

REFLEXIONS THEORIQUES SUR LES DIAPAUSES EN PRENANT COMME EXEMPLE  
*POLISTES NIMPHA CHRIST* (HYM. VESPIDAE). - DETERMINISME DE LA CASTE  
DES OUVRIERES. - ECOBIOLOGIE.

G. DEMOLIN

INRA, Station de Zoologie forestière. 84000 Avignon.  
Laboratoire d'Ecologie forestière du Mont-Ventoux. 84340 Malaucène.

Il est bien connu, chez les *Polistes*, qu'un nid fondé au printemps par une femelle qui a été fécondée en automne, puis a hiverné, donne naissance en un premier temps à des ouvrières, ensuite à des fondatrices filles et enfin à des mâles.

Au cours d'observations continues que nous poursuivons dans la nature depuis plusieurs années sur *Polistes nimpha*, nous avons constaté (fig. 1) que les imagos, pour un nid bien établi, apparaissent par vagues successives (I à VIII) correspondant chacune à une série d'oeufs, ou couvée, bien déterminée.

L'observation de ce processus n'est certes pas originale (REAUMUR, 1742 ; FABRE, 1881-1905), mais une analyse plus attentive devait nous montrer que chaque couvée ne présentait pas une même durée dans son évolution larvaire, sans que, contrairement à d'autres auteurs (DELEURANCE, 1955), nous puissions mettre en cause une sous-alimentation qualitative ou quantitative. D'autre part, nous constatons que la nymphose se produisait, pour certaines séries, de façon très groupée.

Pour la série III, par exemple, 5 jours seulement séparent la nymphose du premier individu de celle du dernier, alors que la période de ponte se distribue sur plus de 3 semaines.

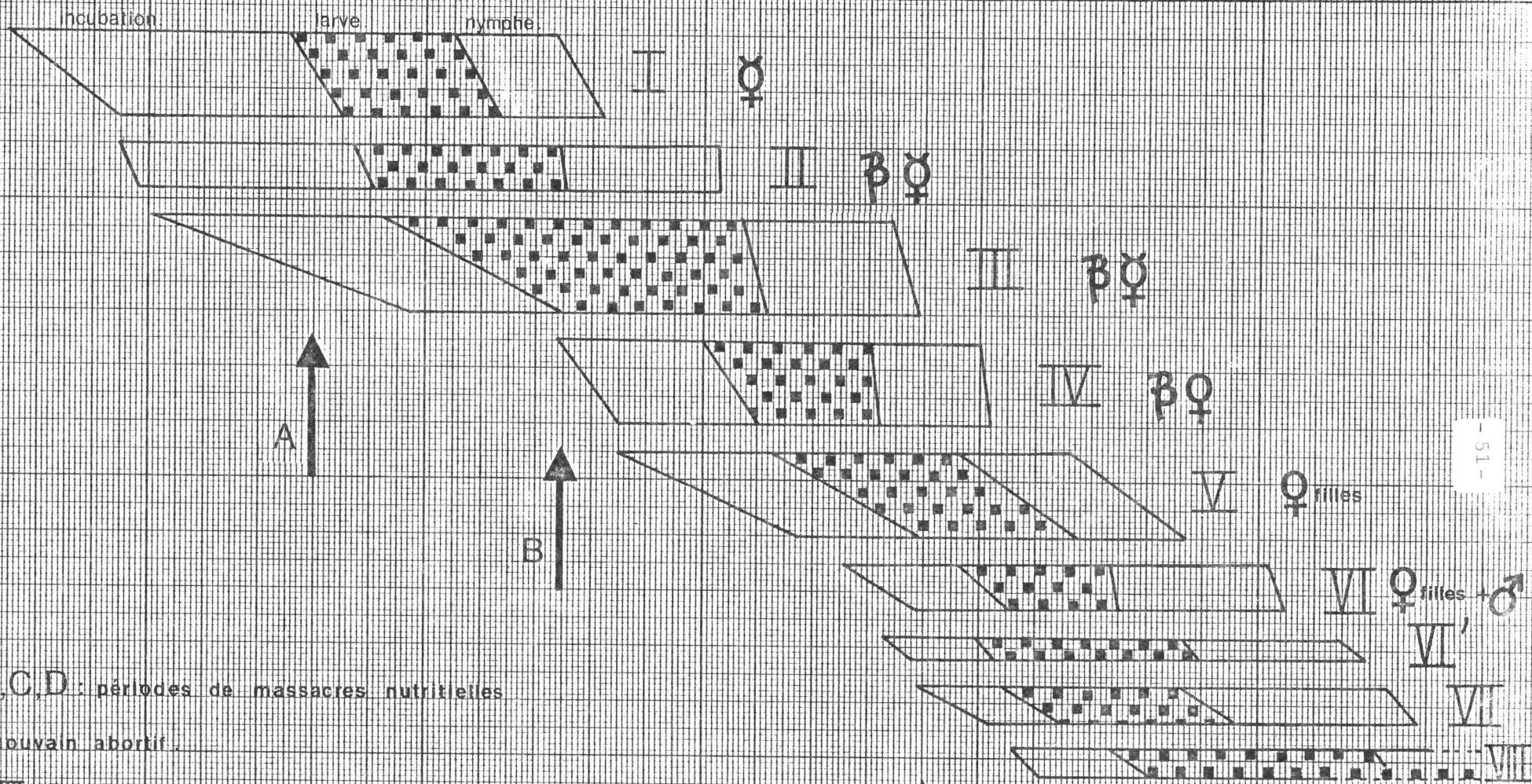
Tout se passait comme si la durée du développement larvaire était "pré-programmée" pour assurer une apparition successive des imagos à des périodes bien précises de l'année, qui, pour certaines séries (V et VI) se maintiennent, d'année en année, dans un biotope déterminé et cela quelle que soit la date de la fondation ou celle de la mise en place de la première couvée.

En nous appuyant sur de nombreuses observations et expérimentations que nous poursuivons par ailleurs sur les mécanismes qui régissent les arrêts de développement chez les insectes, particulièrement *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF (*Lep. Thaumetopoeidae*) DEMOLIN 1969-1974, il nous apparaissait que le schéma régulièrement observé sur *P. nimpha* était sous-tendu par une régulation cyclique mettant en jeu une diapause larvaire.

#### A. - CYCLE ANNUEL DE *P. NIMPHA*

A l'instar d'autres insectes, on peut penser que *P. nimpha* était à l'origine un insecte monovoltin strict qui assurait sa

◀ AVRIL ▶▶ MAI ▶▶ JUIN ▶▶ JUILLET ▶▶ AOÛT ▶▶ SEPTEMBRE ▶▶



- 51 -

A, B, C, D : périodes de massacres nutritionnelles

E : couvain abortif

I à VII : séries d'imago

POLISTES NIMPHA

SCHEMA MODELE DE L'EVOLUTION D'UN NID PAR COUVEES SUCCESSIVES, DE LA FONDATION (5 avril) A LA DISPERSION DES ADULTES (25 septembre) ANNEE 1981, NID 19.S

C  
D  
E

descendance sexuée sans l'aide d'ouvrières. Le cycle pouvait alors correspondre à celui des séries V et VI.

L'apparition des sexués était préétablie sur une "période clé" (fin du mois d'août - début du mois de septembre) de façon telle que, dans notre biotope d'étude, les fondatrices filles puissent hiverner dans des conditions climatiques optimales. La période clé se caractérise, pour notre population, par la sortie des dernières fondatrices filles, l'apparition des mâles, suivie des accouplements, l'apparition, en ses débuts, de femelles pondeuses (qui généralement sont chassées du nid, s'il n'est pas orphelin), puis, en fin de période, par la série de pontes qui donnera le couvain abortif.

Le maintien de la période clé implique l'existence d'un "système" régulateur (invisible) qui assure un cycle annuel précis par la mise en jeu d'un arrêt de développement larvaire (diapause). Nous considérerons que ce cycle débute à la nymphose d'un individu (début août).

Ce cycle est tel que l'on a : durée de période nymphale + hibernation + durée de l'incubation + évolution larvaire de la fondatrice fille + durée de la diapause larvaire de cette dernière = 1 an.

Ceci revient à dire que plus un oeuf est pondu tard, plus la diapause est courte et inversement.

Dans notre esprit, les arrêts de développement seraient induits par des inhibiteurs spécifiques qui interdisent, dès qu'ils sont présents dans l'organisme, la poursuite d'un processus physiologique, comportemental ou morphogénétique et cela à partir d'un stade évolutif génétiquement prédéterminé (dans notre cas : la nymphose des fondatrices filles).

Les inhibiteurs seraient contenus dans un "sablier" qui se vide dans l'organisme, tout au long de la vie de l'insecte. Cet "écoulement", que l'on ne "voit pas" et qui se poursuit tant que le sablier n'est pas vide, ne s'exprime, de façon visible, que par une diapause.

La diapause se définit alors par la durée pendant laquelle l'insecte attend, au stade prédéterminé, la fin de l'écoulement du "sablier".

Chez *P. nimpha*, la quantité d'inhibiteur serait génétiquement fixée, en début de cycle, lors de la mise en place des cellules de la lignée germinale de la fondatrice. L'écoulement de l'inhibiteur se produit à vitesse constante quelles que soient les conditions extérieures, la quantité fixée pouvant couvrir une année.

## B. - APPARITION DES OUVRIERES

---

Tous les schémas d'évolution (fig. 1) nous indiquent que les premières séries d'imagos seraient issues d'un écoulement plus rapide de l'inhibiteur hors du sablier. Cette accélération qui se produirait lors de l'ovogenèse serait induite par les températures,

relativement basses, qui font suite à l'hivernation. Les premiers oeufs pondus, qui donnent les ouvrières, seraient les plus "touchés", puis, par la suite, ce processus se ralentirait : séries des  $\beta$  ouvrières et des  $\beta$  fondatrices filles de DELEURANCE.

Par cette possibilité (acquise ou préexistence) *P. nimpha* a donc tenté d'acquérir une génération supplémentaire, mais, contrairement à d'autres insectes, cette génération est restée stérile par blocage de l'ovogenèse.

"Les ouvrières étaient nées".

En fait, nous pensons qu'il existe non pas un seul "sablier", mais au moins quatre, qui sont en position hiérarchisée et tous quatre aptes à fonctionner durant une année :

- le premier (S.I) contrôle le maintien du cycle annuel précis. La vitesse d'écoulement de l'inhibiteur est indépendante des conditions extérieures, si bien que ce sablier demande obligatoirement une année entière pour se vider ;
- le second (S.II) contrôle le développement larvaire ; la vitesse avec laquelle il se vide est fonction des conditions climatiques existantes durant l'ovogenèse ;
- le troisième (S. III) contrôle l'activité reproductrice au sens de DELEURANCE, 1955 (nourrissage, construction, chasse, etc.). Comme le précédent, il se vide plus ou moins rapidement selon les conditions climatiques ;
- le dernier, (S. IV) contrôle l'ovogenèse. Comme pour S.I, sa vitesse d'écoulement est indépendante des conditions extérieures, à ceci près que cette vitesse pourrait être influencée par une hypothétique phéromone émise par la fondatrice, si la castration des ouvrières par cette dernière venait à être démontrée.

Ce schéma implique que les quatre sabliers ne se vident de façon synchronisée que dans le cas d'un cycle annuel. Il implique également que toutes les femelles (ouvrières et fondatrices, même celles qui sont encore en évolution) ont le même statut physiologique lorsque les quatre sabliers sont vides ; elles entrent alors dans une deuxième année "cyclique", mais sont d'un âge différent.

#### C. - DIAPAUSE DES FONDATRICES FILLES

C'est la seule "diapause" reconnue chez les Polistes. Elle se caractérise par l'hivernation et le blocage de l'ovogenèse.

D'après notre schéma hypothétique, les fondatrices filles pourraient, dès la fin de la période clé (fin du cycle annuel, donc à l'automne), fonder une colonie qui serait bien entendu stérile dans la nature. L'apparition de femelles pondeuses serait les prémisses d'un tel phénomène.

Il n'est pas douteux, en fait, que la fondatrice potentielle est sous la protection d'un dispositif de sécurité que l'on pourrait schématiser comme suit :

Dès le passage de la date clé (pour un individu bien précis) et sous l'action des températures relativement élevées du mois d'août, deux "sabliers" inhibiteurs, l'un de l'activité reproductrice et l'autre de l'ovogénèse, se remplissent progressivement, mais ces deux sabliers peuvent simultanément commencer à se vider. Il y a donc compétition entre la constitution de l'inhibiteur et son élimination. Si cette dernière l'emporte, on pourra assister à l'apparition d'ouvrières pondueuses et à des tentatives (très rares) de fondations automnales. En règle générale, le processus de constitution (instauration) devient très vite prioritaire. Les fondatrices filles entrent alors en pré-hivernation avec des sabliers plus ou moins remplis suivant les individus.

En hiver, sous l'action des températures très basses, il y a stabilisation, puis, dès que la température s'élève, l'élimination se poursuit pour se terminer au printemps. Si la température est favorable, il y a début de fondation et ponte ; sinon l'insecte attend en quiescence l'arrivée du printemps phénologique.

Ce schéma sous-entend donc l'existence de sabliers dont le remplissage et la vitesse d'écoulement sont dépendants des conditions climatiques : ce qui les différencie, dans notre esprit, des sabliers précédents (S. I - S. IV) qui leur sont hiérarchiquement superposés.

#### D. - CONCLUSIONS

C'est par le jeu de l'élimination d'une diapause larvaire que l'apparition des ouvrières aurait été rendue possible chez *P. nimpha*. Les Polistes subissant des conditions climatiques très variées (en amplitude journalière et saisonnière) à l'intérieur de l'aire de répartition, elles disposeraient de ce fait de nombreux dispositifs de régulation dont le mécanisme s'apparenterait à celui des "diapauseuses". Ces dispositifs se seraient perdus (ou seraient masqués) au cours des temps chez les insectes sociaux plus évolués, c'est-à-dire, ceux qui ont "su" (ou ont "du") se créer un microclimat pour survivre et coloniser une aire maximale.

#### BIBLIOGRAPHIE

- DELEURANCE E.P., 1955. - Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères vespides). II. Le cycle évolutif du couvain. Insectes sociaux, tome II, n° 4 : 285-302.
- DELEURANCE E.P., 1955. - Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères vespides). I. L'activité constructrice. Ann. des Sc., Nat. Zool., 11ème série : 91-222.
- DEMOLIN G., 1974. - Influences du climat sur les gradations de population de la Processionnaire du Pin *Thaumetopoea pityocampa*
- SCHIFF. C. R. de fin de contrat D.G.R.S.T. n° 70.0.2174. Lutte biologique.

FABRE J.H., 1881 et 1905. - Souvenirs entomologiques, T. 2 et 7,  
Delagrave, Paris.

REAUMUR R.A., 1742. - Mémoire pour servir à l'histoire des insectes.