

Zeitschrift:	Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society
Herausgeber:	Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band:	42 (1969)
Heft:	4
Artikel:	Contribution à la biologie de la Cécidomyie du pois <i>Contarinia pisi</i> Winn. (Diptera, Cecidomyiidae) avec étude particulière du phénomène de la diapause
Autor:	Vallotton, Roland
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-401597

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 18.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Contribution à la biologie
de la Cécidomyie du pois *Contarinia pisi* WINN.
(*Diptera, Cecidomyiidae*) avec étude particulière
du phénomène de la diapause

par

ROLAND VALLOTTON
ingénieur agronome dipl. EPF

	Page
1. INTRODUCTION	242
2. QUELQUES PARTICULARITÉS DE LA BIOLOGIE DE L'INSECTE	244
2.1 La vie de l'adulte	244
2.1.1 Emergence des adultes, accouplement, longévité	244
2.1.2 Le phénomène de la monogénie	245
2.1.3 Relation entre la taille des larves et le sexe	248
2.2 La galle	249
2.2.1 Signification biologique de la galle	249
2.2.2 Conditions de vie dans la galle	249
2.2.3 Le nombre de larves habitant la galle et son estimation	249
2.3 La monophagie de <i>C. pisi</i>	250
3. LE SOL ET SA SIGNIFICATION POUR L'INSECTE	250
3.1 Le comportement de la larve dans le sol	250
3.2 La diapause annuelle et pluri-annuelle des larves de <i>C. pisi</i>	252
3.3 La rupture de la diapause en conditions naturelles	254
3.4 La quiescence printanière des larves de <i>C. pisi</i> et l'abandon des cocons sphériques	255
3.5 La réduction des populations pendant l'hivernation dans le sol	257
3.6 Etude de la mortalité de <i>C. pisi</i> au cours des différentes phases de son cycle évolutif	258
4. L'INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR LA DIAPAUSE DES LARVES DE <i>CONTARINIA PISI</i>	260
4.1 La prise des échantillons dans la nature	260
4.2 La température et son incidence sur le taux de diapause	261

	Page
4.2.1 Incidence de la diapause chez les larves élevées à diverses températures à partir de la sortie des galles	261
a) Lots prélevés dans une population larvaire hétérogène	
b) Larves en provenance d'une seule galle	
4.2.2 La quiescence chez les larves de <i>C. pisi</i>	266
a) Le cas des larves de <i>C. pisi</i> élevées à 13°C et la quiescence dans les cocons sphériques	
b) Le cas des larves exposées à 2°C pendant une période de durée variable	
c) Quiescence des larves dans les cocons ovoïdes	
4.2.3 Chocs thermiques et rupture de diapause.	269
4.2.4 Conservation de l'état de diapause à haute température.	270
4.2.5 Importance du froid comme facteur d'élimination de la diapause	271
4.3 L'humidité et son action	273
4.3.1 Proportion de cocons sphériques et ovoïdes en sol à faible humidité	273
4.3.2 Quiescence des larves de <i>C. pisi</i> en cocons sphériques	275
4.3.3 Le rôle de l'humidité du sol chez les larves en phase de postdiapause	275
4.4 La photopériode et son action sur l'induction de la diapause chez les larves de <i>C. pisi</i>	276
4.4.1 Pénétration de la lumière dans les gousses et conditions d'expérimentation en chambres climatisées	277
4.4.2 Le rôle de la photopériode dans l'induction de la diapause chez les Cécidomyies	277
5. CONCLUSIONS	282
6. RÉSUMÉ — ZUSAMMENFASSUNG — SUMMARY	288
7. BIBLIOGRAPHIE	292

1. INTRODUCTION

La Cécidomyie des fleurs du Pois, *Contarinia pisi* WINN. est, avec la Tordeuse des gousses, *Laspeyresia nigricana* F., le ravageur le plus important des cultures commerciales de Pois. *C. pisi* est connue en Angleterre, France, Belgique, Hollande, Danemark, Norvège, Suède, Finlande, Allemagne et Tchécoslovaquie (GEISSLER, 1966.)

L'insecte évolue dans la règle en deux générations, la deuxième étant généralement partielle (GEISSLER, *l. c.*). Du point de vue économique, la première génération est la plus dangereuse, car elle peut provoquer des pertes de rendement importantes. Dans les cultures commerciales de Suisse orientale, des pertes de l'ordre de 30 % ont été observées dans certains champs en 1964 et 1965, alors qu'en Hollande des dégâts supérieurs à 50 % de la récolte ont été relevés.

La nuisibilité de l'insecte ne s'exprime pas seulement sous forme d'une diminution de la récolte, mais encore par le fait que dans les champs fortement attaqués les gousses mûrissent de façon irrégulière, ce qui rend la récolte plus difficile. D'autre part, il y a risque, par l'intensification de la culture du pois, de contaminer progressivement et de façon permanente les régions productrices de pois de conserve (GEISSLER, *l. c.*).

En Suisse, l'insecte s'est tout d'abord manifesté par ses dégâts dès 1930 dans le Rheintal saint-gallois, où, conjointement avec le Thrips du pois (*Kakothrips robustus* UZEL), il a fait l'objet de recherches biologiques de la part de KUTTER (1934).

L'introduction et l'extension des cultures de pois de conserves dans le canton de Thurgovie dès 1947 favorisèrent la multiplication de ce ravageur, dont les dégâts devaient s'y révéler alarmants dès le début de la seconde moitié de ce siècle.

A la demande de l'Association des fabricants de conserves, des recherches furent entreprises sous le patronage de la Section de protection des plantes (Dr W. Meier) de la Station fédérale d'essais agricoles à Zurich/Reckenholz, à laquelle l'Institut d'entomologie de l'EPF a prêté sa collaboration dès 1962 (BOLLINGER, 1968).

Parallèlement aux études poursuivies en Suisse durant la dernière décennie, *C. pisi* a fait l'objet de recherches systématiques dans les conditions de la nature en Allemagne par GEISSLER (1966).

Les problèmes relevant de la morphologie, de la biologie, de l'écologie et de la lutte chimique sont traités par les auteurs précités, auxquels nous renvoyons le lecteur.

Quelques points particuliers de la biologie de l'insecte restaient toutefois obscurs, en particulier celui de la diapause, qui affecte les larves à la fin de leur développement et peut se manifester aussi bien chez celles de première que de seconde génération.

Le niveau des infestations dépendant en grande partie de l'importance des populations hivernantes soumises à cette diapause larvaire, il est apparu utile de s'attacher à l'étude des facteurs du milieu pouvant intervenir dans son induction ou dans son élimination. Cette étude, qui nous a été proposée comme thème de notre travail de thèse, est basée sur des recherches poursuivies de 1965 à 1968. Elle s'est heurtée à passablement de difficultés liées à un ensemble de particularités de cet insecte, qui n'est pas de manipulation facile.

L'adulte, très petit, est d'une grande fragilité, et sa vie de courte durée. L'ouverture du bouton floral et de la cécidie où se développent les larves compromet définitivement la survie de ces dernières. Bien que l'espèce évolue en deux générations, seule la première permet l'expérimentation en plein champ.

Jusqu'à maintenant, l'espèce ne pouvait être manipulée qu'à partir du stade de larve à son complet développement, après qu'elle ait quitté la galle. Il eût été intéressant pour cette étude de pouvoir éléver l'espèce

sous des conditions contrôlées à partir des adultes, mais les nombreux essais entrepris dans ce sens, en cages d'élevage ou en chambres climatisées, en faisant varier la densité des adultes et les conditions de milieu (température, lumière, humidité relative), ont été des échecs qui n'ont conduit qu'à la production de quelques larves inutilisables. C'est alors qu'on a tenté une autre technique d'élevage par infestation artificielle de gousses, qui s'est avérée d'emblée très favorable. Mais du fait qu'elle n'a été réalisée qu'assez tardivement, le programme d'expérimentation en a quelque peu souffert. Néanmoins, on peut espérer que les résultats de cette étude permettront de stimuler les recherches visant à une plus complète connaissance biologique et écologique de cet insecte.

Cette étude a été réalisée à l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, à Zurich, dans le cadre des recherches entreprises par la Station fédérale d'essais agricoles à Zurich/Reckenholz sur les ravageurs du Pois en Suisse orientale.

L'auteur exprime sa reconnaissance particulière à MM. les professeurs Dr P. Bovey et Dr V. Delucchi, ainsi qu'à M. le Dr W. Meier, entomologiste à la Station fédérale précitée, pour l'intérêt qu'ils ont porté à ces recherches et l'aide qu'il a trouvée auprès d'eux. Il remercie également M. le professeur Dr A. Linder de l'appui qu'il lui a prêté pour l'analyse statistique des résultats, M. le Dr B. Primault, de l'Institut fédéral de météorologie, pour les conseils prodigues, et M. H. Bamert, ingénieur agronome à Eschenz (SH), qui lui a facilité la mise en place des essais en plein champ.

Le matériel nécessaire a été récolté dans les champs d'essais de la Fabrique HERO, à Frauenfeld, et l'auteur exprime sa gratitude à la Direction pour les facilités accordées ainsi qu'à l'Association des fabricants de conserves pour le généreux appui financier qui a grandement aidé à la réalisation de ces recherches.

2. QUELQUES PARTICULARITÉS DE LA BIOLOGIE DE L'INSECTE

2.1 La vie de l'adulte

2.1.1 Apparition des adultes, accouplement, longévité

C'est un fait connu chez plusieurs Cécidomyies que les éclosions des adultes obéissent à un rythme différent suivant le sexe.

BAIER (1963) chez *Halpodiplosis equestris* WAGNER, et STREBLER (1968) chez *Contarinia medicaginis* KIEFFER ont montré que les maximums d'éclosion se situent pour les femelles entre 4 et 6 heures, au moment où la température journalière est la plus basse et l'hygrométrie la plus élevée, pour les mâles entre 16 et 18 heures, ce qui correspond à une période d'hygrométrie minimum et à la fin de la période de température maximum.

Un tel décalage du rythme des émergences, qui semble exister chez *C. pisi*, conditionne l'apparition des adultes sous les conditions les plus favorables à la survie de chacun des deux sexes, dont les exigences sont différentes. Alors que les mâles, peu mobiles, se tiennent près du sol sous la végétation, dans un milieu à forte hygrométrie, les femelles vivent de préférence sur les plantes et se déplacent assez fréquemment.

L'accouplement s'effectue immédiatement après la sortie des femelles ou à proximité immédiate des lieux d'éclosion de ces dernières. Sa durée ne dépasse généralement pas une minute. Il est de 15 à 30 secondes chez *C. medicaginis* et n'a lieu qu'une fois, même lorsque la femelle est isolée avec de nombreux mâles (STREBLER, 1968). Cependant, la femelle de *Anjeerodiplosis peshawarensis* MANI accepte, après une première copulation, des mâles surnuméraires (SRIVASTATA & AGARWAL, 1966). C'est aussi le cas des femelles de *Dasyneura gentneri* PRITCHARD (BISHOP, 1954). Malgré des essais répétés, il n'a pas été possible de constater chez *C. pisi* l'existence de plusieurs accouplements.

La longévité des adultes de Cécidomyies est dans la règle très brève. Elle est de l'ordre de deux jours chez *C. pisi* (GEISSLER, 1966 ; BOLLINGER, 1968), d'un jour chez les mâles et de deux (en moyenne) chez les femelles de *C. medicaginis* (STREBLER, 1968), de 12 heures chez les mâles et de 24 heures chez les femelles de *Contarinia sorghicola* COQUILLET (PARODI, 1968).

2.1.2 Le phénomène de la monogénie

Les femelles normalement fécondées de certaines espèces de Cécidomyies sont monogéniques, c'est-à-dire qu'elles engendrent des descendances unisexuées (BARNES, 1931, 1948, 1950 ; STOKES, 1953). Cette particularité a été observée dans les genres *Rhabdophaga* (cinq espèces), *Thomasiniana* (trois espèces), *Contarinia* (deux espèces), ainsi que chez *Helicomya saliciperda* DUFOUR. La monogénie se manifeste également chez certaines espèces de *Sciara* (Dipt. *Sciaridae*) (METZ, 1929, 1938 ; REYNOLD, 1938 ; CROUSE, 1943, 1960 a, 1960 b) et chez quelques *Calliphorinae* (Dipt. *Calliphoridae*) (ULLERICH, 1962).

Le mécanisme de détermination sexuelle, dans ces cas de monogénie, repose sur un processus particulier d'élimination chromosomique qui a été bien étudié chez *Sciara* par METZ (*l. c.*) et chez les *Calliphorinae* par ULLERICH (*l. c.*). On sait encore peu de choses en ce qui concerne les Cécidomyies. La technique d'élevage par infestation artificielle dans les gousses serait de nature à en faciliter l'étude chez *C. pisi*.

BARNES et ARNOLD (1960) ont suggéré que la monogénie pourrait exister chez *C. pisi*. De nombreux élevages de larves de *C. pisi* provenant d'une seule galle laissaient présumer de l'existence de la monogénie chez cette espèce, mais ce type d'élevage ne permettait pas d'en apporter la preuve formelle. En effet, il n'y a jamais certitude absolue que la

population larvaire d'une galle provienne d'une seule mère, même si les adultes qui éclosent sont tous de même sexe. Un test statistique confirme cette hypothèse (tableau 1).

TABLEAU 1

Elevages à partir de deux paquets d'œufs en provenance d'un même bouton floral (infestations artificielles).

Emergences observées	Fréquences observées	Fréquence théorique	χ^2 calc.
100 % de femelles	10	8,62	0,217
bisexuée	8	5,75	0,880
100 % de mâles	5	8,62	1,551
	23	23	2,607

$\chi^2_{\text{table}} = 5,991$

$p = 0,05$

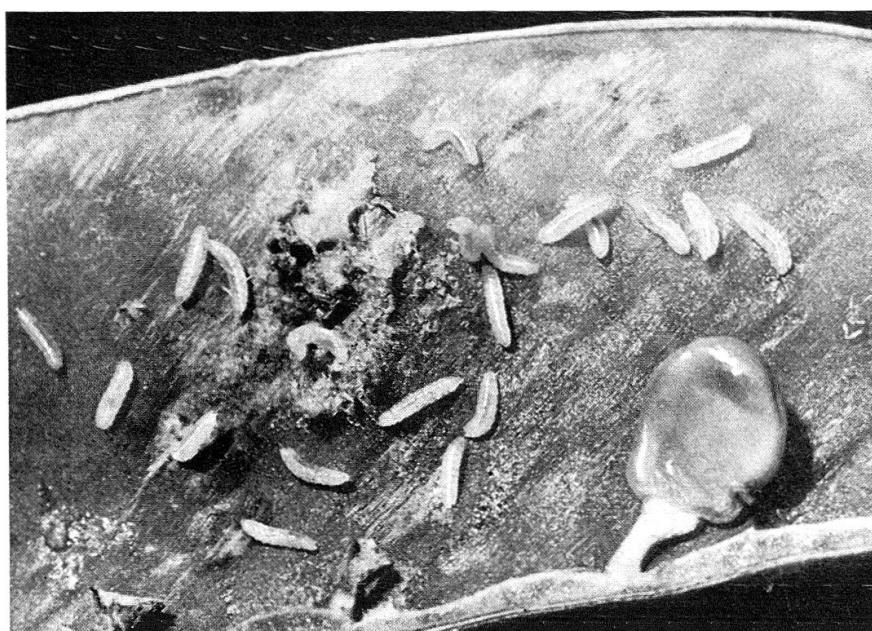


Fig. 1. — Larves de *C. pisi* à complet développement dans une gousse infestée artificiellement (gros. 4×).

Photo Peter Altwegg.

La mise au point toute récente d'une technique d'élevage artificiel de *C. pisi* dans les gousses de pois (VALLOTTON, 1969), à partir de paquets d'œufs prélevés dans les boutons et issus sûrement d'une même femelle, a permis de surmonter sans peine cette difficulté. Les œufs, prélevés dans les boutons au moyen d'une fine pincette, sont introduits dans la gousse au travers d'une petite fenêtre pratiquée dans sa paroi, et refermée aussitôt après, la tige de la gousse étant ensuite trempée dans l'eau. Après éclosion des œufs, les larves se développent tout à fait normalement dans la gousse, sans mortalité appréciable (fig. 1, 2, 3).

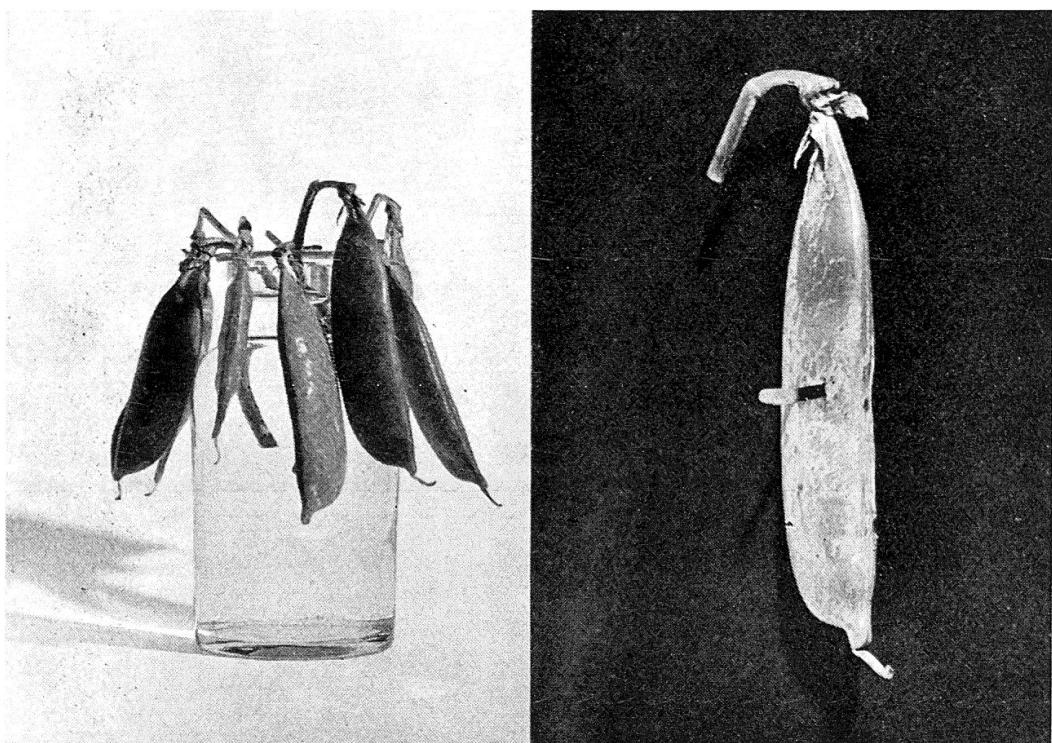


Fig. 2. — Dispositif d'élevage de *C. pisi* sur gousses.
 Fig. 3. — Gousse aménagée pour l'introduction des œufs de *C. pisi*.

Photo Peter Altwegg.

Les résultats de 10 élevages pratiqués de la sorte sont reproduits dans le tableau 2. Ils sont particulièrement éloquents, le taux de diapause ayant été insignifiant, l'action des parasites et la mortalité nulles. Ces dix élevages ont donné 10 familles monogéniques, soit 5 femelles et 5 mâles.

En l'absence de cette intéressante technique, la preuve ultime ne pourrait être fournie que par élevage à partir des adultes, lequel, très difficile, ne paraît pas avoir été réalisé avec succès jusqu'à maintenant chez *C. pisi*.

Chez quelques espèces de Cécidomyies, la monogénie n'est pas absolue, en ce sens qu'elle ne caractérise pas toutes les femelles d'une

TABLEAU 2

Essais concernant l'existence de familles unisexuées (monogénie) chez C. pisi (technique des infestations artificielles en gousse à partir d'un paquet d'œufs).

Nombre de larves dans la famille	Emergences		Diapause
	Famille mâle	Famille femelle	
10	10	0	0
21	21	0	0
21	20	0	1
53	52	0	1
29	29	0	0
16	0	16	0
14	0	14	0
13	0	13	0
21	0	20	1
30	0	30	0

population. Chez *Mayetola destructor* SAY, par exemple, la majorité des femelles livre une descendance unisexuée, tandis qu'une minorité engendre des familles bisexuées, avec prépondérance de l'un des sexes (PAINTER, 1930).

Dans les populations naturelles de nombreuses Cécidomyies phytophages, on constate systématiquement une supériorité en nombre des femelles sur les mâles (BARNES, 1946; WHITE, 1950; BUHL, 1960; GUPPY, 1961; STREBLER, 1968). Chez *C. pisi*, le taux sexuel, calculé sur une population d'environ 2000 individus provenant des première et deuxième générations, indique une légère prépondérance du sexe femelle (0,56).

2.1.3 Relation entre la taille des larves et le sexe

STREBLER (1968) a étudié cette relation de façon systématique chez *C. medicaginis*. Les populations larvaires ont été divisées en quatre classes, suivant la longueur des larves. Les individus larvaires les plus petits fournissent une majorité de mâles, alors que les plus grandes larves livrent toujours un fort excédent de femelles.

Chez *C. pisi*, la taille des larves n'a pas été prise systématiquement en considération. On connaît, d'après GEISSLER (1966), que la longueur moyenne des larves de *C. pisi* est de $2,43 \pm 0,31$ mm. (750 individus mesurés). L'élevage de deux séries de petites larves (100 individus de 1,3-1,8 mm.) fournit une indication allant dans le sens des observations de STREBLER (*l. c.*).

2.2 La galle

2.2.1 Signification biologique de la galle

La vie larvaire de *C. pisi* comprend deux phases fort différentes : la vie larvaire active dans la galle florale et la vie larvaire latente dans le sol.

La vie larvaire dans la galle représente, dans l'existence de l'insecte, la seule période durant laquelle il se nourrit. Cette période dure de 12 à 15 jours, selon les conditions climatiques de l'année.

Les réserves accumulées lors de cette brève phase d'alimentation assurent tout d'abord la survie de la larve en diapause, cette dernière pouvant se prolonger durant plusieurs années. La nympha et l'adulte qui ne s'alimente pas vivent entièrement aux dépens de ces réserves larvaires.

BAIER (1963) a montré que la fécondité des femelles est étroitement liée à la taille des larves. La phase larvaire active a par conséquent une influence prépondérante sur le taux de multiplication de l'espèce.

2.2.2 Conditions de vie dans la galle

La galle étant close hermétiquement, on peut admettre que l'humidité relative y varie très peu. Les larves, pendant leur développement, vivent en fait dans un bain d'eau d'excitation.

L'action du soleil provoque un réchauffement extraordinaire à l'intérieur de la galle. STREBLER (1968) a constaté, par température ambiante d'au moins 20°C, que la température dans la galle est toujours de quelques degrés centigrades plus élevée. Pour 30°C ambiant, elle atteindrait 38°C. Par forte insolite, il y aurait un déplacement des larves vers la face de la galle non exposée au soleil. Il semble ainsi exister un mécanisme d'autorégulation se traduisant par un comportement particulier des larves lorsque la température dans la galle dépasse un certain seuil.

Les parois de la galle constituent un filtre puissant, ne laissant passer qu'une très faible partie de la lumière incidente (voir 4.4.1). D'autre part, seule une partie des ondes lumineuses du spectre est capable de traverser les couches cellulaires composant la paroi d'une galle ou d'une gousse.

2.2.3 Le nombre de larves habitant la galle et son estimation

La grosseur de la galle sur *Pisum sativum* L. ne laisse en rien présager du nombre des larves qui l'habitent. Des observations répétées dans une parcelle d'essais, comprenant plus de trente variétés diverses de Pois, indiquent que la grosseur de la galle paraît surtout dépendre de la variété infestée. Chez *Medicago sativa* L., les dimensions de la galle seraient par contre en corrélation positive avec le nombre des larves qui l'infestent (STREBLER, 1968).

L'importance des populations de Cécidomyies est estimée généralement à partir des larves. Dans le but d'obtenir des données représentatives sur le nombre de larves dans les galles, on a prélevé ces dernières dans les quinze jours suivant la période de vol maximum de *C. pisi*. Le tableau 3 reproduit les résultats obtenus à partir d'un échantillon de 80 galles.

TABLEAU 3

Nombre de larves dans les galles florales de Pisum sativum L.

Nombre de larves par galle	Fréquence en %	Somme des fréquences
1-10	20,0	20,0
11-20	25,0	45,0
21-30	32,5	77,5
31-40	16,3	93,8
41-50	3,8	97,6
51-60	1,2	98,8
61-70	1,2	100,0

2.3 La monophagie de *C. pisi*

Pisum sativum L. est la seule espèce hôte connue de *C. pisi* (BARNES, 1946). Les différents essais conduits par BOLLINGER (1968) sur diverses Légumineuses cultivées et spontanées voisines du Pois ont donné des résultats négatifs.

BARNES (*l. c.*) signale toutefois la présence de l'inquilin *Clinodiplosis pisicola* BARNES sur *Lathyrus odoratus L.* Comme cette inquilin est associée, dans la galle sur *Pisum*, aux larves de *C. pisi*, on pourrait déduire que cette dernière est aussi inféodée à *L. odoratus*. Cette hypothèse semble être confirmée par des essais de laboratoire. En effet, il a été possible d'entreprendre un élevage sur divers *Lathyrus* à partir d'infestations artificielles (VALLOTTON, 1969).

3. LE SOL ET SA SIGNIFICATION POUR L'INSECTE

3.1 Le comportement de la larve dans le sol

Dès leur passage dans un sol normalement humidifié, les larves de *C. pisi* entreprennent la construction de deux types de cocon, différents quant à leur forme et leur signification biologique. Dans la nature ou en laboratoire, cette construction exige un à deux jours.

Un premier type de cocon, dit « cocon sphérique », a la forme d'une sphère, aplatie à ses deux pôles, d'environ 1,5 mm. de diamètre ; il renferme une larve recourbée en fer à cheval.

Un second type de cocon, dit «cocon ovoïde», long de 3 mm. environ, possède une forme allongée et ovale. Il est tissé de façon moins dense que le cocon sphérique et la larve s'y présente en extension complète.

L'existence de ces deux types de cocons est connue depuis 1954 chez *C. pisi* (GEISSLER, 1966). Elle a été constatée chez d'autres espèces, telles que *C. medicaginis* (COUTIN, 1962; SOLINAS, 1964; STREBLER, 1968), *C. nasturtii* (READSHAW, 1966), *Contarinia tritici* KIRBY et *Sitodiplosis mosellana* GEHIN (WAEDER, 1959).

Les deux types de cocons sont, dans le sol, recouverts de petites particules terreuses (fig. 4), ce qui en rend l'observation difficile. Ils ont une signification biologique différente. Les larves entrant en diapause tissent un cocon sphérique dans lequel elles se maintiennent en quiescence au printemps après la rupture de la diapause, jusqu'à ce que se manifestent les conditions de température propres à assurer la reprise du développement.

Par contre, les larves à développement direct tissent un cocon ovoïde dans lequel s'effectue la nymphose.

La signification biologique de ces deux types de cocons a été reconnue par READSHAW (l. c.) chez *C. nasturtii*. Au printemps, la larve ayant terminé sa diapause et sa quiescence printanière abandonne le cocon sphérique et migre vers la surface du sol, où elle construit un cocon ovoïde dans lequel s'effectue la nymphose. La nymphe quitte ensuite le cocon ovoïde pour se frayer un passage jusqu'à la surface du sol, où l'éclosion de l'adulte a lieu.

A chaque génération, un pourcentage de larves plus ou moins important entre en diapause et construit par conséquent un cocon sphérique hivernant. Le comportement des larves dans le sol peut être ainsi schématisé de la façon suivante (fig. 5).

D'après des observations en terrariums, les larves de *C. pisi*, à l'instar de celles de *C. medicaginis* (STREBLER, 1968), peuvent tisser

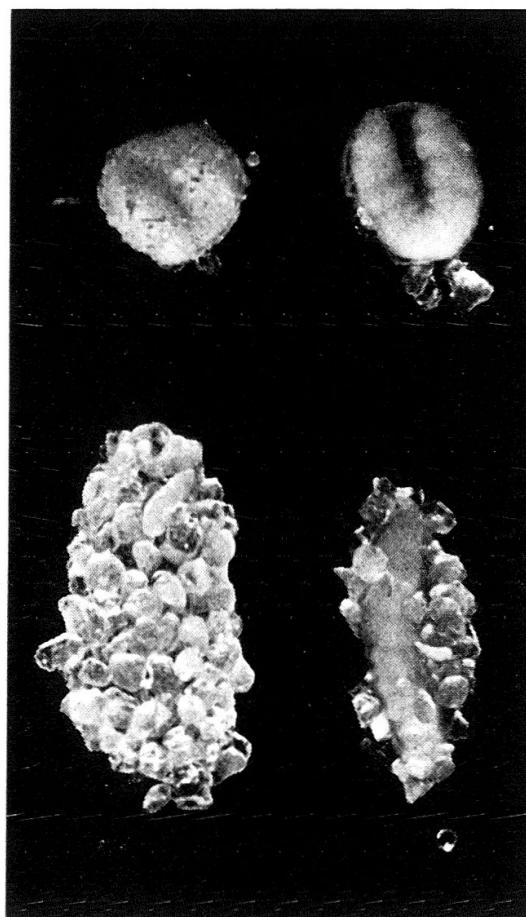


Fig. 4. — Les cocons sphériques et ovoïdes de *C. pisi* (gros. 15×).

Photo Peter Altweig.

plusieurs cocons sphériques avant d'entrer en diapause, lesquels ne sont parfois que des ébauches.

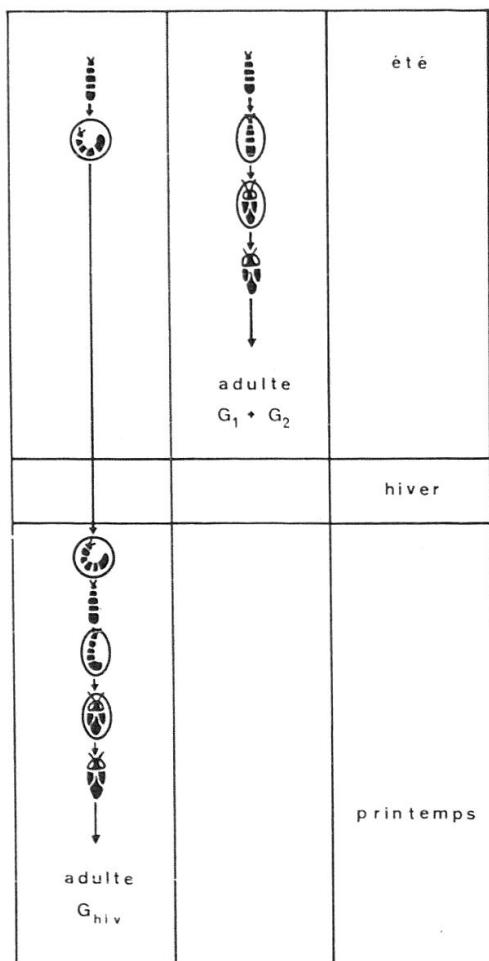


Fig. 5. — Cycle de développement des larves de *C. pisi* après leur passage dans le sol.

Légende :

- ▀ larve à complet développement
- ▀ larve en diapause ou en quiescence en cocon sphérique
- ▀ larve en cocon ovoïde avant la nymphose
- ▀ nymphes en cocon ovoïde
- ▀ nymphes libres dans le sol

Extraites expérimentalement de leur cocon sphérique, les larves en diapause en reconstruisent un nouveau, avec une mortalité d'environ 15 %.

Les larves à développement direct tissent par contre immédiatement un cocon ovoïde, à l'intérieur duquel s'effectue la nymphose. WAEDE (1959) a constaté chez *C. tritici* que la même larve peut construire jusqu'à sept cocons ovoïdes lorsqu'elle est privée artificiellement, la mortalité larvaire augmentant avec le nombre des tissages.

3.2 La diapause annuelle et pluri-annuelle des larves de *C. pisi*

Dans l'ensemble de son aire, *C. pisi* évolue normalement en deux générations, la seconde étant presque toujours partielle.

Le vol des adultes issus de la population hivernante (premier vol) est de beaucoup le plus important du point de vue économique, car les

possibilités de développement de la descendance des adultes de la première génération (second vol) sont très limitées dans les cultures de Pois de conserves.

Dans les conditions très particulières des champs d'essais, à semis échelonnés, une faible troisième génération partielle peut se produire, qui reste sans importance économique. En effet, les champs de Pois cultivés à des fins commerciales sont, sans exception, récoltés en juillet, au cours du développement de la seconde génération. De ce fait, les chances de multiplication d'une troisième génération sont pratiquement nulles, les adultes éclos restant sans descendance.

Une diapause, qui s'installe à la fin du développement larvaire, concerne déjà les populations de la première génération dans une proportion qui peut atteindre 50 % ; elle affecte la presque totalité des larves de seconde génération, normalement plus de 90 % (fig. 6).

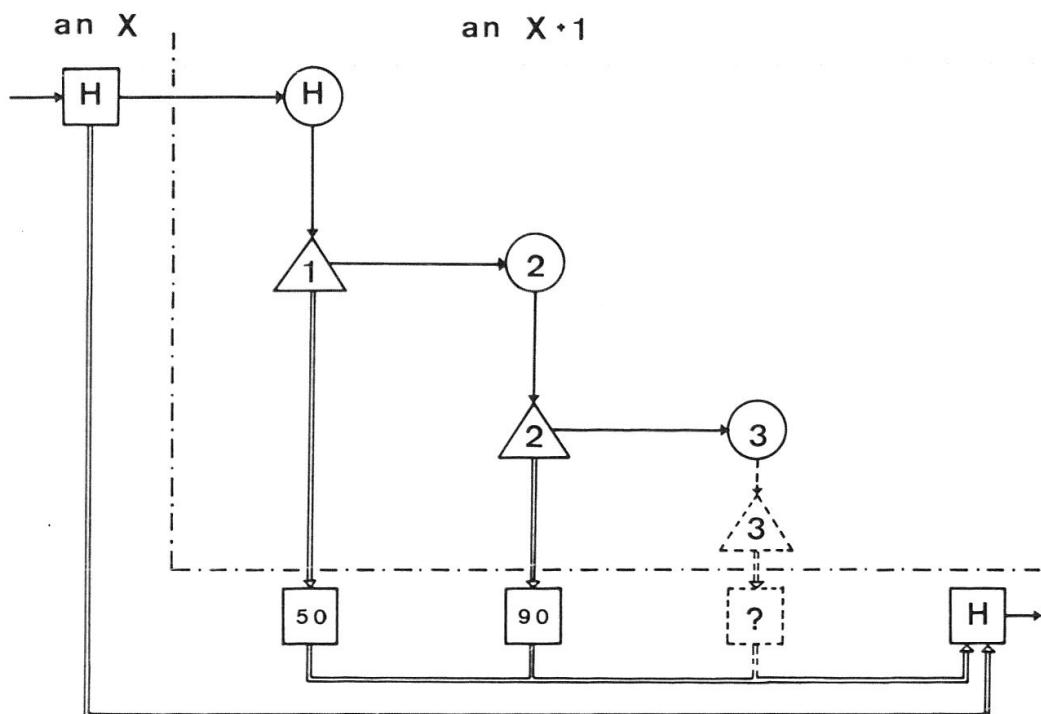


Fig. 6. — Cycle de développement de *C. pisi*.
 □ individus en diapause ; △ générations ; ○ vol des adultes ; H générations hivernantes ;
 1, 2, 3 première, deuxième, troisième générations.

Cet état de diapause n'est nullement influencé durant l'été par les facteurs abiotiques ; son élimination implique une exposition d'une certaine durée au froid, laquelle est normalement réalisée durant le premier hiver, une faible proportion d'individus pouvant demeurer en diapause durant une ou plusieurs années supplémentaires.

L'existence d'une diapause pluri-annuelle caractérise le développement de beaucoup d'espèces de Cécidomyies phytophages, aussi bien

univoltines, comme *C. pyrivora* RILEY et *C. pruniflorum* COUTIN & RAMBIER (COUTIN, 1959), *C. oregonensis* FOOTE (HEDLIN, 1961), *H. equestrus* (BAIER, 1963) que polyvoltines, telles que *C. nasturtii* (READSHAW, 1966), *C. tritici* (BARNES, 1952 ; SPEYER & WAEDE, 1956), *C. medicaginis* (STREBLER, 1968) et *Dasyneura brassicae* WINNERTZ (BUHL, 1960). Le cas le plus typique est offert par *S. mosellana*, chez qui la diapause peut se prolonger jusqu'à douze ans chez certains individus (BARNES, 1952 ; COUTIN et al., 1954). Cette diapause pluri-annuelle est connue chez *C. pisi* depuis 1954 (GEISSLER, 1966). Selon cet auteur, elle peut s'échelonner durant trois années consécutives, mais la diapause prolongée n'affecte qu'une faible proportion de la population. Ainsi, sur une population de 2470 cocons au mètre carré, 55, soit 2,2 %, ont livré l'adulte après une double hibernation et 15 cocons, soit 0,6 %, après une triple hibernation, ces proportions pouvant varier dans certaines limites d'une année à l'autre. Ainsi BEVAN & UNCLLES (1958) précisent que 37 % de la population hivernante de *C. pisi* reste en diapause pendant un hiver supplémentaire.

Mais quelle que soit la durée de la diapause, tous les adultes émergent au printemps à la même époque, ainsi que l'a mis en évidence COUTIN (1959), chez *C. pruniflorum* et *C. pyrivora*.

Les facteurs qui retardent la nymphose des larves de *C. pisi* agissent de façon similaire sur leurs hyménoptères endoparasites. La durée de la diapause de l'hôte conditionne ainsi celle du parasite. L'éclosion des parasites adultes se trouve ainsi synchronisée avec le stade d'infestation de l'hôte de la même façon que celle des adultes de *C. pisi* coïncide avec le stade phénologique sensible de la plante hôte.

3.3 La rupture de la diapause en conditions naturelles

Les larves en diapause de *C. pisi* n'ayant subi aucune période froide (par exemple 7°C) restent indéfiniment en cet état.

Par conséquent, le froid représente un facteur important dans l'élimination de cette dernière. Sous nos latitudes, les basses températures hivernales suffisent généralement, par leur action réactivante, à assurer l'élimination de la diapause chez la majorité des individus hivernants.

La période froide, utilisée en laboratoire pour éliminer la diapause, trouve son équivalent dans la nature pendant les mois de novembre à février (tableau 4).

Sous nos climats, la diapause est éliminée dans le courant du mois de février. Cela ressort clairement du fait que des larves hivernées sous des conditions naturelles et transportées en laboratoire au début de mars, à la température de 20°C, abandonnent tout de suite les cocons sphériques, sans passer par un état de quiescence.

Chez *C. medicaginis*, la fin de la période de diapause se situe entre janvier et mars (COUTIN, 1962 ; STREBLER, 1968).

TABLEAU 4

Moyennes mensuelles (Moy.) des températures (°C) mesurées journallement dans le sol à 5 cm. de profondeur, avec indication de la moyenne journalière la plus haute (Max.) et de la moyenne journalière la plus basse (Min.) (Institut suisse de météorologie, Zurich)

Mois	1963-1964			1964-1965			1965-1966		
	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
Novembre	8,2	9,9	5,1	7,0	9,3	4,2	5,7	9,6	2,2
Décembre	1,6	4,9	-0,4	2,9	3,9	2,0	3,0	5,1	1,4
Janvier	-0,1	0	-0,8	1,6	4,5	0,5	0,9	4,4	-0,5
Février	1,9	6,5	-0,1	0,9	4,4	0,1	5,2	7,0	3,4

Chez *C. nasturtii*, où READSHAW (1966) a également démontré la nécessité d'un passage au froid dans l'élimination de la diapause, les conditions paraissent correspondre à celles de *C. pisi*.

3.4 La quiescence printanière des larves de *C. pisi* et l'abandon des cocons sphériques

Bien que la diapause soit déjà rompue, les températures des mois de mars et avril sont encore trop basses pour permettre la nymphose des larves de *C. pisi*. Ces dernières restent en quiescence dans le cocon sphérique jusqu'à ce que la température, combinée à une humidité suffisante, permette à l'insecte de poursuivre son développement. STREBLER (1968) fait part de remarques identiques chez *C. medicaginis*. La quiescence de *C. pisi* prend fin à partir du moment où les températures moyennes journalières du sol à un profondeur de 5 cm. atteignent la valeur de 13°C (GEISSLER, 1966).

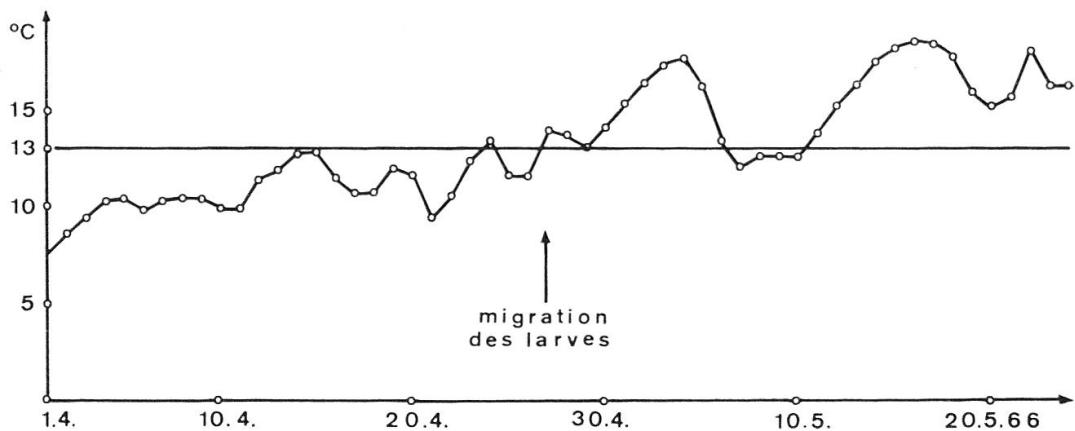


Fig. 7. — Températures du sol à 5 cm. de profondeur au cours des mois d'avril et de mai 1966 (Institut suisse de météorologie, Zurich).

En Suisse nord-orientale, ce seuil critique de 13°C est généralement atteint à partir de fin avril - début mai (tableau 5, fig. 7), de sorte que la nymphose démarre dans le courant de mai.

TABLEAU 5

Moyennes, par périodes de 5 jours, des températures °C mesurées journallement dans le sol à 5 cm. de profondeur (Institut suisse de météorologie, Zurich)

Périodes	1963	1964	1965	1966
26-30 avril	14	< 13	< 13	13,3
1- 5 mai	12,6	13,2	< 13	14,9
6-10 "	14,6	14,7	< 13	12,8
11-15 "	13,2	17,1	14,4	14,5
16-20 "	10,7	17,1	15,3	16,2
21-25 "	14,8	17,3	15,2	15,7
26-31 "	17,8	18,2	15,7	14,7

La fin de la quiescence se traduit par un comportement particulier de la larve. Dans le cocon sphérique, cette dernière effectue des mouvements de rotation sur elle-même jusqu'à ce que la *spatula sternalis*, faisant saillie, déchire l'enveloppe du cocon. En moins de une à deux minutes, la larve quitte son cocon pour se rapprocher ensuite de la surface du sol. Plus de 50 % de la population larvaire déserte les cocons sphériques en l'espace d'une semaine, lorsque le sol est convenablement exposé et humidifié (tableau 6).

TABLEAU 6

Fréquence d'abandon des cocons sphériques par les larves en fin de quiescence printanière

Date de contrôle (1966)	Nombre de cocons sphériques (a)	Nombre de larves mortes dans le cocon	Nombre de larves vivantes dans le cocon	Nombre de larves ayant migré dans le sol (b)	$\frac{b}{a} \cdot 100$
14 avril	76	—	76	—	—
25 avril	73	16	57	—	—
3 mai	352	—	161	191	54
9 mai	315	—	54	261	83
16 mai	129	—	10	119	92
6 juillet *	413	7	1	405	98

* Contrôle opéré à la fin du vol des adultes en provenance des générations hivernantes.

3.5 La réduction des populations pendant l'hivernation dans le sol

Une population d'environ 1000 cocons sphériques a été enterrée dès fin octobre à 5 cm. de profondeur, dans une parcelle où la température était mesurée automatiquement durant tout l'hiver (Institut suisse de météorologie, Zurich). Les lots de cocons, placés dans des cagettes construites en un treillis à fines mailles, sont retirés et examinés à intervalles réguliers (tableau 7).

TABLEAU 7

Mortalité d'une population de larves en cocon sphérique dans des conditions naturelles. (Durée de l'expérience : 25.X.65-6.VII.66 ; profondeur d'enfouissement dans le sol 5 cm.)

Date de contrôle	Nombre de larves dans les cocons sphériques	Larves mortes dans le cocon	Mortalité %	Etat physiologique
28.XII.65	85	2	2,5	Diapause
17.I.66	130	6	4,6	
3.II.66	70	7	10,0	
14.II.66	124	9	7,3	
26.II.66	78	10	13,0	
8.III.66	130	20	15,4	
18.III.66	184	8	4,3	Quiescence
28.III.66	147	12	8,2	
4.IV.66	76	6	8,5	
14.IV.66	76	0	0	
25.IV.66	73	16	22,0	

Il est frappant de constater que la mortalité pendant la diapause reste très basse et le matériel examiné ne permet pas de conclure à l'existence d'un gradient de mortalité en cours d'hiver. Chez l'insecte au stade de larve en quiescence, la mortalité demeure également faible et ne semble pas augmenter de façon significative au fur et à mesure que la saison avance. Il paraît ainsi acquis que la régulation des populations ne s'effectue pas durant l'hiver. Des résultats semblables sont enregistrés pendant l'hivernation artificielle des larves de *C. pisi* en laboratoire. Un hiver, même rigoureux, semble insuffisant à provoquer une mortalité massive des larves en diapause et une expérience concernant *C. pisi* montre qu'un passage au froid de sept jours à -8°C n'élimine qu'un quart des individus testés.

Chez *Dasyneura leguminicola* LINTNER, la mortalité hivernale a été estimée en moyenne à 7 % (GUPPY, 1961). Ces faits mettent en évidence une forte résistance des larves aux conditions de milieu.

3.6 Etude de la mortalité de *Contarinia pisi* au cours des différentes phases de son cycle évolutif

Chez *C. pisi* l'établissement de tables de survie se heurte à de grosses difficultés, dues en grande partie aux particularités de la biologie de l'insecte. Toutefois, les nombreuses observations effectuées dans la nature et les résultats d'expériences en laboratoire permettent de donner des indications valables en ce qui concerne la mortalité au cours des différents stades de développement. Ces observations sont consignées dans le tableau 8. La mortalité au stade d'œuf dans les boutons et de larve dans les galles est insignifiante, aussi bien dans le matériel en provenance de la nature que dans celui étudié au laboratoire, si l'on exclut l'action des entomophages.

La technique d'échantillonnage pour l'estimation des populations de *C. pisi* est différente selon qu'elle se rapporte à des boutons floraux ou à des galles. Comme beaucoup d'autres Cécidomyies phytophages, *C. pisi* exerce en effet un choix sévère des boutons auxquels elle confie sa ponte. BOLLINGER (1968) a constaté que les boutons de 5-9 mm. de longueur sont les plus fréquemment attaqués par l'insecte. Pour donner une image représentative des populations d'œufs dans les boutons, il faut retenir seulement, dans l'échantillonnage, les boutons de 7-9 mm. de longueur. Ce choix est conditionné par le fait qu'un petit bouton (5-7 mm.) reste pendant plusieurs jours à un stade de développement favorable à la ponte des femelles de *C. pisi*, si bien qu'au moment de la prise d'échantillon on n'a pas une certitude suffisante de saisir toutes les pontes qui pourraient y être déposées. En ne prenant que les boutons les plus grands, on évite une certaine erreur.

Dans le cas de l'échantillonnage des galles, il faut admettre que l'insecte demeure environ quinze jours sur la plante hôte, la larve adulte quittant activement la galle une fois sa période d'alimentation terminée. Ainsi, la prise d'échantillon doit être opérée de façon à obtenir la plus grande assurance que toutes les larves sont encore à l'intérieur de la galle prélevée. Pour répondre à ces conditions, l'échantillonnage doit être effectué dans les dixième à treizième jours qui suivent la période de vol maximum des adultes.

Les œufs contenus dans un échantillon de 34 boutons (7-9 mm.) ont été comptés, alors que 80 galles ont donné des indications sur l'importance des populations larvaires. Le nombre moyen d'œufs par bouton s'élève à 25,1, tandis que le nombre moyen des larves par galle s'établit à 22,1. Le test « *t* » de comparaison des moyennes (tableau 9) indique que la différence entre les deux moyennes n'est pas significative et peut être attribuée au hasard.

TABLEAU 8

Mortalité de C. pisi aux différents stades de son existence. Comparaisons entre résultats acquis par le contrôle de l'insecte en conditions naturelles et par élevages en laboratoire

Stade de développement	Durée du stade	Habitat	Saison	Mortalité dans la nature		Mortalité en laboratoire		Parasitisme (nature)	
				%	Nombre examiné	%	Nombre examiné	%	Nombre examiné
Œuf	3-4 jours	bouton	été	env. 1	env. 850	env. 1	env. 4 000		
Larves L ₁ -L ₃	10-15 jours	galle	été	5	env. 2 500	2	1 300	20	890
Larve nue Nymphe	15-20 jours	sol	été	*	*	27	10 800		
Larve en diapause en cocon	8-9 mois	sol	automne hiver printemps	7	870				
Larve quiescente en cocon	env. 2 mois	sol	printemps	9	370	13	870		
Larve nue et nymphe après diapause	30 jours	sol	printemps début été	** **		32	env. 2 300		
Adulte	1-2 jours	couche végétale	été	*		*			

* Estimation impossible.

** Non estimé, par défaut de méthode.

TABLEAU 9

*Comparaison des populations d'œufs de C. pisi en boutons
et des populations de larves de C. pisi en cécidies
(provenance du matériel : Frauenfeld, juin 1965 ; matériel examiné :
34 boutons et 80 cécidies).
Analyse statistique des résultats*

Moyennes à comparer		$t_{\text{calc.}}$	$t_{\text{tab.}}$	Réponse du test
Œufs	Larves			
$\bar{X}_1 = 25,1$	$\bar{X}_2 = 22,1$	1,022	1,980	Différence non significative

$t = 0,05$
 $n = 112$

Comme la mortalité est toujours faible chez les larves en diapause ou en quiescence dans les cocons sphériques, il ne reste que trois périodes de l'existence où la réduction des populations peut avoir lieu. Ces périodes concernent la larve libre dans le sol, avant la confection du cocon sphérique ou ovoïde, le stade nymphal et le stade adulte. Larves et nymphes sont très sensibles à la sécheresse. Une heure d'exposition à l'air libre (22°C, 35 % h.r.) entraîne la mort de la larve qui n'est pas en diapause par déshydratation. Il n'y a aucun parasitisme des larves ou des nymphes dans le sol et on ne connaît à ce jour aucun prédateur capable d'interférer sur le développement des populations en général. La brève longévité des adultes ne permet aucune appréciation de l'influence de ce stade sur la régulation des populations. Dans des conditions défavorables, elle pourrait se résoudre en un manque de ponte.

4. L'INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR LA DIAPAUSE DES LARVES DE *CONTARINIA PISI*

4.1 La prise des échantillons dans la nature

Dans la nature, il y a chevauchement partiel des deux générations de *C. pisi*. La date d'échantillonnage doit donc y être choisie en fonction de cette condition pour éviter, dans toute la mesure du possible, les risques d'erreurs. Il est toutefois connu chez *C. pisi* qu'une période de l'ordre de vingt-cinq à trente jours environ sépare les densités maximums de vol des adultes issus des populations hivernantes et de la première génération (KUTTER, 1934 ; BARNES, 1946 ; GEISSLER, 1966 ; BOLLINGER, 1968).

De ce fait, pour chacune des générations, les échantillons de galles (larves) et de boutons (œufs) doivent être prélevés à un mois d'intervalle. Pendant les quatre années d'observation, le matériel de première

génération a été échantillonné à fin juin, celui de seconde génération à fin juillet.

Un dispositif simple pour l'obtention des larves est représenté par la figure 8 ; il est basé sur l'utilisation de deux gobelets à yogourt en plastique. Dans les essais d'élevage à partir d'une galle, on élimine de la plante les galles sur-numéraires. La majorité de la population larvaire quitte les galles en l'espace de deux à trois jours. Les larves tombées dans l'eau sont recueillies à l'aide d'une pipette. Les larves nues dans le sable sont obtenues par lavage et tamisage. La résistance des larves de *C. pisi* à l'immersion est surprenante. Il n'est pas rare d'observer des larves vivant pendant plusieurs semaines dans l'eau. Des nymphoses sont parfois même notées dans ces conditions. BAIER (1963) prétend avoir maintenu les larves de *H. equestris* vivantes dans de l'eau courante pendant plus de deux ans.

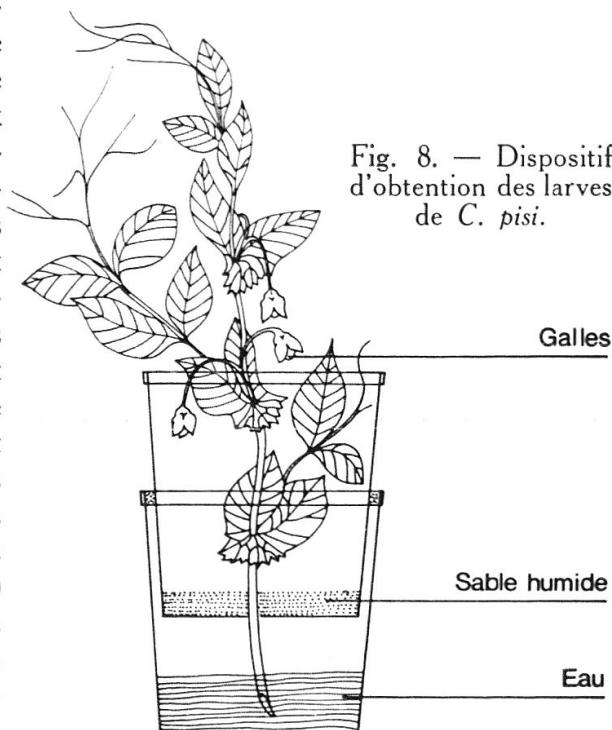


Fig. 8. — Dispositif d'obtention des larves de *C. pisi*.

4.2 La température et son incidence sur le taux de diapause

4.2.1 Incidence de la diapause chez les larves élevées à diverses températures à partir de la sortie des galles

Les nombreuses tentatives d'élevages de *C. pisi* en insectarium ou en chambres climatisées, sous conditions contrôlées de température sur plantes en pots à partir d'adultes, ayant échoué, l'action éventuelle de la température sur l'incidence de la diapause n'a pu être expérimentée, dans le cadre de ce travail, que sur des larves élevées à partir de paquets d'œufs selon la technique des infestations artificielles en gousses.

Le taux de diapause a été examiné, d'une part à partir de lots de 50 larves prélevées au hasard dans une population larvaire provenant d'un nombre indéfini de galles et de mères, d'autre part à partir de lots de larves provenant d'une seule galle, donc d'un nombre réduit de mères. En effet, dans 95 % des cas, trois femelles au maximum peuvent déposer leurs œufs dans le même bouton (tableau 30, p. 287). Ainsi, l'élevage des larves issues d'une seule galle aura tendance à conserver des caractéristiques familiales éventuelles, alors que dans le premier

TABLEAU 10

*Elevage de lots de larves à différentes températures
(humidité optimale pendant durée des essais)*

(a) Résultats généraux

Générations	°C	Larves en diapause	Larves sans diapause
G_1	13	216 *	58
	16	129	110
	19	116	128
	22	151	165
G_2	16	66	6
	19	114	15
	22	304	56
	29	44	8

* Larves quiescentes + larves en diapause.

(b) Analyse des résultats obtenus à partir de lots de larves élevés à différentes températures

Générations comparées	Températures comparées °C	χ^2 calc.	Signification du test
G_1 / G_1	13 / 16	35,778	***
	13 / 19	54,910	***
	13 / 22	60,965	***
G_1 / G_1	16 / 19	1,999	○
	19 / 22	0,032	○
	16 / 22	2,083	○
G_2 / G_2	16 / 19	0,243	○
	19 / 22	0,118	○
	22 / 29	0,001	○
	16 / 29	0,149	○
G_1 / G_2	22 / 22	102,76	***

*** Significatif pour $p = 0,001$.

○ Non significatif ($\chi^2_{0,05} = 3,841$).

cas, l'influence possible des diverses mères sera masquée par la grande hétérogénéité du lot.

a) Lots prélevés dans une population larvaire hétérogène

L'expérimentation a porté sur des larves de première (G_1) et de seconde génération (G_2), prélevées selon la technique décrite sous 4.1.

Six à sept lots, comprenant chacun 50 larves, ont été mis en expériences à chaque niveau thermique, pour la première génération à des températures variables de 13 à 22°C, pour la seconde de 16 à 29°C.

Les résultats expérimentaux figurent au tableau 10 (a) et l'analyse statistique, à l'aide des tables de contingences (Chi carré,) est reproduite au tableau 10 (b). Il en ressort que les différences dans les taux de diapause aux températures de 16, 19, 22 et 29°C ne sont pas assurées entre elles, aussi bien chez les larves mûres en prédiapause de première que de seconde génération. Par contre, les résultats des essais à 13°C diffèrent de façon significative de tous les autres, du fait que certaines larves à développement direct ont dû rester en quiescence à ce niveau thermique.

Les différences dans les taux de diapause entre la première et la seconde génération sont toutes fortement assurées ; on s'est borné à ne reproduire que les résultats de la comparaison à la température de 22°C. On a en outre examiné, par un autre test, si le taux de diapause des larves de première génération (G^1) varie de façon significative d'une année à l'autre. L'analyse statistique figurant au tableau 11 démontre que la différence entre 1966 et 1967 n'est pas significative.

TABLEAU 11

Comparaison du taux de diapause chez les larves de première génération provenant de deux années différentes (élevage des larves à 22°C pendant 60 jours, humidité optimale)

	Nombre de larves	Larves en diapause	Taux de diapause en %
1966	1731	813	46,8 ± 3,5
1967	316	151	47,8 ± 7,9

$\chi^2_{\text{calc.}} = 0,131$: la différence entre les deux moyennes n'est pas significative pour $p = 0,05$ ($\chi^2_{\text{tab.}} = 3,841$)

b) Larves en provenance d'une seule galle

Les larves de chaque galle sont élevées isolément en terrarium afin d'en préserver les caractéristiques éventuelles. Les contenus de soixante galles ont été mis en expérience à la température optimale constante de

25°C pendant une durée minimum de quarante jours. L'analyse statistique des résultats présentés dans le tableau 12 indique que la différence de taux de diapause entre les premières générations de 1967 et 1968 n'est pas assurée ; par contre, la différence entre les première et seconde générations de la même année 1967 est fortement assurée.

TABLEAU 12

*Expérimentation sur larves de C. pisi en provenance d'une seule galle récoltée dans la nature
(25°C et humidité optimale pendant toute la durée des essais)*

(a) Résultats généraux

Génération	Année de récolte	1 à 3 mères possibles dans 95 % des cas			Date de récolte dans la nature
		Larves en diapause (a)	Larves sans diapause (b)	X (= a/b)	
G ₁	1967	242	191	1,26	25-30 juin 1967
G ₁	1968	375	295	1,27	25 juin 1968
G ₂	1967	225	15	15,00	31 juillet 1967

(b) Comparaisons entre les générations de la même année ou d'années différentes.

		χ^2 calc.	χ^2 tab.	Résultat du test
G ₁ (1967)	G ₁ (1968)	0,0007	10,82	La différence n'est pas assurée
G ₁ (1967)	G ₂ (1967)	104,21	10,82	La différence est significative pour $p = 0,001$

Il ressort ainsi clairement des résultats de ces deux séries d'essais que la température exercée sur les larves à partir de la sortie des galles ne modifie en rien l'incidence de la diapause de l'une et l'autre génér-

ration. La diapause se trouve donc déjà fixée avant la fin du développement larvaire dans la galle, et les différences de taux de diapause entre les deux générations sont très nettement significatives.

Le fait que les taux de diapause des générations de deux années consécutives (1966/67, 1967/68), contrôlés durant trois années successives, n'ont pas présenté de différences significatives, semble exclure l'action de la température dans ce déterminisme. C'est ce qui ressort des résultats d'expériences effectuées avec de petites populations élevées dans les gousses soumises à des températures constantes, en thermostat multiple, comprises entre 16 et 25°C, et résumés dans le tableau 13. Les différences très nettes observées entre la première et la seconde génération sont vraisemblablement liées à d'autres facteurs.

TABLEAU 13

Action de la température pendant le développement larvaire sur le taux de diapause chez les larves de première génération de C. pisi (scotophase permanente)

(a) Résultats généraux

Température °C	Larves	
	en diapause	sans diapause
16	30	144
22	68	200
25	31	108
	129	452
Totaux		
		581

(b) Analyse statistique des résultats (test χ^2 des tableaux de contingence)

Températures comparées °C		χ^2 calc.	χ^2 tab. $p = 0,05$	
16	22	4,04	3,841	Différence assurée à la limite de la signification
22	25	0,469	3,841	Différence non significative
16	25	1,261	3,841	Différence non significative

4.2.2 La quiescence chez les larves de *C. pisi*

a) Le cas des larves de *C. pisi* élevées à 13°C et la quiescence dans les cocons sphériques

Le comportement de la larve mûre élevée à 13°C est très particulier. A ce niveau thermique, défavorable à l'insecte, s'observent quelques émergences qui surviennent en moyenne 35 jours après la mise en terrarium, alors qu'à 22-25°C, 85 % de la population d'adultes apparaît dans les 12 jours qui suivent le passage dans le sol.

Le contrôle des terrariums exposés à 13°C pendant 60 jours révèle que l'insecte construit dans ces conditions une majorité de cocons sphériques. Ainsi, une expérience conduite pour quatre lots de larves de première génération, en provenance de la même population, indique qu'il y a eu 72 % de cocons sphériques, 17 % de cocons ovoïdes et 11 % de larves nues.

Dans une seconde expérience, les cocons sphériques, tissés pendant la séquence à 13°C, sont transférés à 25°C pendant 50 jours. Il a été observé que certaines larves demeurent dans le cocon sphérique et se trouvent par conséquent en état de diapause, tandis que d'autres l'abandonnent pour se nymphoser en cocons ovoïdes. Ces dernières sont donc entrées en quiescence pendant l'exposition froide. Le pourcentage des individus en diapause après séquence à 13°C et transfert à 23°C est de l'ordre de 45 % (tableau 14).

TABLEAU 14

*Quiescence chez les larves de *C. pisi* de première génération maintenues en conditions thermiques défavorables (humidité optimale)*

Nombre de larves	13°C (60 jours)				→			25°C (50 jours)		
	Emer-gences	Larves			Emer-gences	Larves			adultes	mortes
		adultes	mortes	nues		quiescentes ou en diapause	adultes	mortes		en diapause
50	2	2	4	42 *	17	6	19 (45 %)			
50	0	2	0	48	25	3	20 (42 %)			

* 40 sphériques + 2 ovoïdes.

Il est ainsi démontré la possibilité d'induire expérimentalement un état de quiescence chez les larves de *C. pisi* ayant pour effet un décalage de l'émergence des adultes. Un comportement identique est noté chez *C. nasturtii* (READSHAW, 1966). Rien ne permet de différencier morpho-

logiquement les larves à quiescence des larves à diapause. Les deux types d'individus construisent le même cocon en zone thermique défavorable (fig. 9).

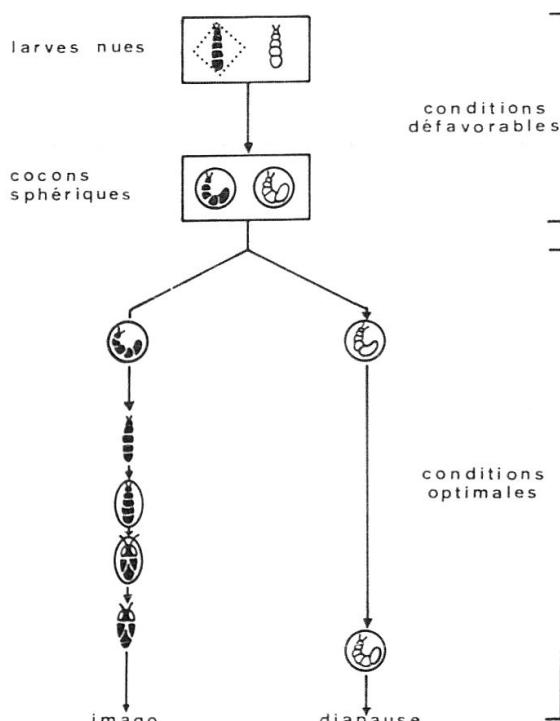
b) Le cas des larves exposées à 2°C pendant une période de durée variable

La larve de *C. pisi*, placée à 2°C dès sa pénétration dans le sol, ne tisse pas de cocon dans ces conditions extrêmes de température, car elle est paralysée par le froid.

La résistance des larves au froid est remarquable. Après une période de 36 jours à 2°C, on ne remarque aucune mortalité dans la population testée (environ 700 larves). La mortalité atteint 50 % après 200 jours et 100 % après 360 jours. Cette expérience dans des conditions extrêmes indique que la présence du cocon sphérique n'est pas indispensable à la survie de l'espèce. La résistance au froid a été aussi remarquée chez *C. medicaginis* (STREBLER, 1968), le cocon sphérique n'étant pas essentiel à la survie de l'insecte.

Sitôt transférées à des températures optimales de développement, les larves tissent des cocons soit sphériques, soit ovoïdes.

Fig. 9. — Quiescence des larves de *C. pisi*.



Légende :

- larve nue postquiescente
- larve nue quiescente
- larve nue en prédiapause
- larve quiescente en cocon sphérique
- larve en diapause en cocon sphérique
- larve en cocon ovoïde avant nymphose
- nymphe en cocon ovoïde
- nymphe nue dans le sol

Tant que la durée du passage à 2°C ne dépasse pas 36 jours, il n'y a aucune répercussion sur le taux de diapause des larves. Les expériences conduites pour des périodes variables entre 10 et 36 jours montrent que le pourcentage des cocons sphériques tissés par les larves reste sensiblement le même (tableau 15). Ce pourcentage ne diffère pas significativement de celui observé chez les larves n'ayant subi aucun passage au froid (tableau 16).

TABLEAU 15

*Influence du froid (2°C) sur les larves de *C. pisi* de première génération dès leur passage dans le sol (humidité optimale pendant la durée des essais ; transfert à 25°C après exposition à 2°C)*

Durée d'exposition en jours	Nombre de larves							
	2°C	25°C (60 jours)	testé	tissant un cocon	nues	en diapause	sans diapause	mortes
10	100	48	100	0	100	48	39	13
20	99	50	99	0	99	50	41	8
36	565 *	241	565	0	565	241	273	51
Totaux			764		764	339	353	72

* Trois répétitions.

Déférences entre les séries non significatives pour $p = 0,05$.

Lorsque la période d'exposition à 2°C dépasse 36 jours, on note une diminution du taux des larves entrant en diapause.

Les larves ayant tissé un cocon ovoïde après passage à 2°C et transfert à température optimale se développent en adultes à une vitesse du même ordre que celle des larves élevées directement à température optimale, sans séquence froide. Dans les deux cas, la majorité des adultes émerge après 9 à 10 jours de nymphose.

La figure 10 propose une représentation graphique du comportement de la larve exposée à température basse puis optimale.

En conclusion, l'expérimentation sur larves nues à 2°C fait ressortir que la larve de *C. pisi* est capable de s'adapter parfaitement à une période défavorable. La réponse physiologique de la larve s'exprime par un état de quiescence.

c) Quiescence des larves dans les cocons ovoïdes

Lors du tri des terrariums exposés à basses températures, de 7 à 13°C, on observe un faible pourcentage de cocons ovoïdes. Leur élevage

TABLEAU 16

Comparaison du taux de diapause chez les larves de première génération exposées à différentes températures immédiatement après abandon de la galle

Températures	Larves	
	en diapause	sans diapause
25°C (60 jours)	813	918
2°C (10-36 jours)		
→ 25°C (60 jours)	339	353
	1152	1271
Totaux		2423

$\chi^2_{\text{calc.}} = 0,809$; $\chi^2_{\text{tab.}} = 3,841$: différence non significative

à température optimale permet l'éclosion de parasites et d'adultes de *C. pisi*.

La larve ne construit pas un second cocon ovoïde, elle se nymphose dans celui tissé en début de la phase froide. Une quiescence semble donc possible dans le cocon ovoïde (tableau 17). STREBLER (1968) note un comportement semblable chez *C. medicaginis* et précise que les larves demeurées dans les cocons ovoïdes sont fortement parasitées.

4.2.3 Chocs thermiques et rupture de diapause

Les larves en phase de prédiapause sont très sensibles aux fortes baisses de température. Ainsi, des larves nues exposées, sitôt après leur pénétration dans le sol, à -8°C pendant une période variable de 4 à 16 jours, ont subi une mortalité de 99,4 %.

Fig. 10. — Quiescence des larves de *C. pisi* à basse température (2°C) et humidité optimale.

Légende : voir fig. 9.

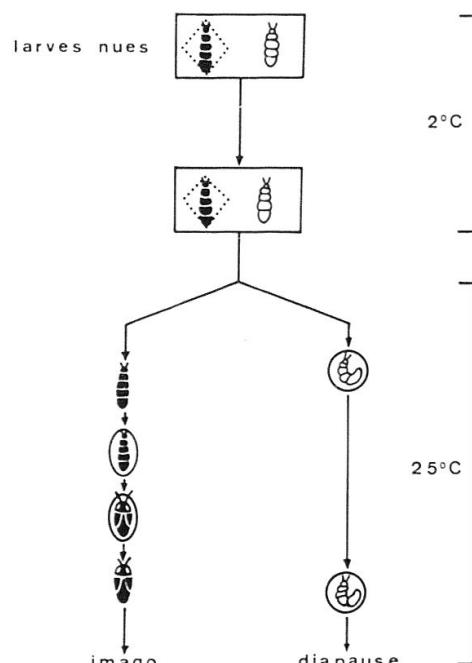


TABLEAU 17

Quiescence des larves de C. pisi de première génération dans le cocon ovoïde, en conditions de basse température (humidité optimale pendant la durée des essais)

Froid				→ 25°C (80 jours)				
7°C		13°C		Total des larves en cocon ovoïde	Emergences		Larves	
Durée en jours	Nombre de cocons	Durée en jours	Nombre de cocons		Adultes C. pisi	parasites	mortes	quiescentes
90	7	70	4					
110	13	100	4					
		110	6					
		130	7					
	20		21	41	9	21	11	0

Par contre, des chocs thermiques plus ou moins prolongés à -8°C sur des larves en diapause prélevées après 360 jours à 18°C n'ont eu pour effet que 20 % de mortalité et une rupture de diapause chez un petit nombre d'individus (tableau 18). Une mortalité supérieure à 90 % chez de telles larves n'est atteinte qu'à -22°C , lorsque l'exposition a une durée d'un jour.

Il apparaît que les larves en diapause possèdent dans leur hémolymphé une substance solubilisée abaissant le point de congélation, d'où la résistance au froid. Cette substance fait défaut chez la larve en stade de prédiapause.

Les principes chimiques responsables de l'abaissement du point de congélation sont connus chez beaucoup d'insectes. SØMME & VELLE (1968) rapportent qu'un accroissement du contenu en glycérol de l'hémolymphé est observé chez un grand nombre d'espèces au cours du déroulement de la diapause. Quelques espèces accumulent du sorbitol et du glycérol. Chez les chrysalides de *Pieris brassicae* L., la concentration en sorbitol de l'hémolymphé augmente régulièrement pendant l'hiver.

4.2.4 Conservation de l'état de diapause à haute température

Une fois la diapause établie chez les larves de *C. pisi*, il n'est plus possible de l'éliminer tant que dure l'exposition à des températures supérieures à 16°C . Au-dessus de cette température, le transfert de larves en diapause à différents niveaux thermiques, aussi bien en dessous

TABLEAU 18

Effets de chocs thermiques sur les larves en diapause de C. pisi
(Conditions préexpérimentales : 360 jours à 18°C)

*(Les lettres A, B, C, D, E, F indiquent l'ordre des passages,
 dont la durée est exprimée en jours)*

Nombre de larves traitées	Régime thermique appliqué à la larve en diapause												Rupture de diapause %	Mortalité %	Larves en diapause %			
	-22°C		-8°C		+2°C		+18°C		+25°C		+29°C							
	durée	ordre	durée	ordre	durée	ordre	durée	ordre	durée	ordre	durée	ordre						
40			7	A	7	D	7	B			7	C	8	18	75			
45			7	E	7	A			7	B			13	13	74			
40	1	A	3	B	10	D	20	E			10	C	0	92	8			
40	1	A			14	B	10	D			10	C	0	100	0			

qu'en dessus de la température initiale d'élevage, n'a aucune influence sur la diapause. Cela est prouvé par des expériences effectuées entre 16°C et 25°C. L'état de diapause peut ainsi se prolonger indéfiniment lorsque les conditions d'élevage le permettent. Ainsi, des larves de *C. pisi* recueillies dans la nature en 1965, et maintenues en terre à 18°C depuis cette date étaient toujours vivantes, en diapause, trois ans plus tard. Il est donc possible d'induire artificiellement une diapause pluri-annuelle chez cet insecte. L'induction de cette longue diapause semble être également réalisable chez les larves d'autres espèces de Cécidomyies (COUTIN, communication personnelle).

D'après WIESMANN (1950), les nymphes en diapause de *Rhagoletis cerasi* L. maintenues à 22°C dès le début ne terminent jamais la diapause, tout en demeurant vivantes jusqu'à trois ans.

4.2.5 Importance du froid comme facteur d'élimination de la diapause

Les exigences thermiques indispensables au développement de diapause varient beaucoup dans la classe des Insectes. A ce propos, LEES (1955) précise qu'un grand nombre d'insectes des pays à climat tempéré et hivers doux effectuent leur développement de diapause dans une

zone comprise entre 0 et 12°C. Si l'insecte est maintenu à basse température après que le développement de diapause soit terminé, il demeure alors en quiescence, la morphogénèse ne pouvant débuter qu'à partir d'un niveau thermique suffisamment élevé (zéro de développement). La basse température n'est pas connue pour influencer des organes ou tissus autres que le cerveau. Ainsi, les facteurs responsables de l'élimination de la diapause, parmi lesquels la basse température joue un rôle primordial, semblent devoir agir directement au niveau des centres glandulaires (cellules neuro-secrétrices du cerveau, glandes prothoraciques). Chez *Platysamia cecropia* L., par exemple, la réactivation du cerveau par le froid rend possible la reprise de l'activité cyclique hormonale, la morphogénèse pouvant ensuite reprendre sitôt l'insecte soumis à un régime favorable (LEES, *l. c.*). Les froids de l'hiver suffisent, dans la règle, à éliminer la diapause affectant les larves de *C. pisi*.

Dans le but d'examiner l'influence d'une période de basse température sur l'élimination de la diapause, des larves ont été soumises à des périodes froides de diverses intensités et durées. Dès la fin de la séquence froide, les larves ont été transférées à 25°C et sous humidité optimale pendant 60 jours. Le tableau 19 reproduit les résultats obtenus.

TABLEAU 19

*Influence de la durée d'une période réactivante de froid sur l'élimination de la diapause chez les larves de C. pisi.
(Humidité optimale ; conditions thermiques de postdiapause : 25°C pendant 60 jours)*

Réactivation en jours	2°C		7°C		9°C		13°C	
	Diapause %	N n	Diapause %	N n	Diapause %	N n	Diapause %	N n
10	48	100	—	—	—	—	—	—
20	50	100	—	—	—	—	—	—
36	49	566	—	—	—	—	—	—
60- 70	21	42	25	95	—	—	41	44
90-100	0	28	21	135	—	—	40	41
110-130	0	50	4	138	4	46	34	47
150-160	0	60	0	346	—	—	—	—
200-220	0	31	—	—	3	38	—	—
270	—	—	—	—	—	—	48	43
380	—	—	—	—	—	—	47	50

N = larves vivantes après réactivation.

n = nombre de répétitions.

— = pas de test.

La diapause dans les séries à 7°C et 9°C est totalement éliminée après une période froide de 110-130 jours. Le développement de diapause est un peu plus rapide à 2°C, bien que la mortalité soit un peu plus élevée dans ces conditions.

Dans les essais à 13°C, l'élimination de la diapause n'a pas été possible chez tous les individus. Ainsi, même des séquences de 270 et 380 jours n'ont pas permis de faire disparaître totalement la diapause. Il apparaît donc que, chez *C. pisi*, seules les températures inférieures à 10°C exercent une action assez puissante dans l'élimination de la diapause. Cette température correspond au zéro de développement de l'espèce (BOLLINGER, 1968). READSHAW (1966) indique qu'une période de 100 jours à 2°C ou 5°C élimine la diapause de toutes les larves de *C. nasturtii*. D'autre part, une exposition des larves de *C. nasturtii* pendant 100 jours à 15°C, suivie d'un transfert à 20°C pendant 50 jours, révèle que 90 % des larves demeurent en état de diapause. Il y a ainsi une certaine concordance avec les observations effectuées chez *C. pisi*, où la diapause n'est jamais éliminée en totalité, même après une très longue exposition à 13°C.

Chez *H. equestris*, la diapause larvaire prend fin après une exposition de 150 jours à 2 ou 5°C, la vitesse de nymphose étant fonction de la durée de la séquence froide (BAIER, 1963).

Les basses températures hivernales par leur action uniforme agissent favorablement sur le développement de diapause des larves de *C. medicaginis*. Cependant, l'élimination de la diapause de l'insecte serait également possible à 20°C, ce qui indiquerait que le froid n'est pas nécessaire (STREBLER, 1968).

Chez *Cephus cinctus* NORTON, une période de 120 jours à 10°C suffit à provoquer la rupture totale de la diapause larvaire. Le développement de diapause est rarement possible à 20°C, alors que la température de 5°C a une action moins marquée que celle de 10°C (CHURCH, 1955).

4.3 L'humidité et son action

4.3.1 Proportion de cocons sphériques et ovoïdes en sol à faible humidité

Afin de vérifier l'action éventuelle d'une faible humidité du sol sur le comportement des larves à leur sortie des galles, des lots de ces dernières ont été élevés dans des tubes de verre de 80 mm. de haut et de 20 mm. de diamètre en partie remplis d'un mélange de terre fine et de sable très légèrement humidifié, à raison de 7-8 % d'eau par rapport au poids sec.

Aussitôt après l'introduction des larves, le tube est fermé et cacheté au moyen de paraffine, pour éviter toute perte par évaporation. Les

lots sont contrôlés 40 jours après la mise en élevage, aux températures de 16, 22, 25 et 29°C.

Comparés à ceux d'essais parallèles en sol très humide, les résultats de cet essai (tableau 20) font nettement ressortir la tendance des larves de construire en milieu sec une plus forte proportion de cocons sphériques, les différences enregistrées étant fortement assurées.

TABLEAU 20

Type de cocon construit par les larves de C. pisi de première génération maintenues en conditions de sécheresse (teneur en eau, 7 % du poids sec)

(a) Résultats généraux

Nombre de larves	Nombre de larves tissant un cocon	°C	Cocons sphériques	Cocons ovoïdes
100	85	16	79	6
100	92	22	73	19
100	82	25	72	10
100	80	29	73	7
	339		297	42

(b) Comparaisons entre cocons sphériques tissés en conditions de sécheresse (16-29°C) et conditions humides (16-22°C)

	Cocons sphériques	Cocons ovoïdes	χ^2 calc.	Signification du test
Séries « sèches »	297	42		
Séries « humides » *	396	403	144,69	Différence assurée pour $p = 0,001$
	693	445		

* Voir tableau 10.

Sous de telles conditions, la mortalité larvaire dans les cocons par déshydratation est énorme, et après une période de 40 jours en milieu sec, des survivants n'ont été observés qu'à la température de 16°C. Il ressort toutefois de cet essai que la faible humidité du sol agit dans le même sens que la basse température, car dans des conditions d'humidité optimale, et à la température de 13°C par exemple, on observe une construction prédominante de cocons sphériques.

4.3.2 Quiescence des larves de *C. pisi* en cocons sphériques

A la température de 13°C et à humidité optimale, les larves de *C. pisi* issues des galles tissent une majorité de cocons sphériques. Lorsque ces larves en cocons sphériques sont ensuite transférées à des températures plus élevées, une partie d'entre elles reste à l'état de diapause, tandis qu'une autre partie termine une période de quiescence. Le même comportement se vérifie lorsque des larves issues de galles sont maintenues en sol à faible humidité et déplacées par la suite en milieu à humidité optimale, soit environ 20 % de teneur en eau en fonction du poids sec pour le mélange terreux pris en considération (fig. 9).

Le comportement de *C. pisi* est ainsi comparable à celui de *C. nasturtii* observé par READSHAW (1966). Cet auteur a réussi à obtenir un gradient d'humidité par utilisation de deux milieux artificiels à base de sables de différentes granulations, d'argile et de matière organique. Il a remarqué que dans le milieu sablonneux dont le contenu en eau est faible (H_2O en % de la matière sèche), la proportion des cocons sphériques tissés était sensiblement la même que celle observée dans le milieu d'argile tourbeuse où le contenu en eau est au moins quatre fois plus élevé. Il apparaît par conséquent que l'influence de l'eau varie en fonction du type de sol et que le contenu en eau doit être exprimé par les valeurs du potentiel capillaire (= pF, cette valeur étant le logarithme de l'énergie de rétention de l'eau dans le sol. A une force d'environ 1 atmosphère correspond un pF de 3) (DUCHAUFOUR, 1960). A des tensions inférieures à pF = 3,5 beaucoup de larves sont en état de continuer leur morphogénèse, tandis qu'à des tensions supérieures il y a une nette tendance à la quiescence.

4.3.3 Le rôle de l'humidité du sol chez les larves en phase de post-diapause

L'humidité joue un rôle de première importance chez les larves de *C. pisi* ayant achevé leur développement de diapause.

De telles larves ont été entreposées, à 25°C, soit dans des terrariums humides (environ 18 % d'eau), soit dans des terrariums secs (environ 8 % d'eau) pendant une période de 45 jours. Les résultats figurent au tableau 21. Il apparaît que seules les larves exposées à des conditions humides sont en état de se nymphoser. Les larves maintenues dans les terrariums secs ne poursuivent pas leur développement tout en restant vivantes dans les cocons sphériques.

Les larves des terrariums secs sont ensuite exposées à une humidité plus élevée (environ 18 % d'eau) pendant 45 jours. On remarque alors que seule une partie des larves (environ 20 %) termine la quiescence (abandon du cocon sphérique), tandis qu'une autre partie (environ 50 %) demeure dans le cocon sphérique. Le reste des larves, certainement affaibli par le séjour en milieu sec, ne se nymphose pas et meurt. Il

TABLEAU 21

Influence de la sécheresse et de l'humidité sur les larves en postdiapause de C. pisi après une période froide de 180 jours, à 7°C

Nombre de larves dans cocon sphérique	Teneur en eau en % du poids sec	Emergences		Larves			
		Adultes de <i>C. pisi</i>	Parasites	mortes dans le cocon	mortes hors du cocon	vivantes dans le cocon	
20	18	11	0	2	7	0	
20	18	14	0	1	5	0	
20	18	3	10	2	5	0	
20	7	0	0	5	0	15	
20	7	0	0	5	0	15	
20	7	0	0	8	0	12	

n'est pas possible de préciser si ces larves demeurant en cocon sphérique effectuent une nouvelle période de diapause ou si la quiescence persiste pour une raison inconnue.

A basse humidité, les larves en postdiapause de *C. nasturtii* sont également bloquées par une quiescence. La morphogénèse reprend dès que les terrariums sont convenablement humidifiés, la sortie des adultes étant ainsi retardée à volonté (READSHAW, 1966).

Chez *C. cinctus*, le développement de diapause a lieu, en condition de basse température (10°C), aussi bien en milieu sec qu'en milieu humide. La nymphose des larves en postdiapause ne dépend donc pas directement des conditions d'humidité prévalant pendant le développement de diapause. A 25°C, et peu avant leur nymphose, les larves en postdiapause de *C. cinctus* absorbent activement de l'humidité du sol pour compléter leur propre teneur corporelle en eau. Le manque d'humidité pendant l'exposition chaude à 25°C n'est pas un élément assez puissant pour empêcher la nymphose des larves saines (CHURCH, 1955).

4.4 La photopériode et son influence sur l'induction de la diapause chez les larves de *C. pisi*

Aucune expérience n'a pu jusqu'à maintenant être tentée, en raison des difficultés techniques relevées ailleurs, pour chercher à déterminer le rôle éventuel de la photopériode sur la diapause de *C. pisi*. La technique d'élevage par infestation artificielle de gousses de pois (VALLOTTON, 1969) permet d'envisager cette expérimentation sous des conditions favorables, étant donné le rendement de cette méthode et la possibilité qu'elle offre de soumettre les gousses aux conditions de photopériode les plus variées.

L'élevage étant entrepris dans un milieu (gousse) différent du milieu naturel (cécidie), il a paru intéressant de déterminer la quantité de

lumière qui, traversant la paroi de la gousse, parvient aux larves soumises à l'expérimentation. Cette détermination a été faite à l'Institut de chimie physique de l'EPF, Zurich.

4.4.1 Pénétration de la lumière dans les gousses et conditions d'expérimentation en chambres climatisées

La détermination de la lumière qui pénètre au travers des parois des gousses de pois utilisées dans les expériences a été réalisée au moyen d'une lampe à Iode-Quartz (Osram 1000 W) projetée sur la fente d'entrée d'un monochromateur (Zeiss PMQ II). La tension mesurée avec un « photomultiplier » (type 6292 S 11) est proportionnelle à l'intensité lumineuse I .

Devant le « photomultiplier », on place alternativement des gousses à paroi fine ou à paroi épaisse (env. 1 mm.). L'intensité lumineuse I_0 est mesurée en l'absence d'une gousse. En dernier ressort, la transmission T est définie comme I/I_0 .

D'essais effectués avec des gousses à paroi fine ou à paroi épaisse, il ressort qu'il passe environ 1 % de la lumière à travers la gousse pour $\lambda = 500 - 600$ nm. (maximum vers $\lambda = 550$ nm.). Ainsi, 99 % de la lumière est absorbée par la paroi de la gousse. La différence de transmission (env. 0,2 %) entre les gousses minces et épaisses se trouve à la limite de signification des appareils de mesure utilisés. Il est donc acquis que la lumière pénètre dans les gousses et que seule une faible partie du spectre (le vert) est en état d'en traverser les parois, car pour $\lambda = 500$ nm. et $\lambda = 600$ nm. il y a 100 % d'absorption.

La transmission de lumière à travers une couche de milieu nutritif (1 mm. d'épaisseur) utilisé dans l'élevage d'*Anthonomus grandis* BOHEMAN s'établit à 1,2 % pour $\lambda = 550$ nm. D'autre part, chez cet insecte, la région du spectre la plus efficace à induire l'élimination de la diapause se situe entre $\lambda = 400$ et $\lambda = 600$ nm. (HARRIS & al., 1967).

Les expériences ont été conduites en chambres climatisées avec éclairage uniforme comprenant dans chaque cas cinq batteries à quatre tubes NÉON 20 W. Les flacons d'eau avec les gousses infestées sont toujours groupés sous une batterie à environ 50 cm. de distance des tubes NÉON. Dans la chambre n° 3, on a fait usage d'un appareil créant automatiquement des conditions de crépuscule (MEYER, 1969). Les larves en terrariums ont été élevées dans une cabine à température constante de 25°C pendant une période minimum de 40 jours. Les principales caractéristiques des chambres climatisées avec indication des photophases et scotophases sont reproduites au tableau 22.

4.4.2 Le rôle de la photopériode dans l'induction de la diapause chez les Cécidomyies

D'innombrables travaux mettent en évidence le rôle primordial de la photopériode dans l'induction des diapauses facultatives chez les

TABLEAU 22

Caractéristiques des chambres climatisées utilisées dans l'expérimentation

Chambre n°	Température °C	Humidité relative %	Photophase en heures	Scotophase en heures
1	20	70-80	13	11
2	20	70-80	20	4
3	20	70-80	13 $\frac{1}{2}$ + 3 crépuscule artificiel	7 $\frac{1}{2}$
4	16-25 *	50	0	24

* Thermostat multiple.

insectes (BECK, 1968). Cependant, les Cécidomyies demeurent à cet égard un groupe encore peu exploré et il n'existe aucun travail d'ensemble permettant une bonne compréhension du phénomène chez ces insectes. La fragilité des individus, la courte longévité des adultes, la haute spécialisation trophique et la difficulté de l'élevage sont les raisons qui ont certainement contribué à cet état de choses. Quelques renseignements sur l'influence de la photopériode chez *C. medicaginis* sont fournis par STREBLER (1968). Toutefois, les données de cet auteur n'ont qu'une portée limitée, car il n'a expérimenté que sur les larves de troisième stade, et les conditions mêmes de l'expérimentation sont fortement sujettes à caution.

READSHAW (1966), par des observations précises dans la nature et des élevages de laboratoire, a admis comme fort probable que la photopériode soit le facteur responsable de l'induction de la diapause chez *C. nasturtii*. Néanmoins, aucune preuve directe n'en a été apportée.

L'expérimentation sous quatre régimes lumineux (tableau 22) a porté aussi bien sur des individus de première (G_1) que de seconde génération (G_2). Les infestations artificielles ont été effectuées en partie avec un paquet d'œufs, donc issu d'une seule femelle, en partie avec deux à quatre paquets provenant de une à quatre femelles, par gousse.

A la fin du développement, sous les conditions correspondantes de photopériode, les larves ont été transférées en petits terrariums portés à 25°C. Au bout de 60 jours, après éclosion des individus à développement direct, on a déterminé la proportion des individus en diapause en séparant les résultats des deux types d'infestation. Les résultats

TABLEAU 23

Incidence de divers régimes lumineux sur le taux de diapause chez les larves de C. pisi (humidité optimale, 25°C, infestations artificielles en gousses)

Génération	Durée de la photophase en heures	Nombre de larves prises en expérience	Diapause larvaire %
G ₁	0	576	22,4
G ₁	13	408	69,4
G ₁	16 1/2	264	63,3
G ₁	20	625	24,6
G ₂	13	682	95,8
G ₂	16 1/2	451	92,1
G ₂	20	503	63,0

TABLEAU 24

Influence de la photopériode sur l'induction de la diapause chez les larves de C. pisi (élevage de larves du dernier stade, à 25°C pendant 60 jours avec humidité optimale)

Génération	Photopériode	Une femelle (1 paquet d'œufs)			Une ou plusieurs femelles (plusieurs paquets)			Somme		
		Diap.	NON diap.	X	Diap.	NON diap.	X	Diap.	NON diap.	X
G ₁	0 (nuit)	44	225	0,195	85	227	0,37	129	452	0,29
G ₁	13	136	98	1,39	147	27	5,44	283	125	2,26
G ₁	16 1/2	134	66	2,03	33	31	1,06	167	97	1,72
G ₁	20	64	161	0,39	90	310	0,29	154	371	0,41
G ₂	13	260	19	13,68	393	10	39,3	653	29	22,51
G ₂	16 1/2	188	25	7,52	227	11	20,6	415	36	11,52
G ₂	20	204	116	1,75	113	70	1,61	317	186	1,70

$$X = \frac{\text{Nombre de larves en diapause}}{\text{Nombre de larves sans diapause}}$$

généraux, exprimés en forme de pourcentages, figurent au tableau 23. Par la suite, on a fait usage d'un coefficient *X* représentant le rapport des individus en diapause sur ceux à développement direct (tableau 24). L'examen statistique de ces résultats a été ensuite réalisé au moyen du

test des tableaux de contingence (chi carré) (tableau 25). Les résultats de l'expérience mettent en évidence le rôle de la photopériode sur l'induction de la diapause chez *C. pisi* et de leur examen on déduit les conclusions suivantes :

- 1) Les différences entre les séries 0 heure/13 heures et 13 heures/20 heures de photophase sont très significatives, aussi bien en ce qui concerne la G_1 que la G_2 .
- 2) Les différences entre les séries 13 heures et 16 $\frac{1}{2}$ heures (avec crépuscule) de photophase ne sont pas significatives. La prolongation de la photophase par un crépuscule artificiel de 3 heures ne provoque pas un abaissement significatif du taux de diapause.

TABLEAU 25

*Comparaisons des taux de diapause chez les larves de *C. pisi* (G_1 et G_2) élevées à divers régimes lumineux selon la technique des infestations artificielles dans les gousses de Pois*

Méthode statistique : Tableaux de contingence (chi carré)

Génération	Régimes photopériodiques comparés (heures de lumière)	Une femelle +	Plusieurs femelles ++	χ^2 calc.	Interprétation du test
G_1	0 (nuit)	13	+		
	13	16 $\frac{1}{2}$	+	3,62	○
	16 $\frac{1}{2}$	20	+	63,25	***
	0	20	+	1,05	○
	0	13	++	219,33	***
	13	16 $\frac{1}{2}$	++	2,43	○
	16 $\frac{1}{2}$	20	++	83,77	***
	13	20	++	147,72	***
	0	20	++	1,38	○
G_2	13	16 $\frac{1}{2}$	+		
	16 $\frac{1}{2}$	20	+	3,02	○
	13	20	+	39,49	***
				73,99	***
	13	16 $\frac{1}{2}$	++	6,31	*
	16 $\frac{1}{2}$	20	++	110,35	***
	13	20	++	198,26	***

Valeurs tabelles : χ^2

$p = 0,05 : 3,841$

$p = 0,01 : 6,635$

$p = 0,001 : 10,827$

*** Assuré pour $p = 0,001$

* Assuré pour $p = 0,05$

○ Différence non significative

- 3) Les différences entre les séries 0 heure et 20 heures de photophase ne sont pas assurées. Dans les deux cas, le taux de diapause reste bas.
- 4) La comparaison des résultats des élevages en conditions artificielles entre les deux générations d'une même année met en évidence, par des conditions d'éclairement identiques, des différences très significatives de taux de diapause (tableau 26).

TABLEAU 26

Comparaisons entre les deux générations d'une même année (infestations artificielles).

Générations comparées		χ^2 calc.	Signification du test
G_1	G_2		
13 h.	13 h.	146,44	***
16 $\frac{1}{2}$ h.	16 $\frac{1}{2}$ h.	90,96	***
20 h.	20 h.	117,428	***

*** Différences significatives pour $p = 0,001$.

- 5) En comparant les taux de diapause manifestés par les larves qui ont effectué leur développement sous les conditions de la nature, dans les galles, aux résultats obtenus en conditions d'éclairement contrôlé, on constate (tableau 27) que, pour la première génération, seule la différence entre 16 $\frac{1}{2}$ heures de photophase et

TABLEAU 27

Comparaisons entre les élevages à partir de galles et les élevages en provenance d'infestations artificielles en laboratoire

Résultats comparés		χ^2 calc.	Interprétation du test
Galles (nature)	Infestations (labo.)		
G_1 (1968)	Nuit	147,484	***
G_1 (1968)	13 h.		***
G_1 (1968)	16 $\frac{1}{2}$ h.		Déférence NON significative
G_1 (1968)	20 h.		***
G_2 (1967)	13 h.	1,151	Déférence NON significative
G_2 (1967)	16 $\frac{1}{2}$ h.	0,457	Déférence NON significative
G_2 (1967)	20 h.	77,740	***

$$\chi^2_{\text{tab.}}^{0,001} = 10,825$$

*** Différences assurées pour $p = 0,001$

la nature n'est pas assurée ($p = 0,05$) ; pour la seconde génération la différence entre 20 heures de photophase et la nature est au contraire fortement assurée.

La confrontation de ces résultats avec les conditions de la nature permet de faire les remarques suivantes :

La durée moyenne d'éclairement journalier pendant le développement larvaire de la première génération est de 17 heures 20 minutes ; elle est de 16 heures 20 minutes pour la seconde génération. Il y a donc une différence de durée de la photophase de 1 heure entre les deux phases larvaires, qui doit être du même ordre de grandeur pour les deux vols maximums des adultes.

5. CONCLUSIONS

Les nombreuses expériences concernant l'influence de la température et de la teneur en eau du sol sur le taux de diapause chez *C. pisi* indiquent que ces facteurs du milieu ne paraissent avoir aucune signification particulière. Même en scotophase permanente, les larves élevées à partir de paquets d'œufs (infestations artificielles) à diverses températures ne semblent pas manifester une variation de la tendance à la diapause.

La technique des infestations artificielles a permis d'élever les larves de *C. pisi* à différents régimes lumineux. La tendance à la diapause est fortement diminuée dans les élevages de larves de première et de seconde génération effectués en scotophase permanente ou à 20 heures de photophase, alors que les taux de diapause chez les larves exposées à 13 ou 16 1/2 heures de photophase se rapprochent de ceux observés sous les conditions naturelles.

A tous les régimes lumineux expérimentés, sur les larves de première comme sur celles de la deuxième génération, il apparaît sous des conditions identiques de fortes différences de taux de diapause entre les essais entrepris à partir de paquets d'œufs, donc entre les descendants de différentes femelles. D'autre part, le taux de diapause est toujours plus élevé chez les larves de seconde génération. Il semble peu probable que les grandes variations enregistrées entre les résultats des deux générations puissent être attribuées à l'épaisseur variable des parois des gousses utilisées pour l'élevage des larves, car on a pris soin de recourir à des gousses correspondant à un stade déterminé de développement, prélevées dans des parcelles à semis échelonnés. D'autres facteurs pourraient intervenir, qu'il convient de passer en revue.

a) Densité de la population dans les gousses ou les galles

Dans 93 % des cas (tableau 3), la population larvaire d'une galle n'excède pas 40 individus et 57 % des galles contiennent de 10 à 30

individus. Dans les infestations artificielles en gousses, la population a été maintenue à environ 25-30 larves.

Les nombreuses observations faites aussi bien sur galles provenant de la nature que sur gousses dans des conditions de laboratoire ne laissent entrevoir aucune influence de la densité larvaire sur le taux de diapause. En effet, pour un même nombre d'individus dans une galle, le taux de diapause peut varier de 0 à 100 %.

b) Qualité de la nourriture

Il n'est pas exclu que la qualité de la nourriture varie en fonction du développement de la plante. Cette éventualité a pu être exclue en utilisant toujours, aussi bien dans le cas de la première que de la seconde génération, les galles en provenance du même étage de la plante.

Dans les élevages de laboratoire, on a toujours pris soin d'utiliser des gousses se trouvant à un même stade de développement des graines, afin de diminuer dans la mesure du possible une source trophique de variation.

c) Influence des facteurs du milieu sur le développement embryonnaire

Les élevages ont été entrepris aussi bien à partir d'œufs fraîchement pondus que d'œufs à développement embryonnaire très avancé. D'après les taux de diapause observés chez les larves issues de ces élevages, il n'a pas été possible de mettre en évidence l'effet d'une action de la température ou de la photopériode exercée au cours du développement embryonnaire.

Des essais d'élevages à partir de paquets d'œufs ont été entrepris sans l'utilisation des gousses, c'est-à-dire en incubant chaque paquet d'œufs isolément à température et photopériode données. Ces élevages auraient dû permettre le triage d'individus dont le développement embryonnaire ait eu lieu le plus longuement possible dans des conditions bien définies. Malheureusement, ce type d'élevage s'est avéré impossible, en raison de la fragilité des larves néonates.

d) Effet maternel

Dans les conditions naturelles de développement de l'espèce, le taux de diapause n'est pratiquement pas influencé par les facteurs du milieu auxquels sont soumis dans la galle et le sol les stades préimaginaux de la génération considérée. On peut donc penser qu'un effet antérieur à l'expérimentation en laboratoire (c'est-à-dire antérieur à la génération considérée) s'exerce directement dans l'induction de la diapause affectant les larves adultes de *C. pisi*. Il ne paraît pas exclu que la femelle de *C. pisi* transmette à sa descendance une information de nature génétique, un tel message provoquant alors l'inscription de la diapause chez les larves mûres.

Les taux de diapause enregistrés, dans les séries d'élevages à partir d'infestations artificielles ou de galles, présentent de fortes variations

et il s'avère intéressant d'illustrer cette particularité. A cet effet, le tableau 28 présente les résultats complets relevés dans deux expériences en tout point représentatives de l'ensemble des résultats enregistrés dans les nombreuses séries d'essais.

Ces résultats démontrent clairement la forte variation du taux de diapause. Ainsi, dans le cas des galles par exemple, on rencontre d'une galle à l'autre tous les intermédiaires entre 0 et 100 % de diapause. Le test de SNEDECOR & IRWIN dans LINDER (1964) permet de préciser si les variations sont dues au hasard ou non.

Les résultats des tests figurent au tableau 29 (a) pour le cas des élevages à partir d'un paquet d'œufs (une femelle). On constate que toutes les différences sont fortement assurées pour $p = 0,001$. Ainsi, les différences dans le taux de diapause entre les diverses mères testées ne sont pas dues au seul hasard lors de la prise des échantillons. En d'autres termes, il existe une différence réelle entre les diverses femelles testées.

Dans les élevages issus d'une seule galle, l'utilisation du même test statistique conduit aux mêmes résultats (tableau 29 (b)). Le test de SNEDECOR & IRWIN a été appliqué ensuite à l'examen des résultats acquis à partir de lots de larves (tableau 29 (c)). Il apparaît ainsi que la différence entre le chi calculé et le chi tabellé n'est pas significative pour $p = 0,001$ alors que dans tous les autres cas considérés (infestations artificielles et galles) les valeurs de chi calculées dépassent toujours très fortement la valeur seuil du chi tabellé ($p = 0,001$), comme le montrent les tableaux 29 (a), (b). Ainsi, le mélange des larves exerce sur les lots un effet d'homogénéisation qui se traduit par une forte réduction de la variation entre les essais. D'autre part, un lot de larves prélevées au hasard dans une population larvaire provient d'un nombre non défini de femelles, ce qui devrait avoir pour conséquence de réduire l'influence du facteur mère. Par contre, la population d'une galle provient dans 90 % des cas de l'action conjuguée de deux mères au maximum (tableau 30), ce qui explique la variation très forte observée dans ce cas particulier (tableau 29 (b)).

Cependant, si la photopériode était seule responsable de l'induction de la diapause, on pourrait s'attendre à des incidences de diapause très voisines chez les individus de première (G_1) et seconde (G_2) génération élevés sous un même régime photopériodique. Or, comme l'indique le tableau 26, c'est bien le contraire qui se produit, puisque le taux de diapause est très différent entre la G_1 et la G_2 . Il semble donc ressortir de ces constatations qu'un facteur s'exprime plus fortement que les autres, qui est très probablement d'origine génétique (effet maternel). Toutefois, la preuve directe de l'influence maternelle est extrêmement difficile, sinon pratiquement impossible à apporter par voie expérimentale dans le cas de *C. pisi*. En tenant compte du fait que 50 % seulement de la population larvaire de première génération évolue en seconde génération et que l'infestation des champs de pois considérés est en

TABLEAU 28

Résultats détaillés de deux expériences concernant les larves de première génération élevées soit à 20 heures de photophase à partir d'un paquet d'œufs en gousse (A), soit à partir du contenu en larves mûres d'une galle provenant de la nature (B)

A (11 répétitions)

Larves	
sans diapause	avec diapause
14	10
10	0
21	0
10	15
24	7
12	0
6	15
7	0
27	6
12	0
18	11
161	64

B (35 répétitions)

Larves	
sans diapause	avec diapause
4	11
24	1
12	7
14	1
33	1
12	2
15	18
37	4
14	0
0	18
19	1
12	0
11	1
22	4
24	24
3	19
0	13
3	16
0	13
2	17
7	6
0	9
0	13
0	23
2	12
7	10
4	6
0	7
0	7
0	9
0	12
14	34
0	22
0	20
0	14
295	375

TABLEAU 29

Tests d'homogénéité d'un ensemble d'échantillons de larves de C. pisi

Méthode statistique : test de SNEDECOR & IRWIN (1933)

$$\chi^2_{\text{calc.}} = \left\{ \frac{S}{j} (b_j - p_j) - bp \right\} / p(1 - p)$$

(a) Test appliqué aux résultats obtenus à partir d'infestations artificielles en gousses (un paquet d'œufs) pour la première (G_1) et la seconde génération (G_2)

Génération	Photopériode (heures de lumière)	N	n	$\chi^2_{\text{calc.}}$	χ^2_{table}	Résultat du test
G_1	0 (nuit)	99	8	36,45	24,32	***
	13	181	9	77,75	27,87	***
	16 1/2	200	9	72,50	27,87	***
	20	225	11	55,55	29,58	***
G_2	13	279	17	127,63	39,25	***
	16 1/2	213	13	136,22	32,90	***
	20	320	19	151,25	42,31	***

N = Nombre de larves.

n = Nombre de répétitions (gousses).

*** = Différence assurée pour $p = 0,001$.

(b) Test appliqué aux résultats obtenus à partir de galles dont le contenu larvaire a été élevé isolément.

Année de récolte des galles	Génération	N	n	$\chi^2_{\text{calc.}}$	$\chi^2_{0,001}$	Résultats du test
1968	G_1	670	35	388,96	59,70	***
1967	G_1	433	14	132,88	34,52	***
1967	G_2	240	10	28,74	27,87	***

(c) Test appliqué aux résultats obtenus à partir de lots de larves prélevés au hasard dans une grande masse larvaire.

Année de récolte des larves	Génération	N	n	χ^2 calc.	χ^2 0,001 table	Interprétation du test
1966	G ₁	1730	17	34,01	39,522	La différence n'est pas significative pour $p = 0,001$

N = nombre de larves testées.

n = nombre de galles ou lots de larves.

*** différence significative pour $p = 0,001$.

moyenne de 10 %, il n'y a dans le cas le plus probable que 2 à 3 paquets d'œufs par 100 boutons floraux qui produiront des mâles et autant de paquets d'œufs qui donneront des femelles. Le matériel d'expérimentation que l'on peut réunir à partir de 100 boutons est donc assez limité. De plus, il s'avère difficile de faire coïncider l'émergence des mâles et des femelles, et même lorsque cette coïncidence se réalise, l'accouplement n'est pas facile à obtenir. Enfin, une fois les femelles accouplées, il est pratiquement impossible d'obtenir des pontes de quelque importance.

TABLEAU 30

Nombre de paquets d'œufs de C. pisi trouvé dans un même bouton floral de pois

Nombre paquets dans un bouton	Fréquence observée	%
1	160	68,5 %
2	48	20,6 %
3	16	6,9 %
4	8	3,5 %
5	1	0,5 %
Total	233	100 %

Une influence maternelle responsable de l'induction de la diapause dans la descendance a été démontrée chez un grand nombre d'insectes se rattachant aux ordres les plus divers. Ainsi, les femelles adultes de *Nasonia vitripennis* WALKERE sont sensibles à la longueur du jour et à la température et elles répondent, en produisant des larves avec ou sans diapause, à la manière d'un insecte de long jour, avec une réponse photopériodique modifiée par la température. Cette sensibilité se développe dans la nymphe. Le développement de la descendance est déterminé uniquement par la photopériode et la température subies par la mère. Bien que les tendances à la diapause des lignées soient en définitive sous contrôle génétique, le mécanisme de l'induction de la diapause est purement maternel et les mâles ne jouent aucun rôle dans la détermination du développement de leur progéniture immédiate, selon SAUNDERS cité par LABEYRIE (1967).

Chez *Phlebotomus papatasii* SCOPOLI, les larves provenant des œufs pondus pendant les cinq premiers jours de l'alimentation de la femelle se développent sans diapause, tandis que celles provenant des œufs émis ultérieurement, manifestent dans 93 % des cas une diapause à la fin du quatrième stade (ROUBAUD, dans LABEYRIE, *l. c.*).

RING (1967) indique que la diapause chez les larves de *Lucilia cesar* L., issues de femelles en provenance de la nature, augmente rapidement pendant le mois de juillet, pour atteindre pratiquement 100 %. Cette augmentation subite, qui se produit peu après le solstice d'été, est due à la mère. La photopériode est le plus important facteur qui contrôle cette influence maternelle, bien que la température joue un rôle modificateur dans la réponse de l'insecte. Les longues photopériodes (20 heures) tendent à prévenir la diapause, alors que les courtes (12 heures) sont inductrices de la diapause.

Chez *Aedes atropalpus* COQUILLET, l'induction de la diapause dans la descendance est aussi de nature strictement maternelle. En effet, le croisement des mâles élevés sous long jour (16 heures lumière) au cours de leur développement larvaire et nymphal, avec des femelles élevées pendant les mêmes stades sous court jour (12 heures lumière), a comme résultat la production d'une descendance affectée d'une diapause embryonnaire. Réciproquement, les femelles élevées sous long jour, lorsqu'elles sont croisées avec des mâles élevés sous court jour, fournissent invariablement une descendance presque sans diapause (ANDERSON, 1968).

6. RÉSUMÉ

C. pisi est une espèce monogénique, chaque femelle engendrant une progéniture qui est composée soit uniquement de femelles, soit uniquement de mâles.

La ponte s'effectue dans les boutons floraux, qui sont transformés en galles par les larves qui s'y développent. Les larves, à leur complet

développement, quittent la galle et passent dans le sol, où elles tissent deux types de cocons, soit un cocon sphérique, soit un cocon ovoïde. Dans les cocons sphériques, la larve repliée en forme de fer à cheval effectue la diapause et la quiescence printanière qui lui fait suite. Dans les cocons ovoïdes se produisent invariablement les nymphoses.

Chez *C. pisi*, la diapause des larves dure le plus souvent un seul hiver, si bien que l'apparition des adultes issus des générations hivernantes s'effectue en arrière-printemps. Toutefois, un très faible pourcentage d'individus peut persister en état de diapause pendant un ou deux hivers supplémentaires.

L'incidence de divers facteurs du milieu sur l'induction de la diapause a été examinée dans divers essais. Les résultats des expériences montrent que l'influence de la température et de l'humidité sur les larves ne modifient pratiquement pas leur taux de diapause. Les larves en prédiapause exposées à de basses températures ou dans un sol à faible teneur en eau répondent à ces conditions défavorables par un état de quiescence.

Les basses températures sont nécessaires au développement de diapause de *C. pisi*. En conditions de laboratoire, la diapause peut être éliminée par exposition à une longue séquence froide (par exemple 120 jours à 7°C). Les larves se nymphosent ensuite dès leur transfert à haute température dans un sol convenablement humidifié. Par contre, les larves n'ayant pas subi l'application d'une séquence froide demeurent indéfiniment en l'état de diapause.

Une technique particulière, basée sur des infestations artificielles dans les gousses de Pois, a rendu possible l'élevage des larves en conditions contrôlées de laboratoire. Cette technique permet d'expérimenter facilement à tout régime lumineux ou thermique. La tendance à la diapause est fortement diminuée dans les élevages de larves de première (G_1) et deuxième génération (G_2) effectués en scotophase permanente ou à 20 heures de photophase. Par contre, les taux de diapause chez les larves exposées à 13 ou 16 1/2 heures de photophase se rapprochent de ceux enregistrés en conditions naturelles. Le taux de diapause est toujours plus bas chez les larves de première que chez celles de seconde génération. Néanmoins, dans tous les essais effectués en laboratoire à diverses photophases (infestations artificielles) aussi bien que dans le matériel récolté dans la nature (galles), on constate dans les taux de diapause de fortes différences entre les progénitures des différentes femelles. Il paraît très probable que cette variation du taux de diapause est due à des facteurs endogènes. Malheureusement, et malgré des essais répétés, il n'a pas été possible d'obtenir des pontes de quelque importance en conditions contrôlées de laboratoire. Par conséquent, les essais de croisement qui seraient propres à éclaircir ce problème n'ont pu être effectués.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Die Erbsengallmücke, *C. pisi* ist eine monogene Art; die Nachkommenschaft eines Weibchens besteht entweder nur aus Männchen oder nur aus Weibchen.

Die Eiablage erfolgt in den Blütenknospen, welche durch die sich entwickelnden Larven in Gallen umgewandelt werden. Die erwachsenen Larven verlassen die Galle und wandern in den Boden, wo sie zwei Typen von Kokons spinnen können: kugelige und eiförmige. In den kugeligen Kokons verbringt die hufeisenförmig gekrümmte Larve die Diapause und die im Frühjahr anschliessende Quieszenz. In den eiförmigen Kokons erfolgt die Verpuppung.

Die larvale Diapause dauert bei *C. pisi* meist nur einen Winter, das Schlüpfen der Imagines der überwinterten Generation erfolgt im Spätfrühling. Ein geringer Prozentsatz der Tiere kann aber noch ein bis zwei weitere Winter in Diapause verbleiben.

Der Einfluss verschiedener Umweltfaktoren auf die Auslösung der Diapause wurde experimentell geprüft. Es zeigte sich, dass Temperatur und Feuchtigkeit die Diapauserate der Larven praktisch nicht beeinflussen. Praediapauselarven, die tiefen Temperaturen ausgesetzt oder in Boden mit geringem Wassergehalt verbracht werden, reagieren auf diese ungünstigen Einflüsse mit einem Quieszenz-Stadium.

Im Verlauf der Diapause sind tiefe Temperaturen notwendig. Im Labor kann die Diapause durch eine lange Kälteperiode (z.B. 120 Tage bei 7°C) gebrochen werden. Die Larven verpuppen sich dann, in eine höhere Temperatur verbracht, in einem Boden mit passender Feuchtigkeit. Dagegen bleiben Larven, die keine Kältebehandlung erfahren haben, auf unbeschränkte Zeit in Diapause.

Eine spezielle Technik, die künstliche Übertragung von Eigelegen in Erbsenhülsen, ermöglichte die Aufzucht der Larven unter kontrollierbaren Laborbedingungen. Diese Technik erlaubt Experimente mit Licht und Wärme. Die permanente Scotophase sowie die Photoperiode von 20 Stunden bei der Aufzucht von Larven der 1. oder 2. Generation vermindern die Diapauserate erheblich. Dagegen nähert sie sich bei einer Photoperiode von 13 oder 16 1/2 Stunden derjenigen im Freiland. Die Diapauserate ist bei der ersten Generation immer niedriger als bei der zweiten Generation.

Bei allen Photoperiode-Versuchen ergaben sich gesicherte Unterschiede in der Diapauserate zwischen den Nachkommen verschiedener Weibchen. Es scheint wahrscheinlich, dass das auf endogene Faktoren zurückzuführen ist.

Leider konnten bisher nie Eiablagen im Labor erhalten werden, sodass die zur Klärung dieser Frage notwendigen Kreuzungsexperimente nicht durchgeführt werden konnten.

6. SUMMARY

C. pisi is a monogenic species ; females produce progeny composed entirely of either males or females.

Eggs are laid in the floral buds and the latter are then transformed into galls by the developing larvae. At the completion of development the larvae fall to the ground, burrow into the soil and there form two types of cocoons, either spherical or ovoid. In the spherical cocoons the larva coils itself into a horseshoe form, and passes through diapause and the stage of spring quiescence which follows. In the ovoid cocoons pupae are always produced.

In *C. pisi* the larval diapause usually lasts one entire winter with the result that the emergence of adults descended from overwintering generations occurs in late spring. Occasionally a small percentage of individuals can persist in diapause during one or even two following winters.

The effects of various environmental factors on the induction of diapause has been examined in a number of experiments. The results of these show that the influences of temperature and humidity on the larvae have no appreciable effect on diapause. Prediapause larvae exposed to low temperatures or, in the soil, to a low degree of humidity respond to these unfavourable conditions by a period of dormancy (quiescence).

Low temperatures are necessary for the development of diapause in *C. pisi*. Under laboratory conditions the diapause may be eliminated by exposure of the larvae to a long period of cold e.g. 120 days at 7°C. The larvae then pupate following their transference to a high temperature in a soil of the correct humidity. Larvae which were not subjected to this period of cold remain indefinitely in diapause.

A special technique based on the artificial infestation of pea pods allowed for the rearing of larvae under controlled laboratory conditions. With the technique experiments using varying periods of light and heat could be easily carried out. The tendency to diapause is greatly diminished by the rearing of larvae of both the first (G_1) and second (G_2) generations in permanent scotophase or in 20 hours of photophase, while the rate of diapause for larvae exposed to 13 or 16 1/2 hours photophase is similar to that of larvae reared under natural conditions. The rate of diapause is always lower for larvae of the first generation than for those of the second.

However, in all the experiments carried out in the laboratory at various photophases (artificial infestations) as well as in the material collected from the field (galls) great differences in the rate of diapause were observed for the progeny of different females. It seems very probable that these variations in the rate of diapause are caused by endogenous factors. Unfortunately, despite repeated experiments it was not possible to obtain a sufficient number of eggs from females reared under controlled laboratory conditions. As a result, the experiments necessary to clear up this problem have not been carried out.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, J. F., 1968. *Influence of photoperiode and temperature on the induction of diapause in Aedes atropalpus* COQUILLET (Diptera, Culicidae). Ent. exp. & appl., **11**, 321-330.
- BARNES, H. F., 1931. *The sex-ratio at the time of emergence and the occurrence of unisexual families in the gall midges (Cecidomyidae, Diptera)*. J. Genet., **24**, 225-234.
- 1946. *Gall midges of economic importance, vol. 1 ; Root and Vegetable Crops*. Crosby Lockwood and Son Ltd., London, 104 pages.
- 1948. *Gall midges of economic importance, vol. 3 ; Fruit*. Crosby Lockwood and Son Ltd., London, 184 pages.
- 1950. *The identity of the swede midge, Contarinia nasturtii KIEFFER, with notes on its biology*. Ann. Appl. Biol., **37**, 241-248.
- 1952. XII : *Further evidence of prolonged larval life in the wheat blossom midge*. Ann. Appl. Biol., **39**, 370-373.
- BARNES, H. F. & ARNOLD, M. K., 1960. *Delayed emergence of pea midge*. Plant Path., **9**, 52-54.
- BAIER, M., 1963. *Zur Biologie und Gradologie der Sattelmücke Haplodiplosis equestris WAGNER* (Diptera, Cecidomyidae). Z. ang. Ent., **53**, 217-273.
- BECK, S. D., 1968. *Insect photoperiodism*. Academic Press, New York & London, 288 pages.
- BEVAN, W. J. & UNCLES, J. J., 1958. *Studies on soil population of Contarinia pisi WINN. in 1957 in Yorkshire and Lancashire*. Ann. appl. Biol., **46**, 529-535.
- BISHOP, G. W., 1954. *Life history & habits of a new seed midge, Dasyneura gentneri* (Pritschard). J. econ. ent., **47**, 141-147.
- BOLLINGER, A., 1968. *Morphologische, phänologische und ökologische Untersuchungen an der Erbsengallmücke (Contarinia pisi WINN., Itonididae, Diptera) im Drescherbsenanbaugebiet der Ostschweiz*. Juris Druck & Verlag, Zurich, Diss. Nr. 4112, 104 pages.
- BUHL, C., 1960. *Beobachtungen über vermehrtes Schadauftreten der Kohlschotenmücke (Dasyneura brassicae WINN.) an Raps und Rübsen in Schleswig-Holstein*. Nachr. bl. Deutsch. Pfl. schutzdienstes, **12**, 1-6.
- CHURCH, N. S., 1955. *Moisture and diapause in the wheat stem sawfly, Cephus cinctus* NORT. (Hymenoptera : Cephidae). Can. Ent., **87**, 85-97.
- COUTIN, R., 1959. *Quelques particularités du cycle évolutif des Cécidomyies. La diapause prolongée des larves et l'apparition différée des imagos*. Ann. Epiphyties, **10**, 491-500.
- 1962. *La lutte contre la Cécidomyie (Contarinia medicaginis KIEFFER) des fleurs de luzerne*. Rev. Zool. agr. & appl., N° 1-3, 1-22.
- COUTIN, R. & ARNOUX, J., 1954. *Les fluctuations de population de deux Cécidomyies du blé en Angleterre*. B.T.I. **86**, 45-48.
- CROUSE, H. V., 1943. *Translocations in Sciara : their bearing on chromosome behaviour and sex determination*. Missouri agric. Exp. Sta. Res. Bull., **379**, 75 pages.
- 1960 a. *The nature of the influence of X-translocations on sex of progeny in Sciara coprophila*. Chromosoma, **11**, 146-166.
- 1960 b. *The controlling element in sex-chromosome behavior in Sciara*. Genetics, **45**, 1429-1443.
- DUCHAUFOUR, P., 1960. *Précis de pédologie*. Masson, Paris, 438 pages.
- GEISSLER, K., 1966. *Untersuchungen zur Morphologie und Ökologie der Erbsengallmücke Contarinia pisi WINN*. Arch. Pfl. schutz, **2**, 39-75.
- GUPPY, J. C., 1961. *Life-history, behavior and ecology of the Clover seed midge Dasyneura leguminicola (Lint.) in eastern Ontario*. Can. Ent., **93**, 59-73.
- HARRIS, F. A., LLOYD, E. P., LANE, H. C. & BURT, E. C., 1967. *Influence of light on diapause in the boll-Weevil Anthonomus grandis (Coleoptera, Curculionidae). I. Dependence of diapause response on the spectral composition of the light used to extend the photoperiod*. J. écon. ent., **60**, 1565-1567.

- HEDLIN, A. F., 1961. *The life-history and habits of a midge, Contarinia oregonensis Foote in Douglas-Fir cones*. Can. Ent., **93**, 952-967.
- KUTTER, H., 1934. *Weitere Untersuchungen über Kakothrips robustus UZEL. und Contarinia pisi WINN., sowie deren Parasiten, insbesondere Pirene graminea HAL.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., **16**, 1-82.
- LABEYRIE, V., 1967. *Physiologie de la mère et état de la progéniture chez les Insectes*. Bull. Biol., **101**, 13-71.
- LEES, A. D., 1955. *The physiology of diapause in arthropods*. University Press, Cambridge, 151 pages.
- LINDER, A., 1964. *Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner, und Ingenieure*. 4. unver. Aufl., Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart, 484 pages.
- METZ, C. W., 1929. *Sex determination in Sciara*. Amer. Nat., **63**, 487-496.
- 1938. *Chromosome behavior, inheritance and sex-determination in Sciara*. Amer. Nat., **72**, 485-520.
- MEYER, D., 1969. *Der Einfluss von Licht- und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers Zeiraphera diniana (Gn.) (Lepidoptera : Tortricidae)*. Rev. suisse Zool. **76**, 93-141.
- PAINTER, R. H., 1930. *Observations on the biology of the hessian fly Mayetiola destructor SAY*. J. econ. ent., **23**, 326-328.
- PARODI, R., 1966. *La mosquita del sorgo Contarinia sorghicola Coq. y su control*. Inf. téc. Estac. exp. Manfredi, **7**, 20 pages (Réf. : R.A.E. A, 56, N° 1171).
- READSHAW, J. L., 1966. *The ecology on the swede midge, Contarinia nasturtii (KIEFF.) (Diptera, Cecidomyiidae). I : Life history and influence of temperature and moisture on development*. Bull. Ent. Res., **56**, 685-700.
- REYNOLD, J. P., 1938. *Sex-determination on a bisexual strain of Sciara coprophila LINTNER*. Genetics, **23**, 203.
- RING, R. A., 1967. *Maternal induction of diapause in the larva of Lucilia cesaer L.* J. exp. biol., **46**, 123-136.
- SOLINAS, M., 1964. *Studi sui Ditteri Cecidomiidi. I : Contarinia medicaginis KIEFFER*. Bol. Instit. Ent. Bologna, **27**, 249-300.
- SØMME, L. & VELLE, W., 1968. *Polyol dehydrogenase in diapausing pupae of Pieris brassicae*. J. Insect Physiol., **14**, 135-143.
- SPEYER, W. & WAEDE, M., 1956. *Eine Methode zur Vorhersage des Weizengallmückenfluges*. Nachr. bl. Deutsch. Pfl. schutzdienstes, **8**, 113-120.
- SRIVASTAVA, U. S. & AGARWAL, S. B., 1966. *Observations on the life history and bionomics of Anjeerodiplosis peschawarensis MANI (Diptera, Itonidae)*. Bull. ent. Res., **57**, 121-136.
- STOKES, B. M., 1953. *Biological investigations into the validity of Contarinia species living on the Cruciferae with special references to Contarinia nasturtii (KIEFFER)*. Ann. Appl. Biol., **40**, 726-741.
- STREBLER, G., 1968. *Etude d'un Itonidide cécidogène Contarinia medicaginis KIEFFER et de son hôte*. Thèses Fac. Sci. Orsay, Univ. Paris, 135 pages texte + figures.
- ULLERICH, F. H., 1963. *Geschlechtschromosomen und Geschlechtsbestimmung bei einigen Calliphorinen (Calliphoridae, Diptera)*. Chromosoma (Berlin), **14**, 45-110.
- VALLOTON, R., 1969. *Une technique originale d'élevage en laboratoire de la Cécidomyie des fleurs du pois, Contarinia pisi WINN. (Dipt. Cecidomyiidae)*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., **42**, 46-51.
- WAEDE, M., 1959. *Ein Beitrag zur Biologie der Weizengallmücken Contarinia tritici KIRBY und Sitodiplosis mosellana GEHIN*. Z. Pfl. Krankh., **66**, 508-514.
- WHITE, M. J. D., 1950. *Cytological studies on gall midges (Cecidomyiidae)*. Univ. Texas public., N° 5007, 80 pages.
- WIESMANN, R., 1950. *Untersuchungen über die Diapause der Puppe der Kirschenfliege Rhagoletis cerasi L. (Diptera : Trypetidae)*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., **23**, 207-225.