



**5. DES INSECTES RAVAGEURS DES PLANTES**, tel le balanin de la noisette *Curculio nucum* (à gauche) ou la chenille processionnaire du pin *Thaumetopoea 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-



est enfouie dans le sol et inaccessible aux traitements. Le doryphore *Leptinotarsa decemlineata* (à droite), originaire des États-Unis, a été introduit accidentellement en France, dans les années 1920, à

Bordeaux. Il a envahi l'Europe en moins de 60 ans, probablement grâce aux diapauses hivernale, estivale et prolongée qui rythment son cycle de vie.

pause prolongée cyclique quand l'imprévisibilité du milieu est forte.

Comment la durée de la diapause d'un génotype à stratégie mixte est-elle déterminée? Thomas Philippi, de l'Université de l'Utah, a démontré la présence de génotypes à stratégie mixte chez *Lepidium lasiocarpum*, plante des déserts Nord-Américains : une même plante produit des graines qui présentent des dormances de durées variables. Cette variabilité n'est pas due à des différences génétiques entre les graines, mais à leur taille et à leur position sur la plante mère. Dans les régions arides où les pluies sont imprévisibles, ces génotypes augmentent leur chance de succès reproductif, car, chaque année, seule une partie des plantes risque de mourir par dessèchement. D'autres études sur les plantes ont montré que l'âge de la plante mère lors de la production des graines intervient aussi sur la durée de la dormance de la descendance.

Les mécanismes d'entrée ou non en diapause simple (estivale ou hivernale) de plusieurs insectes sont aussi bien connus. L'entrée en diapause d'un œuf du ver à soie *Bombyx mori* est programmée au stade embryonnaire de la future mère. L'âge de cette dernière ou les conditions environnementales qu'elle subit interviennent aussi chez d'autres espèces.

L'expression d'une diapause simple ou prolongée par un génotype à stratégie mixte dépend probablement aussi d'effets maternels, ou de facteurs climatiques ou nutritionnels subis par les larves avant ou pendant l'entrée en diapause. Le pourcentage de diapause prolongée chez l'hyménoptère *Neodi-*

*prion sertifer* dépend probablement de la durée du jour et de la température au début de la diapause. Chez le balanin de la châtaigne, la durée de la diapause pourrait dépendre du poids de la larve : plus elle a constitué de réserves, plus elle aurait tendance à prolonger sa diapause.

Les conséquences de la diapause prolongée sur la variation de la taille d'une population dépendent du type de diapause considérée. Les diapauses prolongées prédictives (ou en partie prédictives) et les diapauses prolongées cycliques conduisent à de fortes fluctuations annuelles des effectifs. En revanche, les diapauses préventives réduisent l'amplitude des variations. Dans tous les cas, la diapause prolongée

favorise la survie des populations dans un environnement irrégulier.

L'existence de la dormance prolongée dans des groupes aussi différents que les insectes, les crustacés, les vers nématodes, les plantes ou certains poissons tropicaux témoigne de son importance dans l'évolution des espèces. La similitude des comportements des espèces d'insectes et des groupes plus éloignés résulte certainement d'une convergence adaptative sous des pressions sélectives semblables, telle l'irrégularité de l'environnement. La dormance prolongée réduit le risque d'extinction de nombreuses espèces animales et végétales : c'est un mécanisme majeur dans le maintien de la biodiversité de notre planète.

Frédéric MENU et Domitien DEBOUZIE sont respectivement maître de conférences et professeur à l'Université Claude Bernard Lyon 1, au sein du laboratoire de biométrie, génétique et biologie des populations (UMR 5558 du CNRS).

Les photographies des balanins et des doryphores sont de Pierre AUDÉNIS, service photographique IASBSE de l'Université Claude Bernard.

M. TAUBER, C. TAUBER et S. MASAKI, *Seasonal Adaptations of Insects*, University Press, Oxford, 1986.

H. DANKS, *Insect Dormancy : an Ecological Perspective*, in *Biological Survey of Canada*, National Museum for Natural Sciences, Ottawa, 1987.

A. ROQUES, *Comment s'ajustent les populations d'insectes phytophages confrontés à des fluctuations saisonnières acycliques d'abondance de leurs hôtes ? L'exemple de*

*la diapause prolongée chez les insectes inféodés aux structures reproductives de conifères*, in *Régulation des cycles saisonniers chez les invertébrés*, pp. 113-116, sous la direction de P. Ferron, J. Missonnier et B. Mauchamp (Colloques de l'INRA, n° 52), INRA, Dourdan, France, 1990.

F. MENU et D. DEBOUZIE, *Coin-Flipping Plasticity and Prolonged Diapause in Insects : Exemple of the Chestnut weevil Curculio elephas (Coleoptera : Curculionidae)*, in *Oecologia*, n° 93, pp. 367-373, 1993.

F. MENU, *Strategies of Emergence in the Chestnut weevil Curculio elephas (Coleoptera : Curculionidae)*, in *Oecologia*, n° 96, pp. 383-390, 1993.

T. PHILIPPI, *Bet-Hedging Germination of Desert Annuals : Variation among Population and Maternal effects in Lepidium lasiocarpum*, in *The American Naturalist*, n° 142, pp. 488-507, 1993.