

Bionomie et développement de *Dendroctonus micans* Kug (Col Scolytidae) dans le Massif central *

G Vouland, D Schvester

INRA, laboratoire de recherches forestières méditerranéennes, unité de zoologie,
av Vivaldi, F-84000 Avignon, France

(Reçu le 8 avril 1993; accepté le 18 mars 1994)

Résumé — Des observations ont été menées de 1976 à 1983 sur la bionomie et le développement de *Dendroctonus micans* Kug (Col Scolytidae) sur *Picea excelsa* Link dans le Massif central à environ 1 400 m d'altitude. Les émergences d'adultes sont très échelonnées au cours de l'été et à dates variables selon les années. Il en résulte un échelonnement des pontes, une variabilité considérable, de 13 à 22-23 mois environ, de la durée du développement, et le fait qu'à presque toute époque de l'année sont représentées dans un même peuplement de très nombreux stades de l'insecte, et ce sans aucune homologie d'année en année à époques semblables.

Scolytidae / *Dendroctonus micans* / *Picea* / bionomie / développement

Summary — **Bionomics and the development of *Dendroctonus micans* Kug in the Massif central.** The bionomics and development of *Dendroctonus micans* Kug (Col Scolytidae) on *Picea excelsa* Link were observed by laboratory rearing attempts using an artificial (meridic) diet and a natural medium (spruce trunks, table I). Observations were also made between 1976 and 1983 in the French Massif Central in a stand at an elevation of about 1 400 m. With the artificial diet it was impossible to obtain the entire development from egg to adult. However, development from the 4th or 5th larval instar to adults was possible. This gives virgin females for rearing attempts on natural medium. Virgin females are unable to bore a normal gallery system. Observations of natural conditions were made on the day of the attacks by periodic marking of bore, and by monthly observations on the demographic composition of the insect populations. Fertilization occurs in the native gallery. The emergence of the adults may occur at variable periods in the year. For example, the first attacks were observed at end of April in 1978, mid-June in 1976, and mid-September in 1980 (fig 1b). Females alone could bore a new system without contribution of the males. Emergence was also greatly spaced out (95 d in laboratory conditions and about 4-5 months in natural conditions, table II). This results in a spacing out of the oviposition, and a considerable variability of the development duration: about 13-22.23 months in natural conditions. This is because the insects issued from late-laid eggs are subject to 2 hibernating periods. This also results in the fact that many stages of the insects are present in a same stand all year round, without homology between years, as indicated by observations on the demographic composition of the population (fig 1).

Scolytidae / *Dendroctonus micans* / *Picea* / bionomics / development

* Le présent article est un condensé du travail présenté sous forme de thèse par G Vouland en 1991.

INTRODUCTION

Dendroctonus micans Kug serait originaire de Sibérie. Au cours du siècle dernier il s'est répandu en Europe centrale et occidentale, ce qui a donné lieu à de nombreuses études, dont entre autres, en Allemagne, celles de Pauly (1982) puis de Francke-Grossmann (1948, 1949, 1954 surtout), et, en Belgique, celles de Séverin (1902) et de Brichet et Séverin (1903) puis de Grégoire (1973, 1987).

Les épicéas sont ses hôtes principaux : Grégoire (1987) a recensé, dans la littérature, 12 espèces signalées comme attaquées, dont surtout l'épicéa commun (*Picea excelsa* Link) ainsi que l'épicéa de Sitka (*P. sitchensis* Carr). En Géorgie et en Turquie, *P. orientalis* Link subit d'importantes déprédations (Kobakshidze, 1967 ; Benz, 1984). D'autres conifères aussi peuvent être attaqués : Grégoire mentionne 7 espèces de pins, dont surtout *Pinus sylvestris* L, en Estonie (Voolma, 1978) et en Sibérie (Kolomiets, 1981) ainsi que *P. uncinata* Ramond. Le seraient également, mais à un degré moindre, 5 espèces de sapins, dont *Abies alba* Mill, ainsi que *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco (Grijpma, 1984).

D'après les collections du Muséum national d'histoire naturelle, la première mention de *D. micans* en France remonterait à 1897, près de Metz. Il est ensuite observé dans le Jura (Barbey, 1913) puis en Franche-Comté (R Schaeffer in litt) en 1928-1930. Selon Balachowsky (1949) il est «sporadiquement signalé en France, dans les pessières du mont Jura et des Alpes, où il atteint son extrême limite occidentale de répartition». Il cite plusieurs localités des Vosges, du Doubs, du Jura, et jusqu'à Seyne-les-Alpes (Alpes-de-Hte-Provence) et le mont Ventoux. Mais ce n'est qu'en 1959 que mention est faite en France d'infestations de

quelque importance, par Charabas (1961), en forêt de Saint-Prix (Nièvre). La situation semble d'ailleurs s'y s'être normalisée depuis, car Granet et Perrot en 1976, n'y observaient guère que 2 à 4% d'arbres attaqués, et faiblement.

En 1972-1974, les forestiers du sud-est du Massif central (Haute-Loire, Lozère surtout) observent de graves infestations qui nécessitent l'enlèvement prématuré de plusieurs dizaines de milliers de m³. L'insecte s'est, depuis, répandu plus au sud jusqu'à l'Aigoual et vers l'ouest en Limousin, Aveyron, Ariège, et même en Normandie. Il s'agit donc d'une espèce en expansion.

Il ressortait d'autre part, de l'examen de documents bibliographiques antérieurs, des contradictions entre auteurs sur la durée du cycle, et sur les conditions de son déroulement.

Déjà Eckstein (1904) souligne les divergences de plusieurs observateurs qui l'avaient précédé ; il cite ainsi Eichoff (1881), Stein¹, Ulrich¹ qui «croyaient que la génération était à considérer comme double» annuellement ; Altum (1888), Lindeman¹, Pauly (1882) qui la considèrent comme annuelle ; Glück¹ et Nitsche¹ pour qui 2 générations d'un an de durée se développent conjointement ; Wahl (1897) qui observe une génération biennale.

En Belgique, à la même époque, Brichet et Séverin (1902) opiniaient pour une génération annuelle. Plus récemment Escherich (1923) puis Voute (1947) Francke-Grossmann (1949), Mel'Nikova (1962) et Kobachidze (1967) émettaient une conclusion semblable, alors que Pfeffer (1955), et Gohrn *et al* (1954) considèrent le développement comme biennal, et même, pour les derniers nommés, comme triennal pour une petite part de la population, opinion également avancée par Bejer-Petersen (1952). Pour la Sibérie Kolomietz et Bogdanova

¹ Les références de ces auteurs ne sont pas données par Eckstein.

(1976) évaluent à 2 ans la durée du développement, avec cependant une petite part de la population se développant en une année. En Estonie sur pin sylvestre, le développement durerait 2 ans (Voolma, 1978, 1980).

Tous les auteurs s'accordent à constater qu'à peu près à toute époque de l'année il est possible de rencontrer simultanément, œufs exceptés, presque tous les stades du développement. (Nous avons dès les débuts de nos observations fait la même constatation.) La seule observation non approfondie du fait a pu donner lieu à différentes interprétations. Les différences pourraient aussi découler de celles – notamment climatiques – des conditions d'observation.

Cela a motivé une étude du cycle et du développement de l'espèce dans les conditions naturelles pour la région du Massif central. Des élevages en laboratoire ont d'autre part été utilisés en vue de comparaison avec les études sur le terrain.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Élevages en laboratoire

Des essais furent tentés sur milieu artificiel, mais ils ont été pratiqués surtout sur milieu naturel (trons d'épicéa).

Essais d'élevages sur milieu artificiel

Il s'agit d'un milieu méridique selon la terminologie de Dougherty (1959) dont la composition est donnée par ailleurs (Lemperière, 1979 ; Vouland, 1991). Cette formule fut utilisée par Carle (1969) pour des élevages de *Pissodes notatus*, divers Scolytides des pins (*Orthotomicus erosus* Woll, *Tomicus piniperda* L par ex). Elle est inspirée d'expériences américaines ou canadiennes telles celles de Clark (1965) par exemple. La seule différence est la substitution de liber d'épicéa à celui de pin.

Ces essais furent extrêmement décevants, du moins ceux tentés à partir d'œufs : alors que des élevages sur un milieu semblable (à la source de liber près) assurent le développement complet de l'œuf à l'adulte d'autres Scolytides comme *O. erosus*, *T. piniperda*, il n'a pas été possible, avec *D. micans*, malgré de nombreuses tentatives, d'élever l'insecte au-delà du 3^e stade larvaire. Encore, la mortalité en cours d'expérience fut-elle très importante.

En revanche, le développement fut obtenu jusqu'à l'imago, à partir de larves de 4^e ou 5^e stade, en dépit, là encore d'une certaine mortalité. Le milieu convient aussi à l'alimentation des jeunes imagos, jusqu'à leur maturation complète, ce qui permet d'obtenir des femelles vierges pour certaines tentatives d'élevage sur milieu naturel.

Élevages sur troncs

Les insectes proviennent de bûches infestées prélevées dans la nature, le plus près possible de la date de l'émergence des premiers individus de *D. micans*, placées en cages-éclosoirs à 22-25°C environ et journallement humectées par pulvérisation. Les émergents sont récoltés chaque jour et mis en pénétration sur des rondins frais, confinés isolément sous boîtes de polystyrène de 3 cm de diamètre, fixées par des bracelets élastiques aux rondins qui sont aussi réhumectés chaque jour. Ces rondins sont des tronçons d'épicéa de 30 à 50 cm de diamètre et de 60-70 cm de long provenant d'arbres attaqués par *D. micans* et fraîchement abattus, ces tronçons n'étant cependant pas porteurs d'attaques. Ils sont rapportés au laboratoire immédiatement après abattage et leurs sections sont paraffinées.

Les élevages ont été conduits en chambres climatisées équipées d'un humidificateur à 10°C ± 0,5 et 80% ± 5 HR ; 15°C ± 0,5 et 80% ± 5 HR ; 20°C ± 0,5 et 95% environ HR. D'autres ont eu lieu en conditions moins précises, en salle conditionnée à 20-22°C et 75% environ d'humidité relative.

Le développement est suivi par décortication minutieuse de 3 pénétrations tous les 2-3 j pour chaque température. Les stades atteints sont notés. Le « rendement » de la méthode est assez satisfaisant : par exemple dans l'une de nos expériences, sur 200 insectes mis à l'élevage, nous avons observé : à 10°C, 112 pénétrations réussies, soit 56% ; à 15°C, 116 pénétrations réussies, soit 58% ; à 20°C, 126 pénétrations réussies, soit

63%. Les insectes mis en expérience n'avaient pas été sexés, faute alors d'une méthode de sexage, qui ne fut définie que plus tard (Robinson *et al*, 1984). Le taux de réussite fut donc probablement un peu plus important, les mâles ne précédant à aucun forage de pénétration.

Observations dans la nature

Ces observations ont comporté :

- d'une part, en 1977 et 1978, des repérages sur les dates des attaques et leur échelonnement au long de la saison ;

- d'autre part, et surtout, des observations, pendant plusieurs années sur la composition démographique des populations et son évolution.

Elles ont eu lieu sur épicéa commun, essentiellement en forêt domaniale du Berthaldès (dite aussi forêt de Croix-de-Bor) en Lozère (altitude moyenne 1 420 m. Coordonnées géographiques en grades 1,32 – 49,75). Le peuplement âgé d'environ 80 ans était l'un de ceux dans lesquels *D micans* se multipliait le plus activement. On y relevait en 1985, 46,7% d'arbres attaqués, non comptés ceux précédemment enlevés en raison des infestations.

Observation sur les dates des attaques

Les attaques de l'année furent repérées, dès leur début, à intervalles de quinzaine en 1977, de semaine en 1978, au moyen de punaises de couleur et/ou de formes différentes pour chaque date, fichées au voisinage du forage. Les systèmes ainsi marqués furent par la suite examinés par décortication en vue de préciser la proportion d'attaques ayant donné lieu à descendance.

Observations sur la composition démographique des populations

Cette démarche, originale, procède de la constatation selon laquelle, à peu près à toute époque de l'année, presque tous les stades de l'insecte peuvent se trouver représentés en un même peuplement, et cela en proportions différentes selon les années, à époque semblable.

Une fois par mois au cours de la première décennie (sauf en hiver), il a été procédé, par décortication sur place, à l'examen du contenu

de 60 systèmes de galeries «en activité», répartis dans le peuplement sur environ 18 h, à raison d'au moins 40 arbres, 3 systèmes au maximum étant examinés sur un même arbre. Ce nombre de 60 fut arrêté après les 2 premières années d'observation où furent examinés jusqu'à 120 systèmes et plus. La confrontation, ces 2 années-là, des résultats d'une part de la totalité des systèmes examinés, d'autre part de 60 systèmes pris au hasard (à plusieurs reprises) a montré que le nombre de 60 suffisait à donner une image très représentative de la composition des populations. Dans chaque système sont relevés les divers stades ou phases en place.

On a distingué :

- les femelles en cours de pénétration, mais n'ayant pas encore pondu ;

- la présence d'œufs ;

- les larves de chacun des 5 stades larvaires ;

- les nymphes ;

- les adultes préémergents présents dans le système (quel que soit leur degré de mélanisation) ;

- les adultes émergés (existence de logettes de nymphose abandonnées, étant entendu que ne sont pris en compte que les systèmes hébergeant encore des insectes aux stades antérieurs).

Très généralement ne coexistent pas plus de 3 stades en un même système, les femelles en pénétration n'ayant pas encore pondu étant, bien entendu, seules représentées. Mais la composition de la population varie beaucoup selon les systèmes.

Il n'était matériellement pas possible d'effectuer un dénombrement exact, faute de temps et parce que de nombreux insectes tombaient à terre lors de la décortication et étaient donc perdus. Aussi, pour chaque système examiné, chaque stade ou état présent a-t-il été affecté d'une note selon l'échelle suivante :

3 : dominant dans le système ;

2 : non dominant mais assez abondamment représenté ;

1 : présent mais peu abondant.

Soit un maximum absolu possible de 6 par système. Les femelles en pénétration et n'ayant pas encore pondu seront affectées de ce maximum.

Pour chacun des relevés mensuels on a fait le total des notes observées, pour chaque stade ou état observé, tous systèmes confondus. Ce total (*t*) est converti en pourcentage par rapport au

total maximal possible (T) pour l'ensemble des systèmes examinés, soit 360 pour 60 systèmes. Ces notations n'étant que semi-quantitatives, ces pourcentages, s'ils ne sont probablement pas d'une rigoureuse exactitude, donnent cependant une image de la composition des populations, de leur évolution au cours de l'année, ainsi que des différences selon les années à époques semblables.

Ces observations ont été poursuivies de 1976 à 1983. La composition des populations peut être traduite en histogrammes d'après les pourcentages observés de chaque stade. Nous ne donnons ici que les histogrammes des années 1979, 1980, 1991 à titre d'exemple (fig 1a, b, c), selon dans un souci de brièveté, un mois sur 2, bien que les observations aient été mensuelles.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'adulte : maturation – fécondation

L'adulte a été décrit par Balachowski (1949, p 134).

Le rapport numérique des sexes (mâles/femelles) est toujours très inférieur à l'unité. Tous les auteurs en sont d'accord, mais les évaluations diffèrent parfois. Nous avons observé très régulièrement un rapport moyen de 1/10 à 1/12, mais très variable selon le système (extrêmes 1/7 et 1/22), chiffres relevés à l'émergence sur des populations naturelles de diverses origines écloses en laboratoire. Cependant, après Francke-Grossman (1950) et Grégoire (1987) le rapport des sexes serait initialement de l'ordre de 1/5, et diminuerait par la suite, par mortalité sélective des mâles.

La durée de maturation, de la mue imaginaire à l'émergence (période ténérale) est particulièrement longue : de l'ordre d'une quarantaine de jours en élevage sur tronc à 20°C (Vouland *et al*, 1984). Les accouplements ont lieu uniquement au cours de cette période, dans le système natal, la proportion de femelles fécondées atteignant (en éle-

vages) au moins 85 à 90%. Divers auteurs considèrent qu'en nature 100% des femelles émergentes sont fécondées (*cf* par exemple Grégoire, 1987).

La fécondation avant émergence est une des singularités de l'espèce, bien que non absolument unique chez les Scolytides. Chez la plupart, elle a lieu normalement après émergence, lors de l'attaque d'un nouveau sujet-hôte, même s'il a pu être mis en évidence, chez *Ips sexdentatus* par exemple (Janin, 1984), que des femelles hivernantes (jusqu'à 30%) pouvaient émerger fécondées au printemps, si la densité d'infestation sur l'arbre natal permet des intercommunications entre systèmes issus de géniteurs différents. Mais cela n'a pas le caractère « systématique » observé chez *D micans* ou chez certains Scolytides à Ambrosia, tel *Anisandrus dispar* F (Schneider-Orelli, 1913).

Selon nos expériences d'infestation forcées tant au laboratoire qu'en nature, les femelles vierges, telles que celles obtenues en élevages (*cf Essais d'élevage sur milieu artificiel*), sont incapables de forer une galerie de ponte normale.

L'émergence est très échelonnée : sur des échantillons d'épicéa attaqués prélevés dans la nature, les insectes les plus avancés étant au stade jeune adulte et placés en laboratoire à 20-22°C nous avons relevé des durées totales d'émergence de 30 à 38 j pour ceux ne portant qu'un système et de 66 à 95 j pour ceux porteurs de plusieurs. Les mâles de *D micans* émergent aussi mais aucun élément sur leur rôle exact alors n'a pu être acquis. En élevage, ils meurent rapidement après l'émergence. Dans la nature nous n'avons jamais observé (sur plus de 8 années) d'accouplement de femelle en cours de forage. Bergmiller (1903) indique « n'avoir jamais observé d'émergences en vue de la fécondation » et Franck-Grossmann (1949) écrit qu'en règle générale la femelle seule installe le système de ponte nouveau, sans coopération du

mâle. Selon Grégoire (1987), il serait possible que des mâles qui émergent aillent visiter d'autres systèmes que leur galerie natale et y féconder un certain nombre de femelles. Cela contribuerait à réduire le taux d'endogamie.

Attaques de l'adulte – ponte

Les femelles en fin de maturation, prélevées en plein hiver (janvier-février) et mises en élevage sur troncs au laboratoire, procèdent rapidement au forage et à la ponte,

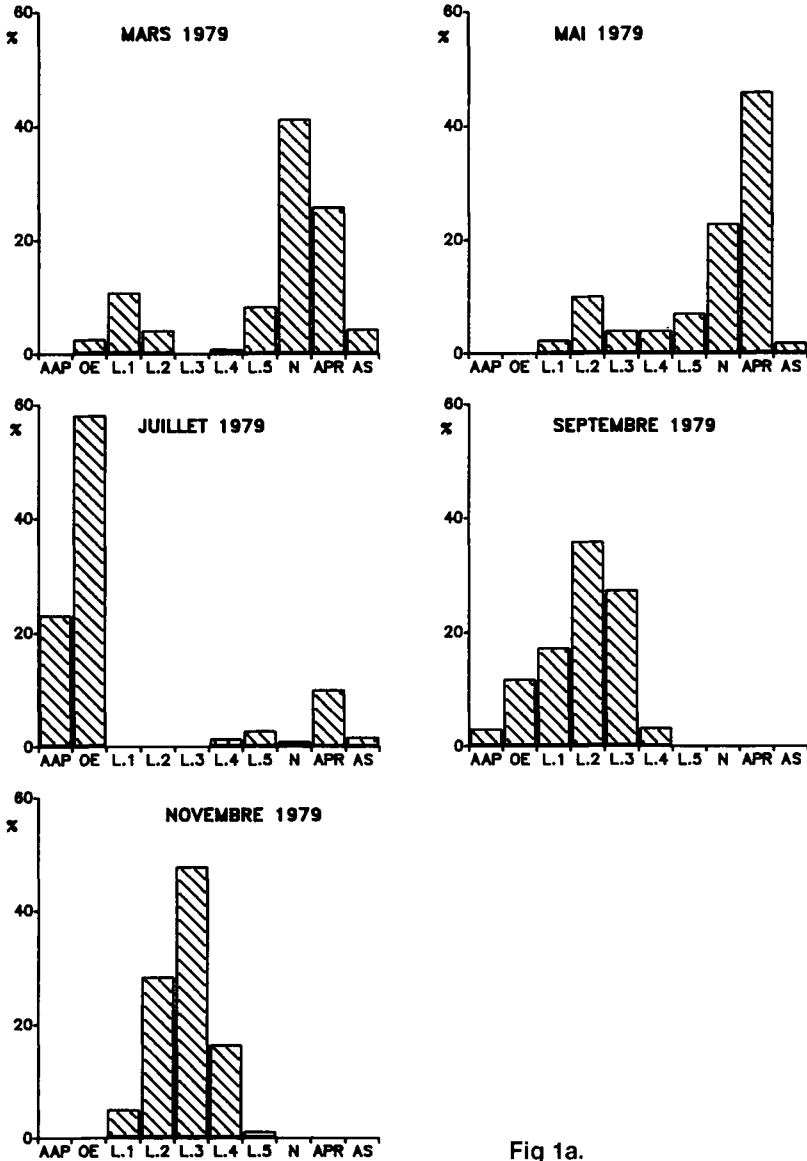


Fig 1a.

même à 10°C, les premiers œufs étant observés dans un délai normal, de l'ordre de 18 j après la pénétration, et de 10 j à 20°C (cf tableau I). Mais, dans la nature, en forêt de Croix-de-Bor, aucune reprise significative d'activité des adultes ne fut

observée avant fin-avril début mai, même par exemple en 1981 bien que les moyennes pentadaires de température maximales aient, dès mi-mars, dépassé 10°C pour atteindre 15,6°C entre le 5 et le 10 avril.

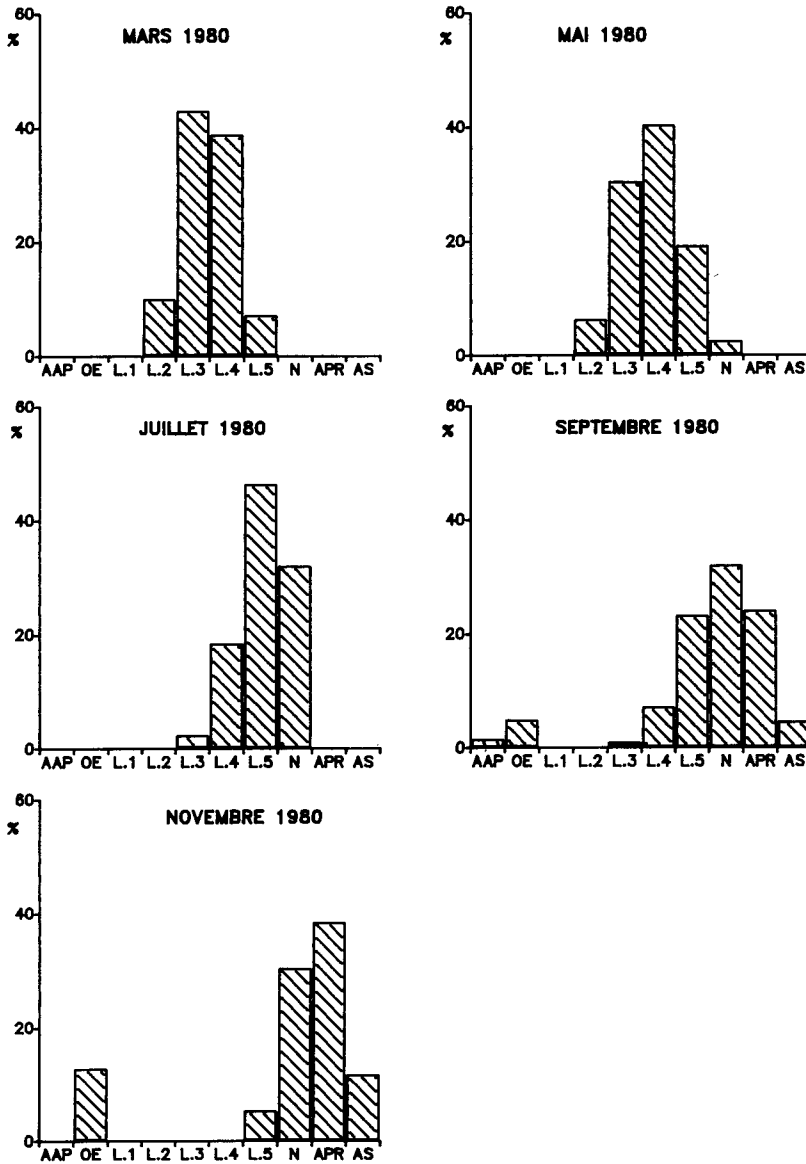


Fig 1b.

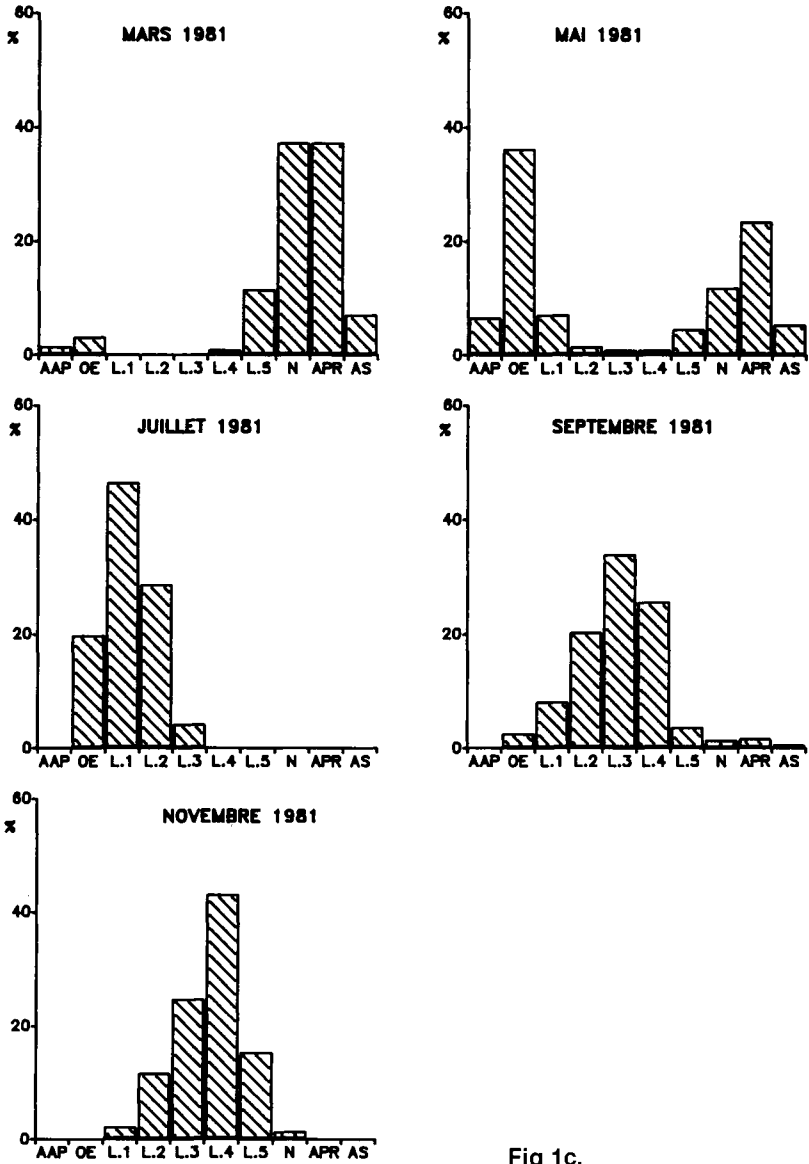


Fig 1c.

Fig 1. Exemples d'histogrammes de la composition des populations de *Dendroctonus micans* pour les années 1979 (a), 1980 (b) et 1981 (c). Relevés mensuels de mars à décembre inclus représentés ici 1 mois sur 2. Notation utilisée pour qualifier les différents stades : 3 (dominant dans le système), 2 (non dominant mais assez abondant), 1 (présent, mais peu abondant). En ordonnée : pourcentages du total (t) des notes par rapport au total (T) possible. En abscisse : stades ou états observés : AAP = adultes avant ponte, OE = œufs, L1 à L5 : stages larvaires, N = nymphes, APS = adultes préémergeants, AS = adultes sortis.

Tableau I. Résultats d'élevages en laboratoire sur milieu naturel (troncs d'épicéa).

	Température					
	10°C		15°		20°	
	1 ^a	2 ^b	1 ^a	2 ^b	1 ^a	2 ^b
<i>Stades de l'insecte</i>						
Œuf	10	18	9	17	8	10
L 1	28	16	26	14	18	9
L 2	44	15	40	12	27	12
L 3	59	20	52	16	39	14
L 4	79	22	68	13	53	8
L 5	101	31	81	23	61	13
N	132	17	104	11	74	7
Ad	149		115		81	
Émergences de l'adulte					121	

^a Délais, en jours, d'apparition des premiers individus du stade considéré, par rapport à la date d'observation de la pénétration de la femelle dans le tronc. ^b Durée de développement estimée (en jours) de chaque stade déduite par différence entre les délais d'apparition figurant en colonne 1 des premiers individus du stade concerné, et ceux des premiers individus du stade suivant.

Il semblerait donc exister, dans la nature, un phénomène de quiescence des adultes hivernants, mais dont la nature reste mal définie. Toujours est-il que, dans les conditions de nos observations, ce n'est qu'à partir, au mieux, de fin avril (le 24, en 1978) à début ou même mi-mai qu'a lieu la reprise d'activité et de ponte, à condition cependant qu'il se trouve alors des femelles en état de pondre, ce qui n'est pas le cas tous les ans : ainsi les premières attaques n'ont eu lieu qu'à mi-juin en 1976, et qu'à mi-septembre en 1980 (*cf* fig 1b). Abstraction faite du phénomène de quiescence évoqué plus haut, cette tardiveté paraît liée, en partie au moins, aux températures assez élevées (20 à 22°C au moins selon Vouland *et al*, 1984) requises pour l'envol de la femelle.

Comme les émergences, les attaques sont très échelonnées. Les observations avec repérage (*cf Observations sur les dates des attaques*) en témoignent bien, par exemple en 1977 et 1978, et ce jusqu'à

début ou mi-octobre (tableau II), voire un peu au-delà quand les conditions de température le permettent. Mais, seulement si la population comporte encore à cette époque des femelles en état d'émerger. En 1983 par exemple, aucune attaque nouvelle ne fut observée à partir de fin juillet début août, la population ne comportant à cette époque plus que des larves, en majorité encore jeunes et les premiers adultes préémergents, en fort petit nombre, n'étant observés qu'en octobre.

Cet échelonnement et les variations annuelles du rythme des attaques découlent de la grande hétérogénéité des populations (*cf infra*).

Les attaques ont lieu isolément : les expériences sur d'éventuels médiateurs chimiques du comportement et les expériences de piégeage (Lemperière, 1979 ; Vouland, 1991) n'ont mis en évidence aucun phénomène d'agrégation par phéromones. Cepen-

Tableau II. Observations sur les dates d'attaque par *D micans* dans la nature (forêt de la Croix-de-Bor-Lozère).

	1977	1978
Nombre d'arbres suivis	100	94
Nombre total de pénétrations ou tentatives	320	457
Nombre de pénétrations observées ayant donné lieu à descendance	142	280
Date de début	02,06	22,05
Date 25%	27,06	19,06
Date 50%	17,08	24,07
Date 75%	07,09	29,08
Date de fin	21,09	09,10

Que l'on considère l'ensemble des pénétrations ou tentatives ou seulement celles ayant donné lieu à descendance, les courbes cumulatives sont superposables et les dates indiquées ci-dessus sont les mêmes.

dant, les femelles en cours de forage paraissent attractives pour celles nouvellement émergées, mais à courte distance seulement et pour peu de temps seulement (peut-être pas plus de 48 h), après le début de leur forage.

L'émergence et l'envol ne sont d'ailleurs pas absolument nécessaires : il se produit aussi des attaques que nous qualifions «d'occultes», car elles ne sont pas visibles de l'extérieur, par des femelles qui, sans émerger, forent directement leur galerie de ponte en bordure de leur système natal sur les tissus demeurés vivants. D'autres attaques, extérieures, peuvent aussi avoir lieu, sans envol préalable, sur l'hôte natal (Istrate, 1972).

Sur les troncs, l'attaque, lorsqu'elle est réussie, se manifeste par un important glomérule de résine assez fluide mêlée à des excréments et de la vermoulure, le tout de coloration plus ou moins rougeâtre, évoquant l'aspect d'une «praline» selon la dénomination de certains agents forestiers. Il existe aussi des tentatives de pénétrations avortées, se traduisant par un petit cône de résine non ou peu mêlée de vermoulure et sujette à dessiccation rapide. Cela permet

de les distinguer des attaques réussies, avec une sûreté proche de 100%.

Le système de ponte a été décrit notamment par Pauly (1892) puis par Grégoire et Merlin (1984). Il s'amorce par un forage circulaire jusqu'au phloème de l'arbre, prolongé par une galerie horizontale ou légèrement oblique, courte (2 à 3 cm), élargie ensuite en une chambre de ponte où les œufs sont déposés alignés au contact du front de creusement. En cours de ponte, la femelle peut procéder aussi à des forages vers l'extérieur (orifices de ventilation du système). Les mâles ne participent aucunement.

La fécondité est très importante : dans le Massif central nous avons compté en moyenne 120 à 150 œufs par ponte. Aspirot (1975), en élevages de laboratoire sur rondins, a observé, pour 15 pontes, une moyenne de 134 œufs à 15°C, de 167 à 20°C, et de 86 à 25°C. Les estimations d'autres observateurs donnent des chiffres parfois moins élevés (Francke-Grossman, 1954, indique 50-60 œufs sur épicéa commun, 100 sur le Sitka), mais souvent plus forts ou du même ordre de grandeur que les nôtres (par exemple Gohrn *et al*, 1954).

Dans de bonnes conditions climatiques, l'oviposition commence dans la nature 10 à 12 j après le début du forage de la galerie. Elle est également très échelonnée du fait même de l'échelonnement des attaques, du fait, d'autre part, de la durée d'oviposition des femelles, de l'ordre de 4 sem selon par exemple Pauly (1892). S'il se trouve des femelles en état de pondre, la ponte peut se poursuivre très avant en fin de saison. Toutefois les femelles très tardives ont leur ponte interrompue : elles la reprendront au printemps suivant. De plus tardives encore hivernent dans la galerie amorcée pour ne commencer à pondre qu'au printemps suivant. Leur période de ponte se confondra plus ou moins avec celle des insectes qui auront attendu le printemps pour émerger.

S'est posée la question de l'existence de «générations sœurs», d'une certaine importance, car ce phénomène peut conditionner en partie la dynamique des populations. Carle (1975), en une revue bibliographique a fait une courte allusion à une possibilité de cet ordre chez *D micans*, fondée sur le fait que «des cas de seconde ponte post-hivernale sont signalés». Ce qu'indique en effet Kobachidze (1967) sans avancer cependant qu'il s'agirait de «générations sœurs».

Nos observations sur l'évolution des organes internes de femelles au cours du forage de la galerie puis de la ponte ont bien mis en évidence comme chez les autres espèces de Scolytide une régression des muscles du vol, tant chez des insectes prélevés directement dans la nature qu'en élevage au laboratoire. Aucun cas de régénération des muscles après la pénétration et la ponte (Vouland *et al*, 1984), signe d'une préparation à la réémergence, n'a cependant été observée, alors que les observations ont été poussées aussi loin que possible, c'est-à-dire jusque sur des insectes dont la descendance atteignait le troisième stade larvaire. Dans la nature, c'est alors que les femelles désertent le système qu'elles ont fondé et «disparaissent»

sans qu'il nous ait été possible de préciser leur devenir. En élevage, elles réémergent après ponte, le plus souvent au même état de développement de la descendance, et meurent sur place dans les 24 à 48 h.

Le cycle de *D micans* ne comporterait donc pas de générations-sœurs au sens originel de l'expression. Cependant, Pauly (1892) observait déjà dans la nature que certaines femelles déposaient leur ponte en 2 séquences : après le dépôt d'un premier amas d'œufs, la ponte serait interrompue, et la femelle poursuivrait le forage pour déposer un nouvel amas d'œufs dans une nouvelle chambre de ponte, mais dans la même galerie et sans réémerger. L'auteur évalue à un peu moins de 4 sem à 16°R environ (soit 20°C) le délai entre les 2 pontes. Mais cela paraît cependant ne pas être tout à fait assimilable au phénomène des générations-sœurs. Il en est de même de l'allusion par Carle (1975) à la séquence de ponte post-hivernale laquelle procéderait plutôt de l'arrêt de la ponte de femelles tardivement émergées du fait des conditions de température.

Développement larvaire et nymphal

D micans présente 5 stades larvaires alors que la plupart de ses congénères américains, tels que *D ponderosae* par exemple, n'en ont que 4 (Cole, 1973). Les larves forent de front, sans galerie individualisée (contrairement à ce qui a lieu chez la plupart des Scolytides subcorticaux), élargissant ainsi considérablement la chambre initiale. En fin de développement, elles abandonnent ce «front d'attaque» pour se nymphoser vers l'intérieur de la chambre, chacune dans une petite niche entamant légèrement le bois, et colmatée avec de la moulure.

En élevage sur troncs, la durée des différents stades apparaît au tableau I : malgré une certaine imprécision, nos observations de contrôle n'ayant eu lieu que tous les 2-3 j, on peut retenir une durée de développe-

ment de l'œuf à l'adulte de l'ordre de 80 j à 20°C et 150 j à 10°C. À 20°C est aussi mise en évidence la longue durée de la période ténérale, de l'ordre de 40 j (*cf L'adulte : maturation-fécondation*).

Dans la nature, le développement est beaucoup plus long : l'analyse des observations sur les relevés périodiques de la composition démographique des populations permet d'évaluer les durées de développement, de l'œuf à l'émergence, d'insectes issus des œufs pondus au cours d'une même année. À titre d'exemple :

– en 1977 : pontes de fin mai à fin septembre : premiers adultes émergents fin juin 1978, soit 13 mois après le début de ponte. Derniers émergents début août 1979, soit 22-23 mois après la fin de ponte.

– en 1979 : pontes de début juin à fin septembre : premiers émergents septembre 1980, soit 13-14 mois après le début de ponte. Derniers émergents fin août 1981, soit 23 mois après la fin de ponte.

– en 1981 : pontes de début mai à fin septembre : premiers émergents en mai 1982 soit 12-13 mois après le début de ponte. Derniers émergents en juillet 1983 soit 22 mois après la fin de ponte.

Ainsi, pour l'ensemble des œufs pondus au cours d'un été donné, (année A), ceux relativement précoces donnent des adultes émergents durant l'été suivant (année A + 1) dans un délai minimal de 12-13 mois ; ceux plus tardifs ne peuvent donner d'adultes dès l'été suivant et les individus qui en sont issus subissent un second hivernage ne donnant d'adultes qu'au cours de l'été (A + 2) dans un délai maximal de 22-23 mois. Il existe bien entendu des durées intermédiaires entre ces extrêmes. La durée individuelle du développement dans la nature est donc très variable. Il en découle une considérable variabilité des dates d'émergence, d'attaque et de ponte.

Cela explique qu'à toute époque de l'année sont représentées dans un peuple-

ment donné, sinon tous les stades ou états de l'insecte, du moins un nombre important d'entre eux : 4 au moins, mais le plus souvent 5 et plus. On n'observe cependant aucune homologie de composition des populations d'année en année à époques semblables. Cela apparaît nettement sur les histogrammes représentatifs de la composition des populations dont sont donnés 3 exemples pour les années 1979, 1980 et 1981 (fig 1a, b, c).

Ces histogrammes se montrent souvent, et pour de longues périodes, bimodaux, ce qui reflète bien l'existence de 2 cohortes différentes se développant simultanément ; l'une formée d'insectes qui ont pris naissance l'année même de l'observation et l'autre d'insectes issus d'œufs pondus l'année précédente et qui ont subi un second hivernage. L'évolution normale de cette dernière amène son extinction vers la fin de l'été ou au début de l'automne de la seconde année après la ponte, ne laissant en place à cette époque et une année sur 2 pratiquement qu'une seule cohorte issue d'œufs pondus l'année même. À la saison suivante, cependant, la bimodalité réapparaîtra.

De tels «regroupements» se sont produits aux automnes des années impaires (1977, 1979, 1981, 1983, 1985). Mais là encore, il n'apparaît aucune homologie dans la composition des populations en cause.

L'hivernage

À l'entrée de l'hiver, tous les stades ou états de l'insecte peuvent se trouver représentés. On peut en effet observer plus ou moins simultanément, selon les conditions et selon l'année :

– des femelles dont la ponte est commencée mais se trouve interrompue. Leur ponte reprendra lors de la reprise d'activité, vers mai suivant, se confondant plus ou moins avec celle de femelles plus jeunes. Cela

représente probablement les cas de seconde ponte post-hivernale auxquels avait fait allusion Carle (1975) ;

– des femelles ayant amorcé leur chambre de ponte, mais n'ayant pas encore déposé d'œufs. Leur ponte commencera à la saison suivante ;

– des adultes encore dans le système natal, à divers états de maturation ;

– des nymphes et des larves à n'importe quel stade ;

– des œufs (ceux pondus avant l'arrêt de la ponte).

Tous ces stades ou états semblent indistinctement en mesure de survivre à l'hiver : on les retrouve en effet en fin d'hiver. Il n'a pas été possible toutefois de préciser si certains sont, plus que d'autres, sujets à mortalité hivernale. Certaines particularités peuvent cependant être observées.

Le développement des œufs et des larves jusqu'au 3^e stade inclus peut se poursuivre au cours de l'hiver, alors même que les températures sont basses, de l'ordre de 5 à 6°C. Les relevés de composition des populations accusent assez régulièrement cette possibilité, alors que, par ailleurs, la ponte est interrompue et que les stades larvaires plus âgés semblent ne pas se développer plus avant comme l'indiquerait par exemple la comparaison de l'histogramme de novembre 1979 avec celui de mars 1980. Il semblerait que le seuil de température de développement pour les stades jeunes soit sensiblement moins élevé que pour les stades âgés. Cette hypothèse n'a pu être vérifiée par élevages de laboratoire, étant donné l'insuccès de ceux-ci sur milieu artificiel et la relative imprécision de leurs résultats sur milieu naturel.

CONCLUSION

L'ensemble de nos observations met bien en évidence les particularités du dévelop-

pement de *D micans*, par rapport à celui d'autres Scolytides, notamment une grande «plasticité» et une grande adaptabilité aux conditions climatiques. Hormis un blocage de la ponte et de l'activité des adultes en hiver, il n'intervient guère de phénomène jouant le rôle d'un «butoir» biologique de nature à réhomogénéiser périodiquement les populations à un stade donné, comme par exemple chez *Ruguloscolytus rugulosus* (Schvester, 1956) ou chez *Ips typographus* (Abgrall et Schvester, 1987). Cela donne lieu à un cycle tout à fait «anarchique» et se trouve certainement à l'origine de l'hétérogénéité partout constatée, des populations, et des difficultés d'interprétation qui ont donné lieu à de nombreuses contradictions entre observateurs. En fait la biologie de *D micans* ne peut guère s'exprimer en seuls termes de «nombre annuel de générations».

D'un point de vue pratique, la «plasticité» de *D micans* vis-à-vis des conditions climatiques pourrait être à l'origine de différences selon les sites, l'altitude, la région, par rapport à ce que nous décrivons ici. Il est possible que dans les pessières d'épicéa de Sitka (essence particulièrement vulnérable) de Normandie ou de Bretagne, le développement de l'insecte soit plus rapide, comme peut-être aussi en Limousin, mais nous ne disposons sur ce point d'aucune observation.

D'un point de vue pratique encore, la méthode d'estimation de la composition des populations que nous avons utilisée peut permettre, à raison d'un relevé annuel, au printemps, un pronostic correct de la date des attaques.

Enfin, le fait qu'existent pratiquement toute l'année de nombreux stades de développement du Scolytide constitue, parmi d'autres, un facteur favorable au succès de la lutte biologique avec le prédateur spécifique *Rhizophagus grandis* dont les essais sont en cours d'évaluation (Vouland et Schvester, 1990 ; Grégoire, 1990).

RÉFÉRENCES

- Abgrall JF, Schvester D (1987) Observations sur le piégeage de *Ips typographus* L après chablis. RFF n° 4 1987, 359-376
- Altum (1888) Kleinere Forstzoologie Mittheilungen. Z *Forst Jagdwesen* 20, (4) 1888, 242-244
- Aspirot J (1975) Participation aux recherches sur les ravageurs scolytides de l'épicéa. Contribution à l'étude de laboratoire de *Dendroctonus micans* Kug (Col Scolytidae). DEA, Univ Bordeaux I, UER Biologie, 48 p
- Balachowsky A (1949) *Coléoptères scolytides*. Faune de France, Lechevalier, Paris, 320 p
- Barbey A (1913) *Traité d'Entomologie Forestière*. Berger-Levrault, Paris, 748 p
- Bejer B (1984) *Dendroctonus micans* in Denmark. In: *Proc EEC Seminar on the Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*, Brussels, 3-4/10/84, 2-19
- Bejer-Petersen B (1952) *Hylesinus micans*, artens utbredelse og en oversigt over dens optraeden i Danmark. *Dan Skoferen Tidsskr* 299-323
- Benz G (1984) *Dendroctonus micans* in Turkey: the situation today. In: *Proc EEC Seminar on the Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*, Brussels, 3-4/10-1984, 43-47
- Bergmiller F (1903) *Dendroctonus micans* und *Rhizophagus grandis*. *Zentralbl Ges Forstw* 29, 252-256
- Brichet O, Severin G (1903) Le *Dendroctonus micans*. Dégâts, moyens préventifs et destructifs. *Bull Soc Centr For Belg* 10, 244-261
- Carle P (1975) *Dendroctonus micans* KUG (Col Scolytidae). L'hylesine géant ou dendroctone de l'épicéa. *RFF* 28, 115-128
- Chararas C (1961) Les Scolytides de l'épicéa dans la forêt domaniale de Saint-Prix (Morvan) et mesures de protection des peuplements. *Rev Pathol Vég Entomol Agric Fr* 40 (2), 40-129
- Clark WE (1965) An artificial diet for the Southern Pine Beetle and other bark beetles. *U S For Serv Res Note SE* 45, 3 p
- Cole WE (1973) Crowding effects among single age larvae of the Mountain Pine Beetle *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera Scolytidae). *Environ Entomol II* (2), 286-287
- Dougherty EC (1959) Introduction to axenic culture of Invertebrate Metazoa: a goal. *Ann NY Acad Sci* 77, 27-54
- Eckstein K (1904) Der Riesenbastkäfer, *Hylesinus (Dendroctonus) micans* Kug *Z F Forst Jagdw* 36, 243-249
- Eilton ETG (1950) *Dendroctonus micans* Kug, a pest of sitka spruce in the Netherlands. VIII Int Congr Entomol, Stockholm, 759-764
- Escherich K (1923) *Die Forstinsekten Mitteleuropas*, P Parey, Berlin
- Francke-Grossmann H (1948) Über den Kopulationsapparat des Riesenbast Käfers *Dendroctonus micans* Kug. *Verh Dtsch Zool Kiel* 1948, 219-225
- Francke-Grossmann H (1949) Über Kopulation, Eiablage und Gelbkörperbildung beim Riesenbastkäfer *Dendroctonus micans* Kug. *Verh Dtsch Ges Ang Entomol* 142-153
- Francke-Grossmann H (1950) Die Gefährdung der Sitkafichte durch Rotfäule (*Fomes annosus*) und Riesenbastkäfer (*Dendroctonus micans* Kug) in Aufzuchtungsrevieren Schlesiens. VIII Int Cong Entomol, Stockholm, 773-780
- Francke-Grossmann H (1954) Populations-dynamische Faktoren bei der Massenvermehrung des *Dendroctonus micans* Kug an der Sitkafichte in Schleswig-Holstein. *Verh Dtsch Ges Ang Entomol* 108-117
- Gohrn U, Henriksen MA, Bejer-Petersen B (1954) Iagttagelser over Hylesinus (*Dendroctonus) micans*. *Forstl Forsogsv Danmark* 180, XXI 383-433
- Granet AM, Perrot JP (1977) *Dendroctonus micans* Kug dans le sud-est du Massif central. Aire d'extension et premier essai d'interprétation des dommages. Mémoire de 3^e année ENITEF, 125 p
- Grégoire JC (1973) Le *Dendroctonus micans* Kug en Belgique et dans la forêt de Chanly. Travail de fin d'étude, Fac Sci Agr Gx, 109 p
- Grégoire JC, Merlin J (1984) *Dendroctonus micans*: the evolution of a brood system. In: *Proc EEC Seminar on the Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*, Brussels, 3-4/10/1984, 80-86
- Grégoire JC (1987) Le Complexe *Dendroctonus micans/Rhizophagus grandis* en conditions endémiques et épidémiques (Coléoptera, Scolytidae et Rhizophagidae). Thèse Univ Libre de Bruxelles, 275 p
- Grégoire JC (1990) Impact du prédateur. Travaux de l'ULB. In: *Final Report R et D Programme "Wood, including Cork, as a renewable Raw Material"*. Project MA 1B-0019 B "Integrated Control of Conifer Bark Beetles" CEE Bruxelles, 39-59
- Grijpma P (1984) *Dendroctonus micans* Kug in the Netherlands: the situation today. In: *Proc EEC Seminar on the Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*, Brussels, 3-4/10/1984, 35-47
- Istrate G (1972) Observatii asupra activitatii in perioada de zbor a lui *Dendroctonus micans* Kug (Coleoptera, Scolytidae). Studii si comunicari de oocrotirea naturii, Consiliul judetean de indrumare pentru oocrotirea naturii suceava, 247-256
- Janin JL (1984) Place de la fécondation dans le cycle biologique d'*Ips sexdentatus*, Borhner et *Tomicus piniperda* L. Coléoptères Scolytides en forêt d'Orléans. DEA Écologie Univ Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI, 66 p

- Kobakhidze DN (1967) Der Riesenbaskkäfer (*Dendroctonus micans* Kug) in Georgien (USSR). *Anz Schädlingssk* 40 (5), 65-68
- Kolomiets NG (1981) Interrelations between the European spruce beetle (*Dendroctonus micans* Kugel, Coleoptera, Scolytidae) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L) in western Siberia (in Russian, with an English Summary). (AS Isaev, ed) Rol'vzuiimootnoshenii rastenienasekomoe v dinamike chislenosti populayatsi lesnykh vreditel'ei (Tezisi dokladov sovetskikh uchastnikovk simpoziumu IYUFRO/MAB, 24-28 augusta 1981g, Irkutsk, SSSR) 28-29, 68-69
- Kolomiets NG, Bogdanova DA (1976) Outbreaks of *Dendroctonus micans*. *Lesnoe Khozyaistvo* 12, 71-73
- Kolomiets NG, Bogdanova DA (1980) Parasites and predators of xylophagous insects of Siberia. Siberian Branch of the USSR Academy of Science, Sukachev Institute of Forest and Wood, Novosibirsk, 277 p
- Lemperiere G (1979) Contribution à l'étude biologique et biochimique du comportement et de l'attractivité de *Dendroctonus micans* Kug (Coleoptera, Scolytidae), ravageur de l'épicéa. Thèse 3^e cycle, Univ Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI, 104 p
- Mel'Nikova NI (1962) Observations sur le scolyte *Dendroctonus micans* Kug près de Moscou (sommaire anglais. In: *Ann Rev of Appl Entomol* 1963) *Zool Zh* 41 (2), 234-240
- Pauly A (1982) Borkenkäferstudien über die Brutpflege und jährliche Geschlechterzahl des Riesenbaskkäfers *Hylesinus micans* Kug. *Forst Naturw Zeitschr* 1-315-327 et 351-363
- Pfeffer A (1949) Le dépérissement des épicéas dans les forêts protectrices des montagnes. *Lesnicka Prace* 1949, vol 28, n° 4-5
- Robinson MN, Grégoire JC, De Vos L (1984) A method of sexing live *Dendroctonus micans*. In: *Proc EEC Seminar on the Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*. Brussels 3-4/10/1984, 69-67
- Schneider-Orelli O (1913) Untersuchungen über den Pilzzüchtenden Obstbaumborkenkäfer Xyleborus (*Anisandrus*) dispar und seinen Nährpilz Centrbl. *Bakt Parasitk* II, 37, 26-43
- Schvester D (1956) Contribution à l'étude écologique des Coléoptères Scolytides. Thèse Ann Epiphy Hors Série, 162 pn Thèse Dr es-Sci Univ, Paris, paru 1957
- Séverin G (1902) L'invasion de l'Hylésine géante. *Bull Soc Centr For Belg* 9, 145-152
- Voolma KK (1978) Distribution and harmfulness of the European spruce beetle. *Lesnoe Khozyaistvo* 31 (4), 90-91
- Voolma KK (1980) Biometrische kennzahlen verschiedener entwicklungsstadien des Riesenbaskkäfers (*Dendroctonus micans* Kug). *Metsanduslikud uurimused*, XVI, *Metsakaitse*, "Valgus", Tallin, 65-72
- Vouland G, Giraud M, Schvester D (1984) La période ténérale et l'envol chez *Dendroctonus micans* Kug (Coleoptera, Scolytidae). In: *Proc EEC Seminar on the Biological control of Bark beetles (Dendroctonus micans)*, Brussels, 3-4/10/1984, 68-79
- Vouland G, Schvester D (1990) Effet des introductions de *Rhizophagus grandis*. Impact du prédateur. Travaux de l'INRA. In: Final Report R et D Programme "Wood, including, Cork as a renewable Raw Material". Project MA 1B-0019-B" Integrated Control of Conifer Bark Beetles" CEE Bruxelles, 27-38
- Vouland G (1991) Le dendroctone de l'épicéa : *Dendroctonus micans* KUG (Col Scolytidae) dans le Massif central. Thèse Univ Aix-Marseille III, Saint-Jérôme, 18 juin 1991, 117 p
- Voute AD (1947) Apparition dans notre pays du Coléoptère de l'écorce (*Dendroctonus micans*) et moyens de lutte préventive. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 19, 85-87
- Wahl (1897) Zur Generation und Vertilgung von Hylesinus (*Dendroctonus micans*). *Zeitsch Forst Jagdwesen* XXIX, 589-599