

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.

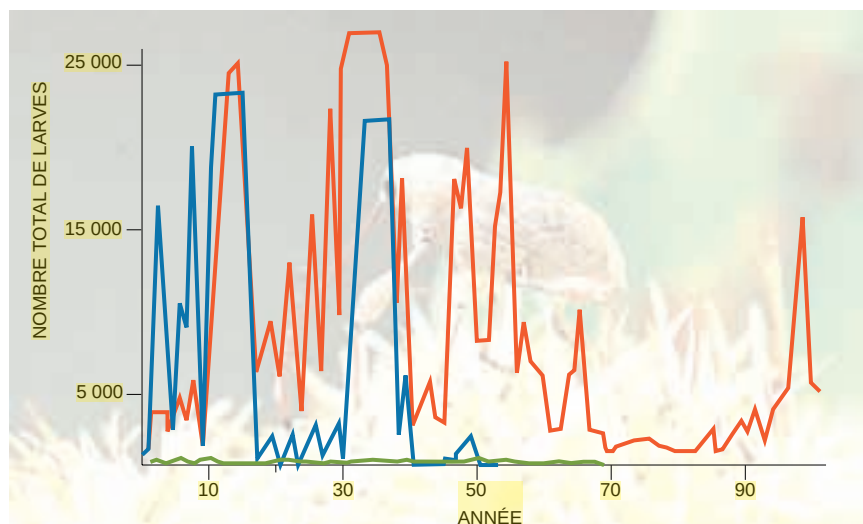
Tandis que la diapause simple (hivernale ou estivale) permet aux insectes de survivre dans un environnement aux variations régulières, la plupart des diapauses prolongées sont des adaptations à des variations irrégulières des conditions climatiques et biotiques. Selon J. A. Powell, de l'Université de 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.

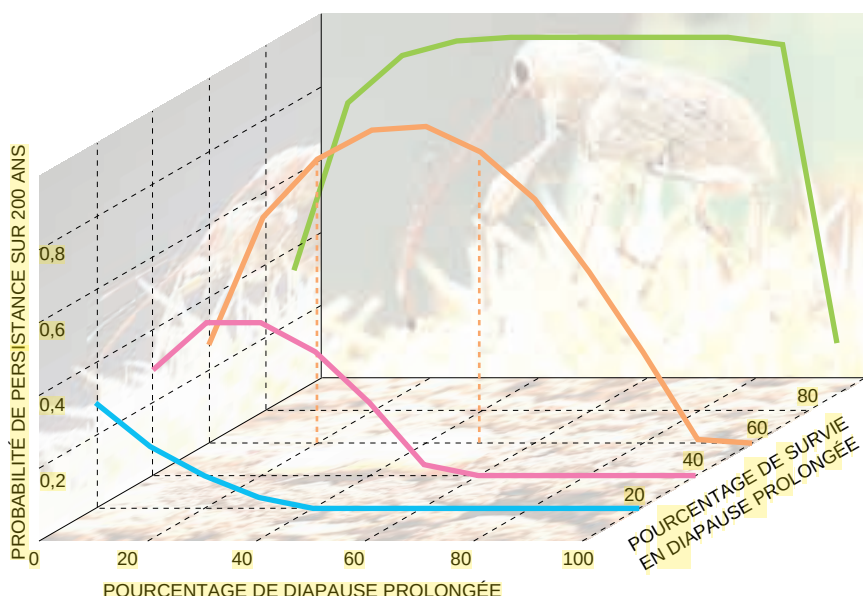
La diapause prolongée permet aussi à des espèces de s'adapter à des changements cycliques du milieu, de période supérieure à un an. L'hyménoptère *Megastigmus strobilobius*, qui attaque les graines d'épicéa en Finlande et en Scandinavie, est adapté à la variation périodique de la production en graines 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.



5. DES INSECTES RAVAGEURS DES PLANTES, tel le balanin de la noisette *Curculio nucum* (à gauche) ou la chenille processionnaire du pin *Thaumetoea pityocampae* (au milieu) résistent bien aux varia-

tions de leur environnement et aux tentatives d'éradication menées par l'homme. Leur cycle de vie contient des périodes de diapause prolongée : en permanence, une partie de la population

signal ne permet à ces insectes de connaître les conditions environnementales de l'année suivante. Quel mécanisme génétique peut être à l'origine de ce comportement ?

La sélection des gènes

La diapause prédictive (ou en partie prédictive) est explicable par l'existence, chez les insectes, de génotypes qui ajustent la durée de la diapause aux conditions environnementales. Si des signaux qui annoncent les conditions environnementales futures existent, la sélection naturelle a retenu des génotypes capables de décoder ces signaux et de prolonger la diapause si les conditions sont défavorables. Une forte irrégularité dans la variabilité des conditions de l'environnement permet, à moyen terme, que ces génotypes envahissent la population : leur probabilité d'extinction est beaucoup plus faible que celle de génotypes qui n'entraînent qu'une diapause simple.

La diapause prolongée cyclique de *Megastigmus strobilobius* est explicable par la coexistence de trois génotypes, qui produisent une diapause de deux, trois et quatre ans. La production de graines par l'épicéa est statistiquement cyclique avec une période de trois ans : une forte production a lieu, le plus souvent, tous les trois ans, mais aussi, plus rarement, tous les deux ou quatre ans. À long terme, aucun des trois génotypes n'est éliminé. Les individus que leur génotype conduit à une diapause de trois ans sont toutefois privilégiés.

La diapause prolongée préventive du balanin de la châtaigne provient-elle,

de la même façon, de la coexistence au sein d'une même population, de génotypes produisant des durées différentes, mais fixes, de diapause ? La méthode la plus rapide pour répondre à cette question est de simuler par ordinateur l'évolution de populations de balanin de la châtaigne dans un environnement variable et imprévisible. Pour simplifier, nous ne considérons que deux génotypes, dont les porteurs émergent après, respectivement, un an (diapause simple, noté DS), et deux ans (diapause prolongée, noté DP).

Comme la variabilité de l'environnement provoque des variations annuelles de la mortalité et de la fécondité des insectes, chaque année est caractérisée par les valeurs de trois paramètres : le pourcentage de survie des larves dans les châtaignes pendant la période de développement antérieure à la diapause, leur pourcentage de survie pendant l'année qui précède la reproduction (diapause, quiescence postdiapause, développement postquiescence) et la fécondité des insectes. Nous avons restreint la variation de chacun de ces trois paramètres à deux valeurs, issues des observations dans la nature, correspondant aux années favorables et aux années défavorables. Nous avons attribué à chacune de ces valeurs une probabilité d'occurrence, aussi calculée à partir des observations. En tirant au sort les valeurs des différents paramètres pour chaque année, nous avons simulé l'évolution de populations de balanins sur 200 ans.

Dans ces conditions, les probabilités d'extinction des génotypes DS et DP sont fortes : en fixant à 60 pour cent la sur-

vie pendant la diapause prolongée, 70 pour cent des populations composées d'individus à génotype DS et 100 pour cent des populations porteuses des génotypes DP disparaissent avant 200 ans. Autrement dit, dans un environnement imprévisible, un génotype qui ne produirait qu'une diapause prolongée de durée fixe ne peut pas se maintenir dans des populations composées, au départ, uniquement de génotypes DS et DP.

Un génotype souple

Les populations de balanins seraient-elles alors composées principalement de porteurs de génotypes à stratégie mixte, qui déclenchent chez certains individus une diapause prolongée préventive et chez d'autres une diapause simple, en fonction de facteurs environnementaux indépendants des changements futurs de l'environnement ? Nous avons testé cette hypothèse par la simulation : quand le pourcentage d'individus en diapause prolongée varie entre 30 et 50 pour cent et que le pourcentage de survie pendant la diapause prolongée est supérieur ou égal à 60 pour cent, la probabilité d'extinction de ces génotypes est beaucoup plus faible que celle des génotypes à comportement fixe. Selon nos simulations numériques, ils ne s'éteignent que dans moins de 20 pour cent des cas dans un environnement qui varie de façon imprévisible. En ne mettant pas toutes ses larves dans le même panier, un génotype à stratégie mixte souscrit une assurance multirisque. Il est plus compétitif qu'un génotype à diapause simple et *a fortiori* qu'un génotype à dia-