

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 111 (1960)
Heft: 1

Artikel: Recherches sur la biologie de Pityogenes chalcographus L.
Autor: Chararas, C.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-765611>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 02.02.2025

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

Recherches sur la biologie de *Pityogenes chalcographus* L.

Par C. Chararas, Paris

(Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique)

Insecte très commun dans les peuplements résineux d'Europe, *Pityogenes chalcographus* L. a tout particulièrement attiré notre attention par sa fréquence et sa remarquable extension dans le Jura et les Préalpes.

La biologie de l'espèce est déjà connue dans ses grandes lignes et l'on doit à Eichhoff, Bedel, Pauly, Hennings, Fuchs, Escherich, Spessivtseff et Schwerdtfeger de nombreux travaux sur le cycle évolutif de *Pityogenes*. Il n'est donc pas dans notre intention de revenir sur ce point, mais bien au contraire de présenter une étude originale intéressant le preferendum, certains aspects de l'évolution et enfin la densité des populations de *Pityogenes chalcographus* L.

Complétées par quelques observations à Dingy-en-Vuache (Haute-Savoie, arrondissement de St-Julien en Genevois), nos recherches ont été réalisées essentiellement sur le Mont Salève, dont il nous paraît intéressant de préciser les caractéristiques forestières¹.

Brève étude du milieu forestier

Boisement le plus étendu du Salève (plus de 300 ha), la forêt communale de Cruseilles provient de l'enrésinement naturel et progressif d'un ancien taillis dont on trouve encore des traces dans les peuplements sous forme de bouquets ou de taches plus ou moins étendus; mais l'importance de ces peuplements de feuillus est aujourd'hui fort réduite, les coupes d'amélioration ayant accéléré le cours naturel de l'enrésinement. Le tableau ci-dessous, en indiquant à diverses dates le pourcentage des essences principales, résume la progression de cet enrésinement.

Essences	1896	1931	Actuellement
Epicéa	32	43	60
Sapin	6	16	23
Pin sylvestre	1	7	7
RESINEUX au total	39	66	90

¹ Nous nous faisons un plaisir de remercier ici Monsieur Grivaz, Inspecteur Principal de Haute-Savoie, qui a bien voulu nous donner toutes facilités pour la réalisation de nos recherches dans le massif forestier du Salève. Nos remerciements s'adressent également à Monsieur Bovey, Professeur à l'Ecole polytechnique fédérale (Zurich), pour l'intérêt qu'il a porté à la publication de ce travail.

Essences	1896	1931	Actuellement
Hêtre	14	10	7
Chêne	24	12	2
Autres feuillus	23	12	1
FEUILLUS au total	61	34	10

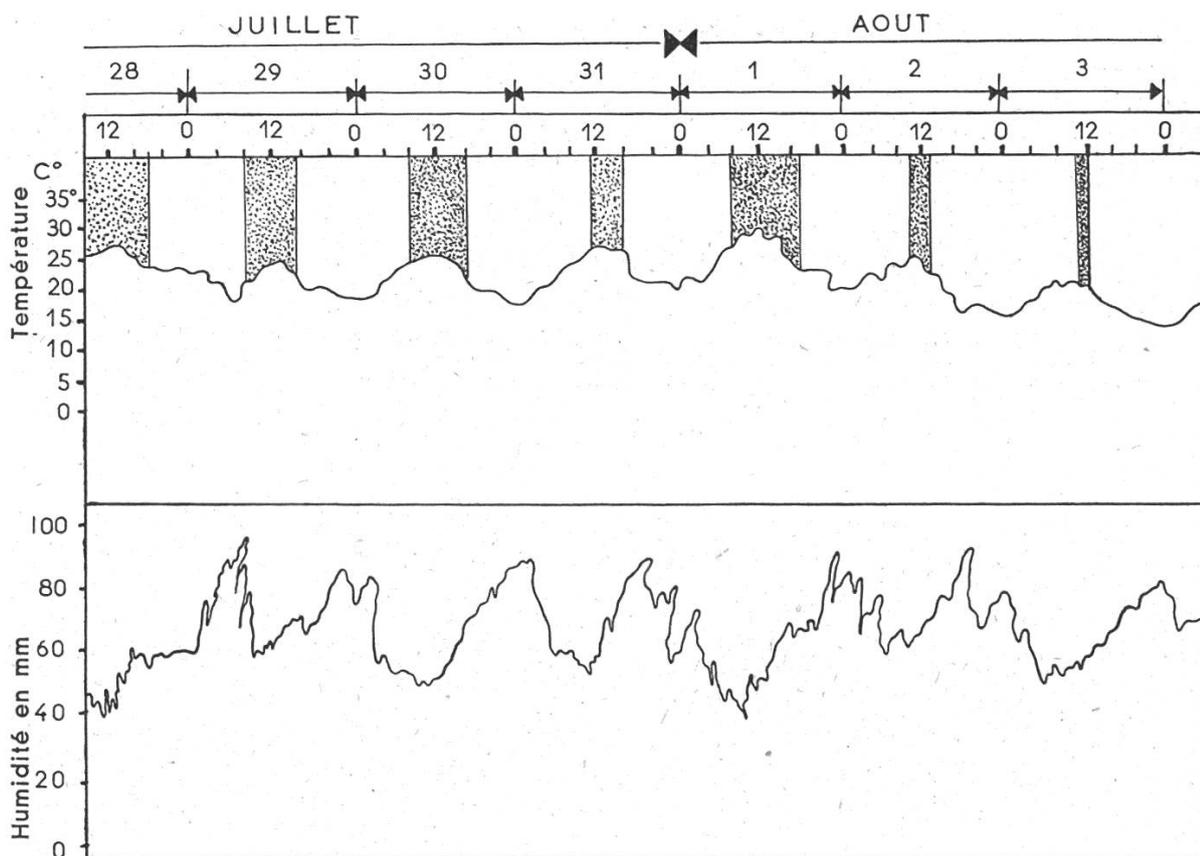
Cette forêt est traitée en futaie jardinée à la révolution (âge moyen d'exploitation) de 144 ans; les peuplements résineux, en certains points d'aspect jardiné, sont en général d'allure régulière; enfin, certains sont des futaies jardinées mélangées, où les feuillus conservent une certaine importance culturelle. Après avoir indirectement favorisé l'enrésinement, l'exploitation doit tendre à l'arrêter en protégeant les feuillus et plus particulièrement le hêtre, car le caractère mixte résineux-feuillus représente l'un des plus sûrs moyens de protéger les conifères contre les attaques des Scolytides. Les prescriptions en vigueur tendent, aussi bien pour les coupes de jardinage que pour les coupes d'amélioration, à la constitution d'une forêt réellement jardinée et mélangée (sapin et épicéa dominant, hêtre subordonné).

Méthodes sylvicoles

Coupes jardinatoires: Les diverses opérations culturales de la futaie pleine (éclaircies, dégagements de semis, coupes de régénération) sont appliquées ici. Les éclaircies sont particulièrement nécessaires pour les peuplements réguliers et denses qui ont pris naissance dans les taillis, comme pour les peuplements de pins sylvestres de certaines parcelles. Les dégagements de semis s'opèrent par extraction de sujets surannés, tarés, etc.... Les coupes de régénération ont forme de coupes définitives en larges trouées, là surtout où la futaie est à l'état de coupes secondaires avec une abondante régénération. Enfin, dans les parcelles non soumises aux coupes d'amélioration, les feuillus qui forment quelques taches sont en principe recépés au passage des coupes de jardinage. Toutefois, on s'efforce dans la mesure du possible de conserver par petits bouquets une quantité suffisante de feuillus d'avenir (hêtre).

Par application de ces diverses prescriptions, il semble que l'on puisse parvenir à rompre la régularité excessive d'une grande partie des peuplements actuels.

Coupes d'amélioration: Dans la première suite, ces coupes ne portent que sur les feuillus et visent essentiellement à favoriser la propagation des résineux ou à dégager les sujets qui sont déjà installés au milieu des feuillus; elles comprennent le recépage du taillis et, sur certains points, l'éclaircie des perchis de hêtre. Quelques beaux rejets isolés ou par petits groupes, ainsi que des brins de semence susceptible de s'associer à la futaie résineuse, sont à conserver.



Graphique No 1

Variations de la température et de l'humidité, du 28 Juillet au 3 Août 1958 à Dingy-en-Vuache (Hte-Savoie — environ 20 km de Genève).

Dans la partie supérieure, les colonnes pointillées schématisent l'importance relative de l'essaimage et son inégale répartition dans la journée (12 = midi et 0 = minuit).

Dans la deuxième suite, les coupes d'amélioration ont des modalités très variables suivant la nature des peuplements: tantôt coupes de taillis, tantôt éclaircies de perchis feuillus ou résineux, et sur certains points mêmes coupes franchement jardinatoires.

Division forestière (Canton de la Grande Montagne)

Parcelle A — Plateau mamelonné; exposition Nord-Ouest; altitude 1160–1215 m. Pente modérée 20 %. Sol superficiel rocailleux, sauf dans les cuvettes où il devient plus profond et fertile, sur calcaire hauterivien, avec quelques poches de sable blanc, parfois ferrugineux (sidérolithique du Salève).

Proportion des essences: Epicéa 20 %; Sapin 70 %; Hêtre 8 %; Divers 2 %.

Age: Epicéa et sapin: jusqu'à 150 ans. Hêtre: de 1 à 50 ans.

Opérations: jardinage ordinaire.

Parcelle B — Versant exposé au Sud-Sud-Ouest; altitude 1138 à 1203 m. Pente 10 %. Sol argilo-calcaire, profond et assez fertile à l'Ouest, plus sec à l'Est où il devient siliceux par places.

Proportion des essences: Epicéa 25 %; Sapin 65 %; Hêtre 8 %; Divers 2 %.

Futaie jardinée, semis assez nombreux; des vestiges de taillis en voie d'enrésinement par endroits.

Parcelle C — Plateau et versant de pente légère (5 %); exposition variant du Nord-Ouest au Sud-Ouest; altitude 1203—1222 m. Sol argilo-siliceux (sidérolithique du Salève) notamment le long du périmètre de la forêt et de la limite avec la parcelle A. L'ensemble est sec et médiocrement fertile. En couverture: bruyère, myrtille, herbes et débris.

Futaie jardinée complète et assez dense.

Proportion des essences: Epicéa 30 %; Sapin 55 %; Hêtre 10 %; Divers 5 %.

Opérations: jardinage.

Parcelle H — Versant exposé au Sud. Sol argilo-calcaire, souvent pierreux, de fertilité moyenne. Aux abords de la route, sable blanc siliceux, parfois ferrugineux (sidérolithique du Salève), très peu fertile. Couverture: herbes et mousses sur le sable, bruyère et myrtille.

Futaie jardinée jeune dans l'ensemble, assez belle et dense sur le calcaire, de végétation médiocre sur le sable.

Proportion des essences: Epicéa 72 %; Sapin 28 %.

Opération: jardinage.

En raison de l'étendue du massif forestier, nous avons été amenés à distinguer sur le Salève trois stations de recherches différentes.

Différentes stations étudiées

L'Abergement: A environ 500 mètres du hameau de l'Abergement, à une altitude voisine de 950 m, juste à l'orée de la forêt décrite plus haut, sur un sol riche en humus, le peuplement apparaît assez varié, tantôt mixte composé d'*Abies* dominant associé à divers feuillus (surtout des hêtres avec quelques chênes), et tantôt pratiquement pur (*Abies* ou *Picea*). Dans les peuplements mélangés, tous les sapins paraissent avoir au moins 75 ans.

Les Avenières: Un peu au-dessus de la station de l'Abergement (altitude 1000 m), à l'endroit où se détache la route qui conduit aux Avenières avant de redescendre sur St-Blaise, le sol est profond, riche en débris végétaux, humifère et frais. Les peuplements y sont, les uns exclusivement résineux: *Picea*, *Abies*, quelques *Pinus*; les autres mixtes par mélange de conifères et de hêtres dont la proportion peut être évaluée de 5 à 10 % sans jamais atteindre 15 %.

Les Petits Bois: Environ 1500 m après la sortie de Cruseilles, juste avant les quelques maisons des Petits Bois, se situe, à l'altitude de 750 m, un petit peuplement mixte en formation, avec prédominance d'*Abies* âgés au maximum de 30 à 40 ans.

Préférendum et causes de l'attaque

La plante-hôte intervient comme un véritable facteur écologique dont l'action se superpose à celle des autres facteurs, notamment des facteurs climatiques.

C'est ainsi qu'au sein d'un massif forestier, *Pityogenes chalcographus* L.

n'attaque pas indifféremment tous les arbres mais choisit visiblement certains sujets. Parasite spécifique des conifères, il marque une nette préférence pour l'épicéa bien qu'il puisse s'installer accessoirement sur sapin, pin ou mélèze. Indiquons à ce sujet que nos recherches sur le pouvoir attractif des oléorésines nous permettent de rattacher directement la spécificité de *Pityogenes* à la présence de certaines substances terpéniques caractéristiques.

En pratique, l'insecte est plus particulièrement attiré par l' α -pinène, le β -pinène et le terpinéol à 4 ou 5‰, produits qui deviennent au contraire indiscutablement répulsifs à des concentrations supérieures. Mises en évidence au laboratoire, ces conclusions ont été ensuite vérifiées dans les peuplements forestiers où des pièges spécialement conçus à cet effet nous ont donné des résultats satisfaisants malgré la concurrence du milieu naturel. Dans ces conditions, les épicéas apparaissent tout naturellement plus exposés aux attaques d'une espèce que la composition même de leur résine attire électivement. Mais les manifestations du préférendum de *Pityogenes* ne s'arrêtent pas là et le pourcentage d'arbres attaqués varie en fait sensiblement d'un peuplement à l'autre; on en conclut évidemment que l'extension de l'espèce est liée aux conditions locales: terrain, sécheresse, moyens sylvicoles défectueux par exemple.

Poussant les observations plus loin, nous avons noté que dans les peuplements mixtes d'*Abies*, *Picea* et *Pinus nigra*, *Pityogenes chalcographus* L. se rencontre généralement sur des épicéas souffreteux ou dépérissants, parfois sur des pins ou sapins malades mais presque jamais sur épicéa tout à fait sain. Il semble donc que la cause véritable de l'attaque doive être recherchée dans le comportement physiologique propre à chaque arbre.

On constate en effet que les arbres vigoureux présentant une pression osmotique normale ne sont jamais attaqués. D'autre part, ne sont jamais attaqués non plus les sujets morts qui ont perdu toutes les propriétés physiologiques des arbres sains.

Entre ces deux cas extrêmes, les conifères peuvent présenter tous les degrés intermédiaires de vitalité; c'est pourquoi nous nous sommes attachés à préciser les conditions idéales pour l'installation de *Pityogenes*.

Nous avons ainsi défini, entre le stade de vitalité optimum et le stade de vitalité minimum, un stade d'affaiblissement critique marqué par une modification très particulière de la pression osmotique de l'écorce. Cette modification est en réalité complexe et mérite une analyse détaillée car elle se décompose en deux étapes bien distinctes.

Dans un premier temps, le déséquilibre physiologique ne maintient plus les échanges à un rythme suffisant pour compenser les déperditions d'eau, et l'on observe une nette augmentation de la pression osmotique, qui s'accompagne au niveau des aiguilles d'un jaunissement caractéristique dû à la fanaison.

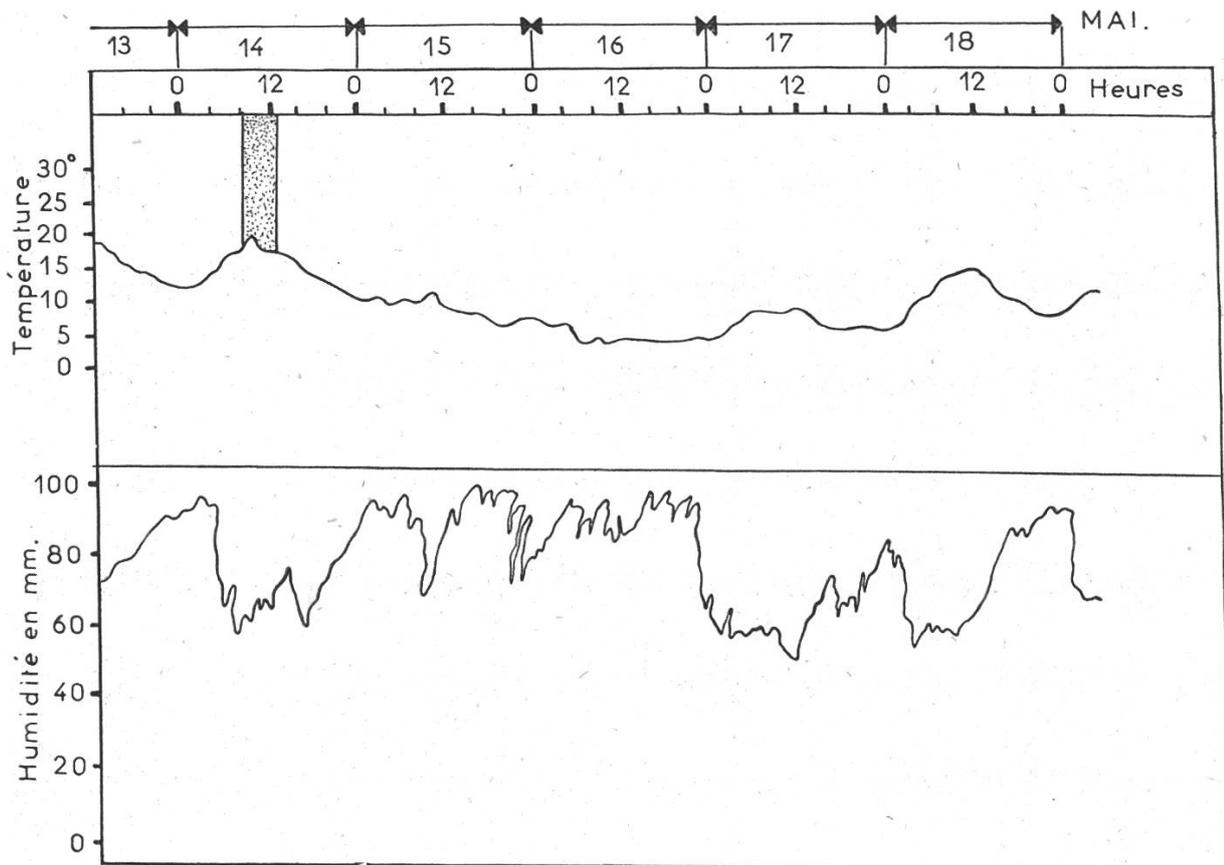
En perturbant le mécanisme de l'assimilation chlorophyllienne, l'atteinte des aiguilles aggrave le déséquilibre initial et contribue à élever encore la concentration du liquide cellulaire. Celle-ci provoque alors un appel d'eau qui imbibe les cellules et aboutit finalement à une chute brutale de la pression osmotique. (C. Chararas. C. R. Acad. Sciences Paris, 1958.)

Ainsi par exemple, nous avons mesuré, dans l'écorce d'un épicéa sain, une pression osmotique de 8,1 atmosphères; sous l'effet d'un déséquilibre physiologique, cette valeur s'élève à 12,4 atm. puis tombe brusquement à 5,3 atm., pour descendre jusqu'à 2 atm. dans un délai de quelques mois. A ce stade, les échanges ne sont plus assurés, la pression osmotique des aiguilles atteint le niveau de fanaison complète et l'on peut être sûr que l'arbre abrite une évolution larvaire importante. Par contre, lorsque la pression osmotique de l'écorce est inférieure à 2 atm., l'arbre n'exerce plus aucune attractivité à l'égard de *Pityogenes chalcographus* L. qui attaque donc sélectivement les arbres en voie de dépérissement. Ceci explique que cet insecte ne s'adresse qu'aux arbres gênés dans leur développement par des conditions défavorables, sécheresse, terrain trop rocheux, blessure, etc. dont une seule suffit à provoquer le déséquilibre physiologique de l'arbre.

De nombreuses observations sur le terrain nous ont en effet montré que *Pityogenes chalcographus* L. utilise le biotope au premier stade d'affaiblissement mais l'abandonne dès sa mort. Ainsi, dans les peuplements où coexistaient des arbres souffrants sur pied et des arbres abattus mais encore en sève, le pouvoir attractif des premiers était incontestablement supérieur à celui des arbres couchés. A plus forte raison, les insectes évitèrent-ils en 1956 les arbres attaqués et laissés sur place en 1955, pour s'installer au contraire sur des arbres tout à fait indemnes l'année précédente.

Il faut donc que le biotope, malade ou souffreteux, garde néanmoins lors de l'essaimage les propriétés physiques et chimiques d'un sujet sain car l'arbre réellement mort n'attire jamais *Pityogenes*. A ce sujet, nos observations de Frangy et de Sixt fournissent un exemple caractéristique des conditions optimales pour l'installation de l'espèce. Dans ces deux peuplements, des épicéas dont l'écorce avait été légèrement brûlée lors d'un incendie, mais qui portaient encore des feuilles vertes, étaient habités en forte proportion par *Crypturgus pusillus* GYLL. et *Pityogenes chalcographus* L.; celui-ci s'installe le premier comme le prouvait la présence au mois de juillet de ses larves au 3^{ème} stade, alors que seuls quelques adultes de *Crypturgus pusillus* GYLL. commençaient leur attaque en profitant du dépérissement de l'arbre provoqué par *Pityogenes chalcographus* L.

Signalons à cette occasion que *Crypturgus pusillus* GYLL. n'est pas la seule espèce que l'on rencontre sur le même biotope que *Pityogenes chalcographus* L., dont les associations sont au contraire fort nombreuses.



Graphique No 2

Même graphique que le précédent pour la période du 13 au 18 Mai 1958. Noter ici que la température plus basse n'autorise, dans ce cas, qu'un seul envol le 14 Mai.

Bien qu'il se classe parmi les espèces indépendantes qui n'exigent pas d'attaque préalable par une espèce primaire, *Pityogenes chalcographus* L. s'installe en fait volontiers sur les arbres déjà occupés par *Ips typographus* L. Leur coexistence est si fréquente qu'un même arbre abrite très souvent *Ips* au niveau du tronc et *Pityogenes* dans ses branches. Car si du point de vue de sa localisation, *Pityogenes chalcographus* L. se révèle une espèce eurymère capable de se développer sur des régions différentes de l'arbre, il manifeste cependant une préférence très marquée pour les branches et les troncs des jeunes arbres à écorce fine. Ainsi, dans un peuplement de *Pinus nigra* à Dingy-en-Vuache et dans les peuplements mixtes de Sixt, nous avons constaté la pullulation de *Pityogenes chalcographus* L. entre l'écorce et le bois de jeunes arbres et de branches de 10 cm de diamètre.

Nous avons également rencontré *Pityogenes chalcographus* L. sur des épicéas en bonne santé apparente mais dont les grosses branches étaient déjà occupées par *Polygraphus polygraphus* L. Dans ce cas, l'attaque peut présenter trois modalités différentes :

1. Sur un arbre d'aspect apparemment sain comme le prouve la présence d'aiguilles encore vertes, *Ips typographus* L. habite le tronc, tandis que les grosses branches sont envahies par *Polygraphus* et *Pityogenes*.

2. Certaines conditions défavorables au développement de l'arbre, comme le manque de lumière ou la pauvreté du terrain, favorisent au contraire l'installation simultanée d'*Ips typographus* L., *Polygraphus polygraphus* L. et *Pityogenes chalcographus* L.

3. Les arbres âgés de 10 à 30 ans, d'aspect encore sain, sont souvent attaqués par *Ips typographus* L., *Polygraphus polygraphus* L. et occasionnellement par *Pityogenes chalcographus* L.

Enfin, dans la région de Morgins, nous avons rencontré sur un même épicéa dépérissant, à la fois *Pityogenes chalcographus* L., *Polygraphus polygraphus* L., *Hylurgops glabratus* ZET. et *Hylurgops palliatus* GYLL, ces deux dernières espèces nettement secondaires nidifiant toujours dans les troncs et les branches des arbres abattus ou dépérissants.

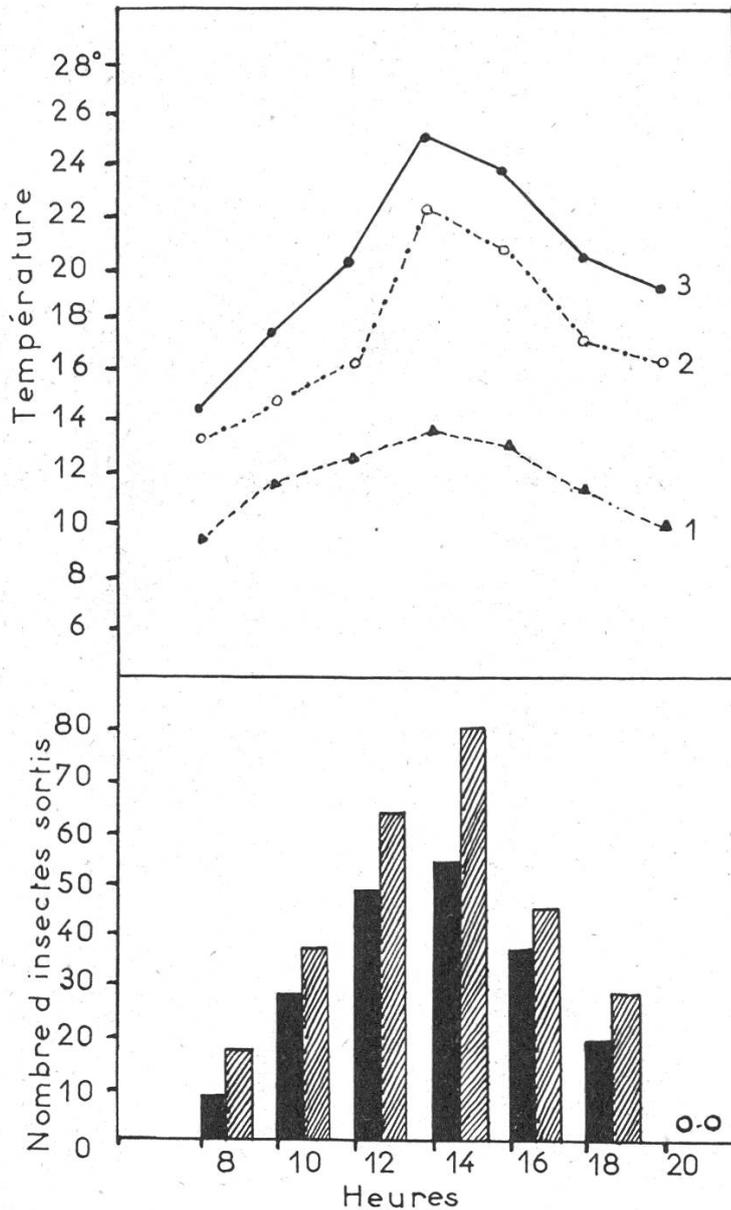
En résumé, parmi les nombreuses et diverses associations de *Pityogenes chalcographus* L. avec différentes espèces de *Scolytidae*, nous pouvons citer essentiellement :

1. *Pityogenes* : branches
Ips typographus L. : tronc
2. *Pityogenes* : tronc
Ips typographus L. : tronc
Crypturgus pussilus GYLL. : tronc
association rare, seulement sur des troncs à écorce peu épaisse.
3. *Pityogenes* : extrémité des petites branches
Polygraphus polygraphus L. : grosses branches
4. *Pityogenes* : grosses branches à écorce mince
Hylurgops glabratus ZET. : grosses branches
Hylurgops palliatus GYLL. : grosses branches
5. *Pityogenes* : grosses branches à écorce fine
Dryocoetes hectographus REIT. : grosses branches
6. *Pityogenes* : grosses branches à écorce mince
Orthotomicus laricis F. : grosses branches
7. *Pityogenes* : branches à écorce fine
Cryphalus piceae RATZ. : branches à écorce fine

Mais il s'agit là de cas très précis dont il ne saurait être question de tirer des conclusions générales car une infinité de facteurs entrent en jeu pour autoriser parfois une association qui n'en demeure pas moins tout à fait exceptionnelle. C'est ainsi qu'en pratique le caractère nettement montagnard d'*Hylurgops glabratus* ZET. et de *Dryocoetes hectographus*

RATZ. rend hautement improbable leur coexistence avec *Pityogenes*, bien que nos observations nous permettent de signaler cette association.

La coexistence d'insectes différents dépend en effet non seulement des exigences biologiques propres à chaque espèce, mais encore de l'état physiologique du biotope et de nombreux facteurs biogéographiques, au premier rang desquels il convient de placer les conditions climatiques et



Graphique No 3

Influence des variations quotidiennes de température sur la répartition des sorties au cours d'une journée (26 Avril). Les résultats obtenus intéressent l'envol des insectes installés dans un dispositif expérimental en pleine nature.

Température: 1 — courbe de la température du sol mesurée à 1 cm de profondeur; 2 — courbe de la température ambiante à l'ombre; 3 — courbe de la température ambiante au soleil.

Envol: Le nombre d'insectes sortis est donné de deux heures en deux heures, en noir à l'ombre (voir courbe no 2) et en hachures au soleil (voir courbe no 3).

l'extension des essences résineuses. Ainsi, dans les peuplements où l'épicéa est très limité, *Pityogenes* s'installe sur les pins où il voisine alors avec des espèces exclusivement pinicoles.

Dans ces conditions, les associations de *Pityogenes* ne constituent pas un phénomène caractéristique de l'espèce car elles reposent sur des relations vagues et essentiellement variables d'une région à l'autre et même d'un biotope à l'autre.

Notons pour terminer que, lors de ses associations, *Pityogenes chalcographus* L. quitte généralement le premier le biotope, dès que celui-ci perd les propriétés physiques et chimiques caractéristiques des arbres sains.

De l'ensemble des constatations qui précèdent, nous pouvons conclure que *Pityogenes* est attiré électivement par l'épicéa et le pin, et des recherches plus poussées en laboratoire nous permettent d'affirmer que le pouvoir attractif de ces deux essences est lié à la composition de leurs oléorésines.

Aspects particuliers de l'évolution de *Pityogenes chalcographus* L.

L'essaimage

Comme il est de règle pour tous les Scolytides, l'essaimage dépend étroitement des conditions climatiques, en particulier de la température et de la luminosité; à ce point de vue, *Pityogenes chalcographus* L. se classe parmi les insectes tardifs tout en se montrant un peu plus hâtif qu'*Ips typographus* L.

En ce qui concerne la température, le plein essaimage se situe, d'après nos observations, aux environs de 18° avec une intensité plus marquée aux endroits ensoleillés, par exemple en lisière de peuplement; il suffit d'ailleurs d'une pluie ou d'un rafraîchissement même léger pour interrompre momentanément les sorties, qui sont également très sensibles aux variations de luminosité. C'est ainsi qu'à l'intérieur d'un peuplement où la luminosité ne dépassait pas 680 lux pour une température de 19° l'essaimage était très réduit, alors qu'il était nettement plus avancé sur la lisière (23°, 5 et 18.300 lux).

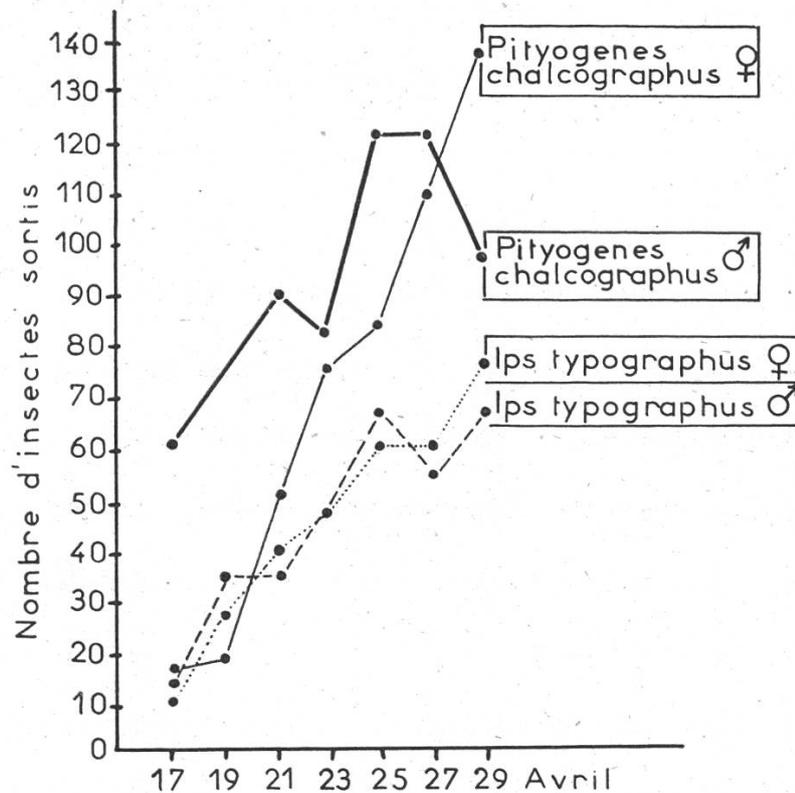
Il est incontestable que les mâles sortent avant les femelles car, au début de l'essaimage, on ne trouve à peu près uniquement que des mâles en train de pratiquer la chambre d'accouplement en vue de la ponte.

Le système de galeries

Cette espèce polygame creuse un système de galeries de forme étoilée. De la chambre d'accouplement (ou vestibule médian) très nette, pratiquée par le mâle, partent e néventail 2 à 7 branches, creusées chacune par une femelle sur une longueur très variable, de 5 à 50 mm.

Sur matériel à écorce épaisse, la chambre d'accouplement est entièrement cachée dans l'épaisseur de l'écorce, alors que sur matériel à écorce fine, elle impressionne le bois, comme d'ailleurs les galeries maternelles.

En partant de ce vestibule, chaque femelle fore sa galerie sous-corticale, qui sur du bois très attaqué peut même atteindre la chambre d'accouplement d'un système voisin.



Graphique No 4

Analyse comparée de l'essaimage selon le sexe chez *Pityogenes chalcographus* L. et *Ips typographus* L. Noter chez *Pityogenes* l'existence d'une protandrie extrêmement nette qui reste au contraire très réduite chez *Ips*.

Au fur et à mesure de l'avancement de sa galerie, la femelle pond dans des encoches longues de 1/2 mm sur 1/2 mm de large; disposées très irrégulièrement sur les deux bords ou parfois même sur un seul bord de la galerie de ponte, ces encoches sont tantôt très voisines (2 à 4 mm) et tantôt très éloignées (8 à 20 mm).

De chaque galerie maternelle se détachent perpendiculairement les galeries larvaires, sinueuses mais relativement courtes (de 0,5 à 4 cm de long au maximum) et qui impressionnent à peine de bois, même lorsque l'écorce n'est pas épaisse.

La galerie larvaire se termine par un berceau de nymphose dans lequel la larve après avoir passé par 4 stades évolutifs se transforme en nymphe au bout de 3 ou 4 mois environ.

L'accouplement et le rôle du mâle

La chambre d'accouplement terminée reçoit une, deux et même parfois jusqu'à sept femelles qui, aussitôt après un accouplement d'environ 2 à 4 minutes, commencent chacune une galerie de ponte séparée; chaque femelle creuse en moyenne une longueur de 1,3 à 2,8 mm par jour, et nous avons observé personnellement une femelle qui, en 7 jours, avait pratiqué une galerie de 19,6 mm, ce qui donne bien un trajet quotidien moyen de 2,8 mm. Cette galerie étant garnie de 16 encoches de ponte d'un demi-millimètre chacune, la femelle étudiée a donc creuse au total $19,6 + \frac{16}{2}$ soit 27,6 mm en une semaine.

Au fur et à mesure de son avancement, chaque femelle repousse derrière elle, jusque vers la chambre d'accouplement, la sciure que le mâle rejette au dehors à l'aide de ses pattes.

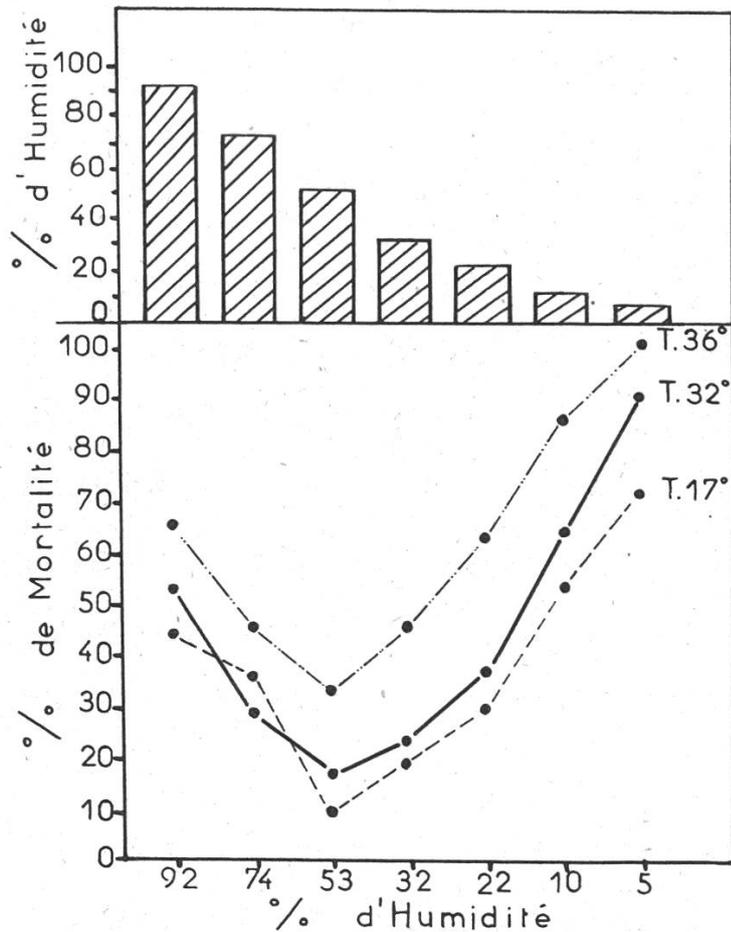
Mais là ne se borne pas le rôle du mâle qui doit également assurer la répétition de l'accouplement. Ce point est d'ailleurs très controversé et, parmi les principaux auteurs, Eichhoff et Nüsslin s'opposent à Knoche et Chewyreu v. En effet Eichhoff prétend qu'un seul accouplement suffit pour toute la vie d'une femelle et Nüsslin (1903) est partisan de l'accouplement unique chez *Hylastes glabratus* ZÉT.; au contraire, Knoche (1904) admet que les *Scolytides* s'accouplent plusieurs fois et Chewyreu v (1905) a observé la répétition de l'accouplement chez *Eccoptogaster*, *Myelophylus* et *Ips*.

Nos observations sur *Pityogenes* coïncident avec celles de Chewyreu v mais il convient toutefois d'observer que l'accouplement répété ne constitue pas la règle. En effet, les galeries les plus longues (4 à 6,5 cm) se trouvant souvent bouchées en leur milieu par des amas de sciure, la femelle ne se trouve plus en rapport avec le mâle. Souvent encore, le mâle meurt dans la chambre d'accouplement sans qu'un autre le remplace. Lorsqu'il ne meurt pas sur place, le mâle quitte le système au bout de 17 à 26 jours environ et après son départ on trouve la chambre d'accouplement bourrée de sciure. Enfin, une expérience très simple d'isolement d'une femelle qui a pondu 38 œufs après un seul accouplement vient encore renforcer l'impression que l'absence de mâle n'entraîne pas l'émigration des femelles, tout au moins lorsqu'elles ont été fécondées une fois, car, non fécondées, elles changent en principe de biotope.

Mais, que l'accouplement répété soit ou non la règle chez *Pityogenes*, il est hors de doute qu'il ait toujours lieu avec le même mâle, car, si nous avons noté une fois la pénétration directe d'un autre mâle dans une branche de ponte, à travers une anfractuosité de l'écorce, ce cas unique ne peut être considéré que comme une exception. Il semble donc à première vue qu'il existe un très net déséquilibre entre le nombre de mâles et celui des femelles et nous allons voir ce qu'il convient d'en penser en étudiant de façon détaillée la proportion des sexes.

La proportion des sexes et le sort des mâles

Il n'existe pas sur ce point de règle valable pour l'ensemble des différentes espèces de Scolytides. Ainsi, d'après Knoche, on compte chez *Blastophagus piniperda* L. 40 mâles pour 25 femelles et chez *Blastophagus minor* HART. tantôt 28 mâles pour 31 femelles et tantôt 30 mâles pour 23 femelles.



Graphiques No 6

Ce graphique résume la mortalité enregistrée en 36 jours sous différentes conditions de température et d'humidité. Pour plus de clarté, les taux d'humidité relative figurés dans la partie supérieure du graphique sont rappelés en abscisse dans la partie inférieure, où trois courbes indiquent la mortalité respective à la température de 36°C, 32°C et 17°C. On voit ainsi que la mortalité atteint toujours son taux le plus bas pour une humidité relative de 53% et s'accroît rapidement dans une atmosphère plus sèche ou plus humide. De son côté, l'élévation de la température s'accompagne d'une très nette augmentation de la mortalité jusqu'au maximum absolu de 100% à 36°C sous une humidité de 5%.

Figure No 5

Type de galeries creusées par *Pityogenes chalcographus* L. sur un échantillon très attaqué.



Pityogenes chalcographus L. se caractérise par un rapport constant qui peut être fixé à 1 à la suite des nombreuses vérifications que nous avons effectuées et dont voici quelques extraits:

1er exemple	26 mâles	et	28 femelles	6ème exemple	17 mâles	et	21 femelles
2ème »	29 »		31 »	7ème »	28 »		29 »
3ème »	32 »		27 »	8ème »	12 »		14 »
4ème »	48 »		39 »	9ème »	16 »		19 »
5ème »	42 »		40 »	10ème »	21 »		23 »

Si le rapport d'ensemble apparaît toujours extrêmement voisin de 1, il convient de souligner qu'en général le pourcentage de femelles fécondes dépasse toujours sensiblement celui des mâles en maturité; ainsi, sur un total de 1642 insectes, nous avons dénombré respectivement 780 femelles foncées pour 560 mâles foncés et 41 femelles claires (immatures) pour 261 mâles clairs, ce qui conduit à penser que l'évolution des femelles serait plus rapide que celle des mâles. Ceux-ci essaimant les premiers, la maturation des femelles doit être ensuite plus longue que celle des mâles, conclusion qui a bien été corroborée par l'examen anatomique des ovaires.

Nous venons de préciser qu'à l'origine il y a égalité de mâles et de femelles. Or, nous avons vu également qu'au moment de l'essaimage on relève entre les deux sexes une disproportion marquée qui va de 1 mâle pour 3 ou 4 femelles à 1 mâle pour 6 femelles selon les systèmes. Que penser de cette diminution sensible des mâles?

A ce sujet, Vogel considère qu'il « n'y a aucune raison d'admettre que le surplus des mâles meure avant l'accouplement. Il est a priori vraisemblable que tous participent à la reproduction. Si l'on ne trouve qu'un seul mâle dans les systèmes de galeries, cela ne prouve nullement qu'il y a dans chaque système un seul et même mâle pendant toute l'utilisation de ce système. Les mâles peuvent s'y remplacer. Le processus de la reproduction pourrait se dérouler comme suit: le premier mâle quitte la chambre après l'accouplement, un second jeune mâle y pénètre avec une seconde femelle; après l'accouplement, ce second mâle s'en va à son tour, un troisième couple pénètre et ainsi de suite. Alors que les femelles restent dans le système, les mâles s'y remplacent. S'il en est bien ainsi, il n'y a pas en réalité, mais seulement en apparence, polygamie, contre laquelle joue à priori l'égalité des sexes parmi les jeunes ».

Contrairement à cette théorie de Vogel pour qui les mâles participent tous à la reproduction, nos observations nous permettent d'affirmer que le même mâle demeure une vingtaine de jours dans la chambre d'accouplement sans être remplacé.

Schwerdtfeger, de son côté, a fortement critiqué (Archives forestières, 1925) cette idée de Vogel, et admis au contraire la possibilité de la mort de la plupart des mâles. Ce même auteur a écrit en 1929 que « les mâles sortent plus vite que les femelles. J'en concluais que les mâles étaient plus facilement poussés à essaimer que les femelles. En hiver, les

lieux d'hibernation sont échauffés par le rayonnement direct des journées ensoleillées suffisamment pour pousser les mâles, essayant plus facilement, à sortir, alors que les femelles demeurent sous l'écorce. Les mâles, hors de l'écorce protectrice seraient tués par le froid nocturne ou au moins paralysés dans leurs fonctions vitales, de telle sorte qu'ils deviennent une proie facile pour leurs ennemis naturels, en particulier les oiseaux. De cette façon le nombre des mâles diminuerait constamment au cours de l'hiver pour ne plus représenter au début de l'essaimage qu'environ 1/5 des femelles».

Ayant voulu vérifier cette théorie dans la nature, S c h w e r d t - f e g e r, loin de découvrir une diminution du nombre des mâles, n'a pu que constater la constance du rapport entre les sexes, égal à 1/1 jusqu'au début d'avril. De ce fait, il a été amené à abandonner de lui-même son hypothèse que «le retour du mauvais temps peut provoquer une mortalité chez les mâles n'ayant pas encore pratiqué leur trou d'entrée». En admettant que cette opinion soit fondée pour l'essaimage d'avril, les mâles s'envolant normalement 7 à 9 jours avant les femelles, elle ne constitue pas la véritable solution du problème car, lors de l'essaimage de juillet-août, il faut exclure radicalement toute possibilité de mortalité due au froid. D'ailleurs *Pityogenes chalcographus* L. n'est sensible aux basses températures qu'à partir de -14° environ, et de tels froids sont extrêmement rares en avril, sinon inexistants.

L'idée d'une mortalité plus forte pour les mâles que pour les femelles dans les galeries de nutrition ne trouve pas non plus d'application ici car cette mortalité est comparable pour les deux sexes (623 mâles et 591 femelles).

Selon C h e w y r e u v l'évacuation de la sciure par le mâle aurait pour but de faciliter la répétition de l'accouplement; au cas où la sciure accumulée dans une galerie empêcherait mâle et femelle de se rencontrer, cette dernière creuserait alors, sous forme d'un élargissement de sa galerie, une nouvelle chambre d'accouplement, avec accès à l'extérieur, permettant ainsi l'arrivée des mâles étrangers. Là encore nos observations divergent car nous n'avons relevé que 3% de cas comportant un tel élargissement de la galerie maternelle, ce qui ne saurait modifier considérablement le sort des mâles. De plus, pour rares qu'ils soient déjà, ces élargissements n'abritent pas tous des insectes mâles ce qui nous leur fait reconnaître plutôt un caractère nutritif, rejoignant ainsi les conclusions de F u c h s pour *P. (Pityoceragenes) bistridentatus* EICCH., *P. (Pityoceragenes) quadridens* HART. et *P. (Pityoceragenes) bidentatus* HERBST. Enfin, les femelles une fois fécondées, la ponte s'effectue normalement sans qu'un second accouplement puisse être considéré comme une nécessité.

Citons encore sur ce sujet S e i t n e r pour qui «une partie des mâles en surplus s'accouple avec des femelles qui ont déjà pondu mais qui

entreprennent une seconde ponte (génération-sœur) ». Mais sur 38 cas de génération-sœur, nous n'avons relevé que 6 cas d'accouplement avec des mâles en surplus; d'ailleurs, le pourcentage de femelles donnant naissance à une génération-sœur reste toujours très limité. Dans ces conditions, pas plus que les précédentes cette dernière théorie ne donne une réponse définitive à la question du sort des mâles.

Personnellement, nous envisageons trois explications qui permettent de concilier l'ensemble de nos observations :

1. un nombre relativement important de mâles ne s'accouple qu'avec un nombre réduit de femelles; c'est ainsi que 10% environ de systèmes ne comportent pas plus de 1 ou 2 femelles;

2. 12 à 18% de mâles, tombés soit sur une poche de résine soit sur un nœud, périssent sans même creuser la chambre d'accouplement;

3. enfin, parmi les mâles qui pratiquent normalement la chambre d'accouplement, 10 à 20% meurent sans avoir rencontré de femelles.

De plus, un même échantillon réunissant souvent des systèmes d'importance variable (1 à 7 branches) et même des ébauches réduites à la seule chambre d'accouplement, nous pensons qu'il doit exister un stimulus sexuel émanant du mâle et qui, agissant sur l'odorat des femelles, favoriserait une attirance élective de celles-ci pour certains mâles, mais nous ne pouvons pas vérifier expérimentalement cette hypothèse.

Au total, et sans exclure d'autres possibilités, les trois ordres de faits que nous venons d'indiquer nous paraissent de nature à trancher de façon satisfaisante le problème du sort des mâles.

Les générations

Les étés 1955 et 1956 nous ont permis d'intéressantes observations comparatives dans les différents peuplements visités.

En juillet 1955, nous avons constaté dans les forêts du Jura une forte pullulation des larves de *Pityogenes chalcographus* L. au 3^{ème} stade, dans des branches qui ont pu être rapportées au Laboratoire d'Hydrobiologie d'Aix-les-Bains où cet élevage a donné des adultes au début du mois d'août.

Simultanément, nos recherches dans la nature nous ont montré à Sixt la présence de larves au 4^{ème} stade seulement, le climat plus froid ayant retardé leur évolution. Toujours au début d'août, nous avons suivi dans la région de Dingy la sortie des adultes à la recherche de nouveaux hôtes pour y déposer leurs œufs, prouvant ainsi l'existence d'une double génération dans les régions au climat plus doux.

Dans l'impossibilité de demeurer sur le terrain plus longtemps, nous avons installé au Laboratoire de Zoologie de l'Institut National Agronomique, à partir d'échantillons rapportés de diverses stations, un ensemble d'élevages qui autorise les conclusions suivantes :

a) les adultes de *Pityogenes* provenant de Dingy-en-Vuache et de Frangy (600 m) et mis en présence de morceaux de bois non attaqués ont pondu en août; les larves ont terminé leur cycle évolutif complet en novembre à la température de 21 °, mais nous n'avons pu obtenir de troisième génération;

b) les insectes provenant des forêts de Morgins (1350 m) nous ont donné, dans les mêmes conditions, une seconde génération, à partir d'œufs pondus le 30 septembre; les larves ont donné naissance le 20 décembre à des adultes qui n'ont pas pondu mais sont restés pendant tout l'hiver entre écorce et bois où ils ont élargi l'extrémité de leur galerie. Par ailleurs, des pontes tardives du mois d'octobre ont donné naissance à des larves qui ont passé tout l'hiver à ce stade.

En ce qui concerne la question très discutée du nombre de générations, Fuchs et Pauly admettent l'existence d'une double génération, tandis que pour Hennings la génération resterait simple lorsque les conditions sont défavorables.

Nos observations personnelles sur le terrain avec contrôle au laboratoire nous autorisent à conclure qu'au cours des années froides, *Pityogenes* ne donne qu'une seule génération complète aux altitudes comprises entre 800 et 1400 mètres; aux altitudes inférieures à 800 m et aux endroits ensoleillés, nous avons assisté à l'ébauche d'une seconde génération avec une ponte le 28 juillet. Quant aux larves nées de cette seconde ponte, elles peuvent alors poursuivre leur évolution si la température est favorable, ou hiverner dès l'apparition des premiers froids. Cette hibernation a lieu soit dans le système de ponte, soit dans les galeries de nutrition de maturation, soit sur de nouveaux biotopes, soit dans les écorces abandonnées sur le sol, soit même parfois dans les couches superficielles de l'humus. Le facteur qui détermine le lieu d'hibernation est essentiellement le brusque abaissement de la température, qui peut obliger à rester sur place des insectes prêts à s'envoler. En effet, les larves de la seconde génération parviennent très souvent à un complet développement et ce sont alors les jeunes adultes immatures qui hivernent pour n'essaimer qu'au printemps suivant.

Dans les régions méditerranéennes, il est fréquent de rencontrer non seulement une seconde génération complète, mais encore une génération-sœur et même une troisième génération car, lorsque le temps est particulièrement favorable, certaines femelles peuvent pondre jusqu'en octobre; mais ces œufs doivent éclore avant les grands froids qui les détruiraient complètement; c'est pourquoi il est extrêmement rare de trouver des œufs en hibernation en haute montagne.

Déterminée dans une large mesure par le climat, l'évolution est également influencée par l'humidité du biotope et la composition de sa sève.

Malgré des conditions de température et d'humidité identiques (20 ° et HR 80 %) on peut constater aisément, d'après les indications ci-dessous, un net ralentissement de l'évolution dans les branches sèches.

Branches sèches (coupées depuis 3 mois)	Branches fraîches (coupées depuis 26 jours)
68 jours	53 jours
62 jours	58 jours
56 jours	52 jours
60 jours	54 jours
68 jours	56 jours
69 jours	60 jours

Mais l'action de ces facteurs ne se fait sentir que secondairement et c'est en fait la température qui règle la durée du cycle évolutif et par là même le nombre de générations annuelles. *(A suivre)*

Bremsverbauungen

Von *W. Schwarz*, Interlaken

Die Verbauungen in der Sturzbahn von Lawinen zwecks «Verlangsamung der Lawinengeschwindigkeit und Verkürzung der Lawinenbahn durch Konstruktionen mit stauender und reibender Wirkung» werden Bremsverbauungen genannt.

Nach dem «Verzeichnis der Fachausdrücke für Lawinenverbauungen» werden bei den Bremsverbauungen unterschieden:

Auffangdamm und

Auffangmauer = quer zur Lawinenbahn gestellte Dämme oder Mauern zum Aufhalten der Lawinen, meist im Gebiet des Lawinenkegels.

Bremshöcker = Aufgeschüttete Hügel aus Erde oder Steinen.

Bremskeile = Gemauerte, keilförmige Brecher.

Auffangdämme und Auffangmauern wurden bereits vor mehr als 100 Jahren erstellt. Das Dorf Stuben am Arlberg wurde seit 1849 durch eine 6 m hohe Fangmauer vor Lawinenschäden bewahrt. Bei Airolo, auf der Südabdachung des Gotthardes, vermochten die zu Anfang des Jahrhunderts vor allem gegen Steinschlag errichteten 5–6 m hohen Auffangdämme das Dorf im Katastrophenwinter 1950/51 vor den Lawinen nicht zu schützen; diese brachen über die Dämme hinweg ins Dorf ein, forderten 10 Todesopfer und zerstörten 30 Gebäulichkeiten.

Die Anwendung von Bremskeilen und Bremshöckern reicht weniger weit zurück. Diese stellen eine Weiterentwicklung des Gedankens des Spaltkeiles dar. Der einmaligen Auftrennung der Lawine beim Spaltkeil folgt