

# Résumé de l'ouvrage

1. Le présent ouvrage étudie la dormance sous l'angle des adaptations écologiques de l'insecte à des événements d'ordre surtout saisonnier. Les conditions du milieu diffèrent considérablement d'une région à l'autre, et en un même endroit, avec le temps. De plus, un si grand nombre d'aspects du cycle de vie des insectes peuvent s'ajuster aux conditions saisonnières que les caractéristiques (forme, contrôle, début et fin) de la dormance peuvent différer. Par conséquent, la remarquable diversité observée ne peut se comprendre que si les cycles de vie sont considérés dans un vaste contexte écologique. Cette approche est la base du présent ouvrage, qui dépasse les aspects principalement physiologiques (tels que les horloges biologiques et les contrôles hormonaux) qui étaient privilégiés jusqu'ici.

2. Par dormance, on entend: soit la quiescence, un arrêt du développement dû à des conditions défavorables; soit la diapause, dans laquelle le développement morphologique est interrompu (que la croissance cesse ou non complètement) sous l'impulsion d'un contrôle central, et non pas simplement par l'action directe de facteurs environnementaux. Ce sont surtout les différentes formes de diapause qui expliquent les complexités de la dormance chez l'insecte. Différentes étapes de la diapause ont reçu un nom; les termes choisis dans le présent ouvrage apparaissent dans la première colonne du tableau 2. Les tentatives visant à classer la diapause sont insatisfaisantes, parce que les programmes de développement des différentes espèces sont extrêmement divers, et que les diapauses constituent une série de cas dans un continuum d'adaptations à différentes circonstances.

3. Les individus qui entrent en dormance, particulièrement en diapause, diffèrent habituellement de ceux qui se développent de façon continue par la quantité de nourriture entreposée, les structures externes et internes, la couleur, la taille, le métabolisme, la biochimie et le comportement. Dans le cas de la diapause, parmi les changements les plus manifestes, on retrouve souvent l'accumulation de graisse (tableau 4), une dépression marquée du métabolisme (tableau 5), la recherche d'endroits abrités et la construction de cocons spéciaux (tableau 6). Tout comme des caractéristiques telles qu'une couche de cire plus épaisse sur la cuticule, ces changements semblent fournir une protection supplémentaire, assurer la résistance à la déshydratation, et provoquer la constitution de réserves de nourriture favorisant la survie au cours des stades inactifs. Certains changements semblent n'avoir aucune signification adaptative de ce genre, mais bon nombre d'entre eux sont d'utiles indicateurs d'un état de diapause. Chez certaines espèces, la fécondité subséquente ou d'autres caractéristiques des individus qui entrent en diapause sont modifiées. D'autres adaptations structurelles ou métaboliques simultanées, telles que la résistance au froid, semblent habituellement indépendantes de l'état de diapause, même si elles peuvent être provoquées par des facteurs environnementaux semblables (par ex., la photopériode).

4. Le développement est contrôlé par des facteurs qui agissent indirectement (signaux données par le milieu), directement, ou en tant que stimuli à court terme.

Certains cycles de vie sont contrôlés par des effets directs (en particulier dans des habitats abrités où les conditions changent de façon régulière et prévisible), mais la plupart des cycles de vie des insectes obéissent aussi à des signaux. Même dans ce cas, la reprise du développement saisonnier dépend souvent d'un contrôle direct par la température, l'humidité ou d'autres facteurs, parce que la diapause se termine habituellement avant le retour des conditions favorables.

5. La diapause se limite à un seul stade chez la plupart des espèces, mais elle peut survenir chez les insectes en général à chacun des stades du cycle de vie: oeuf, larve avant d'éclore, larve à tous les stades, nymphe, adulte avant l'émergence, adulte. Toutefois, la diapause est plus courante au cours des stades de repos ou peu actifs (oeuf, prénymphe, nymphe, adulte pré-reproducteur) qu'au cours des stades actifs. Les espèces apparentées tendent à avoir le même stade de diapause (tableau 9). Cependant, le plus important facteur déterminant le stade de dormance est la biologie (habitat, nourriture, etc.) d'une espèce particulière. À presque tous les stades, l'insecte peut être sensible à des signaux inducteurs, mais il le sera plus souvent au cours des stades actifs que des stades passifs. Généralement, le stade sensible précède immédiatement le stade de réaction (diapause), de sorte que les conditions sont évaluées juste avant qu'une décision soit prise concernant le développement (voir le tableau 12). Il peut également y avoir sensibilité pendant les stades qui précèdent. Les conditions sont alors perçues pendant une période plus longue. À l'occasion, la sensibilité apparaît beaucoup plus tôt, même dans la génération précédente (tableau 14).

6. Le lien des signaux environnementaux avec les saisons n'a pas toujours le même caractère fiable et prévisible, tout comme la fréquence de leur apparition, et la rapidité avec laquelle les changements de signaux peuvent être reconnus (tableau 16). La photopériode est normalement le signal le plus fiable. La thermopériode est également sûre, mais de façon moins marquée. L'évolution à long terme de la température est fiable, en particulier dans les habitats abrités, mais l'évolution typique à court terme ne l'est pas. L'humidité, la qualité et la quantité de la nourriture ainsi que d'autres signaux ne sont des indicateurs sûrs de la saison que dans certaines circonstances.

7. Les signaux liés à la photopériode et à la température qui induisent la diapause chez différentes espèces provoquent des réactions qualitatives et parfois quantitatives à des valeurs absolues. Quelques espèces réagissent au franchissement d'un seuil, ou à des changements directionnels. La qualité et la quantité de la nourriture (particulièrement chez les espèces phytophages, chez de nombreux parasitoïdes et chez de plusieurs prédateurs), de même que, mais rarement, la densité des individus ou les substances chimiques, modifient parfois l'induction. La photopériode est le principal signal saisonnier induisant la diapause chez la plupart des insectes des régions tempérées. Normalement, il s'agit simplement d'une durée du jour (ou de la nuit) critique au-delà de laquelle la diapause est induite. Toutefois, l'éventail des photopériodes efficaces varie considérablement selon les espèces (voir les figures 16 à 19). Il y a habituellement interaction des réactions à différents facteurs, en particulier à la photopériode et à la température. La nature des réactions aux signaux inductifs montre que l'induction est un processus dynamique et non un événement unique isolé.

8. L'intensité de la diapause est sa durée dans des conditions données. Elle peut être modifiée chez certaines espèces par des signaux (notamment des signaux

photopériodiques) perçus pendant l'induction. L'évolution de la diapause se poursuit jusqu'à ce que la diapause prenne fin. Le rythme d'évolution dépend, selon les espèces, surtout de la photopériode et de la température, mais le développement reprend habituellement spontanément même sans les signaux qui provoquent normalement la fin de la diapause. Une réaction photopériodique peut exiger des signaux qualitatifs, ou, plus rarement, des signaux quantitatifs ou des changements dans la durée du jour. De nombreuses espèces des régions tempérées exigent d'être exposées de façon prolongée à des températures basses, mais d'autres espèces exigent d'être exposées à des températures élevées. En outre, le rythme d'évolution de la diapause diffère en fonction de la température, souvent d'une façon complexe, et il y a parfois interaction avec la photopériode. L'évolution de la diapause comporte évidemment plus d'une étape, qui exigent habituellement une photopériode ou une température différentes pour leur maintien ou leur achèvement. L'évolution de la diapause (contrairement à celle de la post-diapause) dépend très rarement de l'humidité. Chez quelques espèces de prédateurs, la présence de nourriture met fin à la diapause. Une fois la diapause induite, son évolution dépend donc du contrôle, de l'addition et de l'intégration de renseignements environnementaux, renseignements dont le besoin est en partie programmable. L'évolution de la diapause, comme son induction, est donc un processus dynamique et non pas seulement un événement isolé.

9. L'étendue, l'intensité et les contrôles environnementaux de la diapause diffèrent considérablement suivant les races géographiques d'une espèce. En général, avec l'augmentation de la latitude (ou de son équivalent climatique), l'incidence de la diapause hivernale augmente, la photopériode critique pour son induction augmente (voir le tableau 24), la température inductrice baisse, et l'intensité de la diapause augmente (voir le tableau 25). L'univoltinisme s'observe à de nombreuses latitudes chez certaines espèces, mais chez d'autres, le nombre de générations augmente vers les basses latitudes. On observe également des différences marquées dans les caractéristiques de la diapause d'individus d'une même population régionale. La présence de la diapause, son intensité et le rythme du développement après diapause, peuvent différer selon le sexe. Certaines populations sont diversées en ensembles de nature temporelle, soit à l'intérieur d'une saison (tableau 26), soit entre différentes saisons (diapause prolongée, tableau 27). Ces différences s'accordent avec l'imprévisibilité des ressources. Chez plusieurs espèces, un mode endogène de régulation semble inhiber la diapause chez les descendants des individus ayant subi une diapause, mais le mécanisme, et même l'existence, de bon nombre de ces "régulateurs" n'ont pas été confirmés. On peut facilement maintenir ou éliminer la diapause en laboratoire chez plusieurs espèces (tableau 30), mais les dernières traces de diapause sont très difficiles à éliminer. Le contrôle génétique de la diapause est habituellement relativement complexe et polygénique (tableau 31), mais on a observé des systèmes mendéliens et "supergéniques" simples. Des travaux génétiques détaillés n'ont été effectués que pour quelques très rares espèces, mais on a observé des cas de linkage sexuel (tableau 32) et d'autres caractéristiques.

10. La dormance n'est qu'un des éléments du cycle de vie; le rythme de croissance et d'autres caractéristiques lui sont intégrés. La photopériode et d'autres signaux, notamment le surpeuplement, peuvent modifier la croissance, de même que le

développement, par leur action indirecte (tableaux 33, 36). Plusieurs autres caractéristiques, notamment des changements de la taille des larves et de la fécondité chez les adultes, coïncident avec des saisons particulières sous l'effet de la photopériode et de la température, indépendamment de toute diapause. Tout compte fait, le cycle de vie est une série de voies différentes à choisir, le choix étant effectué au cours du développement de chaque individu par différents mécanismes internes (programmés génétiquement) et externes (déterminés par le milieu). Les systèmes de contrôle les plus complexes (voir le tableau 40) augmentent la souplesse ou la variabilité ainsi que la précision de la voie de développement choisie. On trouve dans ces cas un plus grand nombre de stades de dormance, des voies de développement multiples au cours d'une même période de dormance, une plus grande variété de contrôles environnementaux pour l'apparition et l'évolution des divers stades, de même qu'un contrôle, non seulement du développement, mais également de la croissance, par des signaux environnementaux.

11. Les chapitres 11 à 13 traitent brièvement des aspects physiologiques de la diapause. Les données sur les seuils de réaction et sur la sensibilité spectrale aux signaux photopériodiques (tableaux 42, 43) sont fragmentaires et ne respectent aucune norme de présentation. L'influence de l'habitat n'a habituellement pas été évaluée. Chez la plupart des espèces, les signaux photopériodiques sont reçus directement par le cerveau. On n'a guère étudié la réception des signaux liés à la température ou d'autres signaux.

12. De nombreux modèles, dont certains sont très complexes, ont été proposés pour l'"horloge biologique" qui mesure la durée de l'éclairement dans le cas de la diapause photopériodique. De nouvelles données ont souvent entraîné la révision de modèles antérieurs, mais il n'y a aucune raison de croire qu'un type unique d'horloge biologique se retrouve chez tous les insectes. Malheureusement, les hypothèses concernant le fonctionnement de l'horloge sont fondées exclusivement sur les résultats des systèmes de chronométrage (comme les réactions de diapause) et non sur leurs mécanismes réels, qui restent inconnus.

13. La diapause est programmée de façon interne par l'action de quelques hormones puissantes qui contrôlent le développement normal et la métamorphose, dont l'évolution ou l'apparition sont modifiées pendant la diapause. Ces hormones ont de nombreuses actions simultanées ou successives chez l'insecte en développement ou en diapause, et le contrôle hormonal de la diapause peut donc être organisé de nombreuses façons différentes, ce qui rend d'autant plus difficile la connaissance du mode de contrôle.

14. La complexité des réactions de diapause peut rendre particulièrement difficile la conception d'expériences sans ambiguïté et la divulgation des résultats (voir le tableau 44). Les diagrammes représentant le développement résument très bien les réactions complexes de diapause.

15. Les réactions de dormance ou d'autres réactions à l'environnement réagissent réciproquement tout au long du cycle de vie. Les problèmes saisonniers varient tellement que des exigences différentes sont imposées à des espèces différentes, de même qu'à des membres de la même espèce vivant dans des endroits différents. Des réactions semblables dues à des causes différentes peuvent se manifester, et des

réactions parallèles se produisent également chez des organismes autres que les insectes. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, parmi les nombreuses adaptations, on remarque l'arrêt, le retardement ou l'accélération du développement, la sensibilité et la réaction à une vaste gamme de signaux environnementaux à presque tous les stades, et la variation de l'étendue et de la durée de la sensibilité (voir le tableau 45). Un nombre relativement faible de choix successifs de développement peut toutefois produire de nombreuses voies de développement différentes. Les voies de développement peuvent être actives (le programme interne fait en sorte que le développement continue sans interruption à moins de signal contraire) ou passives (le développement cesse à moins de signal contraire), et les besoins entraînant un choix ou l'autre peuvent changer avec le temps. Ces différentes possibilités n'avaient pas été clairement reconnues jusqu'ici, ce qui avait entraîné des débats et une certaine confusion sur la nature de la dormance. La diapause est peut-être apparue dans les régions tropicales, mais, quoiqu'il en soit, elle peut probablement se manifester assez facilement. Sa fréquence et son contrôle sont liés à l'habitat ainsi qu'à la latitude, qui influencent les contraintes saisonnières réelles tout comme la clarté et la fiabilité des signaux saisonniers. Les syndromes adaptatifs tels que la diapause sont des réactions intégrées à la moyenne, à l'étendue normale et à la prévisibilité des circonstances environnementales. L'incertitude temporelle ou spatiale de certains habitats se reflète dans des adaptations telles qu'une variation intraspécifique (diapause prolongée ou autres traits). De nouvelles études devraient tenter d'interpréter la signification écologique des cycles de vie par la connaissance des différentes voies de développement qui s'offrent à un individu donné ou à une espèce donnée. Beaucoup de ces voies divergent selon la dormance et d'autres réactions connexes.