

Le long sommeil des insectes

FRÉDÉRIC MENU • DOMITIEN DEBOUZIE

Dans certaines populations d'insectes, les individus s'endorment dans le sol pendant des durées variables. L'espèce est ainsi garantie contre les changements imprévisibles de l'environnement.

Les insectes ont colonisé la plupart des régions du Globe, parce qu'ils se sont adaptés à tous les milieux. Dans les forêts équatoriales, la température, l'humidité et les ressources alimentaires permettent leur reproduction et leur développement pendant toute l'année. En revanche, les espèces qui vivent dans les régions tropicales, tempérées ou arctiques endurent de longues périodes de sécheresse ou d'inondation, de froid ou de jeûne. La plupart des insectes se sont adaptés à ces conditions extrêmes grâce à des phases de vie ralenties, nommées dormances.

Ainsi, le cycle de vie du balanin de la châtaigne (*Curculio elephas*), un charançon qui attaque les châtaignes et les glands, comprend des phases de dormance de deux types : la diapause et la quiescence. Après la copulation, la femelle pond dans les châtaignes, dont elle a préalablement perforé la bogue épineuse et l'enveloppe à l'aide d'un rostre. Elle produit au maximum 50 à 60 œufs pendant sa vie (qui dure en moyenne 15 jours dans la nature) ; en général, elle dépose un à deux œufs par châtaigne. La larve, qui se nourrit dans le fruit, n'achève son développement qu'une vingtaine de jours après la chute de ce dernier. Lorsqu'elle a atteint son quatrième stade, elle sort du fruit et s'enfouit dans le sol, entre 1 et 60 centimètres de profondeur selon les individus et le type de sol. Elle se confectionne ensuite une logette de terre et entre dans une période de diapause.

Une partie seulement des larves sortent de diapause au début du premier hiver, vivent une période de quiescence, et reprennent leur développement au printemps ; les autres restent en diapause prolongée, pendant un, deux ou trois ans. Entre son enfouissement et sa sortie du sol, l'insecte ne s'alimente pas : il vit sur

les réserves qu'il a constituées pendant qu'il était dans la châtaigne.

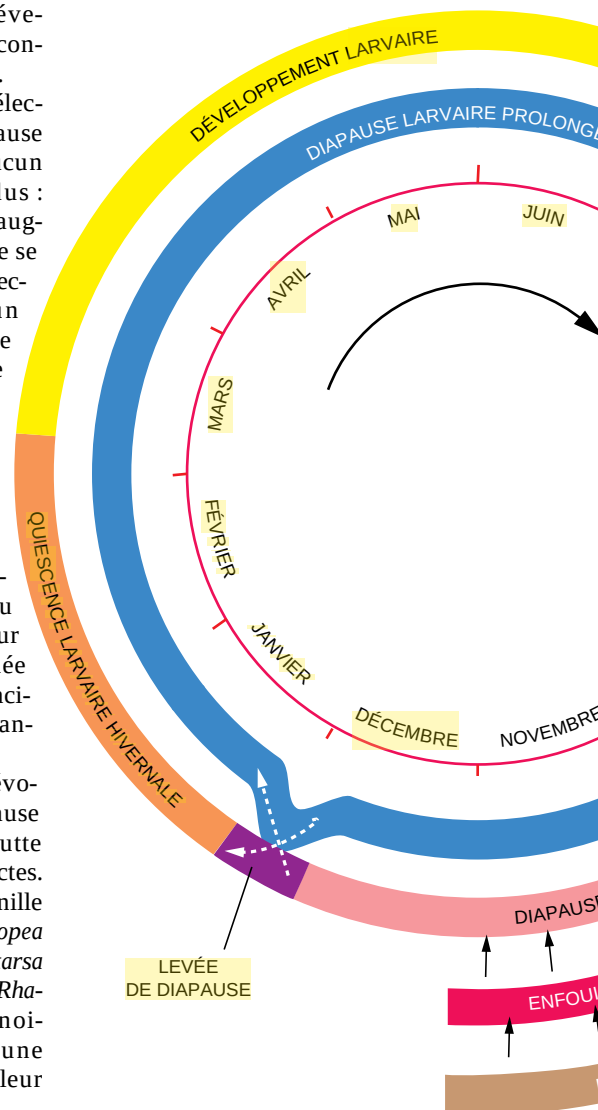
Pour une population donnée, chaque année, 59, 37 et 4 pour cent en moyenne des adultes sortent du sol après respectivement un, deux et trois ans ; quelques individus y séjournent quatre ans. La proportion d'individus qui entrent en diapause prolongée ne dépend pas des conditions de développement et de reproduction rencontrées par l'insecte l'année suivante.

Pourquoi l'évolution a-t-elle sélectionné ce comportement ? La diapause prolongée du balanin ne procure aucun avantage reproductif aux individus : un insecte qui prolonge sa diapause augmente le risque de mourir avant de se reproduire. Nous verrons que la sélection naturelle semble favoriser un ensemble de gènes (génotype) capable de produire une diapause de durée variable. Cette variabilité garantit la population contre plusieurs facteurs imprévisibles : sécheresses estivales d'intensité exceptionnelle, irrégularité de l'abondance des fruits et des ramassages des châtaignes au sol par l'homme ou de leur consommation par les sangliers, les porcs ou les moutons. La destruction de 95 pour cent des larves présentes une année dans les fruits n'a qu'une faible incidence sur le nombre d'insectes de l'année suivante.

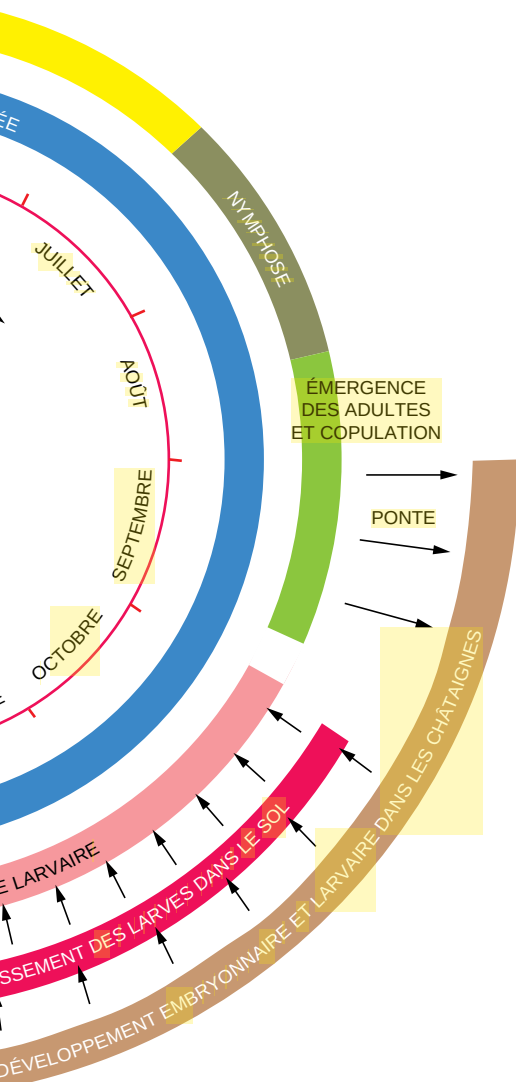
Outre son intérêt en biologie évolutive, la compréhension de la diapause prolongée est indispensable à une lutte efficace et écologique contre les insectes. De nombreux ravageurs, tels la chenille processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampae*, le doryphore *Leptinotarsa decemlineata*, la mouche de la cerise *Rhagoletis cerasi* ou le balanin de la noisette *Curculio nucum* présentent une diapause prolongée qui complique leur contrôle par l'homme.

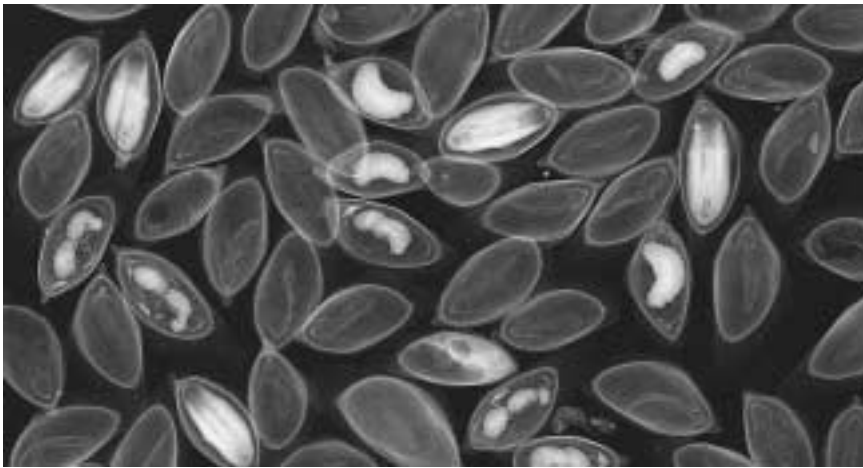
Dormir quelques mois

Afin de comprendre la diapause prolongée du balanin de la châtaigne, comparons-la à celle d'autres insectes. À quels états physiologiques correspond-elle ? Dans quelles conditions intervient-elle ?



1. LE CYCLE ANNUEL du balanin de la châtaigne comprend une période de dormance, nommée diapause : à l'automne, les larves de quatrième stade (a) s'enfouissent dans le sol (en rouge) et entrent en diapause (en rose). Une partie d'entre elles ressortent au début de l'hiver (en violet) et restent en quiescence hivernale (en orange) tant que les températures sont basses. Pour une autre partie de la population, la diapause se prolonge pendant un, deux ou trois ans (en bleu). Cet étalement est une garantie contre l'extinction de la population dans un milieu variable et imprévisible. Les larves qui sortent de quiescence au printemps continuent à se développer (en jaune), forment des nymphes (b et vert foncé) qui se métamorphosent en juillet et en août. Les adultes sortent alors du sol puis copulent (en vert clair) sur les châtaignes (c). Les femelles pondent dans les châtaignes, dont elles percent la bogue et l'enveloppe avec leur rostre (d) en août et en septembre. Les larves se développent alors (en marron) dans les châtaignes, jusqu'à la chute de celles-ci et leur entrée en diapause. Les périodes d'éclosion, de développement embryonnaire et larvaire, d'enfouissement et de diapause automnale se chevauchent en raison d'une forte variabilité interindividuelle.





2. Des larves de *Megastigmus spermotrophus*, un hyménoptère qui attaque les graines de sapin de Douglas, prolongent leur diapause pendant un an ou plus. Pendant ce temps, l'autre partie de la population poursuit son développement et entre en nymphose. On voit ici, aux rayons X, les deux stades de développement à l'intérieur des graines.

La dormance la plus simple est la quiescence : le développement s'arrête sous l'effet direct d'une baisse de la température, d'un assèchement ou d'un manque de nourriture. Lorsque, par exemple, la température descend au-dessous d'une valeur seuil (qui dépend de l'espèce considérée), les réactions biochimiques du métabolisme sont arrêtées : l'insecte entre en quiescence. Dès que la température redevient supérieure au seuil, le développement reprend. L'entrée et la sortie de quiescence dépendent directement des conditions environnementales.

La diapause, en revanche, n'est pas un simple arrêt de croissance et de développement, mais un état physiologique dynamique, contrôlé par des modifications hormonales. L'entrée en diapause correspond au déclenchement de réactions biochimiques, telle la synthèse de glycérol et de sorbitol qui servent d'«antigel» à l'insecte pour résister au froid hivernal. Le développement de diapause a des caractéristiques différentes du développement classique. Ainsi, tandis que la vitesse de la morphogenèse diminue avec la température jusqu'à s'annuler lors de la quiescence, le développement de diapause est accéléré par des basses températures ou complètement indépendant de la température, comme chez le balanin de la châtaigne.

Contrairement à l'entrée en quiescence, l'entrée en diapause a lieu avant que les conditions climatiques ou nutritionnelles ne se dégradent. Dans les régions tempérées, la diapause hivernale commence le plus souvent à la fin de l'été ou en automne, alors que les

températures sont encore favorables au développement. Les insectes réagissent à des signaux annonciateurs tels que la diminution de la durée du jour, qui précède chaque année l'abaissement des températures et la raréfaction de la nourriture.

Alors que la fin de la quiescence intervient dès l'amélioration des conditions environnementales, la levée de la diapause n'a lieu que lorsque le développement de diapause est achevé. Chez le balanin de la châtaigne, la morphogenèse est arrêtée entre octobre et fin décembre, quelles que soient les températures subies par l'insecte pendant cette période.

Les individus qui sortent de diapause avant la fin de l'hiver entrent ensuite dans une phase de quiescence postdiapause. Pendant cette quiescence, l'insecte garde la plupart des caractéristiques de l'état de diapause (accumulation de graisse, résistance au froid), mais son développement reprend dès le retour des conditions favorables. Les larves du balanin de la châtaigne sont ainsi maintenues dans un état de quiescence postdiapause entre janvier et février, car les températures ne dépassent le seuil de développement qu'en mars.

Ainsi la diapause est une adaptation des insectes à des modifications saisonnières, prévisibles, de leur environnement. Grâce à ce comportement, ils résistent à des stress climatiques et nutritionnels périodiques. La diapause synchronise le développement d'insectes avec celui de la plante dont ils se nourrissent : beaucoup d'espèces des régions tempérées entrent ainsi en diapause à

l'automne et ne reprennent leur activité qu'au début du printemps de l'année suivante, en même temps que leur plante hôte recommence à se développer.

Dormir un an, ou plus

À la fin du XIX^e siècle, l'entomologiste français A. Giard a découvert que des larves de *Lygellus epilachnae*, hyménoptère qui pond ses œufs dans les nymphes de la coccinelle *Epilachna argus*, prolongeaient leur diapause pendant un an. Ce comportement, d'abord considéré comme anormal, est pratiqué par de nombreuses espèces.

Le record de durée de diapause prolongée est détenu par le papillon *Prodoxus y-inversus*, qui attaque les fruits du yucca dans les régions arides des États-Unis : des larves sont restées 17 ans en diapause. Une telle durée de dormance est exceptionnelle : chez la majorité des espèces étudiées dans la nature, les individus à diapause prolongée restent inactifs pendant seulement deux ou trois années. En général, la proportion d'insectes qui sortent de diapause chaque année diminue lorsque la durée de la diapause augmente. Chez la mouche *Rhagoletis mendax*, qui attaque les myrtilles, en moyenne 80 pour cent des individus se réveillent après un hiver en diapause, 16 pour cent après deux hivers, 4 pour cent après trois hivers et 0,4 pour cent après quatre hivers.

La diapause prolongée est à distinguer des très longs développements connus chez plusieurs espèces. Par exemple, le cycle œuf-larve-nymphes de *Buprestis aurulenta*, coléoptère qui se développe dans le bois, se prolonge sur 20 à 50 ans. Les nymphes des cigales périodiques américaines du genre *Magicalicada* émergent en masse du sol tous les 13 ou 17 ans, selon les espèces. Chez le hanneton commun *Melolontha melolontha*, en France, les adultes apparaissent tous les trois ans, après une succession de dormances hivernales et de phases de développement.

Quels sont les avantages adaptatifs de la diapause prolongée ? On rencontre ce comportement chez des espèces vivant dans des environnements où de longues périodes sont défavorables au développement des insectes (régions arides, milieux d'altitude et arctiques). Il est aussi fréquent chez des espèces des régions tempérées qui se développent dans des graines ou dans des fruits : l'abondance de ces habitats temporaires, qui four-