

## CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE DES TIMARCHA (Col. Chrysomelidae)

### II - *Timarcha tenebricosa* F.

par H. CHEVIN

Les *Timarcha* du groupe *tenebricosa* comprennent cinq espèces européennes (BECHYNE, 1948) dont deux sont présentes en France. L'une, *T. tenebricosa* F. est largement répandue en Europe moyenne depuis le Caucase jusqu'au sud de l'Angleterre, l'autre *T. nicaeensis* Villa, a une distribution plus restreinte : la Provence

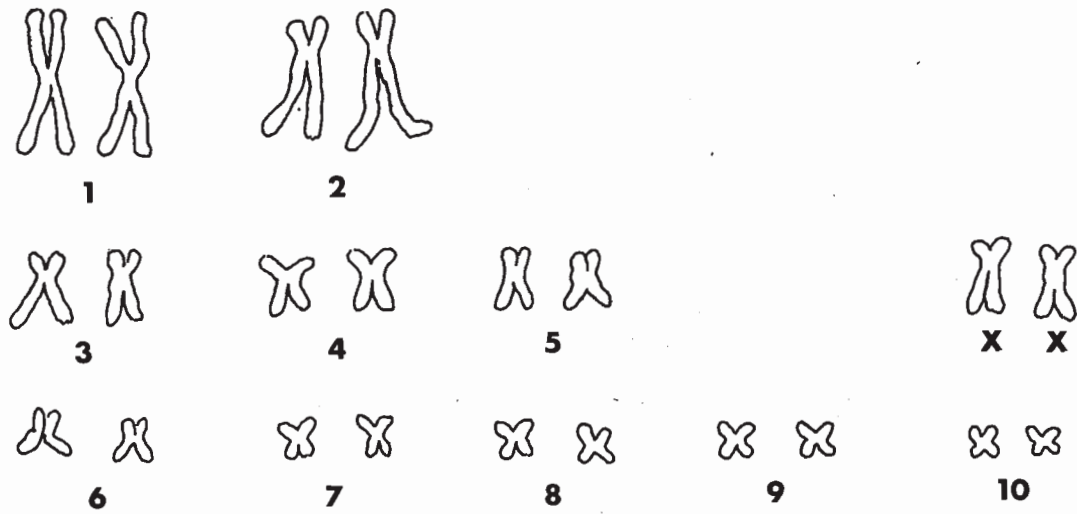
Les espèces de ce groupe sont caractérisées par une grande taille, des téguments mats couverts d'une microréticulation, des tarse médians plus courts que les tibias correspondants chez le mâle, un pronotum finement mais entièrement rebordé à la base (JÉANNE, 1965), ainsi que par les pièces génitales du mâle qui présentent une phanère nettement divisée en deux parties (STOCKMANN, 1966). L'espèce *tenebricosa* étant de loin la plus commune, nous traiterons donc en premier celle-ci.

*Timarcha tenebricosa* est la plus grande espèce indigène de la famille des *Chrysomelidae* : le mâle mesure 12 à 16 mm de long et la femelle 14 à 19 mm. Le corps est noir mat avec une ponctuation fine et très dense. Le pronotum est rétréci vers la base, ses côtés présentant une sinuosité avant les angles postérieurs, sa plus grande largeur en avant du milieu. Ce caractère permet de séparer cette espèce de *T. nicaeensis* dont les côtés du pronotum sont régulièrement arrondis, sa plus grande largeur au milieu (Fig. 1).



Fig. 1 : Pronotum de *Timarcha tenebricosa* à gauche et de *T. nicaeensis* à droite (d'après STOCKMANN, 1966).

La formule chromosomique de *T. tenebricosa* est :  $2n = 22$  chromosomes. Rappelons que chaque chromosome peut être caractérisé par sa forme, sa taille et la position de son centromère, zone où s'unissent les deux brins de chromatine qui le constituent. Le caryotype de *tenebricosa* comprend quatre groupes (fig. 2) (PETITPIERRE, 1970, 1971) :



**T. tenebricosa ♀: 2n = 22,XY**

Fig. 2 : Caryotype de *Timarcha tenebricosa* (dessin exécuté d'après des microphotographies inédites de B. DUTRILLAUX)

- grands chromosomes métacentriques (1) et subacrocentriques (2)
- chromosomes moyens submétacentriques (3), métacentriques (4) et subacrocentriques (5)
- petits chromosomes métacentriques (6 – 10)
- chromosomes sexuels de taille moyenne et submétacentrique (x), de petite taille et métacentrique (y)

Cette espèce, répandue sur la quasi totalité du territoire français, fréquente le bord des routes, les talus, grimpe dans les haies. Nos élevages ont été réalisés à partir de larves ou d'adultes récoltés en région parisienne : Versailles et Fontenay-le-Fleury (Yvelines) ou en Normandie : Bolleville, Saint-Sauveur de-Pierrepont, Saint-Jean-le-Thomas (Manche), Saint-Martin-des-Entrées (Calvados).

1) Cycle évolutif

Les adultes de l'année apparaissent en été, plus ou moins tôt selon les années : début juillet ou début août. Vers la fin de ce mois ou en début septembre on constate parfois des accouplements, et même quelques pontes mais, en règle générale, les adultes ne se reproduisent pas immédiatement. Ils hivernent sous des abris ou dans la terre des talus et reprennent leur activité au début du mois de mars. Les accouplements sont alors fréquents et les pontes commencent peu après. Chaque femelle pond en moyenne 80 œufs (de 30 à 150) puis les adultes meurent de mi-mai à fin juin, certains individus pouvant cependant survivre jusqu'en mi-septembre.

Les œufs émis à la fin de l'été précédent ou au printemps sont *tous à diapause* et doivent subir les températures basses de l'hiver pour être réactivés et éclore. Le cycle de cette espèce se déroulera donc sur un ou deux ans selon que les œufs auront été pondus en fin d'été ou au printemps (fig. 3) ; de l'ensemble de nos observations, il ressort que le cycle de deux ans est le plus fréquent.

Les œufs ayant hiverné éclosent entre fin-janvier et mi-mars selon les conditions climatiques de l'année. Les larves passent par trois stades successifs puis s'enfouissent dans le sol pour la nymphose ; les nouveaux adultes sortent de terre en juillet-août.

L'espèce *tenebricosa* présente donc un arrêt de développement ou pseudo-diapause au stade imaginal et une diapause vraie au stade embryonnaire (ABELOOS, 1935, 1937).

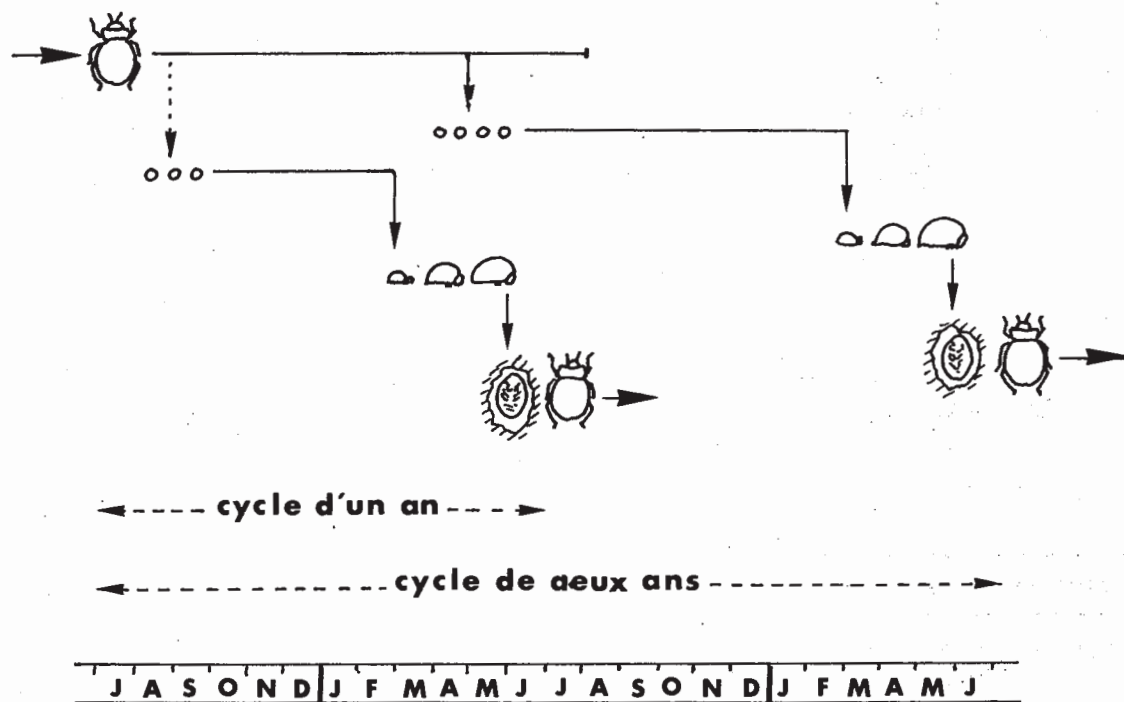


Fig. 3 : Cycle évolutif de *Timarcha tenebricosa*

## 2. Pseudo-diapause imaginale et ovogénèse

Les adultes nouvellement formés de *T. tenebricosa*, aux téguments mous, récoltés dans la nature et élevés au laboratoire à 20-22° C sous un éclairage naturel, se comportent différemment selon qu'ils sont apparus au début de juillet ou au milieu du mois d'août.

Dans le premier cas, on enregistre en fin d'été des accouplements et des pontes (30 à 50 œufs par femelle), cette activité reproductrice cessant vers mi-septembre pour reprendre au printemps ; dans le second cas, les accouplements et les pontes ne commencent qu'au printemps suivant. Pour tenter d'expliquer cette différence nous avons étudié le rôle de la photopériode sur le développement larvaire et nymphal ainsi que sur l'ovogénèse.

### a) Action de la photopériode sur le développement larvaire et nymphal

Plusieurs lots de larves âgées de 24 heures sont élevés à 20-22° C sous une photopériode journalière de 18 ou 12 heures.

Le développement larvaire est un peu plus rapide en photopériode longue (21 à 23 jours) qu'en photopériode courte (24 à 26 jours), la mortalité ne dépassant pas 10 % dans les deux cas. Par contre, c'est pendant la phase de vie souterraine que s'accroît la différence entre les deux conditions d'élevage : à 18 heures, la durée de l'enfouissement (pré-nymphose + nymphose) est de 35 à 38 jours avec une mortalité de 14 %, contre 51, à 54 jours avec une mortalité de 42 % sous une photopériode de 12 heures

b) Action de la photopériode sur l'ovogénèse

\* *Adultes issus d'élevage*

Des couples formés à partir des élevages précédents sont élevés à 20-22° C sous une photopériode de 18 ou 12 heures. Dans le tableau 1 nous avons regroupé les principaux résultats obtenus.

On constate que sous une photopériode courte les accouplements et les pontes sont plus tardifs et que ces dernières sont beaucoup plus faibles ; de plus, presque la moitié des femelles ne pondent pas. Cependant, on est loin des résultats signalés plus haut obtenus avec des adultes éclos dans la nature courant août et élevés sous un éclairage naturel : pas d'accouplement et pas de ponte.

TABLEAU 1

Longévité et fécondité de *Timarcha tenebricosa* à 20-22° C selon la photopériode  
(alimentation : *G. mollugo*)

	18 h	12 h
Nombre de couples en expérience	17	21
Longévité moyenne des mâles	122 (67 à 238)	140 (45 à 223)
Longévité moyenne des femelles	127 (33 à 268)	140 (48 à 225)
Premier accouplement observé le *	22e jour (7e à 42e jour)	37e jour (19e à 60e jour)
Première ponte au	30e jour (22e à 40e jour)	50e jour (26e à 86e jour)
Durée moyenne de la ponte	54 jours (7 à 92 jours)	40 jours (14 à 72 jours)
Pourcentages de femelles ne pondant pas	17 %	43 %
Ponte moyenne par femelle ayant pondu	110 œufs (22 à 280)	59 œufs (20 à 127 œufs)
Ponte moyenne par femelle	90 œufs	33 œufs

\* Il s'agit d'une simple indication, des accouplements pouvant avoir eu lieu plus tôt en dehors des contrôles quotidiens





*Timarcha tenebricosa*  
bien reconnaissable  
à la forme du pronotum (corselet)  
fortement rétréci en arrière  
et donc la plus grande largeur  
est située vers l'avant.  
Cliché R. COUTIN

Nous n'avons pas enregistré de différences selon l'origine des adultes (larves élevées sous photopériode longue ou courte) : seule la longueur de la photopériode à laquelle ils sont soumis intervient sur l'ovogénèse. De plus, cette expérience montre que le déclenchement de la ponte de cette espèce peut avoir lieu à des températures relativement élevées et sans qu'un séjour au froid soit nécessaire.

\* *Adultes sortant d'hibernation*

Des adultes récoltés dans la nature en fin mars sont élevés par couples à 20-22° C et reçoivent un éclairage soit naturel, soit artificiel : 18 ou 12 heures de lumière par jour.

Dans les trois cas, la ponte débute vers mi-avril et se termine au plus tard dans la seconde quinzaine de juin, la mortalité des femelles s'échelonnant de fin-mai à mi-juillet. Les pontes sont plus importantes chez les femelles soumises à un éclairage naturel que chez celles élevées à 18 heures ou à 12 heures de lumière, respectivement 95 œufs (31 à 126), 40 œufs (15 à 91) et 28 œufs (12 à 76) en moyenne par femelle.

En résumé :

- La photopériode appliquée au cours du développement larvaire et nymphal de *T. tenebricosa* n'intervient que sur la mortalité pendant l'enfouissement et sur la durée de celui-ci.
- Si on soumet de jeunes adultes à des photopériodes longues ou courtes, l'ovogénèse est déclenchée pour une proportion plus ou moins grande de femelles, les meilleurs résultats (nombre de femelles pondeuses et importance des pontes) étant obtenus avec de longues durées d'éclairage.

– Lorsque de jeunes adultes sont soumis à une photopériode longue et décroissante, comme c'est le cas dans la nature en juillet (16 heures de lumière par jour le 4 juillet, 15 heures le 3 août) l'ovogénèse est déclenchée chez beaucoup de femelles. Au contraire, si la photopériode est *courte et décroissante* (14 h 30 le 13 août, 12 h 30 le 17 septembre) les gonades n'évoluent pas.

– enfin, une photopériode *courte et croissante* (13 heures le 5 avril, 15 heures le 10 mai) appliquée à des adultes ayant hiverné naturellement, provoque une plus grande émission d'œufs qu'avec des éclaircissements journaliers longs ou courts mais constants.

Il serait intéressant, à partir d'élevages échelonnés au laboratoire, de suivre le comportement, sous un *éclairage naturel*, d'adultes sortis de terre à des dates comprises entre le 1er juin et le 1er septembre pour voir à partir de quelle date l'ovogénèse est stoppée.

### 3. Diapause embryonnaire

Les œufs de *T. tenebricosa* présentent tous une diapause embryonnaire qu'ils aient été pondus en automne ou au printemps : un refroidissement hivernal est indispensable pour déclencher les éclosions. Toutefois, on enregistre de très rares éclosions (0,2 % des œufs) après 100 à 200 jours d'exposition à des températures comprises entre 18 et 22° C ; ce phénomène n'a pas lieu à une température d'incubation plus basse, 13 ou 15° C.

Exceptionnellement, en mai 1953, nous avons obtenu l'éclosion après 28 jours d'incubation à 17° C d'une ponte déposée par une femelle récoltée quelques jours plus tôt près de Granville. Ainsi, dans certaines circonstances que nous avons jamais pu reproduire, cette espèce peut émettre des œufs à développement sans diapause.

La très grande majorité des œufs de *T. tenebricosa* doit donc subir un passage à des températures basses pour pouvoir éclore ultérieurement. Nous n'avons pas étudié la durée et l'intensité de ce nécessaire passage au froid mais porté notre attention sur les températures réactivantes.

Des œufs pondus de mi-avril à fin juin, conservés dans les conditions naturelles jusqu'en fin janvier de l'année suivante, sont placés à des températures comprises entre 3 et 27° C. A ces températures extrêmes, les œufs n'évoluent pas tandis que des éclosions se produisent après 2 ou 3 jours d'exposition à 18 et 25° C, 5 jours à 15° C, 9 jours à 13° C, 11 jours à 8° C et 38 jours à 5° C. Les meilleurs pourcentages d'éclosion sont obtenus aux durées d'incubation complémentaire les plus courtes : 2 à 5 jours, soit entre 18 et 25° C.

Ainsi, les œufs de *T. tenebricosa* présentent une diapause qui s'installe à la fin du développement embryonnaire puisque l'éclosion est déclenchée presque immédiatement après l'élévation de la température. Les œufs en diapause contiennent une larve bien formée dont la tête et le thorax sont rouges et qui, extraite artificiellement de l'œuf, présente des mouvements de déglutition et est capable de se mouvoir ; elle meurt peu après si l'œuf n'a pas subi un passage au froid ou survit et s'alimente dans le cas contraire (ABELOOS, 1935).

En résumé, *T. tenebricosa* pond principalement au cours du printemps qui suit l'émergence des adultes nouvellement formés et les œufs déposés présentent une diapause embryonnaire quelles que soient la date de ponte et la température d'incubation initiale. On constate cependant de très rares éclosions après 28-30 jours, ou entre 100 et 200 jours d'incubation à des températures comprises entre 17 et 22° C. Nous retrouverons ce phénomène d'éclosion anticipée mais d'une manière plus prononcée chez l'espèce voisine, *nicaeensis*.

### 4. Régime alimentaire

Dans la nature, *T. tenebricosa* a été observé sur les végétaux suivants appartenant à la famille des Rubiacées : *Galium aparine*, *G. cruciata*, *G. mollugo*, *G. parisienne*, *G. verum* et *Asperula cynanchica* (JOLIVET et PETITPIERRE, 1973).

Tous les résultats expérimentaux que nous venons d'exposer concernent des élevages de larves ou d'adultes alimentés uniquement avec *Galium mollugo*. Ayant observé, dans le parc de Versailles, des adultes et des larves s'alimentant sur *Galium cruciata*, nous avons réalisé une série d'élevages avec



cette plante nourricière à 20-22° C, sous une photopériode de 18 heures. Le développement larvaire est presque aussi rapide (25 à 28 jours) que sur *G. mollugo* avec une faible mortalité : de 5 à 15 % selon les lots. Par contre, la longévité des adultes : 46 jours pour les mâles, 70 jours pour les femelles, ainsi que la fécondité de celles-ci : 49 œufs par femelle, sont plus faibles (comparer avec les chiffres de la colonne 18 heures du tableau 1).

Il serait intéressant de savoir si le développement complet de l'espèce est possible sur toutes les plantes citées plus haut et, éventuellement, de tester d'autres Rubiacées. Enfin, signalons que des essais réalisés avec des feuilles tendres de *Plantago lanceolata* n'ont donné aucun résultat positif, tant avec des adultes qu'avec des larves jeunes ou âgées.

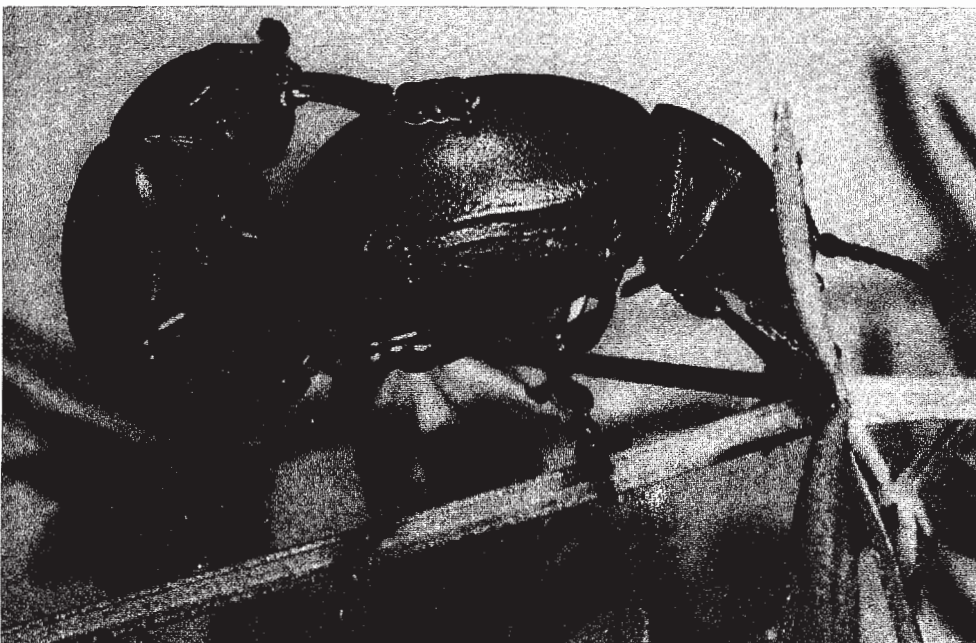
### 5. Parasitisme

Malgré de fréquentes récoltes de larves ou d'adultes de *T. tenebricosa*, nous avons rarement observé des cas de parasitisme. *Perilitus falciger* (Ruthe) est un hyménoptère Braconide dont les larves se développent à l'intérieur des imagos de *Timarcha* ; en fin de développement, elles abandonnent leur hôte qui meurt peu de temps après. Les larves tissent leurs cocons les uns contre les autres, très souvent à proximité du cadavre. Un seul adulte peut héberger une grande quantité de larves : nous avons obtenu 56 et 71 cocons à partir de deux femelles parasitées. Ce parasite a été observé à Versailles en mai 1966, (2 mâles et 3 femelles parasités) et le 9 mai 1968 (1 mâle parasité) ainsi qu'à Saint-Sauveur de-Pierrepont (Manche) les 15 et 17 août 1968 (plusieurs adultes mâles et femelles parasités).

Enfin, plus de la moitié des larves du deuxième et troisième stades récoltées en avril 1965 à St-Sauveur de-Pierrepont étaient parasitées par des vers (Gordiacées ou Mermithidées ?). Les larves parasitées s'enfouissent normalement pour la nymphose mais meurent peu après et, lorsqu'on examine la terre, on trouve dans chaque loge nymphale, un peloton de vers à côté de la dépouille de la larve.

### 6. Conclusions

Les adultes de *Timarcha tenebricosa*, bien que formés au cours de l'été, montrent une activité reproductrice nettement printanière, l'ovogénèse étant favorisée par l'augmentation de la photopériode. Tous les œufs déposés ayant une diapause, son cycle évolutif s'échelonne donc sur deux années. Cette diapause obligatoire s'installe à la fin du développement embryonnaire et ne peut être éliminée que par l'action de basses températures. Toutefois, nous avons noté le cas exceptionnel d'une ponte printanière à développement sans diapause (28 jours d'incubation) et de très rares éclosions (0,2 %) après une longue période d'incubation : 100 à 200 jours.



Accouplement  
de *Timarcha tenebricosa*.  
Le mâle  
qui chevauche la femelle  
est remarquable  
par la largeur  
des articles des tarses.  
Il est plus petit  
que la femelle.  
Cliché R. COUTIN

## Références citées

- ABELOOS M., 1935. — Diapause larvaire et éclosion chez le coléoptère *Timarcha tenebricosa* Fab. C.R. Acad. Sc., 200, 2112-2114
- ABELOOS M., 1937. — Sur la biologie et l'hivernation des *Timarcha* (coléoptères chrysomélides). C.R. Soc. Biol., 124, 511-513
- BECHYNE J., 1948. — Contribution à la connaissance du genre *Timarcha* Latr. 12 : Etudes phylogénétiques et zoogéographiques (Col. *Phytophaga*, *Chrysomelidae*). Sborn. Narod. Mus. Praze. 4, 2, 62 p.
- JÉANNE C., 1965. — Révision des espèces françaises du genre *Timarcha* Latr. (Coléopt. Chrysomelidae). Actes Soc. Linn. Bordeaux, 102, 7, 3-25
- JOLIVET P. et PETITPIERRE E., 1973. — Plantes-hôtes connues des *Timarcha* Latreille (Col. *Chrysomelidae*). Bull. Soc. ent. Fr., 78, 9-25.
- PETITPIERRE E., 1970. — Cytotaxonomy and evolution of *Timarcha* Latr. (*Coleoptera* : *Chrysomelidae*). Genet. Iberica, 22, 67-120.
- PETITPIERRE E., 1971. — Contribuciones citogeneticas a la filogenia de las *Timarcha* (Col. *Chrysomelidae*). Acta salmant. (Cienc.) 36, 395-406
- STOCKMANN R., 1966. — Etude de la variabilité de quelques espèces françaises du genre *Timarcha* Latreille (Col. *Chrysomelidae*). Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 2 (1) 105-126.