. – We have compared 38 different strains on wheat, from America, Europe, Asia and Africa, of the three *Sitophilus* species living on cereal grains or their by-products : *S. granarius*, *S. oryzae* and *S. zeamais*. Four biological characters were considered : weight of male and female, development time and fertility, and three beha-

vioural characters : the ability of male and female to fly, and the elimination of flour and feces out of the grains by the growing larvae. We also introduced aposymbiotic strains (6) in our analysis to compare with the symbiotic ones. Multidimensional analysis placed these aposymbiotic strains, whatever their original species may be, in a same area, apart from the symbiotic strains. The three species *granarius*, *oryzae* and *zeamais* were clearly separated by the analysis with the used characters. Nevertheless, if we consider the identification of a particular strain of *Sitophilus*, the risk of error is only 4,5 % between the two sibling species *oryzae* and *zeamais*. Weight and flight were the two most important discrimination factors in this study.

The variability was less important in strains being for a long time in the laboratory, than in " natural " strains. In *zeamais* and *oryzae*, we observed a negative relationship between weight and rapidity of development. It was not possible to establish a clear relation between the characteristics of strains and their geographical location. However, we observed some strains (Guadeloupe and Réunion ) with intermediate characters between *zeamais* and *oryzae*.

Les charançons du genre *Sitophilus* (Coleoptera, Curculionidae) qui s'attaquent aux céréales stockées se répartissent actuellement en trois espèces : *S. granarius* (L.), *S. oryzae* (L.) et *S. zeamais* (Mots.). Si *S. granarius* se différencie bien des deux autres espèces par ses caractères morphologiques (KHAN, 1948), il n'en est pas de même pour *S. oryzae* et *S. zeamais* qui ont été longtemps rassemblées sous la même dénomination : *Calandra oryzae* avec une distinction en fonction de leur taille : la " petite souche " qui deviendra par la suite *S. oryzae*, et la " grande souche " : *S. zeamais* (BIRCH, 1944 ; RICHARDS, 1944 ; KUSCHEL, 1961).

A la faveur des échanges internationaux de grains depuis les temps les plus anciens, la dissémination des charançons s'est réalisée dans le monde entier et il est difficile de connaître les origines exactes de ces espèces. *Sitophilus granarius* (L.) serait originaire des régions méditerranéennes selon COTTON (1920) ou de l'Asie occidentale selon LEPESME (1944). Il a été trouvé sur de l'orge dans des tombes égyptiennes de Saqqarah (- 2 300 ans avant J.C.) (SOLOMON, 1965), ainsi que dans des tombes gallo-romaines en Angleterre (OSBORNE, 1977). Il se rencontre dans les régions tempérées froides du globe et est d'une importance particulière dans les régions méditerranéennes. Dans les zones plus chaudes, son habitat se restreint à la haute altitude (CHAMP & Dyte, 1976, in LONGSTAFF, 1981). Par contre, il remonte jusqu'au nord de la Scandinavie et de la Russie, et en France, c'est l'espèce la plus à redouter, surtout dans la moitié septentrionale.

*Sitophilus oryzae* serait originaire de l'Orient, il aurait été apporté en Europe par le commerce (COTTON, 1920) et est devenu maintenant cosmopolite. Il se rencontre dans la zone tropicale et tempérée chaude et s'étend jusqu'aux zones plus froides (LONGSTAFF, 1981). Il ne supporte qu'une faible humidité des grains comprise entre 10 et 16 %, ce qui l'oblige à attaquer principalement les grains stockés, et on ne le rencontre que rarement en plein champ (LONGSTAFF, 1981). Une enquête réalisée en Allemagne (BAHR, 1961) montre qu'il représente 64 % de l'infestation des silos par *Sitophilus* et qu'il attaque plutôt les grandes unités de stockage (supérieures à 10 tonnes). En revanche au Brésil, dans l'état de Sao Paulo, il ne représente que 1,1 % de l'infestation par les charançons (ROSSETTO, 1969).

*Sitophilus zeamais* décrit par MOTSCHULSKY en 1855 sur du maïs importé de Cayenne a longtemps été assimilé à la " grande " souche de *C. oryzae*. Il a été trouvé au Chili et au Pérou et identifié comme *Calandra chilensis*. En Europe, les premiers spécimens ont été collectés peu avant 1835. En Amérique du sud, il est observé dès 1858 (KUSCHEL, 1961). Il vit plutôt dans les zones chaudes et humides où pousse le maïs, il supporte des humidités relatives des grains assez élevées, si bien qu'il peut infester les récoltes dans les champs où les grains de maïs peuvent atteindre 65 % d'humidité relative en début de maturité (KIRK, 1965). Il est un ravageur des récoltes sur pied en Louisiane (WILLIAMS & FLOYD, 1970), et également au Japon (KIRITANI, 1965). Dans l'état de Sao Paulo on signale sa présence dans 98,9 % des cas (ROSSETTO, 1969) contre seulement 6 % en Allemagne (BAHR, 1961). Cette espèce, plus ferti-

le sur maïs que sur blé (BIRCH, 1953) et découverte depuis longtemps dans les contrées d'Amérique Centrale et du Sud, pourrait en être originaire et avoir suivi l'évolution du maïs provenant lui-même de ces régions, ou alors être d'origine orientale (KUSCHEL, 1961) et s'être adaptée à cette nourriture secondairement. Il est difficile de trancher.

Les populations de ces *Sitophilus* sont particulières car leur dissémination est essentiellement liée au commerce des grains. Ce sont presque des " insectes domestiques ". Un tel mode de dispersion a-t-il favorisé la formation de populations plus ou moins isolées et ayant dérivé par la suite, notamment dans des habitats insulaires, ou au contraire l'intervention de l'homme a-t-elle favorisé un brassage continu des populations au niveau mondial, conduisant à une certaine uniformité ? Ces deux mécanismes ne sont d'ailleurs pas exclusifs.

C'est une première question que nous nous posons et nous l'avons abordée en comparant les performances physiologiques et comportementales de populations des 3 espèces de *Sitophilus*, d'origines géographiques variées.

Une seconde question concerne la distinction des deux espèces jumelles *S. oryzae* et *S. zeamais*. Certaines caractéristiques de l'une ou l'autre sont-elles toujours présentes ou seulement dans certaines zones ?

Enfin l'étude de la symbiose chez *Sitophilus* étant notre point d'intérêt (NARDON, 1971), nous avons associé la perte des symbiotes à cette analyse car son influence est très importante sur la physiologie de l'insecte (NARDON & WICKER, 1981).

## Matériel et méthodes

### A – Origine des souches

Les 44 souches utilisées dans ce travail se répartissent de la façon suivante :

- 38 souches normalement symbiotiques que l'on peut classer en 3 catégories suivant leur provenance :
  - les souches dites " sauvages et d'origine géographique connue ", d'introduction récente au laboratoire. Celles de *S. oryzae* et *S. zeamais* ont été récoltées dans différentes parties du monde, sur des lieux de stockage ou même en plein champ dans les zones tropicales. Celles de *S. granarius* proviennent toutes de fermes françaises.
  - les souches dites " sauvages mais d'origine géographique inconnue " sont celles qui contaminent les denrées stockées de type épicerie, notamment le riz, les pâtes et les aliments pour animaux.
  - les souches de laboratoire, maintenues depuis plus de 20 ans dans les conditions standard de l'élevage.
- 6 souches dépourvues de symbiotes :
  - une souche naturelle provenant du Mexique.
  - 5 souches aposymbiotiques obtenues artificiellement à partir de certaines souches sauvages ou de laboratoire.

### B – Elevage et détermination des paramètres biologiques

1 – **Elevage.** Les charançons sont maintenus sur du blé sélectionné dans des boîtes à fond grillagé, à 27,5°C et 75 % d'humidité relative selon une technique décrite précédemment (LAVIOLETTE & NARDON, 1963). Afin d'éviter des invasions d'acariens, les grains sont placés une semaine à – 20°C avant utilisation.

Quelle que soit la nourriture d'origine (maïs, sorgho, blé, riz, etc.), toutes les souches ont été placées sur blé pour avoir des résultats comparables. Un délai d'au moins 2 à 3 générations sur blé a été respecté avant d'utiliser les souches pour les mesures, car la physiologie du charançon est influencée par un brusque changement de nourriture (GRENIER *et al.*, 1983).

2 – **Paramètres biologiques utilisés.** Au total 7 variables ont été choisies :

- 4 variables d'ordre physiologique : le poids des femelles (Pf), le poids des mâles (Pm), la durée moyenne de développement (Dd) et la fertilité (Fe).
- 3 variables d'ordre comportemental : l'aptitude au vol des femelles (Vf), celle des mâles (Vm), ainsi que le phénomène d'évacuation des déjections hors du grain par les larves.

Pour chaque souche, nous avons déterminé :

- *Les poids pour chaque sexe* : mesurés individuellement (en centièmes de mg) sur une balance électromagnétique SETARAMg21 (précision de  $10^{-2}$  mg) (25 à 100 individus pesés par série).
- *La durée moyenne de développement (en jours)* : calculée depuis le dépôt de l'œuf dans le grain jusqu'à la sortie de l'imago, lors d'une ponte de 2 jours effectuée par 50 femelles réparties également en 2 boîtes. Les dénombrements sont réalisés quotidiennement et il n'a pas été tenu compte du sexe des imagos, car nous n'avons jamais mis en évidence de différence entre femelle et mâle pour ce paramètre.
- *La fertilité moyenne* : appréciée en calculant le nombre de descendants adultes produits par femelle pour une ponte totale de 2 semaines, prise au moment de leur fertilité maximale (âge : 3 à 5 semaines). Ce protocole donne une bonne estimation des potentialités reproductives des femelles, permettant ainsi des comparaisons entre souches, sans avoir à comptabiliser la totalité des descendants (la ponte totale durant 30 semaines environ).
- *L'aptitude au vol des femelles et des mâles* : exprimée en pourcentage d'envol à 32°C sous 7000 lux d'éclairage. En effet BISHARA (1968) avait noté que la température et l'intensité lumineuse étaient les 2 facteurs principaux influençant l'activité de vol. 20 individus par série ont été testés, seules les 2 espèces *S. oryzae* et *S. zeamais* ont été étudiées. *S. granarius*, aux ailes rudimentaires, ne vole pas.
- *L'évacuation massive des déjections hors du grain par les larves* : observée uniquement de façon qualitative (absence ou présence du phénomène). En effet, les souches de *zeamais* en particulier expulsent leurs déjections à l'état larvaire de façon 20 à 35 fois plus importante que les autres souches, à poids larvaire égal (RICHARDS, 1944). Ce caractère non quantifié, n'a pas été pris en compte pour l'analyse des données mais seulement pour les comparaisons entre souches.

### C – Analyses statistiques des résultats

Deux sortes d'analyses ont été effectuées : d'une part des comparaisons de moyennes (ANOVA) entre souches pour chaque variable prise séparément et d'autre part des analyses statistiques multidimensionnelles (analyse en composantes principales et analyse factorielle discriminante).

Les comparaisons de moyennes ont été réalisées grâce au logiciel JMP 3.1 (SAS Institute Inc), ainsi que le calcul de la probabilité de classement erroné en analyse discriminante.

Les analyses multivariées ont été réalisées grâce aux modules du logiciel ADE.4.0 (THIOULOUSE *et al.*, 1995). Dans ces analyses les valeurs moyennes obtenues pour chaque souche ont été utilisées. Les variables comportementales Vf et Vm (aptitude au vol chez les femelles et les mâles) exprimées initialement en pourcentage ont subi la transformation angulaire normalisante ( $\arcsin \sqrt{x}$ ) avant l'analyse.

## RÉSULTATS

Toutes les caractéristiques des souches (nom, lieu et nourriture d'origine), ainsi que les valeurs moyennes des variables étudiées, sont présentées sur les tableaux 1 à 4 : *S. oryzae* (tableau 1), *S. zeamais* (tableau 2), *S. granarius* (tableau 3) et souches aposymbiotiques des 3 espèces (tableau 4).

### I. – ANALYSES ET COMMENTAIRES DES DONNÉES BRUTES

Les mesures des paramètres biologiques effectuées sur les différentes souches amènent à des constatations intéressantes. Nous allons étudier les variables prises séparément.

#### 1 – Chez les souches symbiotiques

##### a. Poids

Chez les mâles comme chez les femelles, *S. granarius* est l'espèce la plus lourde ( $2,74 \pm 0,07$  mg pour les femelles et  $2,82 \pm 0,07$  mg pour les mâles) ; des 2 espèces jumelles, *S.*

---

**Tableau 1.** – Caractéristiques de diverses souches de *S. granarius*. Pf : poids des femelles. Pm : poids des mâles. CV : coefficient de variation. Dd : durée de développement. Fe : fertilité. Vol f et Vol m : pourcentage d'envol des femelles et des mâles. Les poids sont en centièmes de mg. La fertilité est obtenue à partir d'une ponte de 14 jours (voir texte). Les moyennes générales sont données avec leur intervalle de confiance pour  $p=0,05$  ( $t \pm S2/n$ ).

**Tableau 2.** – Caractéristiques de diverses souches de *S. oryzae*. Pf : poids des femelles. Pm : poids des mâles. CV : coefficient de variation. Dd : durée de développement. Fe : fertilité. Vol f et Vol m : pourcentage d'envol des femelles et des mâles. Les poids sont en centièmes de mg. La fertilité est obtenue à partir d'une ponte de 14 jours (voir texte). Les moyennes générales sont données avec leur intervalle de confiance pour  $p=0,05$  ( $t \pm S2/n$ ).



*SITOPHILUS GRANARIUS*

Souches	Nom	Origine	Pf	CV	Pm	CV	Test t	Dd	CV	Fe	Farine	Vol f	Vol m
d'origine connue	LAPINS	Blé Jura	253,60	14,67	259,00	12,65	0,77	35,18	7,13	29,92	-	-	-
	AG	Blé Jura	255,63	12,18	260,39	13,88	0,86	34,03	6,25	37,74	-	-	-
	CHAMBE	Blé Jura	263,28	12,58	272,74	11,92	1,44	34,52	7,59	36,08	-	-	-
	MACON	Orge Macon	272,34	8,73	280,04	9,75	1,50	34,92	7,09	34,82	-	-	-
	GILLES	Blé Jura	283,62	10,11	287,80	9,83	0,73	34,02	6,72	31,32	-	-	-
Inconnue	BRAYARD	Blé Jura	290,12	11,76	303,90	9,15	2,21	35,17	7,72	30,82	-	-	-
	S. gran. labo	Blé livré au labo	304,18	7,92	308,90	8,41	0,94	34,01	6,14	37,35	-	-	-
MOYENNE			274,68 ±7,12	11,14	281,82 ±7,44	10,80		34,55 ±0,20		34,01			

*SITOPHILUS ORYZAE*

Souches	Nom	Origine	Pf	CV	Pm	CV	Test t	Dd	CV	Fe	Farine	Vol f	Vol m
d'origine connue	TUNISIE 1	Blé Tunisie	118,00	13,23	114,22	11,85	1,29	32,05	7,44	35,61	-	15	15
	TUNISIE 2	Blé Tunisie	124,30	16,16	112,32	17,83	3,02	31,52	5,89	43,07	-	5	20
	BENIN	Sorgo Bénin	172,72	12,08	164,82	11,78	1,96	36,02	7,56	32,14	-	70	80
	GUAD 1	Mais Guadeloupe	194,08	9,50	187,24	10,66	1,23	32,37	7,56	35,00	+	0	25
	GUAD 2	Mais Guadeloupe	184,32	11,39	167,88	12,30	2,73	32,43	7,53	35,44	+	25	40
trouvées dans les épiceries lyonnaises	CHINE	Riz Canton	131,56	11,74	115,12	11,07	4,02	34,83	10,70	39,01	-	0	10
	W	Blé Vermicelles	117,46	11,81	112,54	13,08	2,11	31,66	6,60	43,36	-	25	35
de laboratoire	CHAVER	Riz	150,26	11,37	125,14	13,36	7,43	31,34	6,51	31,73	-	15	5
	BOURIZ	Aliments volailles	121,68	9,88	117,24	12,19	1,16	32,30	5,20	41,58	-	0	65
	BOUVOL	Riz long grain	113,80	9,46	109,68	14,41	1,05	32,05	5,59	41,20	-	5	85
de laboratoire	FRANCOISE	Riz long grain	120,12	14,39	114,92	12,33	1,10	35,22	9,55	20,71	-	0	40
	SFR	Blé Lyon (1960)	213,30	7,70	210,60	9,26	1,06	31,26	6,71	49,72	-	0	0
	GV	Blé Lyon (1962)	220,26	6,93	208,34	10,08	3,25	31,34	5,70	52,60	-	0	30
MOYENNE	SSO	Labo anglais (1962)	223,94	9,61	212,08	8,79	2,94	31,27	5,99	49,15	-	5	15
			157,56 ±11,32		148,01 ±11,16			32,55 ±0,43		39,31		11,9	36,1

*zeamais* a un poids plus important que *S. oryzae* ( $2,34 \pm 0,08$  mg contre  $1,58 \pm 0,11$  mg pour les femelles, et  $2,28 \pm 0,07$  mg contre  $1,48 \pm 0,11$  mg pour les mâles). Toutes les moyennes sont significativement différentes entre les espèces au risque 5 % (test de Tukey-Kramer). Ces valeurs sont assez proches de celles observées par BAKER (1987).

Chez *S. oryzae*, les souches étudiées présentent des moyennes plus homogènes pour le caractère " poids " (test d'ANOVA non significatif) que chez les 2 autres espèces, où des différences significatives entre souches ont été trouvées (test d'ANOVA,  $p < 0,05$  et  $p < 0,01$ ).

Le poids est-il dépendant du sexe ? Chez *S. zeamais* et *S. oryzae*, les femelles sont significativement plus lourdes que les mâles (test de t, pour données appariées,  $p = 0,0001$  et  $p = 0,0007$ ). Chez *S. granarius* en revanche, ce sont les mâles qui sont les plus lourds dans tous les cas ( $p < 0,0007$ ). Notons néanmoins que la différence mâles/femelles pour chaque espèce est relativement faible par rapport à la différence entre espèces. Chez les 3 espèces, les souches maintenues au laboratoire depuis plus de 10 ans, présentent des poids significativement plus élevés que ceux des souches récentes (ANOVA2,  $p < 0,0001$ ). Dans un élevage, on n'échappe pas à une certaine consanguinité. Cependant, ici on n'a pas d'effet dépressif, puisque le poids augmente progressivement. L'une des causes vient probablement de ce que ces élevages sont menés dans les meilleures conditions possibles, notamment en densité faible. La surpopulation entraîne en effet une diminution du poids selon BIRCH (1948).

De même, l'examen des coefficients de variation montre que la variabilité est dans l'ensemble plus importante chez les souches "naturelles", par rapport aux souches anciennes élevées au laboratoire chez *oryzae* et *zeamais*. Cette réduction de la variabilité pourrait s'expliquer par une augmentation de l'homozygotie dans les populations de laboratoire, les souches naturelles récemment examinées ayant un taux d'hétérozygotie plus important du fait d'échanges possibles entre populations, notamment pour les espèces volantes : *oryzae* et *zeamais*. La faible variation de poids observée chez les souches de *granarius* vient peut-être de leur promiscuité géographique, toutes les souches étant originaires de l'Est de la France. Il faut néanmoins se souvenir que cette espèce ne vole pas et est transportée par l'homme. Des échanges entre populations sont donc peu probables.

#### b. Durée de développement

L'espèce *oryzae* présente un développement moyen significativement plus rapide ( $p = 0,004$ ) que celui de *zeamais* ( $32,55 \pm 0,43$  jours, contre  $35,26 \pm 0,66$  jours). *S. granarius* se situe entre les 2 précédents ( $34,55 \pm 0,20$  jours). Chez *oryzae* et *granarius*, les souches de laboratoire se développent plus vite que les souches "naturelles".

#### c. Fertilité

Les fertilités moyennes ne sont pas significativement différentes entre les 3 espèces (ANOVA1) : elles varient autour de  $37,00 \pm 8,14$  descendants adultes par femelle pour 14 jours de ponte. Les écarts entre souches sont très importants à l'intérieur d'une même espèce (26,14 % pour *granarius*, 111,5 % chez *zeamais* et 154 % chez *oryzae*). Chez *S. oryzae*, les souches de laboratoire sont les plus fertiles mais il n'en est pas de même pour *S. zeamais* où ce sont plutôt les souches sauvages.

On peut noter qu'aux fertilités les plus faibles correspondent les souches à développement lent (Mexique2, Guyane, Chariz chez *S. zeamais* et Françoise pour *S. oryzae*) et inverse-

---

**Tableau 3.** – Caractéristiques de diverses souches de *S. zeamais*. Pf : poids des femelles. Pm : poids des mâles. CV : coefficient de variation. Dd : durée de développement. Fe : fertilité. Vol f et Vol m : pourcentage d'envol des femelles et des mâles. Les poids sont en centièmes de mg. La fertilité est obtenue à partir d'une ponte de 14 jours (voir texte). Les moyennes générales sont données avec leur intervalle de confiance pour  $p = 0,05$  ( $t \pm S2/n$ ).

**Tableau 4.** – Caractéristiques de diverses lignées aposymbiotiques des 3 espèces de *Sitophilus* étudiées. Pf : poids des femelles. Pm : poids des mâles. CV : coefficient de variation. Dd : durée de développement. Fe : fertilité. Vol f et Vol m : pourcentage d'envol des femelles et des mâles. Les poids sont en centièmes de mg. La fertilité est obtenue à partir d'une ponte de 14 jours (voir texte). Les moyennes générales sont données avec leur intervalle de confiance pour  $p = 0,05$  ( $t \pm S2/n$ ).

## SOUCHES APOSYMBIOTIQUES

Souches	Nom	Origine	Espèce	Pf	CV	Pm	CV	Testt	Dd	CV	Fe	Farine	Vol f	Vol m
Naturelle	MEXIQUE 1	Mais Mexique	<i>oryzae</i>	178,74	12,57	157,34	14,68	4,70	50,56	3,14	18,26	-	-	-
souches de laboratoire	SFR (SS)	SFR symbiot.	<i>oryzae</i>	202,32	9,91	191,52	11,62	1,77	49,68	11,63	4,44	-	-	-
	BENIN (SS)	BENIN symbiot.	<i>oryzae</i>	134,12	12,31	130,44	16,28	0,67	55,11	12,12	3,50	-	-	-
	MACON (SS)	MACON symbiot.	<i>granarius</i>	234,84	10,92	237,92	10,05	0,43	44,05	11,89	30,32	-	-	-
	CAM (SS)	CAM symb.	<i>zeamais</i>	222,72	12,67	226,04	11,64	0,42	46,73	14,95	12,83	+	-	-
	ZMA (SS)	ZMA symb.	<i>zeamais</i>	291,04	12,60	263,56	11,66	2,81	47,55	11,01	4,31	+	-	-

## SITOPHILLUS ZEAMAIS

Souches	Nom	Origine	Pf	CV	Pm	CV	Testt	Dd	CV	Fe	Farine	Vol f	Vol m
d'origine connue	ALGERIE	Mais port d'Alger	236,96	11,13	231,16	11,36	1,10	31,58	9,64	39,80	+	20	40
	CAMEROUN	Mais Yaoundé	243,56	13,00	235,06	10,78	1,48	33,77	9,12	34,22	+	10	55
	C, D'IVOIRE	Mais Bouaké	230,40	11,12	217,46	10,36	2,68	35,31	11,38	45,76	+	80	70
	CONGO 1	Mais Nsango	237,40	10,25	228,88	8,92	1,31	35,26	11,90	46,67	+	5	80
	CONGO 2	Mais Missinga	240,60	9,91	235,00	10,85	0,79	34,44	10,44	49,44	+	5	55
	CONGO 3	Mais Knosso	240,64	10,36	240,08	12,25	0,07	36,22	10,23	48,10	+	35	75
	CONGO 4	Riz Loudima	223,44	15,35	226,92	10,43	0,41	35,10	11,52	48,38	+	45	65
	REUNION	Riz Réunion	193,42	13,04	182,68	13,72	2,14	33,24	8,73	38,04	+	25	45
	MEXIQUE 2	Mais Puebla	203,84	11,93	203,32	13,52	0,06	39,61	11,63	23,37	+	40	95
	MEXIQUE 3	Mais Corupo	241,32	10,66	225,48	10,09	2,26	35,03	10,71	38,42	+	40	55
	MEXIQUE 4	Mais Quintana	215,04	12,94	207,04	13,05	1,01	37,17	11,71	34,38	+	50	50
	MEXIQUE 5	Mais Petrohucan	224,12	14,31	227,32	10,74	0,39	35,78	10,77	35,15	+	55	60
	GUYANE	Sorgho champ	220,36	14,49	211,56	11,10	1,09	41,85	13,17	29,39	+	75	90
épicieries lyonnaises	CHARIZ	Riz long grain	187,90	11,78	185,20	13,26	0,58	37,68	13,67	25,72	+	50	80
	VIET-NAM	Riz complet	218,94	12,68	220,96	14,35	0,34	31,26	8,39	23,78	+	25	45
de labo	ZMA	Labo anglais	319,20	7,31	309,58	7,72	2,04	33,68	8,24	23,78	+	50	75
	DAX	Bié INRA Bordeaux	295,40	10,54	282,00	13,20	1,95	32,52	8,05	33,53	+	40	90
MOYENNE			233,62 ±7,91		227,63 ±7,47			35,26 ±0,66		37,48		38,52	65

ment, les souches à développement rapide ont la fertilité la plus forte (souches de laboratoire chez *S. oryzae*). Il semble donc exister une relation négative entre ces deux facteurs qui sera mise en évidence de façon plus précise par l'analyse en composantes principales.

#### d. *Aptitude au vol*

Nous notons que les *zeamais* sont en moyenne plus aptes à voler que les *oryzae* (38,5 % contre 11,9 % pour les femelles et 65 % contre 36 % pour les mâles). Par ailleurs, les femelles volent moins bien que les mâles et chez *zeamais* les deux sexes volent sans exception tandis que chez *oryzae* la moitié des femelles ne volent pas du tout. Seule la souche du Bénin (*oryzae*) se démarque des autres par sa forte proportion d'insectes aptes à voler (70 % des femelles et 80 % des mâles).

#### e. *Déjections hors du grain par les larves*

Ce phénomène s'observe chez toutes les souches *zeamais* sans exception et seulement chez les 2 souches de Guadeloupe pour *S. oryzae*.

L'ensemble de nos résultats sont en accord avec ceux des auteurs précédents (RICHARDS, 1944 ; FLOYD & NEWSOM, 1959 ; BIRCH, 1954). Néanmoins deux souches guadeloupéennes de *S. oryzae* ont un comportement plus proche de *S. zeamais*. Leur métabolisme est-il différent des autres *oryzae* ? Il est à noter que ces deux souches possèdent d'autres caractères communs avec *zeamais*, bien que les symbiotes soient de type *oryzae* et que les croisements ne soient fertiles qu'avec les souches de référence d'*oryzae*.

## 2 – Chez les souches aposymbiotiques

Les résultats apparaissent sur le tableau 4, mais pour une meilleure interprétation il faut les comparer avec ceux de leurs souches d'origine. Le tableau 5 donne les différences exprimées en pourcentages par rapport aux souches symbiotiques dont elles proviennent.

La souche aposymbiotique Mexique 1 ne peut pas être comparée à une autre souche car elle provient de la nature et, les symbiotes étant absents, on n'a pu la classer sans ambiguïté possible dans l'espèce *oryzae* que grâce aux croisements avec les souches de référence.

Pour l'ensemble des autres souches, l'état aposymbiotique se caractérise par une diminution du poids des femelles et des mâles, un allongement de la durée de développement et un abaissement de la fertilité ainsi qu'une perte totale de l'aptitude au vol. Les poids sont les paramètres les moins différents par rapport aux souches d'origine, la durée de développement et la fertilité sont très modifiées, la réduction de l'effectif des descendants atteignant 90 % chez *oryzae*.

Des résultats analogues avaient déjà été obtenus sur une souche aposymbiotique de laboratoire chez *S. oryzae* (NARDON & WICKER, 1981 ; GRENIER *et al.*, 1986) mais ces expériences nous permettent de généraliser les modifications dues à l'aposymbiose aux trois espèces de *Sitophilus* et à une souche " naturelle " dépourvue de symbiotes, ce qui n'avait jamais été étudié expérimentalement.

## II. – ANALYSES MULTIDIMENSIONNELLES

### 1 – Analyse en composantes principales (fig. 1 et 2)

Cette analyse prenant en compte simultanément l'ensemble des variables étudiées, permet une étude plus synthétique des souches.

#### a. *Souches symbiotiques*

En utilisant seulement les 4 variables physiologiques (Pf, Pm, Dd et Fe), les projections des points dans le plan des 2 premières composantes principales F1 et F2, représentent respectivement 53 % et 32 % de l'inertie totale. L'importance de chaque facteur pour chaque caractère montre que le premier facteur discrimine principalement sur les poids (0,89 pour les femelles et 0,90 pour les mâles), le développement et la fertilité intervenant peu (0,23 et 0,09



respectivement). Par contre ces derniers caractères interviennent principalement pour le deuxième facteur (0,48 et 0,65 respectivement) contre 0,10 et 0,09 pour les poids des femelles et des mâles.

Le cercle des corrélations (fig. 1) montre une opposition entre les caractères "durée de développement" et "fertilité" ( $r = -0,36$ ), les deux caractères "poids" étant par contre fortement corrélés ( $r = +0,99$ ).

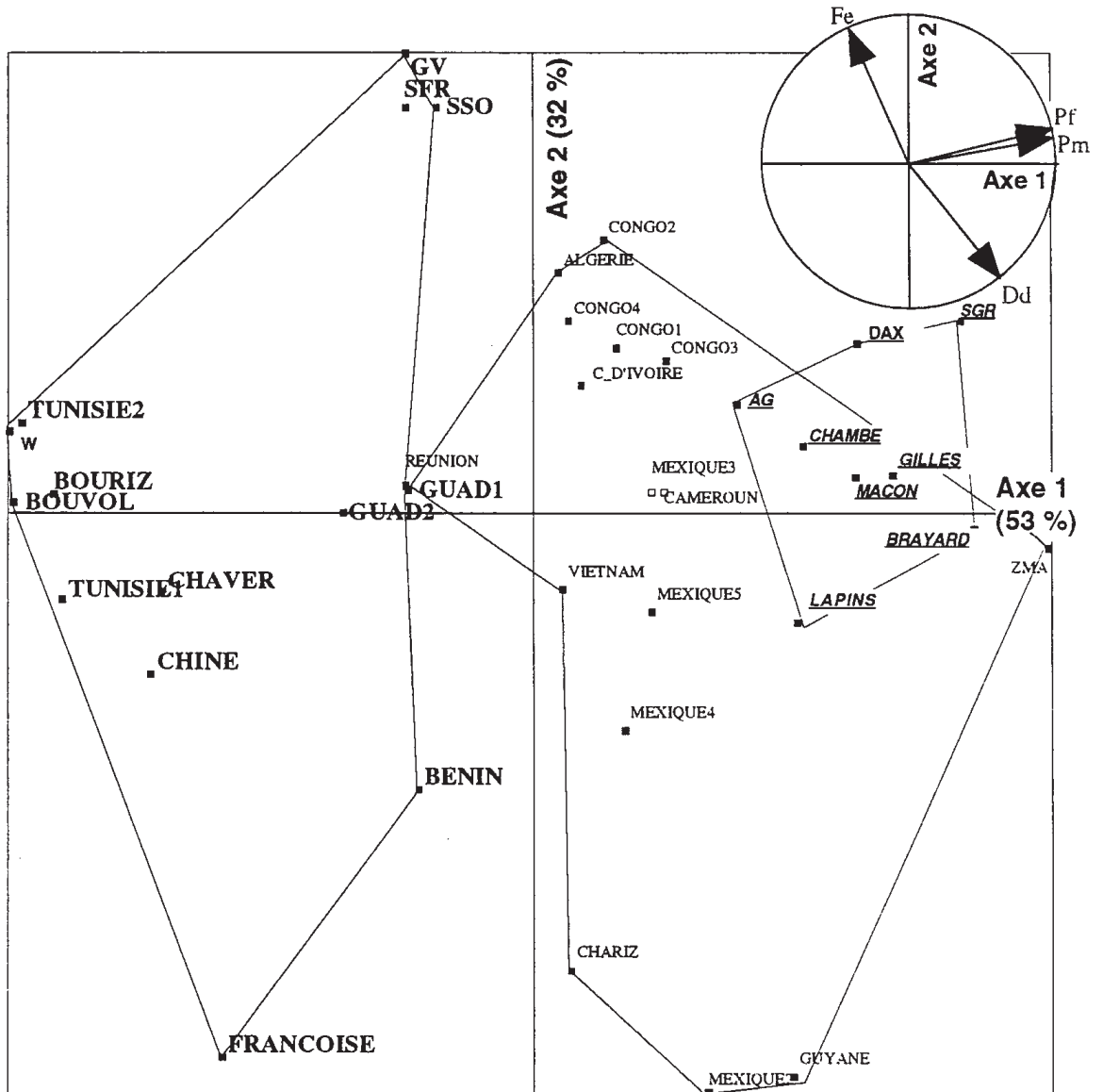


Fig. 1, plan 1-2 de l'analyse en composantes principales des souches de *S. oryzae* (GRAS), *S. zeamais* (NORMAL) et *S. granarius* (ITALIQUE), sur la base des 4 variables physiologiques : poids de femelles (Pf), poids des mâles (Pm), durée de développement (Dd) et fertilité (Fe). Les pourcentages de variation sont reportés sur le groupe pour les 2 axes. En médaillon : cercle des corrélations entre les variables.

Nous avons une bonne ségrégation entre souches appartenant à *S. oryzae* et *S. zeamais* ce qui était un des buts de notre étude, mais *S. granarius* se distingue mal de *zeamais*. Nous avons une répartition croissante des poids suivant l'axe 1 horizontal (la souche W étant la plus légère et ZMA la plus lourde). L'axe 2 sépare les souches suivant leur durée de développement et leur fertilité. Le groupe Sfr, GV, SSO : souches de laboratoire de *S. oryzae*, a le développement le plus rapide et la fertilité la plus forte, tandis que le groupe Mexique2 et Guyane chez *zeamais* et la souche Française chez *oryzae* ont le développement le plus lent et la fertilité la plus faible.

On observe aussi des regroupements entre souches d'origines géographiques voisines. Ainsi, chez *zeamais*, les souches africaines sont regroupées et bien différenciées des souches américaines. Chez *oryzae* les souches tunisiennes sont plus proches de la souche chinoise que de l'autre souche africaine. Les deux souches de Guadeloupe de *S. oryzae* sont proches l'une de l'autre et séparées des autres *oryzae*, mais par contre confondues avec la souche de *zeamais* de la Réunion. Ces résultats sont intéressants car ces trois souches qui se rapprochent sur des critères physiologiques et comportementaux avaient déjà montré certaines similitudes très nettes sur des caractères morphologiques. Ainsi les deux souches de Guadeloupe comportent des individus présentant les caractères *zeamais* au niveau de la pigmentation du corps (plus foncée), de la ligne du corselet (absente chez *zeamais* alors qu'elle est nette chez *oryzae*) et le rejet de déjections hors du grain par les larves. Leur appartenance à l'espèce *oryzae* a été doublement vérifiée par la présence de bactéries flexueuses et l'incompatibilité de croisements avec l'espèce *zeamais*. La souche de la Réunion, outre son faible poids, présentait des bactéries moins spiralées que celles des *zeamais* typiques ; chez cette souche la forme en boucle prédominait. L'incompatibilité de croisements avec *oryzae* a aussi été mise en évidence (données non publiées).

Les souches de laboratoire forment aussi des groupes à part chez *oryzae* et *zeamais* ; ce phénomène pourrait s'expliquer par une dérive génétique ou une sélection involontaire qui se manifeste au niveau des poids (les individus de laboratoire se trouvent placés dans des conditions optimales), et aussi au niveau du développement et de la fertilité chez les souches *S. oryzae* maintenues depuis plus de 20 ans au laboratoire. Ainsi, par exemple il y a 25 ans, les poids de la souche Sfr étaient de 1,50 mg pour les femelles et de 1,39 mg pour les mâles, et ce poids n'a cessé de croître au cours des générations, sans que l'on puisse trancher entre les deux hypothèses.

Chez *S. oryzae*, les souches contaminant les denrées stockées trouvées dans la région lyonnaise sont principalement positionnées dans le groupe Tunisie-Chine excepté pour la souche trouvée sur riz " long grain américain " (Françoise) qui se différencie nettement des autres. Chez *zeamais*, nous avons la souche du riz vietnamien qui se rapproche du groupe d'Afrique et une souche trouvée sur riz " long grain " (Chariz) qui se rapproche du groupe américain.

Chez *S. granarius*, les souches sont proches les unes des autres.

#### b. Souches aposymbiotiques

Les résultats obtenus ont été projetés sur le plan factoriel (1-2) de l'analyse précédente (fig. 2). Les populations aposymbiotiques se différencient nettement des souches symbiotiques dont elles sont issues, et sont regroupées au même endroit. La perte de la symbiose modifie de façon si importante les caractères physiologiques des souches, que l'analyse montre qu'elles semblent avoir plus d'analogies entre elles qu'avec leurs souches d'origine (NARDON & GRENIER, 1989).

### 2 – Analyse factorielle discriminante et probabilité de classement erroné (fig. 3)

Avec les 6 variables (*Pf*, *Pm*, *Fe*, *Dd*, *Vf* et *Vm*), nous avons réalisé une analyse factorielle discriminante pour séparer *S. oryzae* et *S. zeamais*, *S. granarius*, et les souches aposymbiotiques (fig. 3). Les 4 groupes sont relativement bien individualisés par l'analyse discriminante ; ce qui est logique puisque les *granarius* diffèrent très nettement des deux autres par leur inaptitude au vol. Nous avons là encore des souches qui présentent des différences avec les autres souches de la même espèce. Ainsi la souche benin, déjà individualisée par l'analyse en composantes principales à 4 variables (vol exclu), possède des performances de vol inhabituelles chez les autres souches d'*oryzae*, augmentant ainsi la séparation. Les souches de la Réunion et GUAD1, manifestent là aussi des caractères intermédiaires entre *oryzae* et *zeamais*. Les souches de laboratoires SSO et GV sont présentes dans ce groupe en raison de leur poids très important, relativement aux autres souches de *S. oryzae*. L'appartenance d'une souche à l'un des quatre groupes : *S. oryzae*, *S. zeamais*, *S. granarius* et aposymbiotiques a pu être prédite grâce au calcul de fonctions discriminantes intégrant successivement les différentes

variables explicatives. Il est intéressant de constater qu'avec les seules variables de poids ( $P_m$ ,  $P_f$ ) le risque de classement erroné est d'environ 32 %, soit assez proche de celui de 25 % obtenu par SHEN (1980), avec 4 variables morphométriques.

L'introduction de la durée de développement et de l'aptitude au vol abaisse à 4,5 % cette erreur de classement. La fertilité ne modifiant pas la distance *zeamais-oryzae*, est sans effet sur la probabilité. Par contre, il y a une corrélation importante avec l'aptitude au vol.

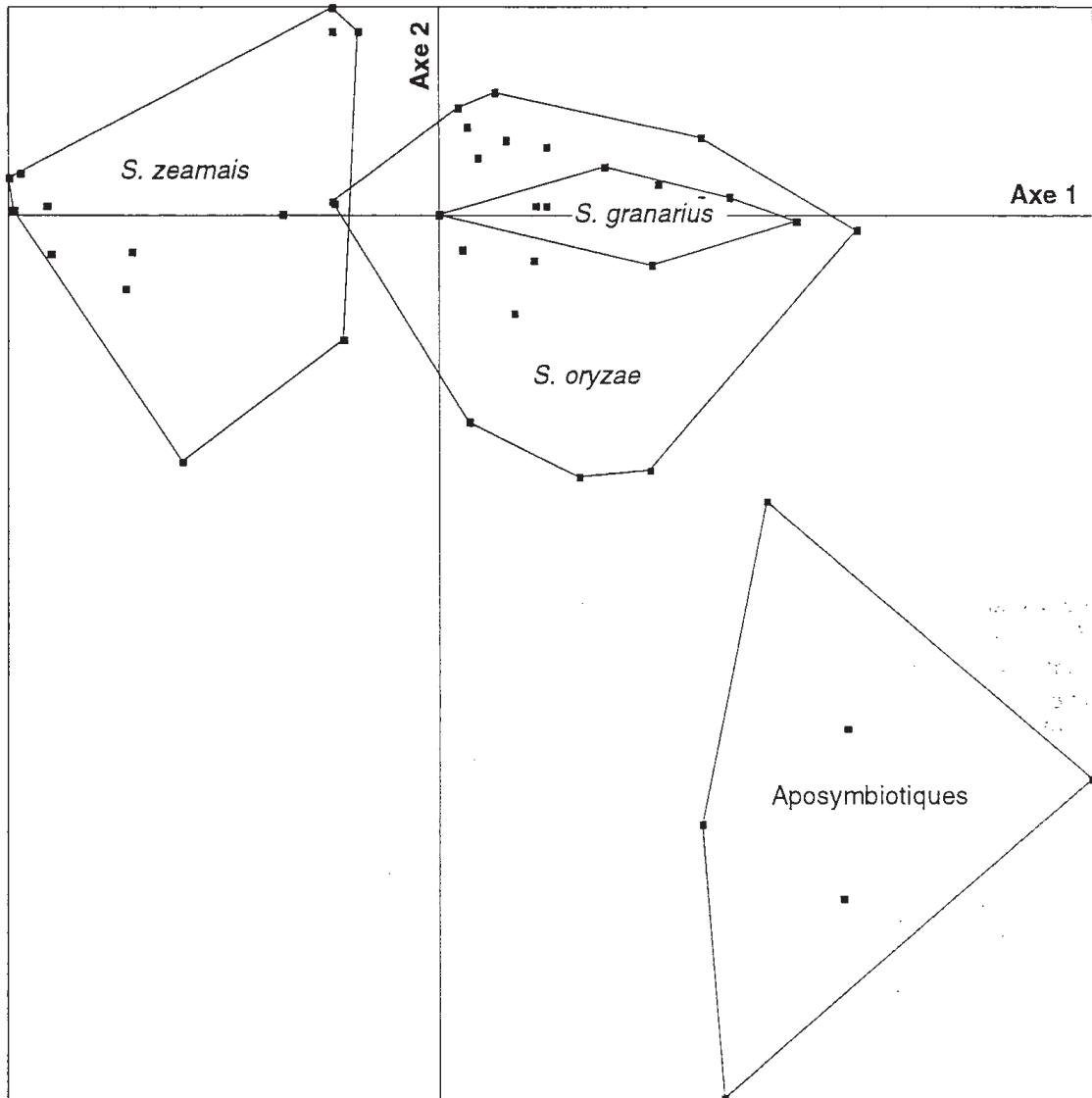


Fig. 2, projection des souches aposymbiotiques sur le plan factoriel (1, 2) de la figure 1. Dans cette analyse, les résultats obtenus sur les souches aposymbiotiques ne participent pas à la définition des axes.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

### A – Variabilité des caractères. Etude comparative

Cette étude montre en premier lieu une variabilité plus ou moins importante selon les souches, les caractères étudiés et surtout les espèces. On remarque que les souches maintenues au laboratoire depuis 20 ans ou plus, ont des coefficients de variabilité généralement plus faibles, probablement en raison d'une sélection non contrôlée au cours des manipulations (tableaux 1 à 4). Plusieurs auteurs, dans le passé, ont étudié aussi les caractéristiques biologiques de diverses populations et montré un polymorphisme. SODERSTROM & WILBUR (1966) comparent deux populations d'*oryzae* et une de *zeamais*. Elles diffèrent notamment par la

durée de développement, la longévité, le site de ponte et le potentiel reproductif. SATOMI (1960) note lui aussi des variations considérables dans les taux de ponte de plusieurs souches d'*oryzae* et *zeamais* provenant de différentes parties du monde. Le poids a été particulièrement bien étudié. Mais on sait qu'il varie avec de nombreux facteurs de l'environnement tels la température, la nourriture, le degré d'humidité, voire la densité de populations (RICHARDS, 1948, UNGSUNANTWIWAT & MILLS, 1985). C'est pourquoi il est très difficile, dans le détail, de comparer les résultats des différents auteurs. Toutefois, on doit rappeler que, même s'il est très sensible à l'environnement, le poids a aussi un déterminisme génétique, comme cela a été montré chez la mouche Tsé-Tsé (GOODING & HOLLEBONE, 1976), chez *Sitophilus granarius* (RICHARDS, 1948) et chez *S. oryzae* (HOLLOWAY & SMITH, 1987). Nous avons déterminé que la souche tunisienne, de petite taille (tableau 2) présente pour le poids une héritabilité  $h^2=0,65$  (calcul par analyse de la variance). Cela explique certainement qu'on puisse rapidement sélectionner les charançons pour leur poids. Par contre, pour une souche de laboratoire, nous n'avons trouvé que  $h^2=0,51$  (données non publiées). Cela correspond à la plus faible variabilité observée chez les souches du laboratoire, due à la consanguinité. Un autre problème soulevé est celui de l'influence du sexe sur le poids. En dépit de certaines différences selon les souches, mâles et femelles ont sensiblement le même poids. Celui-ci, exprimé en moyenne par souche, varie de 2,54 à 3,09 mg pour *S. granarius*, de 1,83 à 3,19 mg pour *S. zeamais* et de 1,10 à 2,13 mg pour *S. oryzae*. Ce facteur seul ne permet pas de caractériser les trois espèces. Concernant la durée de développement, la variabilité entre souches est plus faible que celle du poids chez *granarius* et *oryzae*, et du même ordre chez *zeamais*. Les différences entre espèces sont également peu accentuées : de 34 à 35 jours chez *S. granarius*, de 31 à 42 jours pour *S. zeamais* et de 31 à 36 jours pour *S. oryzae*.

Nous observons des différences entre les variétés géographiques : chez *zeamais* par exemple, les charançons provenant du Mexique et du Congo ont un développement plus lent que les autres, et ceux de Guyane ont 10 jours de retard. Il est à noter que les uns ont été trouvés sur maïs et les autres sur sorgho, mais des études antérieures (GRENIER *et al.*, 1983) avaient montré qu'au contraire, un transfert du maïs sur blé avait plutôt tendance à réduire la durée de développement par rapport au témoin resté sur blé, de même que pour un passage du sorgho au blé. Le transfert de nourriture ne semble donc pas responsable de ce ralentissement et d'autre part le maintien de plusieurs générations sur blé avant l'étude a été réalisé afin d'éliminer tout effet de transfert.

La fertilité présente une grande variabilité entre les souches, mais ne permet pas de caractériser les trois espèces. En effet chez *oryzae* elle varie de 21 à 53 (moyenne = 39), chez *zeamais* de 23 à 49 (moyenne = 37) et chez *granarius* de 30 à 38 (moyenne = 34). KIRITANI (1965) note par ailleurs une modification de la fertilité selon les souches en réponse à la nourriture. En effet, il teste ses souches sur différentes graines (blé, riz, maïs) et trouve que les *zeamais* du Japon sont plus fertiles sur blé que sur maïs, tandis que ceux d'Australie préfèrent le maïs.

Pour ce qui concerne l'aptitude au vol, nos résultats sont en accord avec ceux de KIRITANI (1959) et de BISHARA (1968), si ce n'est que le premier trouve que certaines variétés géographiques ont perdu leur aptitude au vol, ce qui ne semble pas le cas chez nos souches, sauf chez la souche Sfr de laboratoire. Néanmoins, pour *zeamais*, un long séjour au laboratoire n'a pas diminué les potentialités de vol car les deux souches (ZMA et DAX) ont des aptitudes supérieures à la moyenne de l'espèce. Cependant la souche qui présente la meilleure aptitude est celle de Guyane, trouvée en plein champ, un *S. zeamais* d'introduction très récente au laboratoire.

Pour ce qui concerne le rejet des déjections hors du grain notons que SODERSTROM & WILBUR (1966) trouvent des différences de l'ordre de 20 fois entre une souche *zeamais* d'Arkansas et une souche *oryzae* de Louisiane, mais ils pensent que les variations entre les deux souches sont dues à l'accumulation de CO<sub>2</sub>. Dans nos élevages, en étuves ventilées, le rejet de déjections se fait aussi bien dans les grains situés au sommet de la boîte grillagée que dans le fond, il ne peut donc s'agir d'une simple accumulation de CO<sub>2</sub>.



Quoi qu'il en soit, la variabilité des populations est bien mise en évidence par les critères biologiques choisis pour cette étude. D'autres auteurs ont abordé ce problème par l'analyse électrophorétique du polymorphisme enzymatique. Ainsi, BAKER (1987) étudie les isoenzymes d'amylase dans 18 souches de *S. oryzae* et 17 de *zeamais*. Il note un polymorphisme entre souches et entre espèces, non lié à la géographie. GRENIER *et al.* (1994) étudient les estérases dans 37 souches et montrent que le polymorphisme le plus important concerne *S. zea-*

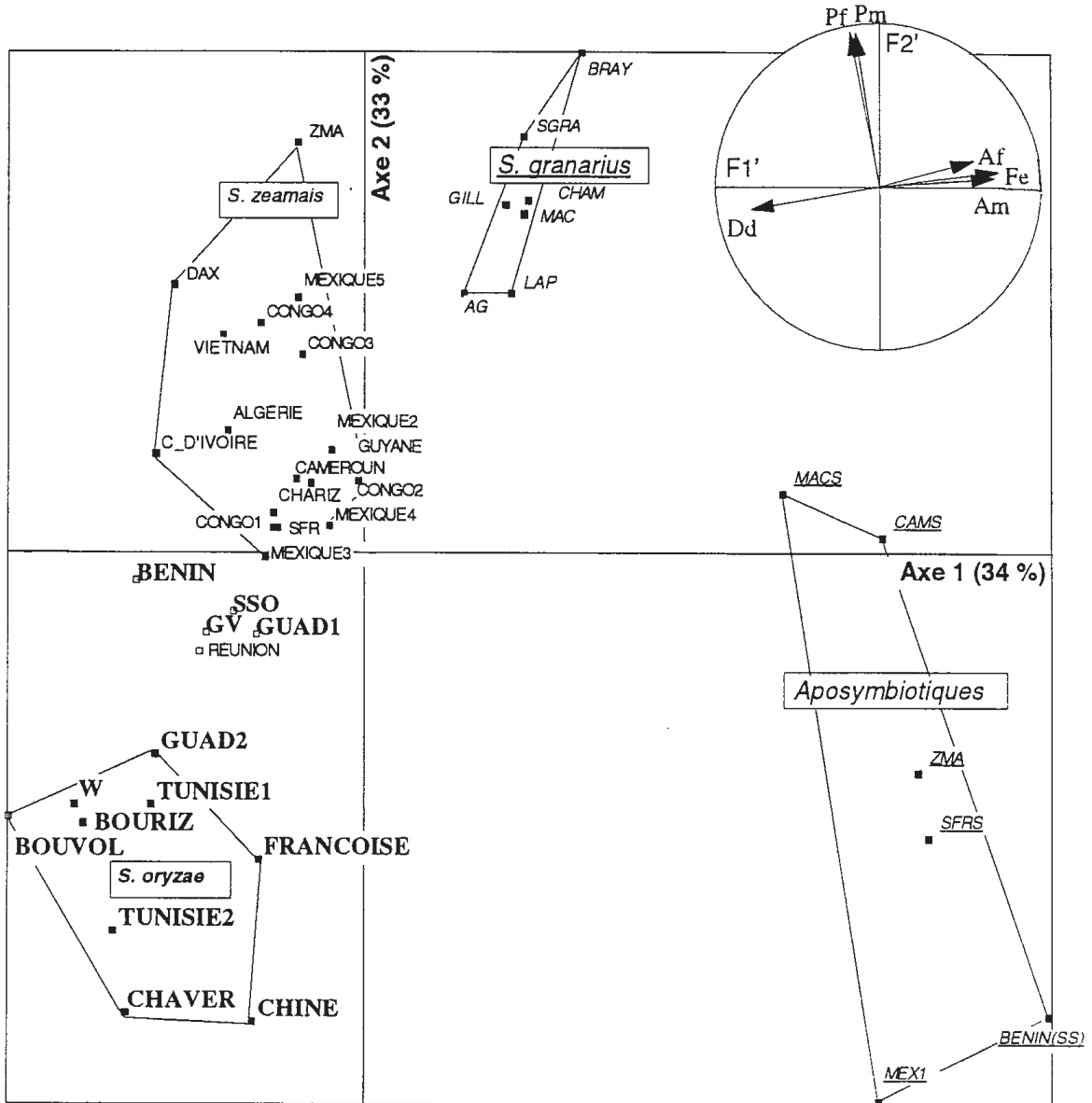


Fig. 3, plan 1-2 de l'analyse factorielle discriminante réalisée sur la base des 6 variables (Pf, Pm, Dd, Fe, Vf et Vm). En médaillon : cercle des corrélations entre les variables; *S. oryzae* (GRAS), *S. zeamais* (NORMAL) et *S. granarius* (ITALIQUE), aposymbiotiques (ITALIQUES). Les pourcentages de variation sont reportés sur le graphe pour les 2 axes.

*mais* par rapport aux deux autres espèces. Bien que les trois souches provenant des Açores soient bien différenciées, il n'est pas possible de relier les caractéristiques des souches à leur origine géographique. Les échanges internationaux de graines ont probablement empêché (sauf quelques exceptions) des isollements importants en favorisant les contacts entre charançons de multiples origines.

### B – Polymorphisme et différenciation spécifiques

Pour répondre à la deuxième question que nous nous posons concernant la différenciation des espèces, on doit conclure qu'il est possible, en se plaçant au niveau populationnel, de distinguer les trois espèces de *Sitophilus*, avec les critères retenus comme le montre l'analyse discriminante avec 4 ou 6 variables (fig. 3). On y voit que le poids est un facteur important de discrimination entre *S. oryzae* et *S. zeamais*. Rappelons d'ailleurs que c'est grâce à ce critère que les deux espèces ont été distinguées à l'origine. L'influence de la géographie joue-t-elle un rôle dans le polymorphisme des souches, ce qui n'apparaissait pas jusqu'alors ? Ainsi pour les *oryzae*, on observe en ACP à 4 variables (fig. 1) une séparation entre souches de l'ancien monde (Afrique du Nord et Chine) et la souche sur riz " long-grain américain ", mais l'origine exacte de cette souche n'est pas connue, et sa dérive pourrait aussi avoir été influencée par l'isolement sur une nourriture inhabituelle. D'ailleurs, elle réintègre le groupe en analyse discriminante à 6 variables (fig 3). Remarquons que si les *granarius* sont toujours regroupés (fig. 1 et 3), les *zeamais* semblent avoir tendance à former 2 groupes : ceux de provenance africaine (Algérie, Congo, Côte d'Ivoire) et ceux d'Amérique (Mexique, Guyane), la souche Cameroun étant intermédiaire.

**Tableau 5.** – Comparaison des valeurs des paramètres biologiques entre les souches aposymbiotiques et les souches symbiotiques correspondantes. SS : souche aposymbiotique. Origine Lyon (SFR), Bénin (BEN), Macon (MAC), Cameroun (CAM) et Angleterre (ZMA).

Espèce	Souche	Poids femelles (Diff. en %)	Poids mâles (Diff. en %)	Durée de dévelopt (Diff. en %)	Fertilité (Diff. en %)
<i>S. oryzae</i>	SFR (SS)	-5,15	-9,06	+58,90	-91,06
	BEN (SS)	-22,34	-20,86	+52,99	-89,12
<i>S. granarius</i>	MAC (SS)	-13,77	-15,04	+26,13	-12,92
<i>S. zeamais</i>	CAM (SS)	-8,55	-3,84	+38,35	-64,29
	ZMA (SS)	-8,82	-14,87	+41,18	-81,88

Il apparaît que les espèces *S. oryzae* et *S. zeamais* sont très proches, mais séparées, tandis que *granarius* est une espèce nettement distincte (ne serait-ce que par l'absence de vol). Le statut d'espèces différentes pour *oryzae* et *zeamais* est maintenant bien accepté par les auteurs qui les qualifient d'espèces jumelles. Plus récemment, Hidayat *et al.* (1996) ont utilisé une technique moléculaire (RPAD-PCR et RFLP-PCR sur l'ADN mitochondrial) qui permet de bien caractériser *oryzae* et *zeamais* dans les 15 populations étudiées. De plus ces indicateurs moléculaires sont liés à des caractères morphologiques des pièces copulatrices mâle et femelle. Malheureusement ces divers caractères sont destructifs, contrairement à ceux que nous utilisons. Toutefois, si ceux-ci peuvent permettre la distinction *oryzae/zeamais*, c'est uniquement au niveau des populations. Mais si l'on veut déterminer l'espèce d'une seule population, le risque de classement erroné est de 4,5 %. En définitive le meilleur critère pour distinguer ces deux espèces demeure la morphologie de leurs symbiotes, mais ce critère est aussi destructif. C'est pourquoi nous recherchons d'autres critères morphologiques. Cette étude met enfin en évidence l'importance physiologique considérable des symbiotes, puisque les souches qui en sont dépourvues forment un groupe à part de tous les autres, sauf toutefois la souche Macon qui se place avec les souches de *S. zeamais*.

Enfin quelques souches, dont GUAD I et II, présentent des caractéristiques qui appartiennent à l'autre espèce. Ces souches se placent dans un même ensemble qui forme un type intermédiaire entre *S. oryzae* et *S. zeamais*. Nos données ne permettent pas de leur attribuer un intérêt évolutif et nous aurons recours à des croisements et à l'analyse de séquences d'ADN.

La grande question qui se pose concerne le rôle éventuel des symbiotes dans le processus de spéciation au niveau des 2 espèces jumelles : *S. oryzae* et *S. zeamais*, qui possèdent des symbiotes principaux très différents (NARDON & WICKER, 1981) pouvant éventuellement jouer un rôle dans l'isolement sexuel (HEDDI *et al.*, 1999).

**Remerciements.** – Nous remercions très chaleureusement C. Vallerie pour la réalisation du manuscrit.

## LITTÉRATURE CITÉE

- BAHR I., 1961. – Untersuchungen über das Schädlingsauftreten in Getreisilos. – *Nachrichtenblatt für den Pflanzenschutz in der DDR*, **10** : 196-199.
- BAKER J.E., 1987. – Electrophoretic analysis of amylase enzymes in geographical strains of *Sitophilus oryzae* (L.), *S. zeamais* Motsch and *S. granarius* (L.) (Coleoptera Curculionidae). – *Journal of Stored Product Research*, **23** : 125-131.
- BIRCH L.C., 1944. – Two strains of *Calandra oryzae* L. – *Australian Journal of Experimental Biology and Medical Science*, **22** : 271-275.
- 1948. – The intrinsic rate of natural increase of an insect population. – *Journal of Animal Ecology*, **17** : 15-26.
- 1953. – Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. I- The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. – *Ecology*, **34** : 698-711.
- 1954. – Experiments on the relative abundance of two sibling species of grain weevil. – *Australian Journal of Zoology*, **2** : 66-74.
- BISHARA S.I., 1968. – Comparison of some aspects of flight activity of *Sitophilus zeamais* and *S. oryzae*. – *Bulletin de la Société Entomologique d'Egypte*, **52** : 297-500.
- CHAMP B.R. & DYTE C.E., 1976. – Report of the FAO global survey of pesticide susceptibility of stored grain pests. – *FAO Plant Production and Protection*, Ser. N° 5, Rome.
- COTTON R.T., 1920. – Rice weevil (*Calandra*) *Sitophilus oryzae*. – *Journal of Agriculture Research*, **20** : 409-422.
- FLOYD H.E. & NEWSOM L.D., 1959. – Biological study of the rice weevil complex. – *Annals of the Entomological Society of America*, **52** : 687-695.
- GOODING R.H. & HOLLEBONE J.E., 1976. – Heritability of adult weight in the Tse-Tse fly *Glossina morsitans morsitans* (Diptera glossinidae). – *Experientia*, **32** : 1597-1508.
- GRENIER A.M., NARDON P. & BONNOT G., 1986. – Importance de la symbiose dans la croissance des populations de *Sitophilus oryzae* L. (Coléoptère, Curculionide). Etude théorique et expérimentale. – *Acta Ecologia, Oecologia Applicata*, **7** : 93-110.
- GRENIER A.M., NARDON P. & WICKER C., 1983. – Influence du changement de nourriture sur le développement, l'activité de la N-acétylglucosaminidase et le symbiote de *Sitophilus oryzae* L. – *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **88** : 323-332.
- GRENIER A.M., PINTUREAU B. & NARDON P., 1994. – Enzymatic variability in three species of *Sitophilus* (Coleoptera : Curculionidae). – *Journal of Stored Product Research*, **30** : 201-213.
- HEDDI A., GRENIER A.M., KHATCHADOURIAN C., CHARLES H. & NARDON P., 1999. – Four intracellular genomes direct weevil biology : nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont, and *Wolbachia*. – *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **96** : 6814-6819.
- HIDAYAT P., PHILLIPS T.W. & FRENCH-CONSTANT R.H., 1996. – Molecular and morphological characters discriminate *Sitophilus oryzae* and *S. zeamais* (Coleoptera, Curculionidae) and confirm reproductive isolation. – *Annals of the Entomological Society of America*, **89** : 645-652.
- HOLLOWAY G.J. & SMITH R.H., 1987. – Sexual selection of body weight in *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera : Curculionidae). – *Journal of Stored Product Research*, **23** : 197-202.
- KHAN M.R., 1948. – A contribution to a further knowledge of the structure of biology of the weevils, *Sitophilus oryzae* (Linn.) and *S. granarius* (Linn.) with special reference to the effects of temperature and humidity on their rate of development. – *Indian Journal of Entomology*, **11** : 143-201.
- KIRITANI K., 1959. – Flying ability and some of the characters associated with it in *Calandra*. – *Japan Journal of Ecology*, **9** : 69-74.
- 1965. – Biological studies on the *Sitophilus* complex (Curculionidae) in Japan. – *Journal of Stored Product Research*, **1** : 176-196.
- KIRK V., 1965. – Some flight habits of the rice weevil. – *Journal of Economic Entomology*, **58** : 155-156.
- KUSCHEL G., 1961. – Differences between *Sitophilus oryzae* (L.) and *S. zeamais* Motsch. – *Annual Magazine of Natural History*, **4** : 241-244.
- LAVIOLETTE P. & NARDON P., 1963. – Action des rayons g du Co60 sur la mortalité et la fertilité des adultes d'un charançon du riz. – *Bulletin biologique de France et de Belgique*, **97** : 305-333.
- LEPESME P., 1944. – Les Coléoptères des denrées alimentaires et des produits industriels entreposés. Paul Lechevalier (ed.).
- LONGSTAFF B.C., 1981. – Biology of the grain pest species of the genus *Sitophilus* (Coleoptera : Curculionidae) : a critical review. – *Protection Ecology*, **2** : 83-130.
- NARDON P., 1971. – Contribution à l'étude des symbiotes ovariens de *Sitophilus sasakii* : localisation, histochimie et ultrastructure chez la femelle adulte. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **272D** : 2975-2978.
- NARDON P. & GRENIER A.M., 1989. – Endocytobiosis in Coleoptera : biological and genetic aspects. In : Schwemmler W. & Gassner G. (eds), *Insect Endocytobiosis : morphology, physiology, genetics, evolution*, p. 175-216. CRC Press, Boca Raton.

- NARDON P. & WICKER C., 1981. – La symbiose chez le genre *Sitophilus* (Coléoptère Curculionide). Principaux aspects morphologiques, physiologiques et génétiques. – *Année biologique*, **20** : 327-373.
- OSBORNE P.J., 1977. – Stored product beetles from a roman site at Droitwich, England. – *Journal of Stored Product Research*, **13** : 203-204.
- RICHARDS O.W., 1944. – The two strains of the rice weevil, *Calandra oryzae* (L.). – *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **94** : 187-200.
- 1948. – The interaction of environmental and genetics factors in determining the weight of grains weevils, *Calandra granaria* (L.) (Col., Curculionidae). – *Proceedings of the Zoological Society*, **118** : 49-81.
- ROSSETTO C.J., 1969. – O complexo de *Sitophilus* spp (Coleoptera, Curculionidae) no estado de Sao Paulo. – *Bragantia*, **28** : 127-147.
- SATOMI H., 1960. – Differences in some physiological and ecological characters between two allied species of rice weevils, *Calandra oryzae* and *C. sasakii* from different parts of the world. – *Japan Journal of Ecology*, **10** : 218-226.
- SHEN M.L., 1980. – The optimal classification for the *Sitophilus oryzae* and *S. zeamais* of the measurements of morphological characters. – *Memorises of the College of Agriculture National, Taiwan University*, **20** : 61-73.
- SODERSTROM E.L. & WILBUR A., 1966. – Biological variations in three geographical populations of the rice weevil complex. – *Journal of the Kansas Entomological Society*, **1** : 32-41.
- SOLOMON M.E., 1965. – Archeological records of storage pest : *Sitophilus granarius* (Coleoptera, Curculionidae) from an Aegyptian pyramid tomb. – *Journal of Stored Product Research*, **1** : 105-107.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLEDEC S. & OLIVIER J.M., 1995. – ADE-4 : A multivariate analysis and graphical display software. *Statistical Computing*, **7** : 75-83.
- UNGSUNANTWIWAT A. & MILLS R.B., 1985. – Influence of rearing medium on size and weight of adults of four *Sitophilus* populations and on wheat loss of host kernels (Coleoptera, Curculionidae). – *Journal of Stored Product Research*, **21** : 89-93.
- WILLIAMS R.N. & FLOYD E.H., 1970. – Flight habits of the maize weevil *S. zeamais*. – *Journal of Economic Entomology*, **62** : 693-697.