

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.

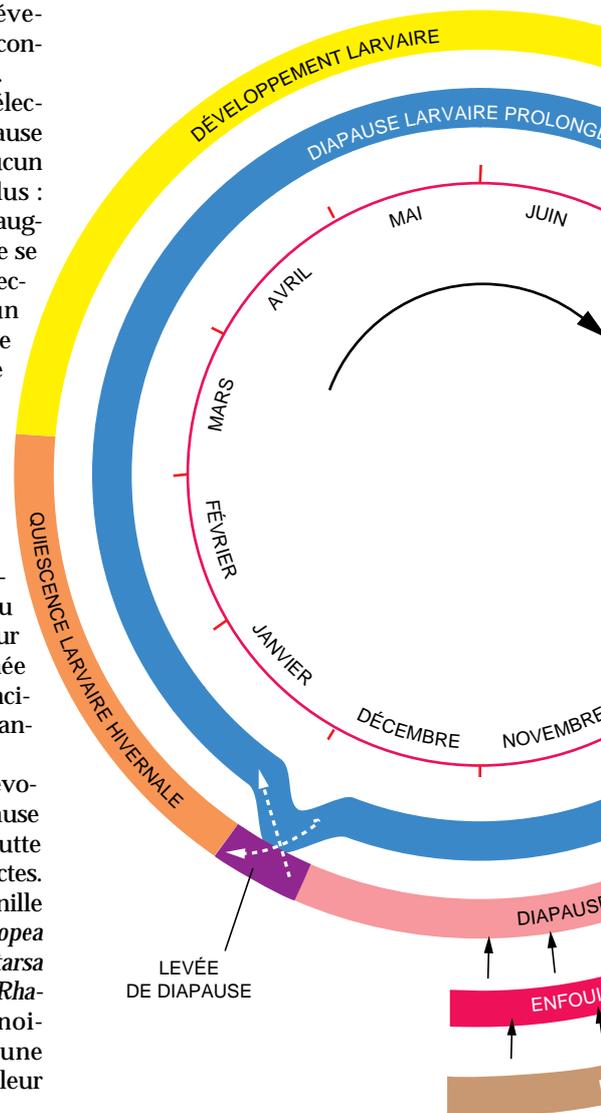
Pour une population donnée, chaque année, 59, 37 et 4 pour cent en moyenne des adultes sortent du sol après respectivement un, deux et trois ans ; quelques individus y séjournent quatre ans. La proportion d'individus qui entrent en diapause prolongée ne dépend pas des conditions de développement et de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

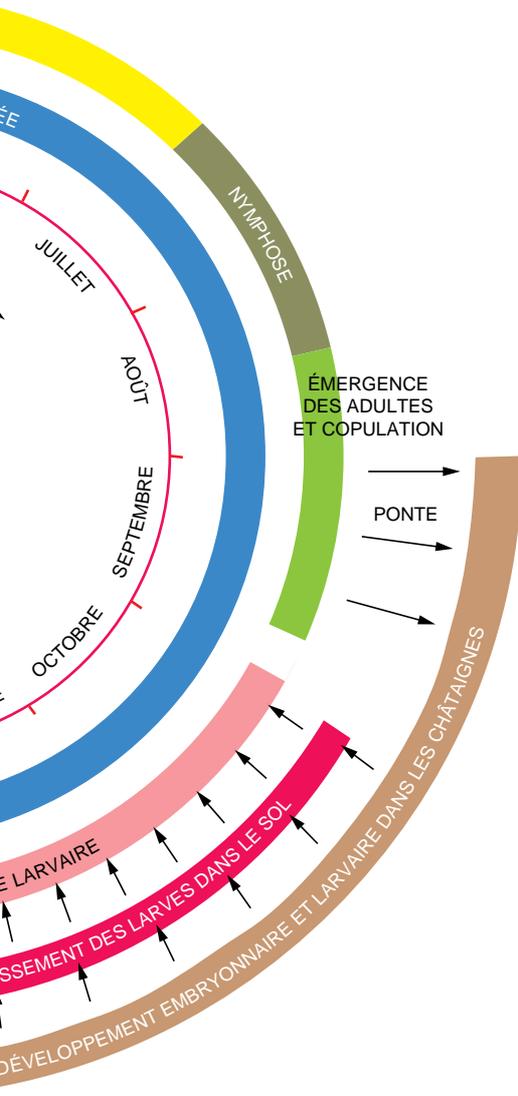
Outre son intérêt en biologie évolutive, la compréhension de la diapause prolongée est indispensable à une lutte efficace et écologique contre les insectes. De nombreux ravageurs, tels la chenille processionnaire du pin *Thaumetopea pityocampae*, le doryphore *Leptinotarsa decemlineata*, la mouche de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

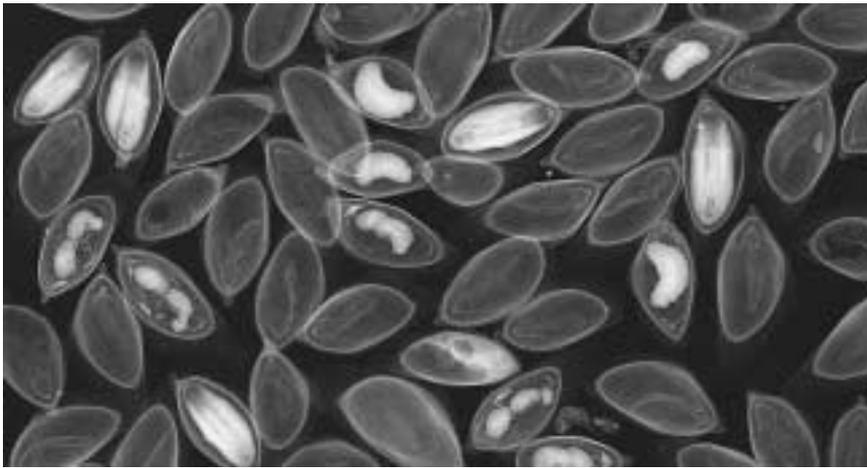
Dormir quelques mois

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'émergence, 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 *Magicicada* 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.

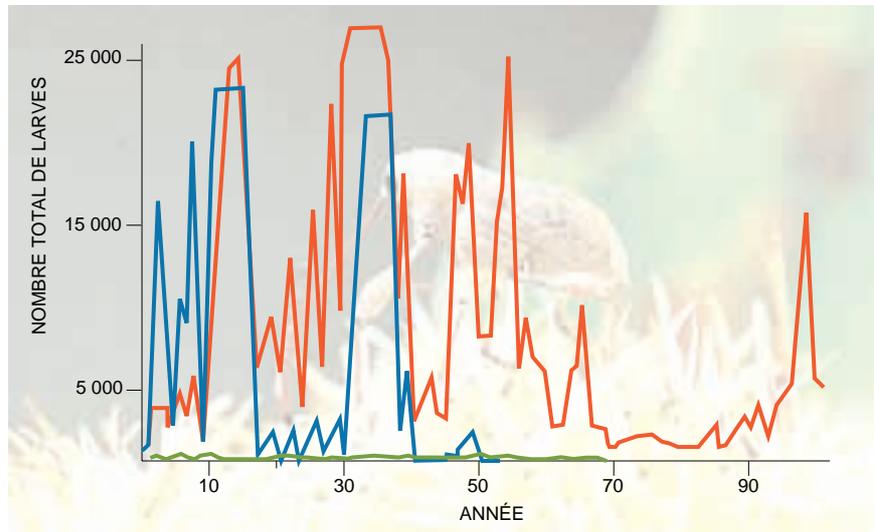
Tandis que la diapause simple (hivernale ou estivale) permet aux insectes de survivre dans un environnement aux variations régulières, la plupart des diapauses prolongées sont des adaptations à des variations irrégulières des conditions climatiques et biotiques. Selon J. A. Powell, de l'Université de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

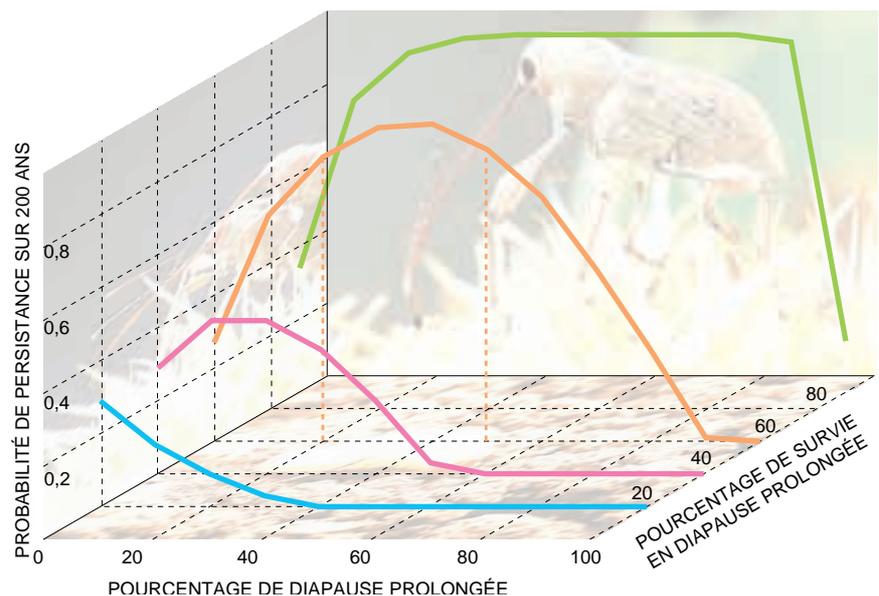
La diapause prolongée permet aussi à des espèces de s'adapter à des changements cycliques du milieu, de période supérieure à un an. L'hyménoptère *Megastigmus strobilobius*, qui attaque les graines d'épicéa en Finlande et en Scandinavie, est adapté à la variation périodique de la production en graines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