

RECHERCHES SUR LA DIAPAUSE
DE *NECROPHORUS FOSSOR* ER.

PAR

Jean-Pierre ROUSSEL.

Introduction.

C'est sans doute PUKOWSKI (1933) qui donne la première indication concernant la diapause de *Necrophorus fossor*. Il avait constaté, en effet, que les jeunes imagos de *N. fossor* et *N. investigator* n'apparaissaient, dans la région de Francfort, que vers la fin du mois de Juin, alors que les larves avaient commencé leur développement en Septembre. La prénymphe hivernait donc dans la loge nymphale. Mais PUKOWSKI avait également remarqué que si l'on soumettait les animaux à une température de 19°C pendant l'hiver, ceux-ci mouraient les uns après les autres sans se nymphoser. De là il conclut à une véritable diapause.

Matériel et techniques.

1°) *Approvisionnement et élevage :*

La technique de capture des Nécropores et les méthodes d'élevage ont été décrites dans une précédente publication (ROUSSEL, 1964). Rappelons simplement que chaque larve est placée dans un verre rempli au 1/2 ou aux 3/4 de sable humide. Les larves sont inspectées en général tous les 8 jours et les modifications de leur état notées. Les adultes sont élevés dans les mêmes verres ; ils reçoivent tous les 8 jours un petit morceau de viande. Pour la reproduction, un mâle et une femelle sont placés ensemble avec un morceau de viande plus gros dans un cristalliseur.

2°) *Conditions d'obtention des différentes températures et photopériodes :*

Grâce à un système de chauffage installé dans la pièce d'élevage il est possible d'établir la température désirée et de la modifier. Les premières expériences eurent lieu avec des températures variables voisines de celles des conditions naturelles. Par la suite, l'amplitude des variations fut réduite, mais jamais la température ne fut gardée constante.

L'obscurité complète est obtenue en emballant les récipients contenant les larves dans du papier noir et en les plaçant dans un tiroir.

La pièce d'élevage possédant une large fenêtre et un plafond en partie vitré, la lumière y pénètre et les larves qui y sont placées, non abritées, sont considérées comme étant en lumière naturelle. Pour raccourcir la photopériode et la rendre décroissante, au printemps, par exemple, les animaux sont laissés à la lumière naturelle mais une étoffe noire les recouvre chaque soir à l'heure choisie. Nous obtenons ainsi une photopériode décroissante en lumière naturelle.

Nous disposons, par ailleurs, dans une chambre noire, d'un polythermostat qui nous permettait d'obtenir des températures constantes et différentes suivant les compartiments. Les larves pouvaient y être placées à l'obscurité totale. Elles pouvaient également y être éclairées au moyen d'une lampe « type lumière du jour » de 40 watts, placée devant chaque compartiment. Nous avons travaillé avec une durée de jour de 14 heures.

3°) Technique d'implantation de cerveau :

Le cerveau était extrait de la larve donneuse puis placé dans du liquide physiologique. Au moyen d'une seringue, le cerveau était implanté dans le côté gauche entre le 5^e et le 6^e segment de l'abdomen de la larve préalablement anesthésiée au gaz carbonique. Pour prévenir une infection toujours possible, chaque larve était alors placée dans un pilulier propre avec du papier filtre humide. Elle était ensuite remise dans son verre de sable.

La diapause en conditions naturelles.

Comme nous l'avons rappelé plus haut, PUKOWSKI (1933) avait évoqué la diapause en indiquant que la reproduction de *N. fossor* se faisait en Septembre/Octobre et que les premiers adultes n'apparaissent qu'à la fin de Juin.

Nous avons montré (ROUSSEL, 1964) que des individus s'étant reproduits à l'époque normale (entrée en diapause du 15 Octobre au 11 Novembre) et ayant été soumis à des températures assez basses (minimum 8°C en Janvier) se sont nymphosés fin Avril ($t = 17^{\circ}\text{C}$) et sont sortis de terre début Mai ($t = 18,5^{\circ}\text{C}$) après avoir subi en moyenne 10 h 30 de photopériode journalière.

D'autre part, dans la Nature, les premières captures se situaient le 24 Juin 1963, mais déjà le 5 Juin en 1964, ce qui tendrait à prouver que le développement de diapause n'a pas besoin d'un temps aussi long que celui supposé par PUKOWSKI (Octobre à Juin) pour se réaliser, mais que, la diapause étant terminée, les animaux ne reprennent leur évolution que lorsque la température devient suffisamment élevée.

Dans les environs de Strasbourg, il est donc possible, la température étant favorable, de trouver des Nécrophores au début du mois de Juin. La période de vie nymphale est d'environ un mois à une température équivalente. La mue nymphale peut donc se produire dans la Nature aux environs du 1^{er} Mai. Dans ce cas, la durée de la

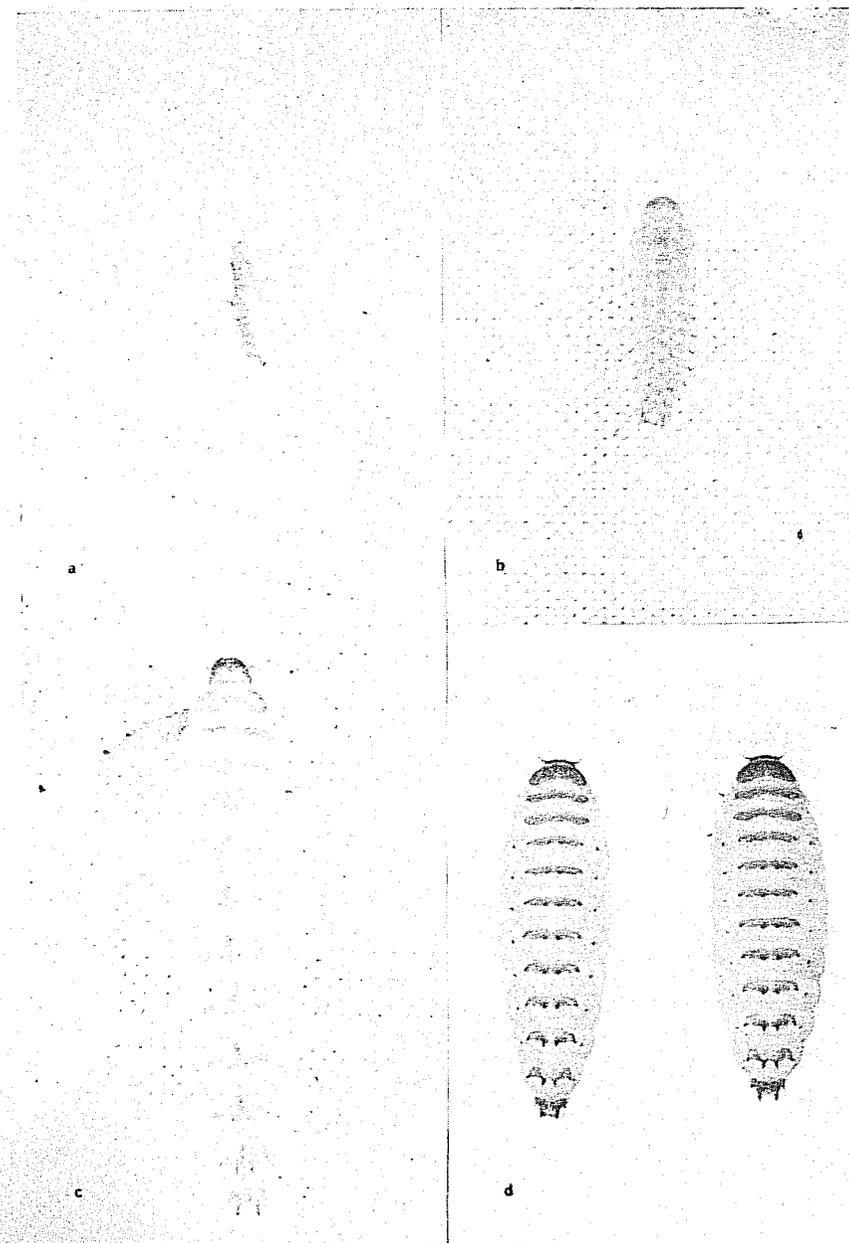


PLANCHE 1. — *Necrophorus fossor* Er.

- a) Stade I.
- b) Stade II.
- c) Stade III en croissance (6 jours).
- d) Stade III en fin de croissance (10 jours).

diapause serait d'environ six mois et demi (d'Octobre/Novembre à fin Avril). Il est cependant possible que la diapause proprement dite soit terminée auparavant.

Dans les conditions que nous avons décidé d'appeler « naturelles » au laboratoire, la diapause est de 178 jours (ROUSSEL, 1964). Mais le cycle de *N. fossor*, qui est une espèce annuelle dans la Nature (reproduction en Septembre/Octobre, diapause jusqu'en Mai/Juin, vie active l'été) est bouleversé par les conditions d'élevage, essentiellement par la température.

TABLEAU I.

	Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
1962											12,5	9
1963	8	9,5	13,5	17	18,5	19,7	22	22,5	19	21	21,5	17,7
1964	17,7	17,8	17,3	18,6	20,1	21,2	22,8	23	20,2	20,8	22,4	21,2

Sous les conditions de température exposées dans le Tableau I les générations se sont succédées au rythme suivant :

1^{re} génération (vie dans la Nature) : Octobre 1961 - Octobre 1962.

2^e génération (1^{re} g. d'élevage) : Octobre 1962 - Mai 1963.

3^e génération (2^e g. d'élevage) : Juillet 1963 - Janvier 1964.

4^e génération (3^e g. d'élevage) : Janvier 1964 - Juillet 1964.

On constate notamment que sous l'effet de conditions favorables de nourriture et de température, la reproduction a lieu dès que possible, c'est-à-dire lorsque les ovaires sont suffisamment développés, ce qui demande de 20 à 30 jours.

TABLEAU II.

	Croissance larvaire	Diapause	Photop. moy.	Vie adulte
P	automne 1961	automne 61 hiver 62 6,5 mois	10 h 35	été 1962
F 1	automne 1962	novemb. 62 mai 63 178 jours	10 h 30	mai-août 1963
F 2	juillet-août 1963	été 63 automne 63 145 jours	12 h	déc. 63-mars 64
F 3	février-mars 1964	mars 64 juillet 64 123 jours	14 h	juillet-oct. 1964

Dans le Tableau suivant, nous détaillons quelque peu la vie des quatre générations de Nécrophores que nous avons observées jusqu'ici.

Nous voyons tout d'abord que la vie adulte est plus brève dans les conditions d'élevage que dans la Nature.

Nous constatons d'autre part un raccourcissement de la durée de la diapause (6,5 - 5,9 - 4,8 - 4,1 mois). Ceci, dans l'état actuel de nos recherches, ne semble pas lié à l'écoulement des générations.

En F1, l'explication est simple : le raccourcissement d'une vingtaine de jours que nous observons est lié à l'élévation plus précoce des températures vers la fin de la diapause.

Autre est la relation pouvant exister entre F1, F2 et F3. Dans ces cas, la plus grande brièveté de la diapause pourrait être due à la valeur absolue moyenne de la photopériode subie par les prénymphe en diapause.

Il existe une relation assez nette, qu'il appartiendra de confirmer.

TABLEAU III.

Photopériode	Durée de la diapause
10 h 30	178 jours
12 h	145 jours
14 h	125 jours

La valeur absolue moyenne de la photopériode pourrait avoir un rôle sur la durée de la diapause.

Mais on constate surtout un raccourcissement important du cycle global de *N. fossor* qui perd sa dépendance des saisons tout en conservant la diapause. Si, dans la Nature et pour la première génération élevée au laboratoire, la diapause se passe en gros en hiver, lors de la seconde génération, elle a lieu en plein été (température moyenne = 22,5°C). Pour la génération suivante, elle débute à des températures de plus de 17°C pour se terminer en juillet à 22°C.

Nous pouvons donc en conclure — en opposition d'ailleurs avec l'indication de PUKOWSKI — que la diapause n'est pas rompue par l'abaissement de température consécutif à l'hiver.

Les trois diapauses que nous avons obtenues à l'heure actuelle semblent assez indépendantes des conditions extérieures :

— diapause d'hiver : températures basses (moyenne : 11,6°C) — photopériode moyenne de 10 h 30 décroissante de 9 h 30 à 8 h puis croissante de 8 h à 14 h 30.

— diapause d'été : températures hautes (moyenne : 21,2°C) — photopériode moyenne de 12 h, décroissante de 16 h à 8 h 15.

— diapause de printemps : températures hautes (moyenne : 19,2°C) — photopériode moyenne de 14 h, croissante de 11 h à 16 h 30 puis décroissante de 16 h 30 à 16 h.

Les expériences suivantes ont été faites dans le but d'éclairer les rôles de la température et de la photopériode sur la durée de la diapause.

Effets de la température sur la durée de la diapause.

1°) Températures voisines de 0°C :

a) Des larves sont placées au frigidaire et à l'obscurité à 2° ou 3°C pendant des périodes variables. A la suite, elles sont replacées au laboratoire à une température favorable à la reprise du développement.

TABLEAU IV.

Jours à 2/3°C	n	N°	Destinée	D. des témoins
15	1	22	Mort accidentelle à J 76	178 jours
		23	Mort naturelle à J 83	178 jours
30	2	101	D = 225 jours	145 jours
		24	Mort accidentelle à J 90	178 jours
		25	Mort naturelle à J 103	
60	5	26	Mort naturelle à J 100	178 jours
		88	D = 205 jours	
		89	D = 170 jours	
		102	D = 152 jours	
75	2	103	Mort accidentelle à j 159	145 jours
		90	D = 256 jours	178 jours
90	2	91	D = 224 jours	

D : durée de la diapause, n : nombre de larves.

Ce sont les larves de deux couvées — et même de deux générations — différentes qui ont été expérimentées dans le Tableau ci-dessus :

— génération en diapause d'hiver (Nov. 1962 - Avril 1963) : N° : 22, 23, 24, 25, 26. Toutes les larves sont mortes naturellement ou accidentellement (sécheresse, suites d'opérations, etc...). Les témoins ont été laissés à la lumière du jour et à une température légèrement supérieure à celle de la Nature (voir Tableau I).

— génération en diapause d'été (Juillet-Décembre 1963). Dans ce cas, certaines larves (88, 89, 90, 91) ont été placées à 2/3°C 10 jours après la prénymphe, tandis que d'autres (101, 102, 103) l'ont été deux mois après la prénymphe. Les témoins sont placés au laboratoire à la lumière du jour et dans des tiroirs aux conditions de température indiquées dans le Tableau I.

Nous constatons, dans tous les cas, que la diapause des larves ayant subi un passage à 2/3°C est plus longue que celle des larves témoins. Dans certains cas, cet écart est important (50 à 100 jours).

b) Nous pouvons, au frigidaire (dans le « freezer ») obtenir des températures inférieures à 0°C. Cinq larves ont subi des abaissements de température oscillant entre moins de 0°C et 5 à 8°C. Toutes sont mortes très rapidement, toujours en moins d'un mois, sans montrer aucun signe de rupture de diapause.

2°) Effets de refroidissements divers :

Divers refroidissements (1 ou 2 mois à 2°C, 2 mois après la prénymphose — 2 ou 3 mois à 2°C, 10 jours après la prénymphose — 2 mois à 11°C puis 10 jours à 3,5°C, 3 mois après la prénymphose — 1,5 mois à 11°C puis 25 jours à 4°C, 3 mois après la prénymphose) pratiqués sur 14 larves confrontées avec 8 témoins nous ont permis de tracer la courbe ci-dessous.

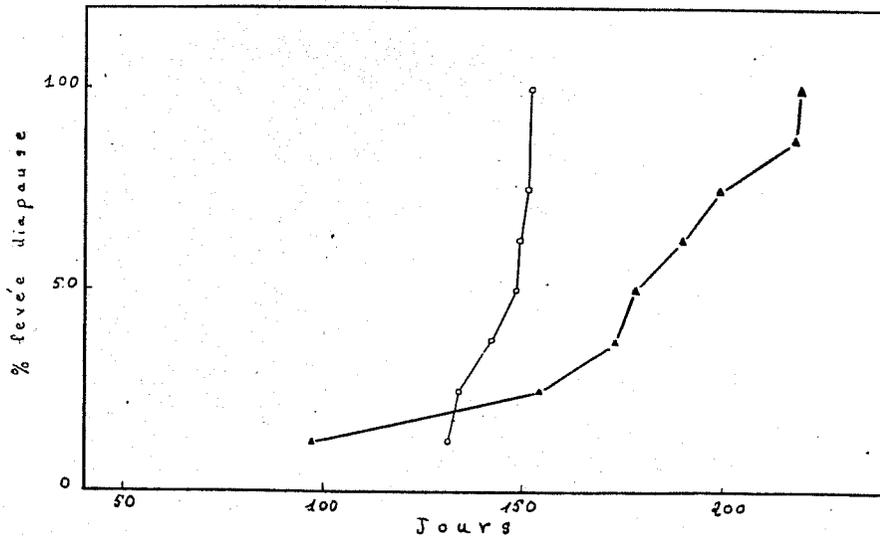


FIG. 1. — Pourcentage de levée de diapause des individus ayant subi un refroidissement (Δ—Δ—) et des témoins (o—o—).

Cette courbe analysée statistiquement à l'aide du test Z montre une différence hautement significative entre les deux groupes (Z = 2,82, Z 5 % = 0,49). Le refroidissement a prolongé la diapause.

TABLEAU V.

	Nombre	Morts	D. moyenne
Témoins	14	6	145 j
Refroidis	19	5	189 j

D : durée de la diapause.

Il faut noter cependant que la mortalité est moins forte chez les animaux refroidis (26 %) que chez les témoins (46 %).

Effet de la photopériode sur la durée de la diapause.

1°) Comparaison entre des individus élevés à la lumière et des individus élevés dans des tiroirs :

Les premières expériences ont toutes été faites avec des individus élevés dans des tiroirs dans lesquels filtrait une lumière assez faible. Il était alors nécessaire de vérifier si cette condition n'influait pas sur la durée de la diapause. Nous analysons ci-dessous une couvée séparée en deux groupes : un est élevé à la lumière normale du laboratoire, l'autre se trouve également au laboratoire mais dans un tiroir. Les larves sont placées dans des récipients semblables et évidemment soumises à la même température.

TABLEAU VI.

Durée de la diapause	
Tiroir	Lumière
130 jours	116 jours
122 j	131 j
130 j	142 j
160 j	116 j
135 j	146 j
	126 j

Photopériode moyenne : 12 h 30 (croissante de 10 h à 16 h 30).
Température moyenne : 19°C (variant de 17,8° à 21,2°C).

D'autres séries d'expériences sont venues confirmer les résultats ci-dessus, à savoir que la durée de la diapause est semblable dans

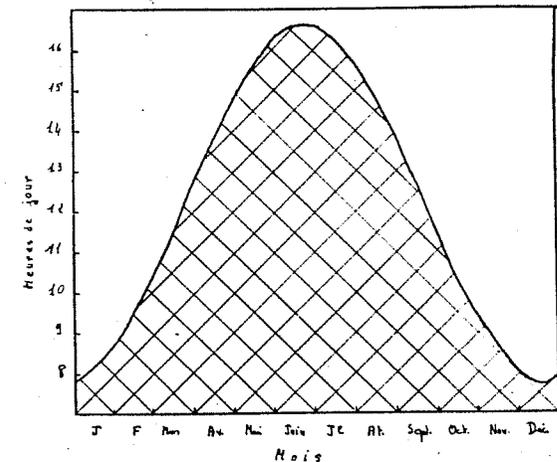


FIG. 2. — Evolution schématique de la longueur du jour aux environs de Strasbourg.

les deux cas, un peu réduite chez les individus élevés à la lumière. Il est possible que la lumière filtrant dans les tiroirs soit un peu faible. Néanmoins l'écart est peu important et on peut considérer les résultats obtenus dans les tiroirs comme semblables à ceux obtenus à la lumière.

2°) *Obscurité, photopériode croissante, photopériode décroissante :*

a) *Variations de la photopériode :*

Pour démêler le rôle possible des variations de la photopériode, l'expérience-type est de séparer une même couvée en trois groupes : l'un est élevé à l'obscurité totale, l'autre en photopériode croissante, le dernier en photopériode décroissante. Dans ces expériences les larves sont toujours soumises à la lumière naturelle du jour et non à une lumière artificielle.

TABLEAU VII.

N°	Photopériode	Mort en PN à	Levée de D. à	Moyenne
146	Obscurité totale		162 j	224 j
147		221 jours		
148			231 j	
149			251 j	
150			252 j	
151	Photopériode croissante de 12 h à 16 h 30 puis décroissante à partir de fin Juin (moy. : 14 h 30)	46 j		145 j
152		221 j		
153			124 j	
154			136 j	
155			154 j	
156		167 j		
157	Photopériode décroissante de 12 h à 8 h puis à partir de 16 h 30 (fin Juin) (moy. : 12 h)	140 j		158 j
158			142 j	
159			167 j	
160		200 j		
161			167 j	

Température moyenne : 20°C, variant de 17 à 23°C.

L'expérience dont les résultats sont indiqués dans le Tableau précédent comprend 16 larves écloses le 1^{er} Mars 1964 qui sont entrées en prénymphose le 11 Mars et qui ont été placées le même jour, soit à l'obscurité (5), soit à la photopériode croissante de la saison (6),

soit à une photopériode expérimentalement décroissante du 11 Mars (11 h de jour) à la fin Juin (8 h de jour). A cette date, ces larves sont replacées à la photopériode décroissante de la saison.

En examinant le tableau, nous constatons que les prénymphes élevées en photopériode décroissante ont une durée de diapause légèrement supérieure à la durée de celles élevées en photopériode croissante. Mais cette photopériode décroissante, qui a duré plus de 75 jours au début de la vie prénymphale, n'a, somme toute, que peu d'effet, d'autant plus qu'il faut noter qu'alors la valeur absolue de la photopériode journalière (12 h) est inférieure à celle des prénymphes élevées en photopériode croissante (14 h 30).

Par contre, pour les prénymphes laissées à l'obscurité totale, on constate une différence. Ici, la durée de la diapause est nettement plus longue.

Nous pouvons donc conclure d'une telle expérience — confirmée par d'autres — que la lumière semble nécessaire pour que la diapause ne soit pas prolongée exagérément. Néanmoins la rupture de la diapause peut avoir lieu à l'obscurité totale. Notons toutefois que pour l'observation des larves, cette obscurité totale était rompue pendant 5 minutes tous les 15 jours lors des trois premiers mois, puis tous les 8 jours.

b) *Variations des valeurs absolues moyennes de la photopériode journalière :*

Plutôt que les variations de la photopériode, la valeur absolue peut avoir un rôle. Des expériences faites jusqu'à présent, nous pouvons tirer le Tableau suivant.

TABLEAU VIII.

	Photopériode moyenne	Durée de la diapause
Exp. 20	0 h	224 jours
Témoins Nov./Avril	10 h 30	178 »
Témoins Juil./Déc.	12 h	145 »
Exp. 17	12 h 30	130 »
Témoins Mars/Juil.	14 h	123 »
Exp. 20	14 h 40	145 »

A part le dernier résultat, les autres montrent une relation entre la durée moyenne de la photopériode journalière et la durée de la diapause. L'augmentation de la valeur absolue de la photopériode raccourcirait la durée de la diapause. Néanmoins, les données ne sont pas encore assez nombreuses pour pouvoir tirer une conclusion certaine. Nous ne présentons ici qu'un indice.

Effets combinés de la température et de la photopériode sur la durée de la diapause.

Les expériences suivantes ont été réalisées dans le polythermostat réglé de manière à obtenir des températures échelonnées entre 3°C et 24°C.

Pour chaque température étudiée, deux lots d'animaux de la même couvée étaient placés, l'un à 14 h de photopériode, l'autre à l'obscurité totale. Les résultats sont réunis dans les Tableaux suivants.

TABLEAU IX.

Temp.	Photopériode	N°	Mort à	D. levée à
16° C	14 h	197		233 jours
		198	107 j (acc.)	
		199	215 j	
		200	212 j	
		201	212 j	
16° C	0 h	202	225 j (*)	260 j (*)
		203	260 j (*)	
		204		
		205	212 j	

(*) à J 216, les larves furent placées à la lumière.

Il semble qu'ici, la température soit inférieure au minimum requis pour une reprise de développement après la diapause.

TABLEAU X.

Temp.	Photopériode	N°	Mort à	D. levée à	Moyenne
20° C	0 h	135		150 j	135 j
		136		159 j	
		137		98 j	
20° C	14 h	138		77 j	116 j
		139		165 j	
		140		105 j	
		141		120 j	

La température de 20°C permet la reprise du développement après la diapause. Si nous examinons les moyennes, nous pouvons conclure à un certain retard dans la reprise du développement chez les individus placés à l'obscurité, mais ceci est peu net.

A la température constante de 22°C, les prénymphe placées à une photopériode fixe de 14 h, complètent leur diapause dans le même temps que celles placées à 20°C. Mais, à l'obscurité, la plupart des individus meurent à un âge avancé.

TABLEAU XI.

Temp.	Photopériode	N°	Mort à	D. levée à	Moyenne
22° C	14 h	172		167 j	116 j
		173		107 j	
		174		76 j	
		175	185 j		
		176	3 j		
22° C	0 h	177	3 j		167 j
		178		167 j	
		179	193 j		
		180	10 j		
		181	159 j		

L'entrée en diapause.

Qu'est-ce qui détermine une larve de *N. fossor* à entrer en diapause ?

1°) Le rôle du mode de vie des larves :

Les œufs une fois pondus, quelles sont les conditions extérieures auxquelles sont soumises les larves ?

Nous supposons d'abord que les parents sont en bonne santé et s'occupent normalement de leur progéniture et qu'il y a de la nourriture en quantité suffisante (condition toujours réalisée en élevage).

Cela étant, il reste deux variables principales : la température et la photopériode.

La température n'a pas été étudiée systématiquement. Les diverses couvées ont été élevées à des températures compatibles avec un développement correct, relativement stables durant la croissance, puisque le développement ne dure qu'une dizaine de jours, et variant pour les différentes couvées entre 19°C et 23°C.

La photopériode par contre a été étudiée soigneusement. La croissance larvaire peut avoir lieu à une photopériode absolue plus ou

TABLEAU XII.

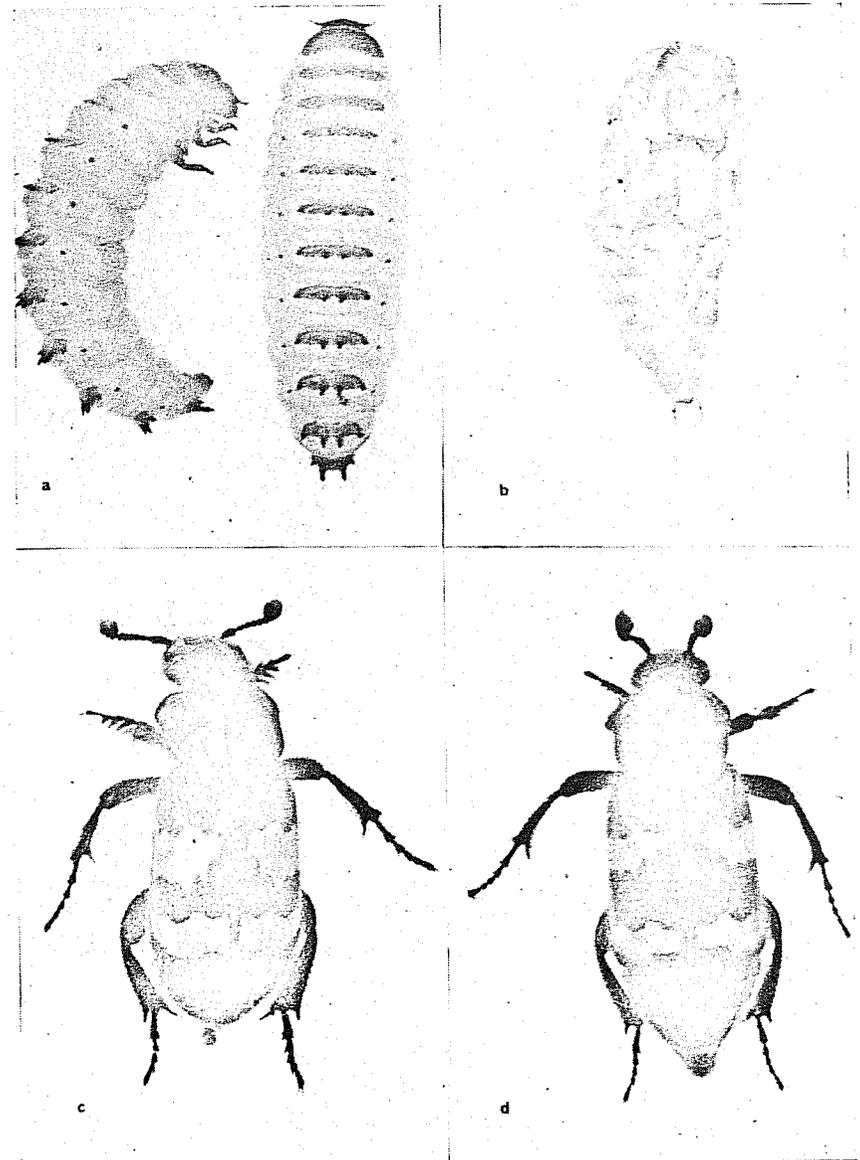
A. Larves en croissance en photopériode croissante.

	Valeur moyenne de la photopériode au cours de la croissance	Valeur moyenne de la photopériode au cours du développement	Nombre de larves
Prénymphes en photopériode croissante	10 h	13 h 30	12
	10 h 30	14 h	4
	11 h	14 h 40	6
	12 h	14 h	15
	12 h 30	14 h 50	18
	14 h	15 h 15	53
	16 h	13 h	11
Prénymphes à l'obscurité	10 h	0 h	3
	11 h	0 h	5
	12 h	0 h	4
Prénymphes en photopériode décroissante	11 h	12 h	5

TABLEAU XIII.

B. Larves en croissance en photopériode décroissante.

	Valeur moyenne de la photopériode au cours de la croissance	Valeur moyenne de la photopériode au cours du développement	Nombre de larves
Prénymphes en photopériode décroissante	9 h	10 h	8
	10 h	10 h 30	82
	11 h 30	9 h 15	30
	12 h	12 h	5
	12 h 30	9 h 30	34
	15 h 30	12 h	10
	16 h	12 h	39
	16 h	13 h	15
Prénymphes à l'obscurité	12 h	0 h	10
Prénymphes en photopériode croissante	12 h	14 h 40	5

PLANCHE II. — *Necrophorus fossor* Er.

- a) à gauche : prénymphe de 10 jours en diapause ;
à droite : prénymphe de 2 jours en diapause.
b) Jeune nymphe.
c) Mâle adulte.
d) Femelle adulte.

moins élevée. D'autre part cette photopériode peut être croissante ou décroissante. Les larves elles-mêmes, dès leur prénymphose, peuvent être placées soit à l'obscurité, soit en photopériode croissante, soit en photopériode décroissante, la valeur absolue moyenne de la photopériode variant elle-même dans les limites naturelles entre 8 h et 16 h 30.

Les photopériodes envisagées dans les expériences décrites sont toutes des photopériodes de lumière du jour.

Dans tous les cas les larves entrent en diapause.

Ainsi donc, dès qu'une larve de *N. fossor* est éclos, quelles que soient les conditions de photopériode et de température compatibles avec la vie qui règneront au cours de sa croissance et lors des premiers jours de sa vie prénymphale, on sait qu'elle entrera en diapause.

Cela semble signifier que la diapause est déterminée avant la naissance de la larve.

1°) *Le rôle du mode de vie des parents.*

Il est donc nécessaire maintenant d'examiner les conditions auxquelles sont soumis les parents des larves qui entrent en diapause, de leur éclosion jusqu'à la ponte.

a) *Croissance larvaire.*

En conditions naturelles, la croissance larvaire a toujours lieu en photopériode décroissante (Septembre, Octobre) pour une photopériode absolue moyenne d'environ 11 h. Nous avons obtenu un bon nombre d'individus dans ce cas au laboratoire.

Mais certains autres ont accompli leur croissance larvaire en Juillet et Août avec une valeur absolue de la photopériode élevée (16 h à 14 h).

Toutes les larves issues de tels parents entrent en diapause.

Nous avons observé récemment le développement des descendants de quelques adultes qui avaient grandi en photopériode croissante : ils entrèrent aussi en diapause.

TABLEAU XIV.

Parents				Progéniture	
N°	Croissance larvaire	Phot. moy. pendant la diapause	Nymphose	Nombre de larves	Prénymphose des larves
♀ 156	1 au 11 Mars 64	11 h 30	25.8.64	8	19.11.64
♂ 155	1 au 11 Mars 64		12.8.64		
♀ 159	1 au 11 Mars 64		25.8.64	15	19.10.64

b) *Vie prénymphe.*

Les parents peuvent ici se diviser en quatre groupes :

— vie prénymphe d'Octobre à Mai (semblable à la Nature) ; la photopériode est successivement décroissante puis croissante (de 11 h à 8 h puis de 8 h à 15 h), la valeur absolue moyenne étant de 10 h 30 ;

— vie prénymphe de Juillet à Décembre ; la photopériode est décroissante (de 16 h à 8 h), la valeur absolue moyenne étant de 12 h ;

— vie prénymphe de Juillet à Janvier ; la photopériode est décroissante, puis un tout petit peu croissante (de 16 h à 8 h puis de 8 h à 9 h), la valeur absolue moyenne étant de 11 h 30 ;

— vie prénymphe de Mars à Août ; la photopériode est croissante puis un peu décroissante (de 11 h 30 à 16 h 30 puis de 16 h 30 à 14 h), la valeur absolue moyenne étant de 14 h 30.

Dans les quatre cas énumérés, les descendants entrent en diapause.

c) *Ponte.*

Les parents peuvent pondre en photopériode décroissante : Septembre et Octobre (11 h), Juin (16 h 30), Juillet (16 h), Mars (11 h 30 expérimentalement) ou en photopériode croissante : Février (10 h), Mars (12 h), Avril (13 h 30). Il n'y a pas de différence chez les descendants qui entrent tous en diapause.

Les conditions photopériodiques décrites et auxquelles sont soumis les parents, soit pendant leur croissance larvaire, soit pendant leur vie prénymphe en diapause, soit lors de la ponte, sont très diverses.

La photopériode, en effet, ne varie pas simplement de sens (croissante ou décroissante), mais ses valeurs absolues sont différentes et, sans recouvrir totalement l'échelle des possibilités de variations, elles sont suffisamment diverses pour que l'on puisse penser que la photopériode en général ne joue pas de rôle important sur les parents dans le déterminisme de la diapause de leurs descendants.

La rupture de la diapause.

1°) *Rupture naturelle.*

Parmi les cas étudiés nous avons des diapauses qui sont survenues dans des conditions différentes et qui ont été rompues naturellement, c'est-à-dire sans intervention, à des moments différents, sous des conditions de température et de photopériode différentes.

a) Début de la diapause en Septembre - Octobre : basses photopériodes décroissantes, températures (15°C) décroissantes ; rupture en Avril-Mai : hautes photopériodes croissantes, températures (15°C) croissantes. Photopériode : moyenne durant la diapause : 10 h 30.

b) Début de la diapause en Juillet-Août : hautes photopériodes décroissantes, températures (22°C) assez stables ; rupture en Décembre-Janvier : basses photopériodes décroissantes ou croissantes, températures (18°C) assez stables. Photopériode moyenne pendant la diapause : 12 h.

c) début de la diapause en Février - Mars : moyennes photopériodes croissantes, températures (17°C) en hausse ; rupture en Juillet - Août : hautes photopériodes décroissantes, températures (22°C) stables. Photopériode moyenne pendant la diapause : 14 h.

La rupture naturelle de la diapause semble assez indépendante de la température (15°C, 18°C, 22°C) et de la photopériode (elle a lieu en photopériode croissante comme en photopériode décroissante et sous des valeurs moyennes de la photopériode de 10 h 30, 12 h et 14 h).

Nous avons vu que la mise des larves à l'obscurité ou à un jour de 14 h n'avait aucun effet sur la rupture de la diapause.

De même le froid, qui allonge d'ailleurs la diapause, ne saurait intervenir puisqu'en b) la diapause est rompue sans que la température soit descendue au dessous de 19°C entre Juillet et fin Novembre.

La diapause est donc très résistante à la photopériode et à la température. Nous ne savons pas quel est le facteur qui détermine la reprise de l'activité.

2°) *Rupture expérimentale.*a) *Implantation de cerveaux actifs.*

Nous possédons dans nos élevages deux espèces de Nécrophores : *N. fossor* que nous étudions ici et *N. vespillo* L. qui n'a pas de diapause.

TABLEAU XV.

N°	Type d'expérience	Levée diapause à	Mort à	Moy. D.
93	+ C actif à J 19	J 87		86 j
94	+ C actif à J 19		J 25	
96	+ C actif à J 2		J 4	
97	+ C actif à J 2	J 88		
99	+ C actif à J 2	J 84		
83	+ muscle à J 19	J 152		
95	+ muscle à J 19	J 152		150 j
86	témoin non opéré	J 149		
104	témoin non opéré	J 148		

Les cerveaux actifs sont prélevés sur des larves de stade III en début de prénymphe de *N. vespillo*.

Le cerveau actif de *N. vespillo* rompt la diapause de *N. fossor*.

b) *Implantation de cerveaux de N. fossor* :

Nous savons (CLOUTIER et alt., 1962) que chez *Ostrinia nubilalis* la diapause peut être levée par l'implantation d'un cerveau de larve en diapause. Nous avons voulu examiner s'il en était de même chez *N. fossor*. Nous avons donc implanté à des larves en diapause des cerveaux d'autres larves de même espèce en début de prénymphe.

Dans un certain nombre de cas une grande mortalité, due à un incident technique (qualité de l'eau distillée servant à la préparation du Ringer) a eu lieu. Néanmoins une expérience concluante au moins a pu être réalisée.

TABLEAU XVI.

N°	Type d'expérience	Levée diapause à :	Mort à :	Moy. D.
206	+ C. <i>N. fossor</i> à J 5		j 10	110 j
207	»	J 108		
208	»	J 79		
209	»	J 167		
210	»	J 133		
211	»	J 116		
212	»	J 119		
213	»		j 130	
214	»	J 119		
215	»	J 61		
216	»	J 86		
217	Témoin opéré	J 116		
218	»	J 75		
219	»	J 113		
220	»	J 61		101 j
221	»	J 124		
222	»	J 106		
223	»	J 114		

L'analyse statistique faite au moyen du test t montre qu'il n'y a pas de différence significative.

Chez *N. fossor* la surcharge d'un cerveau supplémentaire frère ne suffit pas à lever la diapause comme chez *Ostrinia nubilalis*.

c) *Implantations d'autres cerveaux* :

Nous avons essayé d'implanter des cerveaux de *Locusta migratoria* et de *Melolontha melolontha*. Beaucoup d'animaux sont morts par suite de l'incident précédent et une autre couvée a été envahie par la moisissure blanche. Seuls quelques animaux ont survécu.

TABLEAU XVII.

N°	Type d'opération	Diapause levée à :
266	+ C <i>Melolontha</i> stade III	J 58
296	+ C <i>Locusta</i> stade II	J 81
300	+ C <i>Locusta</i> stade III	J 33
304	+ C <i>Locusta</i> stade III	J 33

L'implantation de cerveaux actifs étrangers semble rompre la diapause. Des études plus complètes sont en cours.

DISCUSSION.

La diapause de *Necrophorus fossor* répond bien à la définition générale : un arrêt de développement imposé de l'intérieur et qui se maintient de lui-même.

Dans un tel processus physiologique, il y a deux moments particulièrement importants : l'entrée en diapause et la rupture de la diapause.

Ces phénomènes, de même que la diapause sous ses autres aspects, ont été étudiés par de très nombreux auteurs que nous n'avons pas l'intention de citer (voir LEES 1955-56 et ANDREWARTHA 1952).

Il existe par ailleurs, en ce qui concerne la diapause, deux catégories d'insectes ; ceux qui, comme *N. fossor*, ont une diapause à chaque génération et les autres où la diapause n'a lieu qu'à certaines générations et est induite de manière relativement simple par la photopériode, la température, la nourriture, etc...

Des nombreuses études sur le déterminisme de la diapause (voir FUZEAU-BRAESCH, 1961), il ressort que les mécanismes mis en jeu sont très divers : photopériode (*Leptinotarsa*, *Coccinella*, p. ex. pour les Coléoptères), température (*Diataraxia*, *Metatetranychus*), sécheresse (*Austriocetes*), nourriture (*Ephestia*), conditions de vie de la femelle (*Spalangia*), influence des saisons sur la femelle, conditions subies pendant l'embryogenèse de la mère (*Bombyx*)...

Mais il faut remarquer que, bien souvent, ces conditions interviennent sur le pourcentage de diapause, mais non sur le fait absolu de diapause ou de non-diapause.

De plus en plus actuellement, on montre le rôle prépondérant de la photopériode sur l'induction de la diapause.

Chez *Necrophorus fossor* nous avons examiné les possibilités d'action de la photopériode, au sujet du déterminisme de la diapause, sur les larves et sur leurs parents. Certaines élevées au printemps (à des photopériodes croissantes moyennes), d'autres à l'automne (à des photopériodes décroissantes moyennes). Dans les deux cas, la totalité des larves entre en diapause. Le sens de variation de la photopériode est donc sans effet sur le déterminisme de la diapause. Mais nous avons également montré que des larves élevées sous des valeurs de photopériodes absolues élevées (16 h) entraient en diapause de la même manière que des larves élevées sous des valeurs absolues de photopériodes basses (10 h). La valeur absolue de la photopériode n'intervient donc pas dans le déterminisme de la diapause.

Nous sommes toujours restés dans des conditions naturelles, c'est-à-dire des conditions qui peuvent se produire dans la Nature. Dans ces conditions la photopériode, soit par son sens de variation, soit par sa valeur absolue, ne joue aucun rôle au moment de la croissance larvaire et des premiers jours de la vie prénymphe sur le déterminisme de la diapause des individus considérés.

Les parents des larves devant entrer en diapause ont été soumis à des conditions photopériodiques diverses, tant en ce qui concerne les variations de sens que de valeurs absolues. Dans tous les cas, tous les descendants sont entrés en diapause.

Il est donc très peu probable, dans les conditions naturelles, que la photopériode ait un rôle dans l'induction de la diapause.

De plus, il est également peu probable qu'il y ait une action de la température. La diapause semble inhérente à l'espèce et son déclenchement indépendant des conditions extérieures.

**

Pour ce qui est de la durée de la diapause, nous trouvons une interférence très complexe de la photopériode et de la température.

A photopériode constante, les variations de valeurs absolues de la température jouent un rôle sur la durée de la diapause. A l'obscurité totale et à 16°C, les prénymphe ne peuvent compléter leur diapause ; elles meurent à plus de 200 jours. A 20°C, la diapause est rompue après 135 jours. Cependant à 22°C, la plupart des individus meurent à plus de 150 jours.

Avec une photopériode constante de 14 h, la plupart des individus placés à 16°C meurent à plus de 200 jours ; ceux placés à 20°C et à 22°C se nymphosent au bout de 116 jours.

Nous voyons tout d'abord que la lumière n'est pas nécessaire pour que le développement reprenne. Dans de bonnes conditions de température (20°C), les individus placés à l'obscurité ne se nymphosent qu'avec un peu de retard sur ceux placés à 14 h de photopériode (135 contre 116 jours).

Mais si la température n'est pas constante et varie entre 17°C et 23°C, avec une moyenne de 20°C, on constate qu'à l'obscurité la diapause est beaucoup plus longue (224 jours).

Autrement dit, les variations de température, à l'obscurité, pour une température moyenne favorable, allongent la diapause.

A une température fixe de 16°C, les individus à l'obscurité meurent au bout d'une très longue diapause. S'ils sont soumis à une photopériode de 14 h, la plupart meurent néanmoins encore après une très longue diapause. C'est donc qu'à la température fixe de 16°C l'augmentation de photopériode ne suffit pas à elle seule pour compléter la diapause dans de bonnes conditions.

Cependant les individus passant leur diapause à des températures variables de 7°C à 19°C (moyenne 11,6°C, ce qui est bien inférieur à 16°C) se nymphosent au bout de 178 jours. La diapause est longue mais elle se termine.

Les expériences faites en photopériodes et en températures variables peuvent se résumer dans le tableau suivant.

TABLEAU XVIII.

Moyennes photopériodes variables	Moyennes températures variables	Durée diapause
10 h 30	11,6° C	178 j
12 h	21,2° C	145 j
12 h	20° C	158 j
13 h 30	19° C	130 j
14 h	19,2° C	123 j
14 h 40	20° C	145 j

Si nous mettons à part la dernière expérience — ce qui ne saurait se faire — on pourrait conclure à un rapport entre la photopériode moyenne journalière et la durée de la diapause.

Plus vraisemblablement, il existe une relation compliquée qui doit dans la plupart des cas, unir la photopériode, la température et la durée de la diapause. Mais cette relation doit être elle-même susceptible d'être influencée par autre chose, ce qui explique le fait qu'avec une photopériode très favorable (14 h 40) et une bonne température (20°C) on ait une diapause assez longue.

Dans les autres cas, on peut relier la durée de la diapause à la photopériode moyenne en faisant agir — si besoin est — la température ; ainsi pour la troisième expérience du tableau XVIII ce serait la température de 20°C qui produirait une diapause plus longue qu'à la seconde expérience où la température est de 21,2°C.

Si elles jouent un rôle sur la durée de la diapause, la température et la photopériode interviendraient selon des processus complexes

donnant tantôt le plus grand rôle à l'une puis à l'autre suivant les conditions extérieures et agissant, d'après le milieu ambiant, à la fois par leurs valeurs absolues et par leurs variations.

**

L'agent principal de la rupture de la diapause est souvent le froid (WILLIAMS, 1947). Depuis, ceci a été retrouvé chez de nombreux Insectes : *Pyrrhocoris apterus* (POUVREAU, 1963), *Pegomyia betae* et *P. hyoscyami* (MISSONNIER, 1958), *Chrotophila brassicae* (MISSONNIER, 1960), *Mormoniella vitripennis* (SCHNEIDERMAN, 1956), etc...

Cependant, chez *Necrophorus fossor*, la diapause peut très bien se terminer sans que l'individu ait été exposé à de basses températures et, au contraire, l'exposition à de telles températures, allonge la diapause dans des proportions plus ou moins grandes — parfois très importantes — suivant les expériences. CORBET (1956) avait déjà montré que la larve d'*Anax imperator* n'avait pas besoin de passer par les températures d'hiver pour rompre sa diapause. D'autre part HIDAKA avait également observé chez *Luehdorfia japonica* que les températures basses allongeaient la diapause. Si donc, un tel phénomène n'est pas encore très courant dans la bibliographie, il n'est pas exceptionnel.

Le froid étant écarté comme facteur de rupture, on peut envisager la photopériode et la température. Mais ceci ne nous apporte rien non plus. La rupture de la diapause a lieu après 178, 148, 125 jours, quelles que soient les conditions de photopériode et de température avant, pendant et à la fin de la diapause, étant entendu que si la température est trop basse, la diapause est allongée. Les générations successives montrent un raccourcissement dans la durée de la diapause. Il est encore trop tôt pour pouvoir se prononcer valablement sur un tel phénomène.

On peut donc encore noter que la rupture de la diapause a lieu — avec un retard sur les témoins — à l'obscurité totale. Par contre elle est empêchée par une température constante inférieure ou égale à 16°C au cours de la diapause.

L'implantation d'un cerveau actif (de jeune prénymphe) d'une espèce voisine (*N. vespillo*) qui ne présente pas de diapause, rompt la diapause de la prénymphe de *N. fossor*. Cette action entre dans le schéma général de la rupture de la diapause chez les Insectes (WILLIAMS, 1946-52 et d'autres...).

Par contre l'implantation d'un cerveau supplémentaire d'une larve sœur à une larve en diapause ne produit aucune reprise du développement. Comme dans les implantations effectuées par CLOUTIER et coll. (1962), les cerveaux implantés ont été dans de nombreux cas endommagés. Il ne semble donc pas que la « brain barrier », c'est-à-dire la barrière entre les cellules neurosécrétrices du cerveau et le système circulatoire soit en cause dans la rupture de la diapause chez *N. fossor*.

Nous avons pu dans quelques cas rompre la diapause de *N. fossor* par l'implantation de cerveaux de larves de genres différents (*Melolontha*, Coléoptère et *Locusta*, Orthoptère). L'hormone du cerveau induisant la diapause n'est donc pas spécifique.

**

Le processus est le même que chez les autres Insectes. La diapause provient vraisemblablement d'une déficience du cerveau qui est comblée après un certain temps. Mais les conditions extérieures ne semblent pas intervenir dans le déclenchement de la diapause et semblent peu en cause dans sa rupture. La diapause de *Necrophorus fossor* apparaît plutôt comme une manifestation du patrimoine héréditaire de l'espèce.

Abstract.

Experiments and observations has been done on the diapause of the prenymp of *Necrophorus fossor* Er.

The cycle of *N. fossor* is not any more annual in the laboratory conditions, with temperatures varying between 17° and 23°C and with natural photoperiod. The diapause is shorter and the eggs are deposited shortly after the metamorphosis.

All the prenymps of *N. fossor* pass through the diapause. The beginning of the diapause seems to be independant of the temperature and the photopériod to which were exposed the parents, the eggs or the young larvae during the period of growth or during the first days of the prenymp.

The length of the diapause is depending of the photopériod and the temperature in a very complex way. It is significantly prolonged by the low temperatures and obscurity, but different results were obtained when the temperature and the photoperiod were kept constant or variable.

The low temperature has not an important influence on the termination of diapause. This termination can be obtained by the implantation of an active brain of a young prenymp of *N. vespillo* L. or the brain of the larva of cockchafer or locust. The implantation of another brain of a young prenymp of *N. fossor* has no influence.

(Laboratoire de Biologie Générale,
Faculté des Sciences, Strasbourg).

BIBLIOGRAPHIE.

- ANDREWARTHA (M. G.), 1952. — Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev.*, 27, 50-107.
CLOUTIER (E. J.), BECK (S. D.), Mc LEOD (D. G. R.), SILHACEK (D. L.), 1962. — Neural transplants and insect diapause. *Nature*, 195, 1222-24.
CORBET (P. S.), 1956. — Environmental factors influencing the induction and termination of diapause in the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata ; Aeschnidae). *J. Exp. Biol.*, 33, 1-14.

- FUZEAU-BRAESCH (S.), 1961. — Les déterminismes de la diapause chez les Insectes. *Ann. Biol.*, 37, 43-69.
- HIDAKA (T.). — Communication personnelle.
- LEES (A. D.), 1955. — The physiology of diapause in arthropods. Camb. Monogr. exp. Biol. n° 4, 151 p. Cambridge Univ. Pr.
- LEES (A. D.), 1956. — The physiology and biochemistry of diapause. *Ann. Rev. Entomol.*, 1, 1-16.
- MISSENIER (J.), 1958. — Contribution à l'étude de la diapause de *Pegomyia betae* Curt. et de *P. hyoscyami* Panz. (Diptères Muscidae). *C. R. Acad. Sc.*, 247, 1673-75.
- MISSENIER (J.), 1960. — Contribution à l'étude du cycle biologique et de la diapause de *Chrotophila brassicae* Bouche (Diptera, Muscidae). *C. R. Acad. Sc.*, 251, 143-45.
- POUVREAU (A.), 1963. — Cycle biologique et interprétation de l'arrêt de développement chez *Pyrrhocoris apterus* L. (Hétéroptère, Gymnocérate). *Bull. Soc. Zool. France*, 88, 180-196.
- PŪKOWSKI (E.), 1933. — Okologische Untersuchungen an *Necrophorus F.* *Zeit. Morph. Okol. Tiere*, 27, 518-586.
- ROUSSEL (J.-P.), 1964. — Le développement larvaire de *Necrophorus fossor* Er. *Bull. Soc. Zool. France*, 89, 111-117.
- WILLIAMS (C. M.), 1946. — Physiology of insect diapause I. *Biol. Bull.*, 90, 234-243.
- WILLIAMS (C. M.), 1947. — Physiology of insect diapause II. *Biol. Bull.*, 93, 89-98.
- WILLIAMS (C. M.), 1952. — Physiology of insect diapause IV. *Biol. Bull.*, 103, 120-138.
-