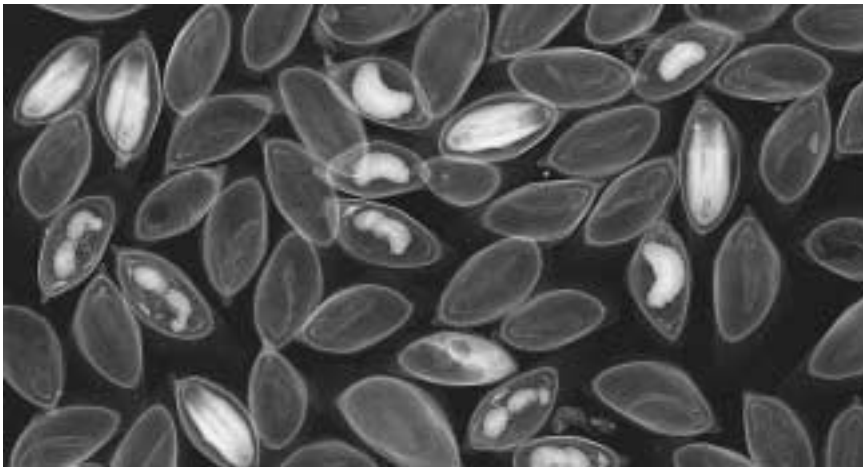




2. Des larves de *Megastigmus spermatrophus*, un hyménoptère qui attaque les graines de sapin de Douglas, prolongent leur diapause pendant un an ou plus. Pendant ce temps, l'autre partie de la population poursuit son développement et entre en nymphose. On voit ici, aux rayons X, les deux stades de développement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

nissent la nourriture, varie tous les ans. La diapause prolongée existe enfin chez des insectes qui se développent dans des larves ou dans des nymphes d'espèces présentant elles-mêmes une diapause prolongée : le développement des deux espèces est alors synchronisé.

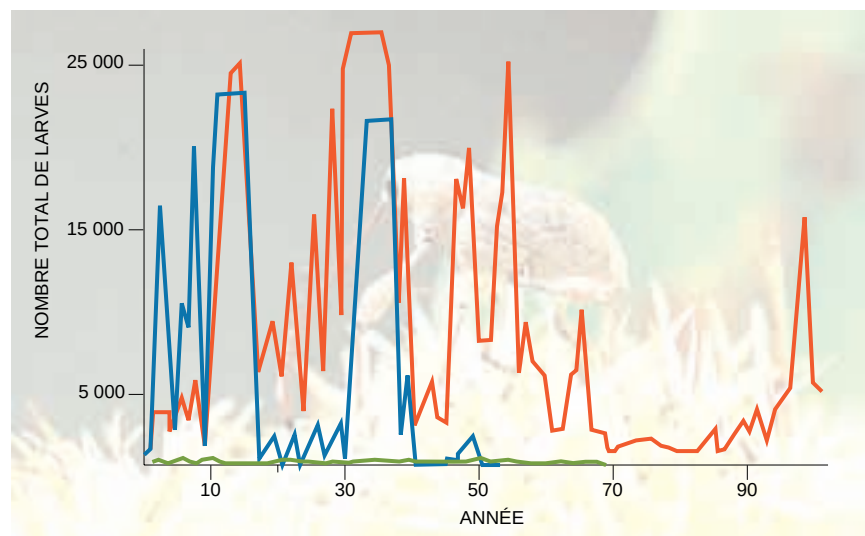
Tandis que la diapause simple (hivernale ou estivale) permet aux insectes de survivre dans un environnement aux variations régulières, la plupart des diapauses prolongées sont des adaptations à des variations irrégulières des conditions climatiques et biotiques. Selon J. A. Powell, de l'Université de Californie, la quasi-totalité des larves des papillons du yucca du genre *Prodoxus*, qui vivent dans des régions arides des États-Unis, restent en diapause prolongée pendant quatre à huit ans (parfois plus) quand elles sont gardées, au laboratoire, à une température élevée et sans exposition directe aux précipitations. Des recherches complémentaires seraient nécessaires pour savoir si cette diapause est prédictive, c'est-à-dire contrôlée par des signaux environnementaux, telle la pluie qui annonce l'abondance des ressources alimentaires végétales futures. Une diapause prédictive stricte, où tous les individus d'une population prolongent leur diapause si certains signaux annoncent des conditions défavorables au développement et à la reproduction de l'insecte, n'a pas encore été observée dans les conditions naturelles, certainement car aucun environnement n'est totalement prévisible.

Chez la mouche du mélèze *Strobilomyia melania*, qui s'attaque aux graines et aux cônes du conifère, la proportion d'individus qui entrent en diapause prolongée varie de 5 à 50 pour cent selon l'année. Plus la production de cônes chute d'une année sur l'autre, plus la proportion d'entrées en diapause prolongée est élevée. Selon Alain Roques, de l'INRA d'Orléans, des substances chimiques contenues dans les cônes ont des conséquences directes sur l'entrée en diapause prolongée des insectes. L'abondance de cônes une année provoquerait des modifications physiologiques favorables à la diapause prolongée des insectes. La relation entre la durée de diapause et la production en graines n'est toutefois pas parfaite et, au sein d'une population, la diapause simple coexiste toujours avec la diapause prolongée. La diapause prédictive n'est donc pas le seul mécanisme responsable de ce comportement.

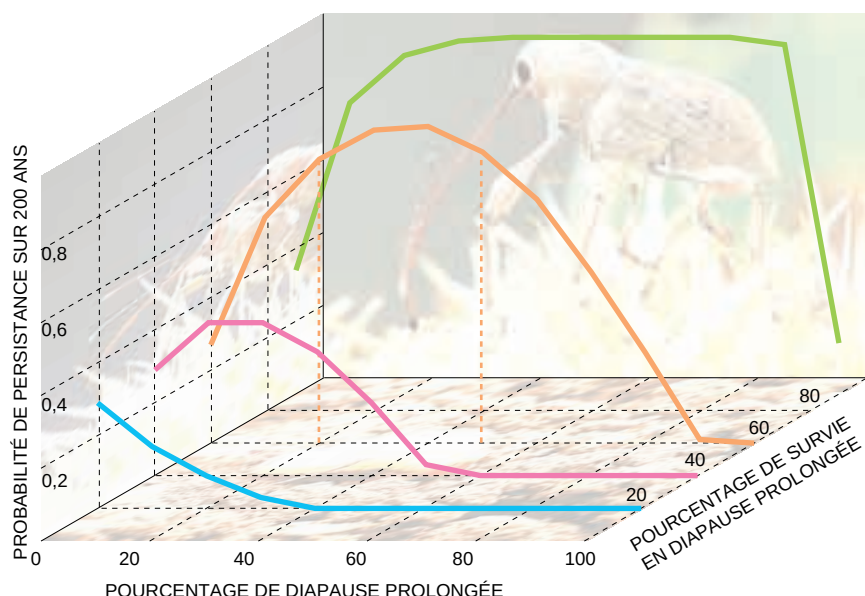
La diapause prolongée permet aussi à des espèces de s'adapter à des changements cycliques du milieu, de période supérieure à un an. L'hyménoptère *Megastigmus strobilobius*, qui attaque les graines d'épicéa en Finlande et en Scandinavie, est adapté à la variation périodique de la production en graines de son hôte. Alors que cette dernière est statistiquement cyclique (elle est forte, en moyenne, tous les trois ans), les insectes ont une diapause prolongée de deux à quatre ans, avec un maximum

sur trois ans (plus de 50 pour cent des individus d'une population). Cette diapause prolongée cyclique n'est pas une diapause prédictive : chaque année, des insectes d'une population émergent après deux, trois et quatre ans de dormance, indépendamment de la production réelle de graines par l'épicéa.

La diapause du balanin de la châtaigne est, en revanche, préventive : la proportion de la population qui prolonge sa diapause est relativement stable d'une année à l'autre. Aucun



3. L'ÉVOLUTION DE POPULATIONS du balanin de la châtaigne a été simulée par ordinateur. Des génotypes qui produisent des diapauses de durée fixe, de trois mois (en bleu) ou de 15 mois (diapause prolongée, en vert), s'éteignent avant 100 ans. En revanche, une population à génotype mixte qui prolonge la diapause chez 50 pour cent des larves se maintient facilement (en rouge).



4. UN GÉNOTYPE À STRATÉGIE MIXTE, dont chaque année une partie des porteurs seulement entrent en diapause prolongée, a une forte probabilité de persister malgré des variations assez grandes du pourcentage de diapause prolongée. Si la survie des individus en diapause prolongée est, par exemple, de 60 pour cent (en orange), le pourcentage de la population qui entre en diapause prolongée peut varier entre 20 et 50 pour cent sans menacer l'existence de la population.